



## СРАВНЕНИЕ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ НА НЕФТЯНОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ

Высоцкая Л.Б., Архипова Т.Н., Кузина Е.В., Рафикова Г.Ф.,  
Ахтямова З.А., Иванов Р.С., Тимергалина Л.Н., \*Кудоярова Г.Р.

Уфимский институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Россия, 450054, Уфа,  
Проспект Октября, 69, \*E-mail: [guzel@anrb.ru](mailto:guzel@anrb.ru)

### Резюме

При загрязнении почвы нефтью наиболее целесообразным решением проблемы ее очистки является применение биологических технологий. Известно, что различные виды растений способны поглощать из почвы загрязнители (поллютанты), концентрировать или разрушать их при помощи выделяемых корневых ферментов, особенно в симбиозе с микроорганизмами. В данной работе была проведена оценка устойчивости растений овса, ячменя, суданской травы, гороха посевного, костра безостого, овсяницы луговой, клевера лугового и ежи сборной к присутствию в почве углеводородов нефти в различных концентрациях. В лабораторных условиях выявлены особенности их реагирования на стрессовые условия. У большинства растений изученных видов обнаружено подавление прорастания и роста, снижение эвапотранспирации и изменение параметров фотосинтеза (максимальный (Fv/Fm) и эффективный (Y (II)) квантовый выход фотосистемы II и нефотохимическое тушение (NPQ)). Для каждого вида растений были выявлены особенности проявления негативного воздействия присутствия нефти в почве. Так, растения костра безостого проявляли относительно высокую способность к накоплению биомассы, но плохо прорастали, растения ячменя проявляли относительно высокую скорость роста, но затем на их листьях довольно быстро появлялись некротические пятна. Наиболее устойчивыми по всем изученным показателям проявили себя растения овса, но, тем не менее, в конце эксперимента у них наблюдали подсыхание кончиков листьев. Полученные результаты свидетельствуют о том, что при загрязнении почвы нефтью подавление роста растений может быть связано, прежде всего, с нарушением водного обмена, который приводит к подавлению роста клеток побега и уменьшению площади фотоассимилирующих органов (листьев). Сравнение реакции ряда видов растений на нефтезагрязнение показало, что у каждого из них проявлялись признаки преимущественного нарушения того или иного процесса, которые могли снижать эффективность участия растений в фиторемедиации.

**Ключевые слова:** овёс *Avena sativa*, ячмень *Hordeum vulgare*, суданская трава *Sorghum drummondii*, горох посевной *Pisum sativum*, костёр безостый *Bromus inermis*, овсяница луговая *Festuca pratensis*, клевер луговой *Trifolium pratense*, ежа сборная *Dactylis glomerata*, нефтяное загрязнение, рост

**Цитирование:** Высоцкая Л.Б., Архипова Т.Н., Кузина Е.В., Рафикова Г.Ф., Ахтямова З.А., Иванов Р.С., Тимергалина Л.Н., Кудоярова Г.Р. Сравнение реакции растений различных видов на нефтяное загрязнение // Биомика. 2019. Т.11(1). С. 86 – 100. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2019-06

## COMPARISON OF RESPONSES OF DIFFERENT PLANT SPECIES TO OIL POLLUTION

Vysotskaya LB, Arkhipova T.N., Kuzina E.V., Rafikova GF,  
Akhtyamova Z.A., Ivanov R.S., Timergalina L.N., \*Kudoyarova G.R.

Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Centre, RAS,  
Russia, 450054, Ufa, Prospekt Oktyabrya, 69, \*E-mail: [guzel@anrb.ru](mailto:guzel@anrb.ru)

### Resume

The most appropriate solution of the problem of remediation of soil contamination with petroleum is the use of biological technologies. Different plant species are known to be able to absorb pollutants from the soil, concentrate or destroy them with the help of secreted root enzymes, especially in symbiosis with microorganisms. In this work, the stability of plants of oats, barley, Sudan grass, peas, bromegrass, meadow fescue, clover and couch grass in the presence of petroleum hydrocarbons in various concentrations in the soil was studied under the laboratory conditions. In most plants of the studied species, inhibition of germination and growth, reduction of evapotranspiration and changes of photosynthesis parameters (maximum (Fv/Fm) and effective (Y (II)) quantum yield of photosystem II and nonphotochemical quenching (NPQ)) were detected. For each plant species, the features of the negative impact of the presence of oil in the soil were identified. Thus, plants of bromegrass showed a relatively high ability to accumulate biomass, but they had problems with germination, barley plants showed relatively high growth rate, but then their leaves were quite quickly covered with necrotic spots. The most stable, according to all the studied parameters, proved to be oat plants, but, nevertheless, at the end of the experiment we observed drying of the leaves tips. Our results indicate that under conditions of soil pollution with oil, inhibition of plant growth can be primarily associated with disturbance of water relations, which leads to the suppression of the growth of shoot cells and a decrease in the area of photo-assimilating organs (leaves). Comparison of the reaction of a number of plant species to oil pollution showed that each of them showed signs of a predominant disturbance of a process that could reduce the effectiveness of plant participation in phytoremediation.

**Keywords:** oats *Avena sativa*, barley *Hordeum vulgare*, sudangrass *Sorghum × drummondii*, peas *Pisum sativum*, bromegrass *Bromus inermis*, meadow fescue grass *Festuca pratensis*, clover *Trifolium pratense*, couch grass *Dactylis glomerata*, oil pollution, growth.

**Citation:** Vysotskaya L.B., Arkhipova T.N., Kuzina E.V., Rafikova G.F., Akhtyamova Z.A., Ivanov R.S., Timergalina L.N., Kudoyarova G.R. Comparison of responses of different plant species to oil pollution. *Biomics*. 2019. T.11(1). P. 86 – 100. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2019-06

### Введение

Функционирование нефтедобывающей и нефтеперерабатывающей промышленности сопряжено с глобальным загрязнением окружающей среды углеводородами, токсичными для растений, животных и человека [Afzal et al., 2014; Fox et al., 2016; Arellano et al., 2017; Varjani et al., 2018], поэтому задача разработки и внедрения эффективных способов очистки и восстановления нефтезагрязненных территорий очень актуальна. Наиболее экологически чистым и экономически целесообразным решением данной проблемы является применение биологических технологий. Растения способны поглощать из почвы загрязнители (поллютанты), концентрировать и разрушать их [Khoamnejadian et al., 2013]. Их корни при помощи выделяемых ферментов осуществляют деградацию органических субстратов, находящихся в почве. Например, присутствующие в составе корневых экссудатов оксидоредуктазы участвуют в разложении полициклических ароматических углеводородов, как нативных, так и их микробных метаболитов [Muratova et al., 2015]. Еще более важным свойством растений является их способность повышать активность в почве ризобактерий деструкторов нефти [Kamath et al., 2004]. При поступлении нефти в почву содержание в ней таких бактерий снижается, а растения

способствуют увеличению их количества. Корни растений образуют экологическую нишу для колонизации микроорганизмами и выделяют экссудаты, содержащие ферменты, сахара, аминокислоты, органические кислоты, т.е. субстрат для роста гетеротрофных организмов. Эти вещества создают оптимальные условия существования и размножения микроорганизмов, количество которых в ризосфере намного выше, чем в окружающей почве [Fan et al., 2008; Khan et al., 2013; Kitamura, Maranhão, 2016]. Развитие корневой системы также увеличивает пористость почвы, что способствует массовому переносу субстрата и акцепторов электронов в процессе деструкции нефтезагрязнений [Gkorezis et al., 2016]. Микроорганизмы, в свою очередь, увеличивают катаболическую активность в ризосфере и могут интенсифицировать 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 [Логоинов и др. (Loginov et al.), 2016; Четвериков, Логоинов (Chetverikov, Loginov), 2005; Асабина и др. (Asabina et al.), 2009; Максимов и др. (Maksimov et al.), 2015; Duca et al., 2014; Panhwar et al., 2014; Chowdhury et al.,

2015; Ijaz et al., 2015; Van Dam et al., 2016]. Таким образом, взаимодействие растений и микроорганизмов в загрязненной нефтью почве представляется хорошим примером взаимовыгодного симбиоза. Вместе с тем, механизм взаимодействия растений и микроорганизмов в процессе деструкции нефти остается не до конца понятным. Так слабо изучена относительная роль детоксикации углеводов нефти под влиянием бактерий и продукции ими гормонов в процессе их роста стимулирующего действия на растения. Цель данной работы состояла в оценке устойчивости ряда видов растений к присутствию в почве углеводов нефти, выявлению особенностей их реагирования на стрессовые условия и отборе видов для дальнейшего изучения их взаимодействия с ризосферными микроорганизмами - деструкторами нефти в процессе фиторемедиации нефтяных загрязнений.

#### Материалы и методы

Объектом исследования были растения следующих видов: овса *Avena sativa* L. сорта Конкур, ячменя *Hordeum vulgare* L. сорта Челябинский 99, суданской травы *Sorghum × drummondii* сорта Чишминская ранняя, гороха посевного *Pisum sativum* L. сорта Чишминский 229, костра безостого *Bromus inermis* Leyss сорта Чишминский 3, овсяницы луговой *Festuca pratensis* Huds. сорта Уфимка, клевера лугового *Trifolium pratense* L. сорта Ранний 2 и ежи сборной *Dactylis glomerata* L.

