



ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X <http://ecobiotech-journal.ru>



ОБЗОР

БАКТЕРИИ РОДА *PSEUDOMONAS* ДЛЯ ОЧИСТКИ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ ОТ НЕФТЯНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Коршунова Т.Ю., Кузина Е.В.,
Рафикова Г.Ф., Логинов О.Н.

Уфимский Институт биологии Уфимского федерального
исследовательского центра РАН
E-mail: korshunovaty@mail.ru

Показано благодаря каким особенностям бактерии рода *Pseudomonas* могут разлагать широкий круг углеводов и их производных. Приведены примеры того, где и как псевдомонады могут применяться для очистки различных экосистем, перечисляются биопрепараты-нефтедеструкторы на основе микроорганизмов р. *Pseudomonas*. Продемонстрировано, что многие углеводородокисляющие псевдомонады обладают еще рядом дополнительных функций, например, способностью к азотфиксации, деструкции поллютантов в широком диапазоне температур, продукции биосурфактантов и веществ, стимулирующих рост и развитие растений-фитомелиорантов. Применение таких полифункциональных штаммов для ликвидации последствий загрязнения окружающей среды нефтью и нефтепродуктами отражает современные тенденции развития экологической биотехнологии.

Ключевые слова: бактерии рода *Pseudomonas*, углеводородокисляющие штаммы, полифункциональные штаммы, нефтяное загрязнение

USING *PSEUDOMONAS* FOR CLEANING THE ENVIRONMENT FROM OIL CONTAMINATION

Korshunova T.Yu., Kuzina E.V.,
Rafikova G.F., Loginov O.N.

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre
of the Russian Academy of Sciences, Ufa
E-mail: korshunovaty@mail.ru

It has been shown due to what features bacteria of the genus *Pseudomonas* can decompose a wide range of hydrocarbons and their derivatives. Examples of where and how pseudomonads can be used to clean various ecosystems are given. Biological products-oil destructors based on microorganisms of the river are listed. *Pseudomonas*. It has been demonstrated that many hydrocarbon-oxidizing pseudomonads have a number of additional functions, for example, the ability to fix nitrogen, destroy pollutants in a wide temperature range, produce biosurfactants and substances that stimulate the growth and development of phytomeliiorant plants. The use of such multifunctional strains to eliminate the effects of environmental pollution by oil and oil products reflects current trends in the development of environmental biotechnology.

Keywords: bacteria *Pseudomonas*, hydrocarbon-oxidizing strains, multifunctional strains, oil pollution

Поступила в редакцию: 28.02.2020

DOI: [10.31163/2618-964X-2020-3-1-18-32](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2020-3-1-18-32)

В ближайшем будущем человечество не готово отказаться от применения углеводов в качестве основного источника энергии, поэтому темпы работ по разведке и эксплуатации месторождений, а также переработке этих полезных ископаемых будут только возрастать. К сожалению, на современном уровне развития нефтегазового комплекса невозможно полностью исключить его негативное воздействие на экосистемы. Нефть и нефтепродукты признаны основными загрязнителями окружающей среды [Robertson, Hansen, 2015], которые по величине своего вредного влияния находятся на втором месте после радиоактивного загрязнения [Экологические проблемы..., 2007] и представляют серьезную опасность для здоровья человека [Смирнова, Кузнецова, 2014; Xue et al., 2015; Cociarță et al., 2017; Varjani et al., 2018].

Существуют различные методы ликвидации последствий загрязнения нефтью и нефтепродуктами (механические, физические, физико-химические, биологические и др.). Но

наиболее экологически и экономически целесообразным способом очистки нефтезагрязненных объектов является биотехнологический, основанный на использовании углеводородокисляющих микроорганизмов [Хоменко, Ногина, 2015; Ichor et al., 2014; Ivshina et al., 2015; Hazen et al., 2016; Orellana et al., 2017; Xu, Zhou, 2017]. Известно множество микроорганизмов различных родов, обладающих способностью к нефтедеструкции [Федоренко и др., 2016; Карасева и др., 2017; Плешакова и др., 2017; Bhattacharya et al., 2015; Ivshina et al., 2016; Salam, 2016; Koshlaf, Ball, 2017; Ogugbue et al., 2017; Tirado-Torres et al., 2017].

