

УДК 574.64:[543.275.2:581.526.3]

Л. О. Горбатюк, Е. А. Пасичная

**ГИДРОФИТЫ В ЗАГРЯЗНЕННЫХ НЕФТЬЮ
ВОДОЕМАХ: НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ
ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ И ПРАКТИЧЕСКОГО
ИСПОЛЬЗОВАНИЯ**

В обзорной работе обобщены и проанализированы новые научные данные о последствиях нефтяного загрязнения водоемов для высшей водной растительности и водорослей, их устойчивости и возможных механизмах адаптации, потенциальной способности к биодegradации углеводородов нефти и перспективах использования в фитотехнологиях ремедиации и оздоровления водных экосистем.

Ключевые слова: нефть, нефтепродукты, гидрофиты, водные экосистемы, токсичность, адаптация, биодеструкция, фиторемедиация.

Общеизвестно, что нефть и нефтепродукты (НП) принадлежат к числу наиболее опасных токсикантов, попадающих в морские и пресноводные экосистемы. Воздействуя на все звенья трофической цепи, нефть в первую очередь оказывает токсическое влияние на водные фотосинтезирующие организмы, составляющие продукционную и энергетическую основу гидробиоценозов. Несмотря на многолетние разносторонние исследования, продолжающиеся во всем мире, до сих пор многие аспекты функционирования гидрофитов в условиях нефтяного загрязнения морских и пресноводных экосистем недостаточно изучены и не имеют однозначного объяснения.

Нефтяные углеводороды могут оказывать непосредственное токсическое влияние при их попадании в водную среду, приводя к ослаблению или полному уничтожению чувствительных видов. Следствием этого может стать трофический каскад или ослабление межвидовой конкуренции, что, в свою очередь, повлечет ответную реакцию у толерантных видов. В результате косвенные эффекты нефтяного загрязнения, обусловленные изменениями в динамике питательных веществ и кислорода, могут иметь не менее глубокие последствия для гидробионтов [39].

В то время как крупные разливы нефти и их последствия широко документированы [29, 30], более частые и повторяющиеся небольшие утечки обычно не привлекают внимания. Так, обнаружена высокая биодоступность и токсичность растворенной и диспергированной нефти для морского план-

© Л. О. Горбатюк, Е. А. Пасичная, 2018

ктона в течение суток после разлива даже на глубине 8 м под нефтяным пятном. Вопреки распространенному мнению, даже небольшие разливы имеют немедленные неблагоприятные биологические последствия, а их повторяющийся характер может повлиять на функционирование водных экосистем [31].

Многолетнее изучение береговых структур (Севастопольская бухта) показало, что в прибрежных водах и берегах на границе с морем нефтяные углеводороды в концентрациях, не достигающих поражающего уровня для морской биоты, вступают в сложные взаимодействия с гидробионтами. Первым этапом этого процесса является накопление или поверхностное загрязнение морских организмов-обработателей, что необходимо учитывать при мониторинге и изучении биопотоклов нефтяных углеводородов у морских берегов [11].

Исследование первоначальной реакции и последующего восстановления береговой растительности соленых маршей (США), подвергнутых нефтяному загрязнению различной степени смачивания в течение 3,5-летнего периода, выявило, что сильно поврежденные болотные растения *Spartina alterniflora* (Loisel.) и *Juncus roemerianus* (Scheele) не могли полностью восстановиться даже через девять месяцев после разлива нефти. Тяжелое смазывание также изменило структуру растительности береговых болот из смешанного сообщества *Spartina-Juncus* на преимущественно *Spartina*. При этом биомасса надземной части *Spartina* восстанавливалась в течение 2—3 лет, однако *Juncus* не обнаружил восстановления, что в дальнейшем могло повлиять на стабильность экосистемы солончака на береговой линии [46].

Эксперименты по выживанию водного гиацинта (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms) при различных дозах и времени экспозиции нефти показали, что увеличение времени воздействия нефти приводило к уменьшению биомассы, соотношения ее живой и отмершей части, длины листьев и увеличению числа отмерших листьев [48].

Исследования, выполненные на каспийских биоценозах, показали, что существенных различий в развитии природных популяций фитопланктона в зависимости от степени нефтяного загрязнения воды не наблюдалось. В эксперименте установлено, что нефтяная пленка не убивала водоросли, а только нарушала их нормальное деление. Кроме того, экстракты из сырой нефти в концентрации 12% оказывали стимулирующее действие на рост большинства диатомовых культур, при 25%-ной концентрации их развитие задерживалось и лишь при 50%-ной — прекращалось [10].

Обнаружено, что макрофиты могут регулировать усвоение биогенов в ответ на действие нефти. Так, у тростника (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud), растущего на загрязненных нефтью участках, повышалась скорость поглощения азота и доля органической составляющей в общей массе ассимилированного растением азота [53].

При исследовании физиолого-биохимических характеристик рогоза (*Typha latifolia* L.), произрастающего в сильно загрязненных нефтяными кислотами болотах Канады, отмечено повышение уровня фотосинтетической активности и изменение профиля стрессовых полипептидов в корнях,

что, по мнению авторов, следует считать реакцией растений на вызванный НП токсический стресс [37].

Наибольшей токсичностью для макрофитов (Баренцево море), как было установлено, обладает пленка НП. При кратковременном воздействии нефтетоксикантов уменьшается интенсивность фотосинтеза, при долговременном — подавляется дыхание. Период восстановления фитоценозов литорали и верхней сублиторали при воздействии залповых выбросов нефти предположительно может составить от одного года до трех лет [23].