Растения выращивали при освещении светильником, составленным из красных (650 нм), синих (470 нм) и белых светодиодов (с соотношением 5:1:1) при плотности потока фотонов ФАР 240 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>, 14-часовом фотопериоде и температуре 22-26°C. Семена растений костра безостого, овсяницы луговой, клевера лугового и ежи сборной, а также проростки ячменя, овса, суданской травы и гороха размещали в сосудах с почвой весом около 0,82 кг. На дне сосудов для дренажа размещали слой гальки 2 см, отделяя его от почвы 2-слойным куском марли для предотвращения перемешивания почвы и гравия и ухудшения воздушного режима почвы, также с этой целью использовали стеклянные трубочки, вставленные в слой дренажа. Воздушно-сухую равномерно измельченную и просеянную через сито (диаметр отверстий 0,3-0,5 см) почву перемешивали с добавлением 10% песка по массе. Далее к этой смеси добавляли навеску нефти соответствующую 4%, 8% и 12% и равномерно перемешивали в течение 20 минут. В качестве контроля служили растения, которые росли на незагрязненной нефтью почве. Влажность поддерживали на уровне 60-80% от полной влагоемкости, поливая растения каждый день. Перед поливом и после него взвешивали сосуды с растениями для определения эвапотранспирации. Оценивали

количество проросших и выживших растений, в конце эксперимента измеряли массу побегов и корней растений. Продолжительность выращивания растений разных видов была неодинаковой. В случае ячменя она составила 11 дней, поскольку к концу этого срока на листьях ячменя появились некротические пятна, а растения гороха, ячменя и суданской травы росли в присутствии нефти 17 суток. Экспозиция растений овса была еще более длительной из-за того, что у выживших растений долго не проявлялось визуальных признаков токсичности нефти. Массу и количество выживших растений у костра безостого, овсяницы луговой, клевера лугового и ежи сборной определяли через 34 дня после посадки. Кроме того, количество проросших растений оценивали через 11 дней после посадки.

Измерения флуоресценции хлорофилла интактных листьев, проводили с помощью флуориметра Junior PAM («Walz», Германия) с использованием программы WinControl 3. Перед измерениями растения выдерживали 30 мин в темноте и при включении низкоинтенсивного модулированного света регистрировали уровень флуоресценции (F<sub>0</sub>). После подачи вспышки насыщающего света листья освещали актиничным светом (т.е. способным вызвать фотохимические реакции фотосинтеза) лампы флуориметра, и при достижении стационарного уровня флуоресценции вновь подавали вспышку насыщающего света. Вычисляли максимальный фотохимический квантовый выход фотосистемы 2 по формуле:  $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ ; эффективный квантовый выход фотосистемы 2 по формуле:  $Y_P = (F'_m - F')/F'_m$  и коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции по формуле:  $NPQ = (F'_m / F_m) - 1$ , в которых F<sub>m</sub> – максимальная величина выхода флуоресценции хлорофилла в адаптированных к темноте листьях в ответ на вспышку насыщающего света, F<sub>0</sub> – минимальная величина выхода флуоресценции хлорофилла при включении низкоинтенсивного модулированного света в адаптированных к темноте листьях, F'<sub>m</sub> – максимальная величина выхода флуоресценции во время насыщающей вспышки, созданной на фоне постоянно действующего света, F' – выход флуоресценции хлорофилла при освещении листа постоянным действующим светом (относительные единицы).

Работа была выполнена с использованием оборудования ЦКП «Агидель».

#### Результаты

Загрязнение нефтью подавляло прорастание семян у растений костра безостого, овсяницы луговой, клевера лугового и ежи сборной и ее действие усиливалось с увеличением концентрации загрязнителя (Табл. 1 и 2).

Таблица 1.

Морфологические показатели растений овса посевного, ячменя, суданской травы, гороха посевного, которые росли в почве без нефти (контроль) и с разной ее концентрацией (4, 8, 12%).

Table 1. Morphological parameters of oats, barley, sudangrass and peas plants, grown in soil without oil (control) or with different oil concentrations (4, 8, 12%).

|                                   | Всхожесть Germination | Всхожесть, % от контроля Germination, % of control | Масса побега, мг Shoot mass, mg | Масса корня, мг Root mass, mg | Масса растения, мг Plant mass, mg | Корень/побег Root/shoot ratio | Длина листьев, мм Leaf length, mm |        |                         |       |
|-----------------------------------|-----------------------|--|---------------------------------|-------------------------------|-----------------------------------|-------------------------------|-----------------------------------|--------|-------------------------|-------|
|                                   |                       |  |                                 |                               |                                   |                               | 1                                 | 2      | 3                       | 4     |
| <b>ОВЕС OATS</b>                  |                       |  |                                 |                               |                                   |                               |                                   |        |                         |       |
| Конт-роль control                 | 18                    | 100  | 315±38                          | 63±3                          | 378±40                            | 0,3                           | 133±15                            | 224±20 | 215±14                  | 106±8 |
| 4%                                | 18                    | 100  | 142±13                          | 100±2                         | 242±14                            | 0,8                           | 144±10                            | 161±16 | 117±16                  | 48±4  |
| 8%                                | 18                    | 100  | 137±17                          | 82±2                          | 220±17                            | 1,1                           | 130±7                             | 172±14 | 102±11                  | нет   |
| 12%                               | 8                     | 44   | 96±15                           | 47±6                          | 143±16                            | 0,9                           | 115±5                             | 154±8  | 71±1                    | нет   |
| <b>ЯЧМЕНЬ BARLEY</b>              |                       |  |                                 |                               |                                   |                               |                                   |        |                         |       |
| Конт-роль control                 | 25                    | 100  | 270±17                          | 100±16                        | 370                               | 0,37                          | 195±5                             | 253±6  |                         |       |
| 4%                                | 25                    | 100  | 130±16                          | 100±18                        | 230                               | 0,77                          | 140±4                             | 113±6  |                         |       |
| 8%                                | 22                    | 88   | 110±27                          | 110±23                        | 220                               | 1,00                          | 129±7                             | 100±5  |                         |       |
| 12%                               | 16                    | 64   | 110±26                          | 90±14                         | 200                               | 0,82                          | 122±7                             | 96±7   |                         |       |
| <b>СУДАНСКАЯ ТРАВА SUDANGRASS</b> |                       |  |                                 |                               |                                   |                               |                                   |        |                         |       |
| Конт-роль control                 | 35                    | 100  | 24±9                            | 81±13                         | 105                               | 0,30                          | 97±3                              | 184±5  | 111±4                   |       |
| 4%                                | 35                    | 100  | 19±8                            | 46±7                          | 65                                | 0,41                          | 68±2                              | 76±4   |                         |       |
| 8%                                | 25                    | 71   | 11±7                            | 26±12                         | 37                                | 0,42                          | 39±4                              | 44±4   |                         |       |
| 12%                               | 15                    | 43   | 6±4                             | 14±7                          | 20                                | 0,43                          | 27±4                              |        |                         |       |
| <b>ГОРОХ PEAS</b>                 |                       |  |                                 |                               |                                   |                               | Длина побега Shoot length         |        | Длина корня Root length |       |
| Конт-роль control                 | 20                    | 100  | 619±39                          | 1400±67                       | 2019                              | 0,44                          | 356±15                            |        | 143±19                  |       |
| 4%                                | 20                    | 100  | 663±32                          | 766±17                        | 1429                              | 0,87                          | 285±10                            |        | 96±12                   |       |
| 8%                                | 19                    | 95   | 724±26                          | 811±26                        | 1535                              | 0,89                          | 287±16                            |        | 102±12                  |       |
| 12%                               | 10                    | 50   | 166±78                          | 220±67                        | 386                               | 0,75                          | 36±9                              |        | 36±10                   |       |

Минимальная концентрация нефти не влияла на прорастание овсяницы и снижала прорастание у остальных видов растений до 89 % у ежи сборной и 59% у клевера. Причем процент выживших растений увеличивался на 10% на 34-е сутки по сравнению с одиннадцатыми у ежи сборной и клевера и снижался – у костра безостого. На фоне промежуточной концентрации (8% нефти) загрязнителя процент прорастания колебался от 79% у ежи сборной до 14% у костра безостого. При этом уровне загрязнения процент выживших растений снижался от 11-го дня к 34-му у всех видов растений, кроме ежи сборной. В конце эксперимента максимальная концентрация нефти (12%) полностью подавляла прорастание семян всех видов растений, за исключением овсяницы, прорастание которой в целом было относительно устойчивым к загрязнению. Кроме того, в связи с тем, что при воздействии 12% нефти в горшках с ней погибли все растения (ежа, клевер, костер) или осталось их слишком мало (овес, ячмень, суданская трава, горох, овсяница) (табл. 1 и 2, рис.1), измерение их

эвапотранспирации и фотосинтеза мы посчитали нецелесообразным. Масса целого растения проросших растений была на 60-70% меньше, чем в контроле на фоне минимальной концентрации нефти, и на 80-90 % ниже контроля при максимальном уровне загрязнения. Исключение составили растения костра безостого, у которых масса побегов проросших растений была на уровне 60 и 44% по сравнению с контролем на фоне минимальной и промежуточной концентрации нефти, снижаясь на 40 и 56%, соответственно. Хотя костер и овсяница были более устойчивыми к присутствию нефти, чем остальные два изученных в этом опыте вида, что проявлялось у первого из них в способности поддерживать накопление биомассы побега, а у второго вида - в способности к прорастанию и выживанию. Но все эти растения отличались медленным ростом и не были перспективными, по крайней мере, как модель для изучения взаимодействия растений и ростстимулирующих бактерий - нефтеструктуров.