Наиболее часто способность к быстрому росту и деструкции углеводов обнаруживается у представителей р. *Pseudomonas* [Жубанова и др., 2013; Панов и др., 2013; Беловежец и др., 2017; Филонов и др., 2017; Astashkina et al., 2015; Gayathiri et al., 2017; Al-Dhabaan et al., 2018; Ojewumi et al., 2018], что объясняется присутствием у них широкого набора свойств, позволяющих эффективно разрушать данные соединения и использовать их в качестве источника углерода. Это наличие комплекса ферментов, окисляющих углеводороды (главным образом оксидаз); повышение уровня гидрофобности клеточной стенки при росте на углеводородах; способность к синтезу поверхностно-активных веществ (ПАВ), повышающих биодоступность гидрофобных веществ, входящих в состав нефти [Гоголева, Немцева, 2012; Pandey et al., 2016; Koshlaf, Ball, 2017]. Кроме того, у многих псевдомонад, наряду с хромосомной ДНК, есть дополнительный генетический материал в виде плазмид биodeградации, которые играют важную роль в адаптации бактерий к изменяющимся условиям окружающей среды. Они содержат гены, ответственные за разложение различных органических веществ, в т.ч. n-алканов, моно- и полициклических ароматических углеводородов, гетероциклических соединений. Интродукция микроорганизмов, имеющих плазмиды биodeградации ароматических углеводородов, интенсифицирует процессы очищения от поллютантов путем передачи этих плазмид эндогенным микроорганизмам [Филонов и др., 2010; Ветрова и др., 2013а; Al-Gelawi et al., 2013; Sharma, Pathak, 2014; Kahlon, 2016]. Благодаря этим особенностям, бактерии р. *Pseudomonas* активно изучаются учеными всего мира с целью применения их в экологической биотехнологии.

Так, в Республике Казахстан из многочисленных образцов активного ила, сточных вод, а также нефтезагрязненных почв и портовых вод, выделены бактерии видов *P. aeruginosa*, *P. putida*, *P. mendocina*, *P. pseudoalcaligenes*, *P. stutzeri*, *P. alcaligenes*, *P. mallei*, способные использовать нефть и нефтепродукты в качестве единственного источника углерода и энергии при их концентрации в среде 2-10 г/л. Наибольшей активностью обладали штаммы *P. mendocina* Н3 и *P. aeruginosa* 8, благодаря которым, степень разложения нефти составляла 87,5 и 72,5%, дизельного топлива – 90 и 86%, толуола – 86 и 85% соответственно. В лабораторных экспериментах показано, что использование консорциума на основе клеток *P. mendocina* Н3, *P. aeruginosa* 8 и *P. stutzeri* Н10 содержание углеводов в нефтезагрязненном балластном слое железнодорожного полотна через 7 сут уменьшилось на 32%, через 14 сут – на 47%, а через 30 сут – на 64%. Результаты получили подтверждение в ходе производственных испытаний консорциума по очистке балластного щебня железнодорожного полотна на участке Алматы – Чимкент [Джусупова, 2010].

Из морской воды вдоль побережья о. Гоа (Индия), контаминированной сырой нефтью, выделен штамм *P. aeruginosa*, использующий дизельное топливо в качестве единственного источника углерода и энергии и окисляющий n-алканы C_{12} - C_{33} с высокой скоростью в присутствии 3% NaCl [Pasumarthi et al., 2013].

Кумар с соавт. [Kumar et al., 2014] изолировали из почвы, загрязненной нефтью, штамм *P. fluorescens*, который способен при температуре 37°C и pH 8,0 эффективно деградировать дизельное топливо.

Обнаружено, что в микробной популяции, обитающей в нефтепроводах Индийской нефтяной корпорации, наиболее распространен вид *P. stutzeri*, способный использовать ароматические углеводороды, такие как ксилол, толуол, фенол, а также полициклические ароматические углеводороды (ПАУ) (нафталин). Исследователи установили ферменты, которые содействуют деградации аренов (бензоатадиоксигеназа, 1,2-диоксигеназа толуола и 1,2-диоксигеназа катехола) и алифатических углеводородов (метанолдегидрогеназа) [Joshi et al., 2014].

В образцах почвы, содержащих сырую нефть (штат Тамилнад, Индия), обнаружены бактерии *P. putida* DB1. В лабораторных экспериментах через 7 сут инкубации штамм DB1 деградировал 65% сырой нефти. В результате инокуляции нефтезагрязненной почвы указанными микроорганизмами снижалась ее фитотоксичность, увеличивалась всхожесть семян, длина проростков и корней зернобобовой культуры *Vigna mungo* [Vinothini et al., 2015].