Исследование токсичности моторного масла (одного из основных источников загрязнения городских ливневых стоков) для микроводоросли *Pseudokirchneriella subcapitata* (Korshikov) F. Hindák и штамма микроводоросли *Chlorella* sp. ММЗ показало, что их реакцией на стресс было как ингибирование роста, так и повышение уровня антиоксидантных ферментов, причем отработанное масло оказалось гораздо более опасным для водорослей, чем свежее. Таким образом, токсический удар по первичным продуцентам, находящимся у основания пищевой цепи, несет потенциальную угрозу для здоровья всей экосистемы водоема [58, 59].

Наряду с информацией о различных проявлениях токсичности нефти для гидрофитов, в целом ряде работ сообщается о значительной устойчивости и адаптивных возможностях некоторых видов водных растений и водорослей к нефтяному загрязнению.

В результате изучения морфофункциональных перестроек у морских водорослей-макрофитов (фукус, ламинария, энтероморфа) под воздействием нефти и НП установлено, что они способны переносить действие значительных доз эмульгированных и растворенных фракций нефти, превышающих рыбохозяйственные ПДК в несколько раз [23].

В пресных водоемах наиболее устойчивыми к нефтяному загрязнению являются тростник, рогоз, камыш, сусак, осоки, роголистник, уруть, элодея [13, 68].

Эксперименты в мезокосме с макрофитом *Ph. australis* выявили его значительную стойкость к действию выветренной и эмульгированной нефти при ее попадании только на побеги, в то время как замедление роста растений было очевидным при загрязнении нефтью донных отложений [43].

Проводились исследования по отбору штаммов фитопланктона, способных противостоять токсическому влиянию нафтеновых кислот, входящих в состав нефтеносных песков. Из 21 выделенного из загрязненной воды штамма пять не проявили никакого ингибирования роста при любой испытанной концентрации (0÷1000 мг/л) в течение 14 сут эксперимента, что подтверждает наличие достаточно устойчивых к действию нефти форм фитопланктона, которые в дальнейшем могут быть использованы в технологиях восстановления водных экосистем [69].

Изучение адаптации микроводорослей к градиенту непрерывного нефтяного загрязнения реки (Аргентина), где подземная сырая нефть постоянно просачивается с 1915 г. в результате пробного бурения, показало, что то-

лько четыре вида микроводорослей обитало в районе разлива нефти. Разнообразие видов снова увеличивалось вниз по течению. В биомассе микроводорослей в зоне максимального загрязнения преобладал мезофильный вид *Scenedesmus* sp. Штамм, выделенный из области разлива, оказался невосприимчивым к действию сырой нефти. В то же время штамм из чистого участка быстро погибал в аналогичных условиях. При этом было обнаружено, что он может адаптироваться к низким концентрациям нефти ($\leq 3\%$ об.) посредством физиологической акклиматизации. И наоборот, только единичные микроводоросли-мутанты проявили способность расти при высоких концентрациях сырой нефти ($\geq 10\%$ об.). Эти устойчивые формы возникли в результате редких спонтанных генетических мутаций, имевших место до воздействия сырой нефти. Видовое разнообразие микроводорослей, по мнению авторов, тесно связано с видом механизма (генетическая адаптация против физиологической акклиматизации), позволяющего им адаптироваться к хроническому нефтяному загрязнению. Устойчивых мутантов обычно недостаточно для обеспечения выживания видов при катастрофическом разливе нефти [33].

Анализ активации биохимических механизмов защиты осоки острой (*Carex acuta* L.) показал, что растения, находясь в угнетенном состоянии, со временем адаптируются к действию нефтяного загрязнения. При этом выявлено, что повреждающее действие продуктов перекисного окисления липидов (диеновых конъюгатов и шиффовых оснований), возникающих в клетках в условиях нефтяного стресса, нейтрализуется системой биохимической защиты растений (флавоноидной и фенольной) [16].

Установлено, что одной из составляющих адаптационного синдрома осоки мохнатой (*Carex hirta* L.) к нефтяному загрязнению является активизация процессов перекисного окисления липидов наряду с изменением содержания в корнях и наземной части растений низкомолекулярного антиоксиданта — аскорбиновой кислоты. Успешная адаптация к загрязнению растений второго года жизни происходит на фоне выравнивания количества аскорбиновой кислоты в их органах [5, 24].

Показано, что в условиях нефтяного загрязнения растения *C. hirta* формируют мощную корневую систему, и именно высокая активность антиоксидантов наряду со значительным ростом содержания полифенолов в корневой системе осоки является залогом поддержания необходимого для ее жизнедеятельности гомеостаза [6, 7].

В процессе комплексного изучения биоты Мурманского побережья Баренцева моря установлено, что интенсивность фотосинтеза талломов бурых водорослей фукуса пузырчатого (*Fucus vesiculosus* L.) из постоянно загрязненного нефтью и чистого мест обитания на литорали практически одинакова. Не отмечено также отличий у этих водорослей по составу и количеству фотосинтетических пигментов. По мнению авторов, не исключен вариант включения у ряда макрофитов нефтяных углеводородов в собственный метаболизм, чем и объясняется существование *F. vesiculosus* в зонах постоянного нефтяного загрязнения без значительных изменений ультраструктуры, пигментного и полисахаридного состава [2].