Таблица 2.

Морфологические показатели растений ежи сборной, клевера лугового, костра безостого, овсяницы луговой, которые росли в почве без нефти (контроль) и с разной ее концентрацией (4, 8, 12%).

Table 2. Morphological parameters of couch grass, clover, bromegrass, meadow fescue grass plants, grown in soil without oil (control) or with different oil concentrations (4, 8, 12%).

|                                       |    | Количество растений, шт.<br>Number of plants, each |                  | Всхожесть, % от контроля<br>Germination, % of control |                  | Сырая масса растений через 34 суток (побег+корень), мг/растение<br>Fresh weight of plants after 34 days, mg/plant | Длина листьев через 34 суток, мм<br>Leaf length after 34 days, mm |
|---------------------------------------|----|--|------------------|---|------------------|---|---|
|                                       |    | 11 суток<br>Days                                   | 34 суток<br>Days | 11 суток<br>Days                                      | 34 суток<br>Days |   |   |
| <b>ЕЖА COUCH GRASS</b>                |    |  |                  |   |                  |   |   |
| Контроль control                      |    | 19   | 27               | 100   | 100              | 46±2  | 166±5   |
| содержание нефти, %<br>oil content, % | 4  | 14   | 24               | 74  | 89               | 16,4±0,4  | 99±4  |
|                                       | 8  | 15   | 21               | 79  | 79               | 11±1,0  | 81±3  |
|                                       | 12 | 0  | 0                | 0   | 0                |   |   |
| <b>КЛЕВЕР CLOVER</b>                  |    |  |                  |   |                  |   |   |
| Контроль control                      |    | 69   | 49               | 100   | 100              | 36,7±0,6  | См. на рис. 1.<br>Look at fig.1.                                  |
| содержание нефти, %<br>oil content, % | 4  | 31   | 29               | 45  | 59               | 11,3±0,6  |   |
|                                       | 8  | 29   | 11               | 42  | 22               | 3,7±1,3   |   |
|                                       | 12 | 19   | 0                | 27  | 0                |   |   |
| <b>КОСТЕР BROMEGRASS</b>              |    |  |                  |   |                  |   |   |
| контроль                              |    | 27   | 57               | 100   | 100              | 72,6±0,5  | 208±6   |
| содержание нефти, %<br>oil content, % | 4  | 35   | 43               | 130   | 75               | 43,8±0,5  | 110±3   |
|                                       | 8  | 11   | 8                | 41  | 14               | 32,2±0,7  | 106±7   |
|                                       | 12 | 4  | 0                | 15  | 0                | 0   | 0   |
| <b>ОВСЯНИЦА MEADOW FESCUE GRASS</b>   |    |  |                  |   |                  |   |   |
| контроль                              |    | 22   | 40               | 100   | 100              | 44,4±0,7  | 183±7   |
| содержание нефти, %<br>oil content, % | 4  | 22   | 47               | 100   | 117              | 16,7±0,2  | 87±3  |
|                                       | 8  | 19   | 21               | 86  | 52               | 9,8±0,7   | 72±4  |
|                                       | 12 | 1  | 9                | 4   | 22               | 3,5±1,9   | 65±8  |

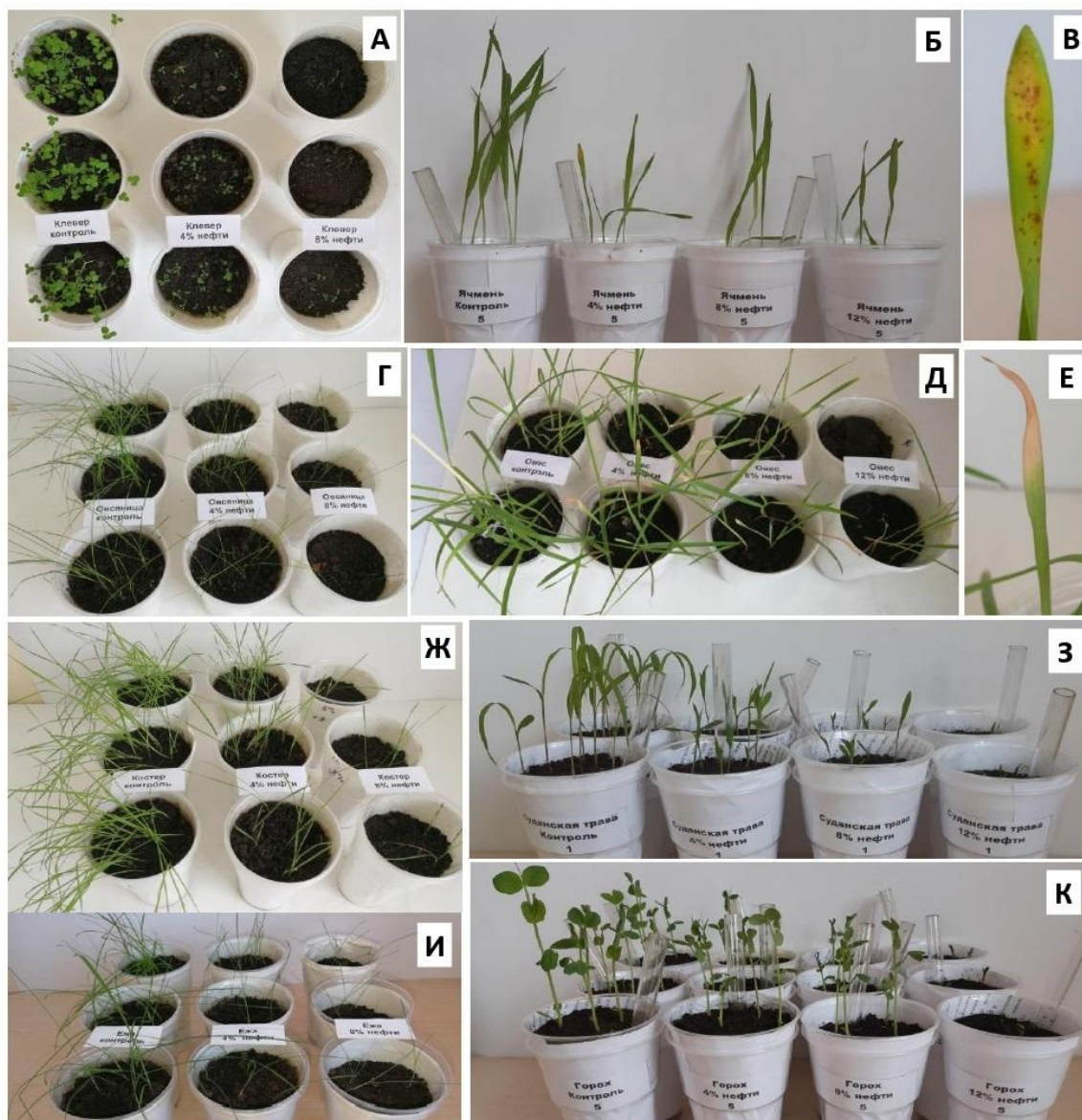


Рис.1. Фотографии растений клевера (А), ячменя (Б) и его листа (В), овсяницы луговой (Г), овса посевного (Д) и его листа (Е), костра безостого (Ж), суданской травы (З), ежи сборной (И) и гороха посевного (К), которые росли в почве без нефти (Контроль) и с разной ее концентрацией (4, 8, 12%).

Fig. 1. Photos of plants: clover (A), barley (Б) and it leaf (B), meadow fescue grass (Г), oats (Д) and it leaf (E), bromegrass (Ж), sudangrass (З), couch grass (И), and peas (К), grown in soil without oil (control) or with different oil concentrations (4, 8, 12%).

Фотографии растений, которые росли в почве без нефти и с разной ее концентрацией представлены на рис. 1. Минимальная концентрация нефти (4%) не влияла на выживаемость посаженных проростков изученных растений. 100% проростков овса выжили также на фоне промежуточной концентрации нефти (8%). У остальных трех видов процент выживших растений снизился на фоне 8% нефти до 95, 88 и 71% у гороха, ячменя и суданской травы, соответственно. На фоне максимального загрязнения выжило от 43 до 50% растений; исключение составил ячмень, у которого

осталось в живых 64% растений. Вместе с тем, следует заметить, что процент выживших растений у ячменя оценивали лишь через 11 дней, поскольку к этому времени на листьях его проростков под влиянием загрязнителя появлялись некротические пятна (см. рис. 1В), что указывает на снижение устойчивости растений этого вида по мере увеличения длительности воздействия. У растений овса подсыхание кончиков листьев проявлялось лишь после более длительного роста на почве, содержащей нефть (рис. 1Е).