Три штамма микроорганизмов р. *Pseudomonas*, выделенных из почвы вокруг резервуаров для хранения сырой нефти (Индия), являются, по мнению авторов, очень перспективными для очистки окружающей среды от нефтепродуктов. В лабораторных условиях в жидкой среде эффективность деградации бензина с помощью этих бактерий составила 85,6-87,8%, дизельного топлива – 94-97,8%, моторного масла – 67,8-71,4% [Vignesh et al., 2016].

Штамм бактерий *P. delhiensis* KT-13 (ВКПМ В-11400) через 14 сут лабораторного эксперимента осуществил деградацию в почве сырой нефти на 35,3%, керосина – на 37,5%, а дизельного топлива – на 35,8%. В жидкой среде штамм через 72 ч утилизировал 28,6% нефти, 34,9% дизельного топлива и 37,3% керосина [Гаврилов и др., 2016].

Установлена способность бактерий *P. aeruginosa* к очистке от загрязнения углеводородами воды озера Альберта (Уганда) [Kiraye et al., 2016].

В результате скрининга из воды озера Халы-Балы (Амгинский район, Республика Саха (Якутия)), загрязненного арктическим дизельным топливом, выделен штамм *P. panipatensis* С71. В лабораторном эксперименте за 2 месяца экспозиции с помощью этого микроорганизма удалось добиться высокой степени разложения в воде сырой неочищенной нефти – 98,3% (начальная концентрация поллютанта 1%). В другом опыте по очистке водной солевой среды, содержащей нефть или нефтепродукты (1000 мг/100 мл среды), при различных температурах культивирования установлено, что уже на пятые сутки при температуре +8°C штамм деградировал 79,6% нефти и 40,0% дизельного топлива; при +20°C эти показатели составили 94,5 и 48,5% соответственно; при +30°C – 96,4 и 67,7% соответственно. Проведен эксперимент по очистке мерзлотной почвы на месте аварийного разлива арктического дизельного топлива с помощью штамма *P. panipatensis* С71. За один вегетационный период (2 месяца) под влиянием интродукции бактерий происходила деструкция 91,7% нефтепродуктов. В дальнейшем был разработан биопрепарат для очистки почвы и воды от нефтезагрязнений, содержащий биомассу бактерий *P. panipatensis* С71, иммобилизованную на поверхности вспученного вермикулита [Ерофеевская, 2013, 2014, 2015, 2016].

Штамм *P. aeruginosa* NCIM 5514, способный утилизировать сырую нефть в качестве единственного источника углерода и энергии, был изолирован из загрязненной нефтью

почвы (штат Гуджарат, Индия). Микроорганизм является галотолерантным (растет при 5% NaCl) и продуцирует биосурфактант в количестве $3,2 \pm 0,1$ г/л, который является смесью дирамнолипида и монорамнолипида. Степень деградации сырой нефти штаммом *P. aeruginosa* NCIM 5514 составляет 60,63% [Varjani, Urasani, 2016a, 2016b, 2017; Varjani, 2017].

Галотолерантный штамм *P. aeruginosa* AspH2, способный к продукции рамнолипидного биосурфактанта, использовался в лабораторных условиях для очистки загрязненной нефтью морской воды. С его помощью произошло разложение 58, 64, 56, 55 и 53% от общего объема нефтяных углеводородов, алканов, ароматических соединений, асфальтенов и смол соответственно [Ali et al., 2014].

Многие представители р. *Pseudomonas* способны к деструкции и очистке окружающей среды от ПАУ [Farshid et al., 2011; Kafilzadeh et al., 2012; Amenu et al., 2014; Sharma, Pathak, 2014; Ghosal et al., 2016]. Так, показано, что при использовании штаммов вида *P. putida* для очистки почвы, загрязненной ПАУ после двух месяцев полевого эксперимента концентрация нафталина уменьшилась на 63,6%, а пирена – на 96,6% [Pizarro-Tobías et al., 2015].

Два штамма *P. aeruginosa* RM1 и SK1, выделенные из нефтезагрязненной тропической почвы (г. Лагос, Нигерия), обладают значительной способностью к разложению отработанного моторного масла в целом, и содержащихся в нем ПАУ, в частности. Установлено, что 66,6 и 89,1%, а также 63,4 и 90,8% начального содержания моторного масла были деградированы бактериями RM1 и SK1 в течение 12 и 21 сут соответственно. После 12 сут инкубации штаммов RM1 и SK1 обнаружено полное исчезновение углеводородных фракций C₁₅, C₂₃, C₂₄, C₂₅ и C₂₆, а также резкое снижение содержания фракций C₁₃, C₁₄, C₁₆ и ПАУ, таких как C₁₉ – антрацен и C₂₂ – пирен. В конце 21 сут наблюдали полное исчезновение C₁₇ – пристана, C₂₂ – пирена, одного соединения из антраценовой фракции и значительное снижение содержания фракции C₁₈ – фитана (97,2% штамм RM1, 95,1% штамм SK1) [Salam, 2016].