В ходе дальнейших исследований было выявлено, что хроническое нефтяное загрязнение приводит к значительному возрастанию на поверхности фукусов общей численности бактерий, в частности сапротрофных и углеводородокисляющих. Возможно, именно их деятельность способствует поглощению НП тканями макрофитов, превращая аккумулированные на поверхности углеводороды в более доступные соединения. Выявленная устойчивость *F. vesiculosus* к нефтяному загрязнению и способность к нейтрализации НП дает возможность его использования для переработки поверхностных пленок НП, в том числе в санитарной аквакультуре [3].

В целом, сообщество морских макроводорослей довольно устойчиво к токсическому воздействию нефти и НП, что достигается путем определенных перестроек как на уровне отдельного организма, так и на макроуровне всей прибрежной экосистемы. И хотя механизмы адаптации водорослей к нефтяному загрязнению до сих пор недостаточно ясны, высказано предположение, что одним из способов выживания может быть способность вовлекать углеводороды нефти в свой метаболизм. Другим возможным путем является создание природных симбиотических ассоциаций, когда поверхность таллома покрывается пленкой микроорганизмов, большинство которых представлено нефтеокисляющими формами [22].

Известно, что микробные сообщества играют решающую роль в биодеградации углеводородов нефти в воде и донных отложениях [20, 28, 34, 40, 55, 65].

Как показало изучение процессов биоразложения нефти, анаэробная микробная деградация углеводородов обычно протекает в переходной зоне нефть — вода. Обнаружено, что микроорганизмы метаболически активны в мелких капельках воды (1—3 мкл), захваченных нефтью [50].

Оценка способности синезеленых (*Oscillatoria* sp., *Aphanizomenon* sp., *Anbaena* sp.), зеленых (*Selenastrum* sp., *Nannochloris* sp., *Ankistrodesmus* sp., *Scenedesmus* sp., *Haematococcus* sp., *Chlorella* sp.) и диатомовых (*Naviculla* sp., *Nitzschia* sp.) водорослей к деструкции нафтеновых кислот показала, что как цис-, так и транс-изомеры в концентрации 5,5 мг/л были полностью поглощены и, предположительно, подвергнуты фитодеградации диатомовыми водорослями *Naviculla* sp. в течение 14 сут. Выявленные различия в деструктивной способности различных видов водорослей, по мнению авторов, связаны с различиями в механизме переноса, концентрации и структуре нафтеновых кислот в составе исследованных НП [42].

Изучение ответной реакции углеводород-деградирующего бактериального сообщества в пресноводных, морских и гиперсолевых микрокосмах (с водным засолением соответственно 0,2, 4 и 5%) показало, что *Acinetobacter* и *Cloacibacterium* являлись доминирующими родами в пресноводных микрокосмах. В морских микрокосмах преобладал порядок *Oceanospirillales* и роды *Marinobacter*, *Pseudomonas* и *Cycloclasticus*, а в гиперсолевых — порядок *Oceanospirillales* и р. *Marinobacter* [44].

В зарослях макрофитов нефть подвергается микробиологическому окислению [1, 12, 15, 21] и вовлекается в обменные процессы, причем не только бактерий, но и других гидробионтов, в том числе водных растений.

Результаты целого ряда исследований подтверждают: совместное использование потенциала растений и сопутствующей микрофлоры повышает эффективность биодеструкции углеводородов нефти в сравнении с чисто микробиологическим воздействием. Экспериментально подтверждено, что прижизненные выделения высших водных растений являются стимуляторами и питательной средой для нефтеокисляющих и гетеротрофных микроорганизмов [4, 14, 19].

Так, в работе [51] отмечается фитостимулирующая способность мангрового растения *Avicennia schaueriana* (Stapf & Leechm. ex Moldenke) в опосредованной деградации различных фракций углеводородов, за счет чего эффект их удаления достигает 87%.

Изучение сдвигов в микробных сообществах, ассоциированных с корневой системой макрофита *Typha latifolia* L., выявило их более высокую стабильность и устойчивость к действию нафтеновых кислот в сравнении с сообществами, выделенными из объема загрязненной воды [56].

Изучалось деградирующее действие водной растительно-микробной ассоциации на основе *Elodea canadensis* L. и ее компонентов на сырую нефть, растворимую фракцию сырой нефти и отдельные соединения (фенол, толуол, бензол, декалин и нафталин). Было обнаружено, что нативная ассоциация имеет более широкий диапазон и более высокую степень деградирующей активности, чем ее отдельные составляющие. Ферментативная активность в отношении изучаемых загрязнителей была обнаружена в экссудатах *E. canadensis* и буферных экстрактах ее клеток [25].

Сообщается, что степень деградации углеводородов дизельного топлива нефтеокисляющими бактериями в водно-болотных угодьях значительно возрастала в зарослях *Scirpus triquetus* L. за счет увеличения популяций микроорганизмов [47]. При совместном воздействии такого микробно-растительного сообщества коэффициент удаления загрязняющих веществ дизельного топлива может достигать $67,42 \pm 8,92\%$.

Обнаружено, что растения солевых болот (*Juncus maritimus* (Lam., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud и *Triglochin striata* (Ruiz & Pav.), по-видимому, оказывают отчетливое влияние на динамику популяций углеводородокисляющих бактерий в пределах собственной ризосферы, особенно во время сезона цветения, с более высоким их содержанием в ризосфере фиброзных корневых растений (*J. maritimus* < *Ph. australis* < *T. striata*). Кроме того, в вегетационный период растения с волокнистой и плотной корневой системой имеют тенденцию удерживать углеводороды вокруг своих подземных тканей более эффективно, чем растения с адвентивной корневой системой [61].