Ростовые реакции растений на нефтезагрязнение

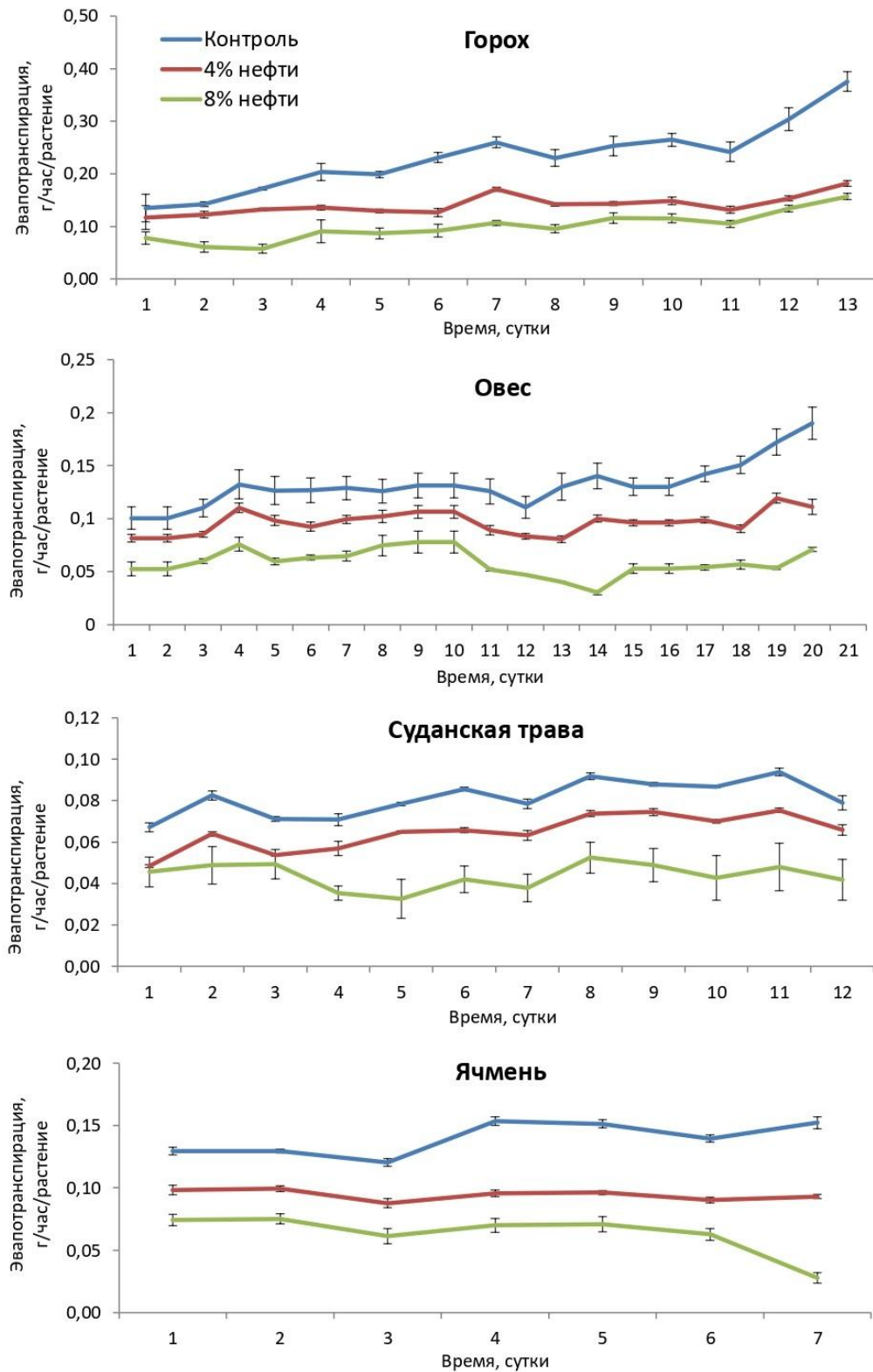


Рис.2. Динамика эвапотранспирации с момента появления всходов растений ячменя, овса, суданской травы и гороха, которые росли без нефти в почве (контроль) и с разной ее концентрацией (4 и 8%).  
 Fig.2. Evapotranspiration dynamics after germination of barley, oats, sudangrass and peas grown without oil in the soil (control) and with different oil concentrations (4 and 8%).

Накопление массы побега и удлинение листьев замедлялось под влиянием загрязнения. На фоне минимальной концентрации загрязнителя масса снижалась примерно в 2 раза (масса побега составила 57% у суданской травы и 48% - у ячменя по сравнению с контролем). Удлинение стебля у гороха замедлилось в меньшей степени, чем накопление массы под влиянием контаминации, и длина и масса составили от 80 до 70% от контроля, соответственно.

Накопление массы корней снижалось под влиянием загрязнения почвы нефтью гораздо реже, чем масса надземной массой. У растений ячменя и гороха на фоне минимальной и промежуточной концентрации нефти масса корней не снижалась вообще, а у овса она даже возрастала по сравнению с контролем. В результате соотношение массы корней к массе побега возрастало у всех изученных видов растений: в 3 раза у овса, в 2 раза – у ячменя и гороха и в 1,4 раза – у суданской травы.

Загрязнение почвы нефтью снижало эвапотранспирацию растений ячменя, овса, суданской травы и гороха (у остальных растений этот показатель не оценивали, поскольку они медленно формировали листовое покрытие, и у них доминировало испарение воды с поверхности почвы) (рис. 2). Наибольшее снижение эвапотранспирации под влиянием минимальной концентрации нефти (4%) было зарегистрировано у растений ячменя (в среднем на 35% по сравнению с контролем). На фоне этой же минимальной концентрации растения суданской травы и овса поддерживали относительно высокий уровень эвапотранспирации (82 и 85% от уровня контроля, соответственно, т.е. этот показатель снижался не более, чем на 20% по сравнению с контролем). Различия по степени снижения эвапотранспирации под влиянием минимального уровня стресса между растениями ячменя, с одной стороны, и суданской травы с овсом, с другой, были достоверны при  $p \leq 0.01$ . Растения гороха по уровню транспирации в начале действия 4%-ной нефти занимали промежуточное положение: у них уровень транспирации составил в среднем 74% от уровня контроля. Ближе к концу эксперимента наблюдалась тенденция увеличения степени снижения эвапотранспирации под влиянием загрязнителя. Наиболее ярко это проявлялось у растений гороха, у которых этот показатель снизился до 56% по сравнению с контролем. При этом растения овса и суданской травы сохраняли относительно высокий (77 и 82% от уровня контроля, соответственно), а ячмень – относительно низкий уровень

эвапотранспирации (66% от уровня контроля) до конца эксперимента.

С увеличением концентрации нефти степень снижения эвапотранспирации у растений возрастала, и ее уровень составил в среднем лишь 42-56% от контроля на протяжении всего эксперимента.

Оценка показателей флуоресценции хлорофилла показала повышение максимального ( $F_v/F_m$ ) и эффективного ( $Y(II)$ ) квантового выхода фотосистемы II под влиянием нефтяного загрязнения у растений овса и ячменя и снижение показателя максимального ( $F_v/F_m$ ) квантового выхода на фоне максимальной концентрации нефти у растений суданской травы и гороха (Рис. 3). При этом нефотохимическое тушение (NPQ) возрастало у растений гороха, ячменя и на фоне минимальной концентрации нефти у овса. Максимальная концентрация нефти снижала нефотохимическое тушение у растений суданской травы.

### Обсуждение.

Для изучения реакции растений на загрязнение почвы нефтью был выбран ряд видов, отличающихся, по данным литературы, относительной устойчивостью к присутствию нефтяных загрязнителей (petroleum pollutants): овес [Muratova et al., 2008], ячмень [Xu, Johnson, 1997], суданская трава [Kamath et al., 2004], горох посевной [Shtangeeva et al., 2018], костер безостый [Dickinson, Rutherford, 2006], овсяница луговая [Soleimani et al., 2010], и клевер луговой [Ertekin et al., 2011]. Представляло интерес выявить особенности их реагирования на присутствие в почве нефти.

У костра безостого, овсяницы луговой, клевера лугового и ежи сборной, т.е. растений, семена которых непосредственно сеяли в загрязненную почву, присутствие нефти по-разному сказывалось на прорастании семян и на их дальнейшем накоплении массы (табл.1 и 2). Так растения костра безостого отличались повышенной чувствительностью прорастания к присутствию нефти, а накопление массы побега у них, наоборот, подавлялось в наименьшей степени по сравнению с растениями других видов. Эти результаты соответствуют данным литературы о том, что нефтяное загрязнение по-разному влияет на прорастание и последующий рост растений [Kamath et al., 2004]. Вместе с тем, важно заметить, что прорастание семян могут стимулировать бактерии [Agbodjato et al., 2016], что может позволить повысить потенциальную эффективность костра безостого в процессе фиторемедиации.