Из подзолистой нефтезагрязненной почвы (Пуровский район, ЯНАО) выделен штамм *P. denitrificans* Fdl, который в лабораторных условиях разлагает фенантрен за 14 сут на 83,2%, а в присутствии детергента твин-20 – за 1 сут на 100%. Штамм запатентован и может быть использован для получения препарата для очистки почвы, грунтовых и поверхностных вод от фенантрена [Астанин и др., 2016].

Четыре штамма *P. aeruginosa*, выделенные из засоленной нефтезагрязненной почвы и продуцирующие биосурфактанты, были объединены в консорциум, инокуляция которого в почву смягчает неблагоприятное воздействие солености на биodeградацию и увеличивает скорость разложения нефтяных углеводородов примерно на 30%, а также снижает уровень фитотоксичности (до 30%) по сравнению с необработанной почвой [Ebadi et al., 2017].

Pseudomonas sp. NEE2, выделенный из загрязненной нефтью почвы, может эффективно разлагать н-гексан за счет продукции биосурфактанта [He et al., 2019].

Штамм *P. aeruginosa* GOM1, выделенный из воды Мексиканского залива, разлагал 96% алифатической фракции (C₁₂-C₃₈) сырой нефти за 30 сут. Кроме того, штамм проявлял значительную способность к продукции сурфактанта рамнолипидной природы и эмульгирующую активность при выращивании в среде в присутствии гексадекана [Muriel-Millán et al., 2019].

P. aeruginosa KX828570 эффективно окисляет углеводороды в загрязненных болотных и наземных почвах, обработанных диспергентами после разлива сырой нефти.

Кроме того, штамм способен к деструкции и самих химических детергентов [Nriog, Inweregbu, 2019].

Бактерии р. *Pseudomonas* в виде монокультуры или в ассоциациях входят в состав многих биопрепаратов для очистки окружающей среды от нефтяного загрязнения, например, таких как «Путидойл» (*P. putida*) [Дядечко и др., 1984, 1990], «Деворойл» (*P. stutzeri*) [Борзенков и др., 1994], биопрепараты серии «Нафтокс» (*P. aeruginosa* или *P. citronellolis*) [Белонин и др., 1994; Рогозина, 2010; Рогозина и др., 2013а, 2013б, 2014], «Микробак» (*Pseudomonas* sp., *P. putida*) [Ветрова и др., 2013б], «Биоионит» (*P. putida*) [Волков и др., 2015], «Ленойл»® – NORD, СХП (*P. turukhanskensis* ИБ 1.1) [Логинов и др., 2015; Коршунова и др., 2016; Коршунова, Логинов, 2017] и пр. Некоторые биопрепараты рекомендованы не только для очистки почвы, но и для водных сред, а также для обезвреживания нефтяных шламов.

Современной тенденцией развития экологической биотехнологии является поиск и использование микроорганизмов, обладающими кроме углеводородокисляющей активности еще и другими полезными качествами. Известно, что скорость биодеструкции нефти и нефтепродуктов зависит в т.ч. и от обеспеченности углеводородокисляющих микроорганизмов микроэлементами, важнейшим среди которых является азот. При загрязнении почв нефтью вносится большое количество углерода, в результате чего нарушается количественное отношение C:N и возникает недостаток азота для микроорганизмов-нефтедеструкторов. Поэтому задачей биотехнологического подхода к восстановлению почв является активизация микробного метаболизма путем корректировки углеродно-азотного баланса [Aichberger et al., 2005]. Так, имеются сведения о том, что в прибрежных и пустынных почвах Кувейта, особенно в тех, что имеют давнюю историю нефтяного загрязнения, присутствуют в больших количествах бактерии (10^7 - 10^8 КОЕ/г), обладающие комплексом биотехнологически значимых свойств, таких как способность к деградации нефти, фиксации азота и устойчивость к ртути. Среди них есть и представители некоторых видов псевдомонад – *P. stutzeri*, *P. pseudoalcaligenes*, *P. putida*, которые предлагается использовать для биоремедиации пустынной нефтезагрязненной почвы, крайне бедной азотом [Sorkhoh et al., 2010]. Разработаны полифункциональные биопрепараты-нефтедеструкторы «Ленойл»® – супер, СХП и «Ленойл»® – гранд, СХП в состав которых входит штамм *P. koreensis* ИБ-4, обладающий значительной нитрогеназной активностью [Рафикова и др., 2016; Коршунова и др., 2018]. Это свойство позволяет обогащать нефтезагрязненную почву азотом, уменьшая тем самым количество вносимых минеральных азотных удобрений, составляющих немалую часть расходов при биорекультивации.