На примере тростника *Ph. australis* установлено, что в ответ на нефтяное загрязнение растения могут модулировать распределение биомассы в сторону увеличения корневой составляющей, в результате чего выделяемый корнями углерод быстрее усваивается и трансформируется микроорганизмами ризосферы [54]. Показано, что корни тростника значительно повышают толерантность и устойчивость донной микрофлоры к действию дизельного топлива, усиливая при этом ее биодеградирующие свойства [32].

Экспериментами в водно-болотном микрокосме подтверждено, что положительное влияние на деградацию нефтяных углеводородов тростником *Phragmites communis* Trin. оказывает добавление гуминовых кислот, способствующих, в свою очередь, наращиванию корневой биомассы и стимулирующих активность нефтеокисляющей микрофлоры [67].

В процессе деструкции нефти часть окисленных соединений включается в метаболизм бактерий и растений, а оставшаяся — перерабатывается с образованием нетоксичных и малотоксичных соединений. Таким образом, разложение нефти — результат совместной деятельности гетеротрофных микроорганизмов и прибрежно-водных растений. Первые выступают как основные деструкторы и минерализаторы загрязняющих веществ, а вторые — как поглотители и потребители окисленных соединений.

Обычные методы очистки водоемов от нефтяных разливов основаны на физических и химических процессах, которые зачастую наносят больший вред водной экосистеме, чем сама нефть. В связи с этим возникает необходимость в совершенствовании или разработке экологически более безопасных способов, которые позволят не только очистить водную среду от НП, но и восстановить водную экосистему до ее исходного состояния.

Как показывает анализ научных публикаций за последние 10—15 лет, во всем мире контролируемое использование растений призвано сыграть важную роль в рекультивации и восстановлении загрязненных и деградировавших водных экосистем [8, 18, 49]. Метод фиторемедиации, который предполагает использование растений для детоксикации загрязненных участков и повышения безопасности трофической цепи путем фитостабилизации токсичных элементов представляется многообещающим в этом отношении [41, 66]. Он экологически оправдан и при этом экономически эффективен, но может потребовать больше времени, чем другие методы, поскольку основан на естественных процессах [52].

Изучение способности некоторых высших водных растений к аккумуляции НП из сточных вод показало, что после дополнительной очистки макрофитами (*Vallisneria spiralis* L., *Pistia stratiotes* L., *Lemna minor* L.) общая эффективность очистки нефтесодержащих стоков превышала 98% [26].

Биоинженерные сооружения, основанные на применении прибрежно-водных растений, позволяют сократить время очистки загрязненных стоков в 2—5 раз, а нефтяных загрязнений — уменьшить на 95—100% [9, 18].

Есть данные, свидетельствующие о перспективности высаживания макрофита *Ph. australis* для быстрого восстановления загрязненных нефтеносных песков [27]. В силу своих морфофункциональных особенностей, виды *Carex* (*C. atherodes* (Spreng.) и *C. utriculata* (Boott)) и *Triglochin maritima* L. рекомендуются для быстрого восстановления растительности торфяников, загрязненных нефтесодержащими стоками [57].

Сообщается об эффективности использования камыша *Scirpus maritimus* L. для восстановления донных отложений, загрязненных нефтью, причем как в случае недавнего, так и более старого загрязнения, которое с трудом

подавалось естественной деструкции в отсутствие растений [35]. Добавление неионных ПАВ и/или продуктов биоаугментации приводило к синергическому эффекту и усиливало потенциал рекультивации *S. maritimus* [36].

Аналогичный синергизм наблюдался в процессе деградации дизельного топлива камышом *S. triqueter* совместно с эпифитными бактериями (*Pseudomonas* sp.). Отмеченный эффект связывают с повышением ферментативной активности каталаз и дегидрогеназ в зоне роста корней растений [71].

Показано, что применение метода фиторемедиации для уменьшения степени нефтяного загрязнения сточной воды с использованием нефтотолерантных водных растений (*Ceratophyllum demersum* L., *Potamogeton crispus* L.) во многом основывается на стимуляции естественного гидробионтного сообщества макрофитов и активных культур микроорганизмов [17].

В трехлетнем эксперименте по использованию водных растений *Leersia hexandra* (Sw.), *Cyperus articulatus* L. и *Eleocharis palustris* (L.) Roem. & Schult. для удаления углеводов на загрязненных нефтью участках обнаружено, что в ризосфере *C. articulatus* плотность фосфор- и калий-усваивающих бактерий стимулировалась воздействием нефти. Выявлена также позитивная корреляция площади зарослей *C. articulatus* с удалением остатков нефти [64].

Проведена оценка эффективности использования сообществ пресноводных болотных растений (*Alternanthera philoxeroides* (Griseb.), *Panicum hemitomon* (Schult.), *Ph. australis*, *Sagittaria lancifolia* L.) для устранения последствий мелкомасштабных разливов нефти в условиях искусственных мезокосмов, при одновременном сведении к минимуму вторичных антропогенных воздействий. Как показал эксперимент, общий рост растений и продуктивность, а также степень деградации нефти были значительно выше в субстрате с низким содержанием органики, в аэрированных мезокосмах, содержащих либо *P. hemitomon*, либо *S. lancifolia* [38].