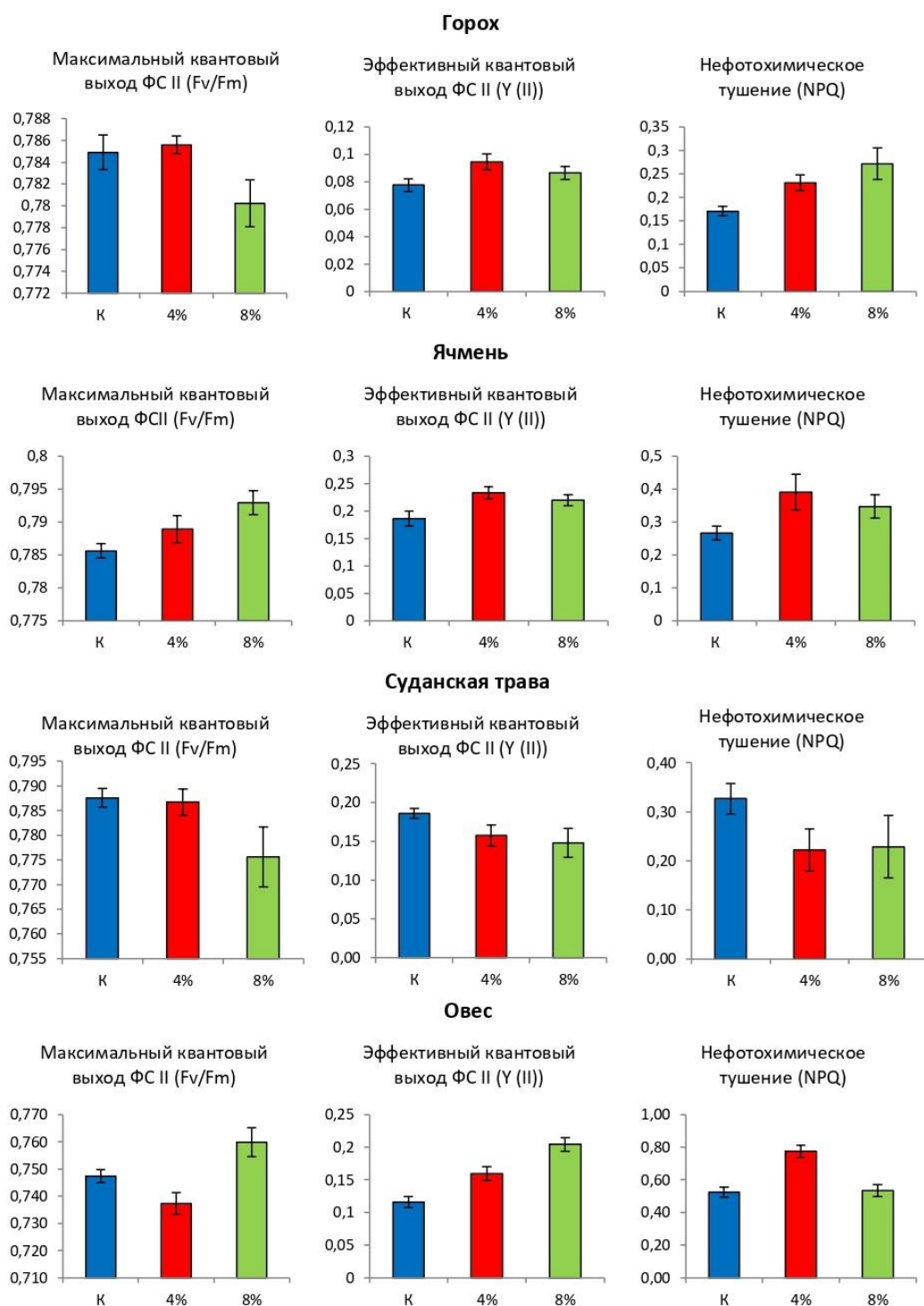


Рис.3. Показатели фотосинтеза (в относительных единицах): максимальный (Fv/Fm) и эффективный (Y (II)) квантовый выход фотосистемы II; нефотохимическое тушение (NPQ) растений ячменя, овса, суданской травы и гороха, которые росли без нефти в почве (К) и с разной ее концентрацией (4 и 8%).

Fig.3. Photosynthesis parameters (in relative units): maximum (Fv / Fm) and effective (Y (II)) quantum yield of photosystem II; non-photochemical quenching (NPQ) of barley, oat, sudangrass and peas grown without oil in the soil (K) and with different oil concentration (4% and 8%).

У всех растений, семена которых высевали в загрязненную почву или высаживали в нее уже проростки, наблюдалось снижение скорости накопления биомассы (табл. 1 и 2). При этом скорость накопления массы корней или поддерживалась на уровне контроля (у ячменя и гороха) или снижалась под влиянием умеренных концентраций нефти по сравнению с контролем в меньшей степени, чем масса побега (суданская трава). У ячменя масса корней даже возрастала под влиянием уверенных концентраций нефти по сравнению с контролем. В результате у всех четырех исследованных в этом опыте видов растений соотношение массы корней к массе побега возрастало под влиянием контаминации почвы углеводородами. Активация роста корней по сравнению с побегом является характерной реакцией растений на снижение доступности ресурсов в почве [см. обзор Kudoyarova et al., 2015 и ссылки в нем]. Известно, что загрязнение почвы нефтью снижает поглощение растением воды и элементов минерального питания [Han et al., 2016]. Следовательно, относительная и абсолютная активация роста корней, которую мы выявили в своих опытах, очевидно, является признаком дефицита воды или элементов минерального питания, которую испытывали растения на загрязненной нефтью почве.

Вместе с тем, активация роста корней под влиянием загрязнения является благоприятной реакцией, которая должна повышать способность растений совместно с ризосферными бактериями к осуществлению фиторемедиации. Корни и ризосфера являются местом, колонизируемым бактериями, а корневые выделения снабжают гетеротрофные микроорганизмы продуктами фотосинтеза. В этом плане наиболее перспективными представляются растения овса, у которых мы наблюдали возрастание в 1,3-1,6 раза массы корней (табл. 1) на фоне умеренной концентрации нефти (4 и 8%). У других растений этот эффект был выражен в меньшей степени, но активацию роста корней на фоне загрязнения нефтью можно ожидать под влиянием ростстимулирующих бактерий [Kudoyarova et al., 2017].

Оценка уровня эвапотранспирации показала ее снижение под влиянием загрязнения почвы нефтью (хотя и не в одинаковой степени) у всех изученных видов растений, у которых мы смогли ее измерить (рис. 2). Снижение потерь воды через транспирацию является защитной реакцией растений при дефиците воды, и в данном случае оно подтверждает тот факт, что на фоне загрязнения нефтью у растений действительно были проблемы с водоснабжением. Транспирация обеспечивает приток растворенных в воде компонентов нефти к поверхности корней. Поскольку именно в ризосфере находится большая часть бактерий-деструкторов нефти, поддержание

высокого уровня транспирационного потока играет важную роль в процессе фиторемедиации [Kamath et al., 2004]. В этом плане растения овса и суданской травы представляются потенциально более перспективными в плане обеспечения эффективной фиторемедиации, поскольку они в наших экспериментах оказались способными поддерживать более высокий уровень эвапотранспирации на фоне загрязнения (82 и 85% от уровня контроля, соответственно). Снижение транспирации под действием обработки нефтью могло быть следствием как уменьшения размера листьев, что действительно происходило, судя по уменьшению их длины (табл. 1 и 2), так и за счет закрытия устьиц. Судя по тому, что размеры листьев у растений ячменя снижались в той же степени, что и у растений суданской травы (длина первого и второго листа на фоне 4%-ной нефти снижалась у растений обоих видов примерно на 30 и 60%, соответственно), а транспирация у ячменя снижалась сильнее (по сравнению с контролем) (рис. 2), можно предполагать определенный вклад снижения устьичной проводимости у растений ячменя. Закрытие устьиц способствует снижению фотосинтеза и может приводить к образованию активных форм кислорода [Zulfugarov et al., 2014]. Поскольку активные формы кислорода могут запускать процессы, приводящие к некрозу, появление некротических пятен у растений ячменя могло быть следствием закрытия устьиц (Рис. 1В). Вместе с тем, важно отметить, что бактерии способны влиять на транспирацию растений через изменение их устьичной проводимости [Zhang et al., 2008; Salomon et al., 2014], а также повышать активность антиоксидантной системы [Mesa-Marin et al., 2018]. Тем не менее, их влияние может быть противоположным, и если одни бактерии стимулируют повышение устьичной проводимости [Zhang et al., 2008], другие ее снижают [Salomon et al., 2014]. Эти результаты свидетельствуют о необходимости правильного подбора ассоциированных с растениями бактерий для повышения эффективности процесса фиторемедиации.

Известно, что нефтяное загрязнение способно подавлять фотосинтез [Han et al., 2016]. В тоже время этот процесс играет важную роль в фиторемедиации, обеспечивая кислородом процесс окислительной деструкции компонентов нефти, а корни - субстратом для роста, и создавая тем самым среду для разрушения бактериями деструкторами компонентов нефти. Поэтому важно было оценить влияние нефтяного загрязнения в наших опытах на показатели фотосинтеза. В частности был получен коэффициент  $F_v/F_m$ , который позволяет определить максимальную эффективность первичных процессов (квантового

выхода) фотосинтеза и коэффициент  $Y(II)$  ( $Yield II$ ), который показывает долю света, поглощённого фотосистемой II для использования в фотохимических реакциях и поэтому характеризует весь фотосинтез в целом. В наших экспериментах в большинстве случаев мы не обнаружили снижения максимального ( $F_v/F_m$ ) и эффективного квантового выхода фотосистемы II ( $Y(II)$ ) (рис. 3). Очевидно снижение накопления массы растений (табл. 1 и 2), указывающее на уменьшение нетто фотосинтеза, было следствием уменьшения размера листьев и в определенной степени устьичной проводимости. Важно отметить, что закрытие устьиц само по себе может не влиять на максимальный квантовый выход  $F_v/F_m$  [Murchie, Lawson, 2013]. Только на фоне 8%-ной концентрации нефти у растений суданской травы и гороха было зарегистрировано снижение максимального квантового выхода по сравнению с контролем (рис. 3). Представляет интерес, что именно у растений этих двух видов было зарегистрировано наиболее резкое снижение массы растений по сравнению с контролем на этом фоне концентрации нефти (табл. 1), что в данном случае указывает на вклад снижения максимальной эффективности фотосистемы II в ингибирование роста растений при данном уровне стресса. Несмотря на сохранение потенциальной эффективности фотосистемы II, повышение уровня нефотохимического тушения ( $NPQ$ ), зарегистрированное практически у всех изученных видов, подтверждает, что растения испытывают стресс и нуждаются в защите фотосинтезирующего аппарата (рис. 3). Нефотохимическое тушение ( $NPQ$ ) защищает фотосистему растений при стрессе, при котором снижается эффективность протекания фотохимических реакций (например, вследствие закрытия устьиц и дефицита углекислого газа, приводящего к падению уровня акцепторов водорода), что может приводить к образованию активных форм кислорода. Поэтому зарегистрированное уменьшение нефотохимического тушения у растений суданской травы на фоне промежуточной и максимальной концентрации нефти можно рассматривать как нарушение функционирования нормальной защитной системы растений [Wang et al., 2014].

Полученные результаты свидетельствуют о том, что на начальных этапах действия загрязнения почвы нефтью, подавление роста растений, прежде всего, может быть связано с нарушением водного обмена, которое приводит к подавлению роста клеток побега растяжением и уменьшению площади фотоассимилирующих органов (листьев). В первые несколько недель снижение эффективности фотосинтеза у выживших растений проявляется на

фоне 8%-ного содержания нефти. Эти результаты указывают на то, что именно нормализация водных отношений (например, с помощью ростстимулирующих бактерий) является наиболее перспективным подходом для повышения эффективности фиторемедиации. Сравнение реакции ряда видов растений, которые принято считать относительно устойчивыми к действию нефтяного загрязнения, показало, что у каждого из них проявлялись признаки преимущественного нарушения того или иного процесса, которые могли снижать эффективность участия растений в фиторемедиации. Так, растения костра безостого проявляли относительно высокую способность к накоплению биомассы, но плохо прорастали на фоне загрязнения. Растения суданской травы адаптировались к низкой и промежуточной концентрации нефти, но на фоне ее высокой концентрации скорость их роста резко падала, что могло быть следствием неэффективного функционирования механизма нефотохимического тушения. Растения ячменя проявляли относительно высокую устойчивость в начале действия загрязнения, что проявлялось в сохранении относительно высокой скорости роста, но затем на их листьях появлялись некротические пятна, что указывает на развитие окислительного стресса, возможно связанного с закрытием устьиц. Наиболее устойчивыми, по всем изученным показателям, проявили себя растения овса, но, тем не менее, в конце эксперимента у них наблюдалось подсыхание кончиков листьев, которого не происходило в контроле (рис. 1Е). Таким образом, с одной стороны, у растений обнаружен целый ряд процессов, на которые негативно влияет нефтяное загрязнение, при этом для каждого вида растений выявлены процессы, на которые нефтяное загрязнение оказывало наибольшее влияние, с другой стороны, выявлены особенности токсического проявления загрязнителя у изученных растений. Для повышения эффективности фиторемедиации важно повысить способность растений функционировать в условиях нефтяного загрязнения, чего можно добиться с помощью внесения в почву бактерий – деструкторов углеводородов.

Работа выполнена по гранту РФФИ №18-29-05025 и в рамках государственного задания Минобрнауки России № 075-00326-19-00 по теме № АААА-А18-118022190099-6.

#### Литература

Асабина Е.А., Четвериков С.П., Логинов О.Н. Оптимизация биосинтеза ингибиторов роста фитопатогенов бактериями рода *Pseudomonas*. *Биотехнология*. 2009. № 3. С. 67-71.

- Логинов О.Н. Новый штамм бактерий *Pseudomonas koreensis* ИБ-4 как перспективный агент биологического контроля фитопатогенов. *Микробиология*. 2016. Т.85. № 3. С. 317-326. doi: 10.7868/S002636561603013
- Максимов И.В., Веселова С.В., Нужная Т.В., Сарварова Е.Р., Хайруллин Р.М. Стимулирующие рост растений бактерии в регуляции устойчивости растений к стрессовым факторам. *Физиология растений*. 2015. Т. 62. № 6. С.763-775. doi: 10.7868/S0015330315060111
- Четвериков С.П., Логинов О.Н. Триглицеридпептиды псевдомонад – новые агенты биологического контроля фитопатогенных грибов. *Прикладная биохимия и микробиология*. 2005. Т. 41. № 1. С. 90-93.
- Afzal M., Khan Q.M., Sessitsch A. Endophytic bacteria: prospects and applications for the phytoremediation of organic pollutants. *Chemosphere*. 2014. V. 117. P. 232-242. doi: 10.1016/j.chemosphere.2014.06.078
- Agbodjato N.A., Noumavo P.A., Adjanooun A., Agbessi L., Baba-Moussa L. Synergistic effects of plant growth promoting rhizobacteria and chitosan on in vitro seeds germination, greenhouse growth, and nutrient uptake of maize (*Zea mays* L.). *Biotechnology Research International Volume*. 2016. Article ID 7830182, doi:10.1155/2016/7830182
- Arellano P., Tansey K., Balzter H., Boyd D.S. Field spectroscopy and radiative transfer modelling to assess impacts of petroleum pollution on biophysical and biochemical parameters of the Amazon rainforest. *Environ. Earth Sci*. 2017. V. 76. P. 217. doi: 10.1007/s12665-017-6536-6
- Chowdhury S.P., Hartmann A., Gao X-W., Borriss R. Biocontrol mechanism by root-associated *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42. *Front. Microbiol*. 2015. V. 6. P. 780. doi: 10.3389/fmicb.2015.00780
- Duca D., Lory J., Patten C.L., Rose D., Glick B.R. Indole-3-acetic acid in plant-microbe interactions. *Antonie Van Leeuwenhoek*. 2014. V. 106(1). P. 85-125. doi: 10.1007/s10482-013-0095-y
- Ertekin O., Erol C., Unlu S., Yildizhan Y., Pelitli V., Yuksel B., Memon A. Aliphatic hydrocarbon fingerprints in *Trifolium spp.* *Fresenius Environ Bull*. 2011. V. 20. P. 367–371.
- Fan S., Li P., Gong Z., Ren W., He N. Promotion of pyrene degradation in rhizosphere of alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Chemosphere*. 2008. V. 71. P. 1593–1598. doi: 10.1016/j.chemosphere.2007.10.068
- Fox C.H., O'Hara P.D., Bertazzon S., Morgan K., Underwood F.E., Paquet P.C. A preliminary spatial assessment of risk: Marine birds and chronic oil pollution on Canada's pacific coast. *Sci. Total Environ*. 2016. V. 573. P. 799-809. doi: 10.1016/j.scitotenv.2016.08.145
- Gkorezis P., Daghio M., Franzetti A., Van Hamme J.D., Sillen W., Vangronsveld J. The interaction between plants and bacteria in the remediation of petroleum hydrocarbons: An environmental perspective. *Front Microbiol*. 2016. V. 21(7). P. 1836. doi: 10.3389/fmicb.2016.01836
- Han G., Cui B. X., Zhang X.X., Li K. R. The effects of petroleum-contaminated soil on photosynthesis of *Amorpha fruticosa* seedlings. *Int. J. Environ. Sci. Technol*. 2016. V.13. P. 2383 –2392. doi: 10.1007/s13762-016-1071-7
- Ijaz A., Imran A., Haq M.A., Khan Q.M., Afzal M. Phytoremediation: Recent advances in plant-endophytic synergistic interactions. *Plant and Soil*. 2015. V. 405(1-2). P. 179-195. doi: 10.1007/s11104-015-2606-2
- Kamath R., Rentz J.A., Schnoor J.L., Alvarez P.J.J. Phytoremediation of hydrocarbon-contaminated soils: principles and applications. *Studies in Surface Science and Catalysis*. 2004. V. 151. P. 447-478. doi: 10.1016/S0167-2991(04)80157-5
- Khan S., Afzal M., Iqbal S., Khan Q.M. Plant-bacteria partnerships for the remediation of hydrocarbon contaminated soils. *Chemosphere*. 2013. V. 90 P.1317-32. doi: 10.1016/j.chemosphere.2012.09.045
- Khoramnejadian S., Matinfar F., Khoramnejadian S. Phytoremediation of petroleum hydrocarbons by native plants of Damavand region. *Global Journal of Medicinal Plant Research*. 2013. V. 1(1). P. 8-11.
- Kitamura R.S.A., Maranhão L.T. Phytoremediation of petroleum hydrocarbons-contaminated soil using *Desmodium incanum* DC., Fabaceae. *Revista Latinoamericana de Biotecnología Ambiental y Algal*. 2016. V. 7. P. 1-15. doi: 10.7603/s40682-016-0001-1
- Kudoyarova G.R., Vysotskaya L.B., Arkhipova T.N., Kuzmina L.Yu, Galimsyanova N.F., Sidorova L.V., Gabbasova I.M., Melentiev A.I., Veselov S.Yu. Effect of auxin producing and phosphate solubilizing bacteria on mobility of soil phosphorus, growth rate, and P acquisition by wheat plants. *Acta Physiol Plant*. 2017 V. 39. P. 253. doi: 10.1007/s11738-017-2556-9
- Kudoyarova G.R., Dodd I.C., Veselov D.S., Rothwell S.A., Veselov S.Y. Common and specific responses to availability of mineral nutrients and water. *Journal of Experimental Botany*. 2015. V. 66. P. 2133-2144. doi: 10.1093/jxb/erv017
- Mesa-Marín J., Del-Saz N.F., Rodríguez-Llorente I.D., Redondo-Gómez S., Pajuelo E., Ribas-Carbó M., Mateos-Naranjo E. PGPR reduce root respiration and oxidative stress enhancing *Spartina maritima* root growth and heavy metal rhizoaccumulation. *Front Plant Sci*. 2018. V. 9. P.1500. doi: 10.3389/fpls.2018.01500
- Muratova A.Y., Dmitrieva T.V., Panchenko L.V., Turkovskaya O.V. Phytoremediation of oil-sludge-contaminated soil. *Int. J. Phytoremediation*. 2008. V. 10(6). P. 486-502. doi: 10.1080/15226510802114920
- Muratova A., Dubrovskaya E., Golubev S., Grinev V., Chernyshova M., Turkovskaya O. The coupling of the