Для выяснения возможности применения *C. hirta* в технологиях очистки нефтезагрязненных вод и грунтов определено содержание органических осмолитиков (свободного пролина и сахаров) в корневищах и листьях растения. Показано, что *C. hirta* хорошо приспосабливается к произрастанию в местах, загрязненных нефтью, за счет повышения осмотического потенциала клеток, и может быть перспективным видом для фиторемедиации [45].

Исследовали перспективы использования свободноплавающих водных растений *P. stratiotes* и *E. crassipes* как экономически эффективных и экологически чистых сорбентов нефти. Методом сканирующей электронной микроскопии обнаружена многоуровневая морщинистая структура листа *P. stratiotes*, шероховатая поверхность листа *E. crassipes* и коробчатая структура стебля *E. crassipes*. Наличие естественных гидрофобных структур и испытания капиллярного поднятия подтвердили возможность использования названных растений для очистки загрязненных нефтью вод. Экспериментально показано, что сорбция нефти растениями является быстрым процессом, мало зависящим от температуры в диапазоне 5—35°C. Максимальная сорбционная емкость для различных НП достигала 5,1—7,6 г нефти на 1 г листь-

ев *P. stratiotes*, 3,1—4,8 г нефти на 1 г листьев и 10,6—11,7 г нефти — на 1 г стеблей *E. crassipes* [70].

Исследована деструкция нефтяных углеводородов в донных отложениях солевых маршей болотными растениями *J. maritimus* и *Ph. australis*. Оказалось, что оба растения и связанные с ними ризосферные микроорганизмы обладают значительным потенциалом деградации нефтяных углеводородов, достигающим 41% в зависимости от типа отложений и условий питания [62, 63]. Этот потенциал, по-видимому, зависит от степени развития корневой системы и бактериального разнообразия ризосферной микрофлоры, поскольку эффективность биodeградации тесно коррелировала с этими двумя параметрами. Наряду с этим отмечено, что более высокая доступность питательных веществ может препятствовать росту корней и отрицательно влиять на показатели деструкции углеводородов, что следует учитывать при разработке стратегий очистки [60].

Заключение

Углеводороды нефти оказывают прямое и косвенное токсическое воздействие на жизнедеятельность гидрофитов, проявляющееся как на клеточном, так и на экосистемном уровне.

В водоемах, особенно с хроническим нефтяным загрязнением, обнаружено значительное количество устойчивых форм микро- и макроводорослей и водных растений, способных обеспечить выживание видов при катастрофических разливах нефти.

Механизмы адаптации гидрофитов к нефтяному загрязнению не до конца изучены. Предполагается, что определяющую роль в ее формировании может играть создание симбиотических микробно-растительных сообществ, способных к эффективной деструкции углеводородов нефти и включению их в собственный метаболизм.

В силу своих морфофункциональных особенностей многие виды водных растений могут использоваться в фитотехнологиях ремедиации и оздоровления загрязненных нефтью и НП водных экосистем.

**

В оглядовій роботі узагальнено і проаналізовано нові наукові дані щодо наслідків нафтового забруднення водойм для вищої водної рослинності та водоростей. Розглянуто деякі аспекти їхнього функціонування, такі як стійкість і можливі механізми адаптації, потенційну здатність до біодеградації вуглеводнів нафти і перспективи використання у фітотехнологіях ремедіації та оздоровлення водних екосистем.

**

The new literature data on consequences of water bodies oil contamination for higher aquatic plants and algae are generalized in the review. Some aspects of their functioning such as stability and possible adaptation mechanisms, potential capacity for biodegradation of petroleum hydrocarbons and prospects use for aquatic ecosystems remediation and recovery are considered.

**

1. Белоусова Н. И., Шкидченко А. Н. Деструкция нефтепродуктов различной степени конденсации микроорганизмами при пониженных температурах // Прикл. биохимия и микробиология. — 2004. — Т. 40, № 3. — С. 312—316.
2. Воскобойников Г. М., Макаров М. В., Облучинская Е. Д. и др. Макрофиты Баренцева моря: биологические особенности и перспективы использования: Формирование основ современной стратегии природопользования в ЕвроАрктическом регионе. — Апатиты: КНЦ РАН, 2005. — С. 316—328.
3. Воскобойников Г. М., Пуговкин Д. В. О возможной роли *Fucus vesiculosus* в очистке прибрежных акваторий от нефтяного загрязнения // Вестн. Моск. техн. ун-та — 2012. — Т. 15, № 4. — С. 716—721.
4. Горбатюк Л. О., Шаповал Т. Н., Миронюк М. О., Арсан О. М. Некоторые аспекты нефтяного загрязнения водоёмов (обзор) // Гидробиол. журн. — 2008. — Т. 44, № 4. — С. 88—101.
5. Джура Н. М. Фізіологічні аспекти адаптації рослин *Carex hirta* L. до нафтового забруднення: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2007. — 20 с.
6. Карпин О. Л. Реакція антиоксидантної системи рослин *Carex hirta* L. та *Faba bona* Medic. (*Vicia faba* L.) в умовах нафтового забруднення ґрунту: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2010. — 20 с.
7. Карпин О., Цвілинюк О., Терек О. та ін. Антиоксидантна активність і вміст поліфенолів у рослинах *Carex hirta* L. та *Faba bona* Medic. (*Vicia faba* L.) за дії нафтового забруднення // Біол. студії. — 2009. — Т. 3, № 2. — С. 109—114.
8. Крот Ю. Г. Использование высших водных растений в биотехнологиях очистки поверхностных и сточных вод // Гидробиол. журн. — 2006. — Т. 42, № 1. — С. 47—58.
9. Кураков А. В., Ильинский В. В., Котелевцев С. В., Сагчиков А. П. Биоиндикация и реабилитация экосистем при нефтяных загрязнениях. — М.: Графикон, 2006. — 336 с.
10. Маркова О.С., Тлеулеева Э.В., Курочкина Т.Ф. Восприимчивость водной флоры к нефтяному загрязнению // Естественные науки. — 2010. — № 3 (32). — С. 41—44.
11. Миронов О. А., Муравьева И. П., Миронова Т. О. Нефтяное загрязнение берегов Севастополя [Электронный ресурс] // Екологічна безпека прибережної та шельфової зон та комплексне використання ресурсів шельфу. — 2012. — Вип. 26 (1). — С. 212—216.
12. Миронов О. Г. Бактериальная трансформация нефтяных углеводородов в прибрежной зоне моря // Мор. экол. журн. — 2002. — Т. 1, № 1. — С. 56—66.
13. Морозов Н. В. Экологическая биотехнология: очистка природных и сточных вод макрофитами. — Казань: Изд-во Казан. пед. ун-та, 2001. — 394 с.
14. Морозов Н. В. Эколого-биотехнологические пути формирования и управления качеством поверхностных вод (региональные аспекты): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — М., 2003. — 53 с.