- plant and microbial catabolisms of phenanthrene in the rhizosphere of *Medicago sativa*. *J. Plant Physiol.* 2015. V. 188. P. 1-8. doi: 10.1016/j.jplph.2015.07.014
- Murchie E.H., Lawson T. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *J Exp Bot.* 2013. V. 64. P. 3983-98. doi: 10.1093/jxb/ert208
- Panhwar Q.A., Naher U.A., Jusop S., Othman R., Latif Md.A., Ismail M.R. Biochemical and molecular characterization of potential phosphate-solubilizing bacteria in acid sulfate soil and their beneficial effects on rice growth. *PLoS One.* 2014. V. 9. № 10. doi: 10.1371/journal.pone.0097241
- Salomon M.V., Bottini R., de Souza Filho G.A., Cohen A.C., Moreno D., Gil M., Piccoli P. Bacteria isolated from roots and rhizosphere of *Vitis vinifera* retard water losses, induce abscisic acid accumulation and synthesis of defense-related terpenes in *in vitro* cultured grapevine. *Physiol. Plant.* 2014. V. 151. P.359-374. doi: 10.1111/ppl.12111
- Shtangeeva I., Perämäki P., Niemelä M., Kurashov E., Krylova Y. Potential of wheat (*Triticum aestivum* L.) and pea (*Pisum sativum*) for remediation of soils contaminated with bromides and PAHs. *Int. J. Phytoremediation.* 2018. V. 20(6). P.560-566. doi: 10.1080/15226514.2017.1405375
- Soleimani M., Afyuni M., Hajabbasi M.A., Nourbakhsh F., Sabzalian M.R., Christensen J.H. Phytoremediation of an aged petroleum contaminated soil using endophyte infected and non-infected grasses. *Chemosphere.* 2010. V. 81(9). P. 1084-1090. doi: 10.1016/j.chemosphere.2010.09.034
- Van Dam N.M., Weinhold A., Garbeva P. Calling in the dark: The role of volatiles for communication in the rhizosphere. In: Blande J., Glinwood R. (Eds.) *Deciphering Chemical Language of Plant Communication. Signaling and Communication in Plants.* Springer, Cham. 2016. P. 175-210. doi: 10.1007/978-3-319-33498-1\_8
- Varjani, S.J., Gnansounou E., Gurunathan B., Pant D., Zakaria Z. Polycyclic aromatic hydrocarbons from petroleum oil industry activities: effect on human health and their biodegradation. In: Varjani S., Gnansounou E., Gurunathan B., Pant D., Zakaria Z. (eds) *Waste bioremediation. Energy, environment and sustainability.* Springer, Singapore. 2018. P. 185-199. doi: 10.1007/978-981-10-7413-4\_9
- Wang W.H., Chen J., Liu T.W., Chen J., Han A.D., Simon M., Dong X.J., He J.X., Zheng H.L. Regulation of the calcium-sensing receptor in both stomatal movement and photosynthetic electron transport is crucial for water use efficiency and drought tolerance in *Arabidopsis*. *J Exp Bot.* 2014. V.65. P. 223-34. doi: 10.1093/jxb/ert362
- Xu J.G., Johnson R.L. Nitrogen dynamics in soils with different hydrocarbon contents planted to barley and field pea. *Can. J. Soil Sci.* 1997. V.77 P. 453-458. doi: 10.4141/S96-046
- Zhang H., Xie X., Kim M-S, Kornyejev D.A., Holaday S., Pare P.W. Soil bacteria augment *Arabidopsis* photosynthesis by decreasing glucose sensing and abscisic acid levels in planta. *The Plant Journal.* 2008. V. 56. P. 264–273. doi: 10.1111/j.1365-313X.2008.03593.x
- Zulfugarov I.S., Tovuu A, Eu Y-J, Dogsom B., Poudyal RS, Krishna K., Hall M, Banerjee M, Yoon U.C., Moon Y-H, An G., Jansson S., Lee C-H. Production of superoxide from Photosystem II in a rice (*Oryza sativa* L.) mutant lacking PsbS. *BMC Plant Biology.* 2014. V. 14. P.242. doi: 10.1186/s12870-014-0242-2

### References

- Afzal M., Khan Q.M., Sessitsch A. Endophytic bacteria: prospects and applications for the phytoremediation of organic pollutants. *Chemosphere.* 2014. V. 117. P. 232-242. doi: 10.1016/j.chemosphere.2014.06.078
- Agbodjato N.A., Noumavo P.A., Adjanohoun A., Agbessi L., Baba-Moussa L. Synergistic effects of plant growth promoting rhizobacteria and chitosan on *in vitro* seeds germination, greenhouse growth, and nutrient uptake of maize (*Zea mays* L.). *Biotechnology Research International Volume.* 2016. Article ID 7830182, doi:10.1155/2016/7830182
- Arellano P., Tansey K., Balzter H., Boyd D.S. Field spectroscopy and radiative transfer modelling to assess impacts of petroleum pollution on biophysical and biochemical parameters of the Amazon rainforest. *Environ. Earth Sci.* 2017. V. 76. P. 217. doi: 10.1007/s12665-017-6536-6
- Asabina E.A., Chetverikov S.P., Loginov O.N. Optimizacija biosinteza inhibitorov rosta fitopatogenov bakterijami roda *Pseudomonas*. *Biotehnologija.* 2009. № 3. S. 67-71. [Optimization of the biosynthesis of phytopathogen growth inhibitors by bacteria of the genus *Pseudomonas*] (In Russian).
- Chetverikov S.P., Loginov O.N. Trigliceridpeptidy psevdomonad – novye agenty biologicheskogo kontrolja fitopatogennyh gribov. *Prikladnaja biohimija i mikrobiologija.* 2005. T. 41. № 1. S. 90-93. [Triglyceride Pseudomonad peptides are new agents for the biological control of phytopathogenic fungi] (In Russian).
- Chowdhury S.P., Hartmann A., Gao X-W., Borriss R. Biocontrol mechanism by root-associated *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42. *Front. Microbiol.* 2015. V. 6. P. 780. doi: 10.3389/fmicb.2015.00780
- Duca D., Lory J., Patten C.L., Rose D., Glick B.R. Indole-3-acetic acid in plant-microbe interactions. *Antonie Van Leeuwenhoek.* 2014. V. 106(1). P. 85-125. doi: 10.1007/s10482-013-0095-y
- Ertekin O., Erol C., Unlu S., Yildizhan Y., Pelitli V., Yuksel B., Memon A. Aliphatic hydrocarbon fingerprints

- in *Trifolium spp.* *Fresenius Environ Bull.* 2011. V. 20. P. 367–371.
- Fan S., Li P., Gong Z., Ren W., He N. Promotion of pyrene degradation in rhizosphere of alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Chemosphere.* 2008. V. 71. P. 1593–1598. doi: 10.1016/j.chemosphere.2007.10.068
- Fox C.H., O'Hara P.D., Bertazzon S., Morgan K., Underwood F.E., Paquet P.C. A preliminary spatial assessment of risk: Marine birds and chronic oil pollution on Canada's pacific coast. *Sci. Total Environ.* 2016. V. 573. P. 799–809. doi: 10.1016/j.scitotenv.2016.08.145
- Gkorezis P., Daghio M., Franzetti A., Van Hamme J.D., Sillen W., Vangronsveld J. The interaction between plants and bacteria in the remediation of petroleum hydrocarbons: An environmental perspective. *Front Microbiol.* 2016. V. 21(7). P. 1836. doi: 10.3389/fmicb.2016.01836
- Han G., Cui B. X., Zhang X.X., Li K. R. The effects of petroleum-contaminated soil on photosynthesis of *Amorpha fruticosa* seedlings. *Int. J. Environ. Sci. Technol.* 2016. V.13. P. 2383 –2392. doi: 10.1007/s13762-016-1071-7
- Ijaz A., Imran A., Haq M.A., Khan Q.M., Afzal M. Phytoremediation: Recent advances in plant-endophytic synergistic interactions. *Plant and Soil.* 2015. V. 405(1-2). P. 179–195. doi: 10.1007/s11104-015-2606-2
- Kamath R., Rentz J.A., Schnoor J.L., Alvarez P.J.J. Phytoremediation of hydrocarbon-contaminated soils: principles and applications. *Studies in Surface Science and Catalysis.* 2004. V. 151. P. 447–478. doi: 10.1016/S0167-2991(04)80157-5
- Khan S., Afzal M., Iqbal S., Khan Q.M. Plant-bacteria partnerships for the remediation of hydrocarbon contaminated soils. *Chemosphere.* 2013. V. 90 P.1317–32. doi: 10.1016/j.chemosphere.2012.09.045
- Khoramnejadian S., Matinfar F., Khoramnejadian S. Phytoremediation of petroleum hydrocarbons by native plants of Damavand region. *Global Journal of Medicinal Plant Research.* 2013. V. 1(1). P. 8–11.
- Kitamura R.S.A., Maranhão L.T. Phytoremediation of petroleum hydrocarbons-contaminated soil using *Desmodium incanum* DC., Fabaceae. *Revista Latinoamericana de Biotecnología Ambiental y Algal.* 2016. V. 7. P. 1–15. doi: 10.7603/s40682-016-0001-1
- Kudoyarova G.R., Vysotskaya L.B., Arkhipova T.N., Kuzmina L.Yu., Galimsyanova N.F., Sidorova L.V., Gabbasova I.M., Melentiev A.I., Veselov S.Yu. Effect of auxin producing and phosphate solubilizing bacteria on mobility of soil phosphorus, growth rate, and P acquisition by wheat plants. *Acta Physiol Plant.* 2017 V. 39. P. 253. doi: 10.1007/s11738-017-2556-9
- Kudoyarova G.R., Dodd I.C., Veselov D.S., Rothwell S.A., Veselov S.Y. Common and specific responses to availability of mineral nutrients and water. *Journal of Experimental Botany.* 2015. V. 66. P. 2133–2144. doi: 10.1093/jxb/erv017
- Loginov O.N. Novyj shtamm bakterij *Pseudomonas koreensis* IB-4 kak perspektivnyj agent biologicheskogo kontrolja fitopatogenov. *Mikrobiologija.* 2016. T.85. № 3. S. 317–326. doi: 10.7868/S002636561603013 [A new bacterial strain *Pseudomonas koreensis* IB-4 as a promising agent for the biological control of phytopathogens] (In Russian).
- Maksimov I.V., Veselova S.V., Nuzhnaja T.V., Sarvarova E.R., Hairullin R.M. Stimulirujushhie rost rastenij bakterii v reguljacii ustojchivosti rastenij k stressovym faktoram. *Fiziologija rastenij.* 2015. T. 62. № 6. S.763–775. doi: 10.7868/S0015330315060111 [Stimulating plant growth bacteria in the regulation of plant resistance to stress factors] (In Russian).
- Mesa-Marín J., Del-Saz N.F., Rodríguez-Llorente I.D., Redondo-Gómez S., Pajuelo E., Ribas-Carbó M., Mateos-Naranjo E. PGPR reduce root respiration and oxidative stress enhancing *Spartina maritima* root growth and heavy metal rhizoaccumulation. *Front Plant Sci.* 2018. V. 9. P.1500. doi: 10.3389/fpls.2018.01500
- Muratova A.Y., Dmitrieva T.V., Panchenko L.V., Turkovskaya O.V. Phytoremediation of oil-sludge-contaminated soil. *Int. J. Phytoremediation.* 2008. V. 10(6). P. 486–502. doi: 10.1080/15226510802114920
- Muratova A., Dubrovskaya E., Golubev S., Grinev V., Chernyshova M., Turkovskaya O. The coupling of the plant and microbial catabolisms of phenanthrene in the rhizosphere of *Medicago sativa*. *J. Plant Physiol.* 2015. V. 188. P. 1–8. doi: 10.1016/j.jplph.2015.07.014
- Murchie E.H., Lawson T. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *J Exp Bot.* 2013. V. 64. P. 3983–98. doi: 10.1093/jxb/ert208
- Panhwar Q.A., Naher U.A., Jusop S., Othman R., Latif Md.A., Ismail M.R. Biochemical and molecular characterization of potential phosphate-solubilizing bacteria in acid sulfate soil and their beneficial effects on rice growth. *PLoS One.* 2014. V. 9. № 10. doi: 10.1371/journal.pone.0097241
- Salomon M.V., Bottini R., de Souza Filho G.A., Cohen A.C., Moreno D., Gil M., Piccoli P. Bacteria isolated from roots and rhizosphere of *Vitis vinifera* retard water losses, induce abscisic acid accumulation and synthesis of defense-related terpenes in *in vitro* cultured grapevine. *Physiol. Plant.* 2014. V. 151. P.359–374. doi: 10.1111/ppl.12111
- Shtangeeva I., Perämäki P., Niemelä M., Kurashov E., Krylova Y. Potential of wheat (*Triticum aestivum* L.) and pea (*Pisum sativum*) for remediation of soils contaminated with bromides and PAHs. *Int. J. Phytoremediation.* 2018. V. 20(6). P.560–566. doi: 10.1080/15226514.2017.1405375

- Soleimani M., Afyuni M., Hajabbasi M.A., Nourbakhsh F., Sabzalian M.R., Christensen J.H. Phytoremediation of an aged petroleum contaminated soil using endophyte infected and non-infected grasses. *Chemosphere*. 2010. V. 81(9). P. 1084-1090. doi: 10.1016/j.chemosphere.2010.09.034
- Van Dam N.M., Weinhold A., Garbeva P. Calling in the dark: The role of volatiles for communication in the rhizosphere. In: Blande J., Glinwood R. (Eds.) *Deciphering Chemical Language of Plant Communication. Signaling and Communication in Plants*. Springer, Cham. 2016. P. 175-210. doi: 10.1007/978-3-319-33498-1\_8
- Varjani, S.J., Gnansounou E., Gurunathan B., Pant D., Zakaria Z. Polycyclic aromatic hydrocarbons from petroleum oil industry activities: effect on human health and their biodegradation. In: Varjani S., Gnansounou E., Gurunathan B., Pant D., Zakaria Z. (eds) *Waste bioremediation. Energy, environment and sustainability*. Springer, Singapore. 2018. P. 185-199. doi: 10.1007/978-981-10-7413-4\_9
- Wang W.H., Chen J., Liu T.W., Chen J., Han A.D., Simon M., Dong X.J., He J.X., Zheng H.L. Regulation of the calcium-sensing receptor in both stomatal movement and photosynthetic electron transport is crucial for water use efficiency and drought tolerance in Arabidopsis. *J Exp Bot*. 2014. V.65. P. 223-34. doi: 10.1093/jxb/ert362
- Xu J.G., Johnson R.L. Nitrogen dynamics in soils with different hydrocarbon contents planted to barley and field pea. *Can. J. Soil Sci.* 1997. V.77 P. 453-458. doi: 10.4141/S96-046
- Zhang H., Xie X., Kim M-S, Kornyejev D.A., Holaday S., Pare P.W. Soil bacteria augment Arabidopsis photosynthesis by decreasing glucose sensing and abscisic acid levels in planta. *The Plant Journal*. 2008. V. 56. P. 264–273. doi: 10.1111/j.1365-313X.2008.03593.x
- Zulfugarov I.S., Tovuu A, Eu Y-J, Dogsom B., Poudyal RS, Krishna K., Hall M, Banerjee M, Yoon U.C., Moon Y-H, An G., Jansson S., Lee C-H. Production of superoxide from Photosystem II in a rice (*Oryza sativa* L.) mutant lacking PsbS. *BMC Plant Biology*. 2014. V. 14. P.242. doi: 10.1186/s12870-014-0242-2