15. Нечаева И. А. Биодegradация углеводов нефти психротрофными микроорганизмами-деструкторами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Пущино, 2009. — 24 с.
16. Осипова Е. С., Петухова Г. А. Особенности биохимических механизмов защиты у осоки острой при действии нефтяного загрязнения среды // Совр. проблемы науки и образования. — 2013. — № 5. URL: <https://www.science-education.ru/ru/article/view?id=10203>
17. Оспанова Ж. Х., Хантурин М. Р. Фиторемедиация нефтезагрязненной сточной воды // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. — 2010. — № 12 (118). — С. 74—77.
18. *Природні і штучні біоплато: фундаментальні та прикладні аспекти* / Ред.: Т. Л. Горбань, А. В. Круківська. — К.: Наук. думка, 2012. — 110 с.
19. Ратушняк А. А., Андreeва М. Г. Механизмы симбиотической связи высших водных растений с сопутствующей углеводород окисляющей микрофлорой // Гидробиол. журн. — 1998. — Т. 34, № 5. — С. 49—54.
20. Салманов М. А., Тальбылы А. Г., Гасанов Г. Ф. Биодеструкция нефтяных загрязнений на акватории морских месторождений // Гидробиол. журн. — 2014. — Т. 50, № 2. — С. 68—72.
21. Семенова Е. В., Шлыкова Д. С., Семенов А. М. и др. Бактерии-эпифиты бурых водорослей в утилизации нефти в экосистемах северных морей // Вестн. Моск. ун-та: Сер. 16. Биология. — 2009. — № 3. — С. 18—22.
22. Степаньян О. В. Морфо-функциональные перестройки у водорослей-макрофитов Баренцева моря под воздействием нефти и нефтепродуктов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Мурманск, 2003. — 32 с.
23. Степаньян О. В., Воскобойников Г. М. Влияние нефти и нефтепродуктов на морфофункциональные особенности морских макрофитов // Биология моря. — 2006. — Т. 32, № 4. — С. 241—248.
24. Терек О., Джура Н., Величко О., Яворська Н. Вміст аскорбінової кислоти в органах рослин осоки шершавої, адаптованих до нафтового забруднення ґрунту // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Біол. — 2007. — Вип. 42. — С. 133—137.
25. Тумайкина Ю. А., Туровская О. В., Игнатов В. В. Деструкция углеводов и их производных растительно-микробной ассоциацией на основе Элодеи канадской // Прикл. биохимия и микробиология. — 2008. — Т. 44, № 4. — С. 422—429.
26. Чачина С.Б., Гостева А.Н. Использование высших водных растений для доочистки канализационных сточных вод ОАО «Омскводоканал» // Омский науч. вестник. — 2012. — № 2 (114). — С. 203—207.
27. Armstrong S. A., Headley J. V., Peru K. M. et al. Phytotoxicity and naphthenic acid dissipation from oil sands fine tailings treatments planted with the emergent macrophyte *Phragmites australis* // J. Environ. Sci. Health. Part A: Tox. Hazard. Subst. Environ. Eng. — 2010. — Vol. 45, N 8. — P. 1008—1016.
28. Baek S. H., Son M., Shim W. J. Effects of chemically enhanced water-accommodated fraction of Iranian heavy crude oil on periphytic microbial communities in microcosm experiment // Bull. Environ. Contam. Toxicol. — 2013. — Vol. 90, N 5. — P. 605—610.
29. Barron M. G. Ecological impacts of the deepwater horizon oil spill: implications for immunotoxicity // Toxicol. Pathol. — 2012. — Vol. 40, N 2 — P. 315—320.

30. Beyer J., Trannum H. C., Bakke T. et al. Environmental effects of the Deepwater Horizon oil spill: a review // *Mar. Pollut. Bull.* — 2016. — Vol. 110, N 1. — P. 28-51.
31. Brussaard C. P., Peperzak L., Beggah S. et al. Immediate ecotoxicological effects of short-lived oil spills on marine biota // *Nat. Commun.* — 2016. — Vol. 4, N 7. — P. 1120—1126.
32. Cao Z., Liu X., Zhang X. et al. Short-term effects of diesel fuel on rhizosphere microbial community structure of native plants in Yangtze estuarine wetland // *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* — 2012. — Vol. 19, N 6. — P. 2179—2185.
33. Carrera-Martinez D., Mateos-Sanz A., Lopez-Rodas V., Costas E. Adaptation of microalgae to a gradient of continuous petroleum contamination // *Aquat. Toxicol.* — 2011. — Vol. 101, N 2. — P. 342—350.
34. Chronopoulou P. M., Sanni G. O., Silas-Olu D. I. et al. Generalist hydrocarbon-degrading bacterial communities in the oil-polluted water column of the North Sea // *Microb. Biotechnol.* — 2015. — Vol. 8, N 3. — P. 434—447.
35. Couto M. N., Basto M. C., Vasconcelos M. T. Suitability of different salt marsh plants for petroleum hydrocarbons remediation // *Chemosphere.* — 2011. — Vol. 84, N 8. — P. 1052—1057.
36. Couto M. N., Basto M. C., Vasconcelos M. T. Suitability of *Scirpus maritimus* for petroleum hydrocarbons remediation in a refinery environment // *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* — 2012. — Vol. 19, N 1. — P. 86—95.
37. Crowe A. U., Han B., Kermode A. R. et al. Effects of oil sands effluent on cattail and clover: photosynthesis and the level of stress proteins // *Environ. Pollut.* — 2001. — Vol. 113, N 3. — P. 311—322.
38. Dowty R. A., Shaffer G.P., Hester M.W. et al. Phytoremediation of small-scale oil spills in fresh marsh environments: a mesocosm simulation // *Mar. Environ. Res.* — 2001. — Vol. 52, N 3. — P. 195—211.
39. Fleeger J. W., Carman K. R., Nisbet R. M. Indirect effects of contaminants in aquatic ecosystems // *Sci. Total. Environ.* — 2003. — Vol. 317, N 1—3. — P. 207—233.
40. Fragoso Ados Santos H., Duarte G. A., Rachid C. T. et al. Impact of oil spills on coral reefs can be reduced by bioremediation using probiotic microbiota // *Sci. Rep.* — 2015. — Vol. 5. — P. 1826—1828.
41. Gerhardt K. E., Gerwing P. D., Greenberg B. M. Opinion: Taking phytoremediation from proven technology to accepted practice // *Plant Sci.* — 2017. — Vol. 256. — P. 170—185.
42. Headley J.V., Du J. L., Peru K. M. et al. Evaluation of algal phytodegradation of petroleum naphthenic acids // *J. Environ. Sci. Health. Part A: Tox. Hazard. Subst. Environ. Eng.* — 2008. — Vol. 43, N 3. — P. 227—232.
43. Judy C. R., Graham S. A., Lin Q. et al. Impacts of Macondo oil from Deepwater Horizon spill on the growth response of the common reed *Phragmites australis*: a mesocosm study // *Mar. Pollut. Bull.* — 2014. — Vol. 79, N 1—2. — P. 69—76.
44. Jurelevicius D., Alvarez V. M., Marques J. M. et al. Bacterial community response to petroleum hydrocarbon amendments in freshwater, marine, and hypersaline water-containing microcosms // *Appl. Environ. Microbiol.* — 2013. — Vol. 79, N 19 — P. 5927—5935.

45. Korovetska H., Tsvilynjuk O., Terek O. Evaluation of crude oil contaminated soil on the content of proline and soluble sugars in sedge (*Carex hirta* L.) plant // Біол. студії. — 2009. — 3, № 2. — С. 115—122.
46. Lin Q., Mendelssohn I. A., Graham S. A. et al. Response of salt marshes to oiling from the Deepwater Horizon spill: implications for plant growth, soil surface-erosion, and shoreline stability // Sci. Total. Environ. — 2016. — Vol. 557—558, N 1. — P. 369—377.
47. Liu X., Wang Z., Zhang X. et al. Degradation of diesel-originated pollutants in wetlands by *Scirpus triqueter* and microorganisms // Ecotoxicol. Environ. Saf. — 2011. — Vol. 74, N 7. — P. 1967—1972.
48. Lopes A., Piedade M. T. Experimental study on the survival of the water hyacinth (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms — Pontederiaceae) under different oil doses and times of exposure // Environ. Sci. Pollut. Res. Int. — 2014. — Vol. 21, N 23. — P. 13503—13511.
49. Mahmood Q., Pervez A., Zeb B. S. et al. Natural treatment systems as sustainable ecotechnologies for the developing countries // Biomed. Res. Int. — 2013. — P. 7963—7973.
50. Meckenstock R. U., von Netzer F., Stumpp C. et al. Oil biodegradation. Water droplets in oil are microhabitats for microbial life // Science. — 2014. — Vol. 345 (6197). — P. 673—676.
51. Moreira I. T., Oliveira O. M., Triguis J. A. et al. Phytoremediation in mangrove sediments impacted by persistent total petroleum hydrocarbons (TPH's) using *Avicennia schaueriana* // Mar. Pollut. Bull. — 2013. — Vol. 67, N 1—2. — P. 130—136.
52. Ndimele P. E. A review on the phytoremediation of petroleum hydrocarbon // Pak. J. Biol. Sci. — 2010. — Vol. 13, N 15. — P. 715—722.
53. Nie M., Lu M., Yang Q. et al. Plants' use of different nitrogen forms in response to crude oil contamination // Environ. Pollut. — 2011. — Vol. 159, N 1. — P. 157—163.
54. Nie M., Yang Q., Jiang L. F. et al. Do plants modulate biomass allocation in response to petroleum pollution? // Biol. Lett. — 2010. — Vol. 6, N 6. — P. 811—814.
55. Nikolopoulou M., Pasadakis N., Kalogerakis N. Evaluation of autochthonous bioaugmentation and biostimulation during microcosm-simulated oil spills // Mar. Pollut. Bull. — 2013. — Vol. 72, N 1. — P. 165—173.
56. Phillips L. A., Armstrong S. A., Headley J. V. et al. Shifts in root-associated microbial communities of *Typha latifolia* growing in naphthenic acids and relationship to plant health // Int. J. Phytoremediation. — 2010. — Vol. 12, N 8. — P. 745—760.
57. Pouliot R., Rochefort L., Graf M. D. Impacts of oil sands process water on fen plants: implications for plant selection in required reclamation projects // Environ. Pollut. — 2012. — Vol. 167. — P. 132—137.
58. Ramadass K., Megharaj M., Venkateswarlu K., Naidu R. Sensitivity and antioxidant response of *Chlorella* sp. MM3 to used engine oil and its water accommodated fraction // Bull. Environ. Contam. Toxicol. — 2016. — Vol. 97, N 1. — P. 71—77.
59. Ramadass K., Megharaj M., Venkateswarlu K., Naidu R. Toxicity and oxidative stress induced by used and unused motor oil on freshwater microalga, *Pse-*

- udokirchneriella subcapitata* // Environ. Sci. Pollut. Res. Int. — 2015. — Vol. 22, N 12. — P. 8890—8901.
60. Ribeiro H., Almeida C. M., Magalhães C. et al. Salt marsh sediment characteristics as key regulators on the efficiency of hydrocarbons bioremediation by *Juncus maritimus* rhizospheric bacterial community // Environ. Sci. Pollut. Res. Int. — 2015. — Vol. 22, N 1. — P. 450—462.
61. Ribeiro H., Almeida C. M., Mucha A. P., Bordalo A. A. Influence of different salt marsh plants on hydrocarbon degrading microorganisms abundance throughout a phenological cycle // Int. J. Phytoremediation. — 2013. — Vol. 15, N 8. — P. 715—728.
62. Ribeiro H., Mucha A. P., Almeida C. M., Bordalo A. A. Bacterial community response to petroleum contamination and nutrient addition in sediments from a temperate salt marsh // Sci. Total. Environ. — 2013. — Vol. 458—460. — P. 568—576.
63. Ribeiro H., Mucha A. P., Almeida C. M., Bordalo A. A. Potential of phytoremediation for the removal of petroleum hydrocarbons in contaminated salt marsh sediments // J. Environ. Manage. — 2014. — Vol. 137, N 1. — P. 10—15.
64. Rivera-Cruz Mdel C., Trujillo-Narciso A., Trujillo-Rivera E. A. et al. Natural attenuation of weathered oil using aquatic plants in a farm in Southeast Mexico // Int. J. Phytoremediation. — 2016. — Vol. 18, N 9. — P. 877—884.
65. Sauret C., Christaki U., Moutsaki P. et al. Influence of pollution history on the response of coastal bacterial and nanoeukaryote communities to crude oil and biostimulation assays // Mar. Environ. Res. — 2012. — Vol. 79. — P. 70—78.
66. Schwitzguübel J. P., Comino E., Plata N., Khalvati M. Is phytoremediation a sustainable and reliable approach to clean-up contaminated water and soil in Alpine areas? // Environ. Sci. Pollut. Res. Int. — 2011. — Vol. 18, N 6. — P. 842—856.
67. Sung K., Kim K. S., Park S. Enhancing degradation of total petroleum hydrocarbons and uptake of heavy metals in a wetland microcosm planted with *Phragmites communis* by humic acids addition // Int. J. Phytoremediation. — 2013. — Vol. 15, N 6. — P. 536—549.
68. Wernick B. G., de Bruyn A. M., Patterson L., Chapman P. M. Effects of an oil spill on the regrowth of emergent vegetation in a northern Alberta Lake // Arch. Environ. Contam. Toxicol. — 2009. — Vol. 57, N 4. — P. 697—706.
69. Woodworth A. P., Frank R. A., McConkey B. J., Müller K. M. Toxic effects of oil sand naphthenic acids on the biomass accumulation of 21 potential phytoplankton remediation candidates // Ecotoxicol. Environ. Saf. — 2012. — Vol. 86. — P. 156—161.
70. Yang X., Chen S., Zhang R. Utilization of two invasive free-floating aquatic plants (*Pistia stratiotes* and *Eichhornia crassipes*) as sorbents for oil removal // Environ. Sci. Pollut. Res. Int. — 2014. — Vol. 21, N 1. — P. 781—786.
71. Zhang X., Chen L., Liu X. et al. Synergic degradation of diesel by *Scirpus triquetus* and its endophytic bacteria // Environ. Sci. Pollut. Res. Int. — 2014. — Vol. 21, N 13. — P. 8198—8205.