Среди углеводородокисляющих псевдомонад есть штаммы, способные к стимуляции роста и развития растений-фиторемедиантов за счет продукции 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. Выделены и сконструированы новые плазмидосодержащие штаммы бактерий р. *Pseudomonas*, совмещающие способность деградировать ПАУ, подавлять рост фитопатогенов и продуцировать индолил-3-уксусную кислоту (ИУК), которые могут использоваться для разработки на их основе нового поколения биопрепаратов для защиты и стимуляции роста растений, а также очистки почв от комплексного загрязнения нефтепродуктами, ПАУ и тяжелыми металлами [Анохина, 2011; Сиунова и др., 2017].

Нефтяное загрязнение почвы является главной проблемой для чайной промышленности в штате Ассам (Индия). Для ее решения Рой с соавт. из загрязненной нефтью почвы выделили два штамма *P. aeruginosa* AS03 и NA108, способные к росту на среде с сырой нефтью. Установлено, что они обладают антигрибной активностью и могут использоваться для биоремедиации почв. Наблюдалось усиление роста чайных растений и увеличение сухой массы их корней и побегов в нефтезагрязненной почве, обработанной как штаммом AS03, так и NA108, по сравнению с растениями, выросшими в нарушенной почве без инокуляции. Интродукция бактерий улучшила качество самой почвы: уменьшилось содержание углеводов (каждый из штаммов деградировал сырую нефть на 40%), улучшилась проводимость, повышалась активность почвенных ферментов [Roy et al., 2013].

Предложен штамм азотфиксирующих бактерий *P. stutzeri* KOS6 – деструктор алифатических и ароматических углеводов, стимулирующий рост растений за счет выработки ИУК. Инокуляция им семян как двудольных (горох), так и однодольных (овес) растений способствует увеличению длины корней и роста побегов, общей биомассы в условиях развития на нефтехимическом шламе, содержащем тяжелые металлы. Посев в почву, загрязненную сырой нефтью в концентрации 150 г/кг, семян растений, обработанных микроорганизмами *P. stutzeri* KOS6, приводит к тому, что за 90 сут эксперимента происходит существенное, на 36%, снижение содержания углеводов в грунте по сравнению с использованием небактеризованных растений. Это доказывает применимость штамма *P. stutzeri* KOS6 для фиторемедиации нефтешламов и антропогенно нарушенных почв, для которых характерно комплексное загрязнение углеводородами и тяжелыми металлами, а также недостаток азота на фоне высокого содержания углеводов [Григорьева и др., 2014].

Из нефтезагрязненной почвы были выделены штаммы *Pseudomonas* spp. VI4.1 и VI4T1, способные к деградации дизельного топлива, нафталина, бензола, толуола, этилбензола, ксилола, а также к продукции сидерофоров, органических кислот и фитогормонов, что указывает на их высокий биотехнологический потенциал [Imperato et al., 2019].

Основной причиной, которая затрудняет микробиологическое разложение нефтепродуктов, является гидрофобность молекул углеводов, приводящая как к их сорбции на различных поверхностях и переходу в биологически труднодоступную форму, так и к невозможности эффективного контакта с микробными клетками, имеющими, как правило, гидрофильную внешнюю оболочку. Устранить это препятствие способны биосурфактанты – разнообразные поверхностно-активные вещества, синтезируемые микроорганизмами. Механизм их действия связан с процессами десорбции органических загрязнителей и их переводом в водную фазу и, как следствие, повышением их биодоступности для микроорганизмов, а также с модификацией внешней поверхности бактерий путём гидрофобизации для обеспечения лучшего контакта с молекулами углеводов [Mao et al., 2015; Pirog et al., 2015a; Santos et al., 2016]. Зпатентован штамм *P. putida* ВКМ В-2380Д, продуцирующий поверхностно-активные вещества при росте на ПАУ и углеводородах нефти. Указанный микроорганизм полностью деградирует нафталин и фенантрен в почве за 3 и 20 сут и может входить в состав биопрепарата для очистки почв и поверхностных вод от нефтяных загрязнений, содержащих высокие концентрации ПАУ в различных климатических условиях [Филонов и др., 2009]. В состав биопрепарата «МикроБак» для очистки почв и грунтов от нефтяных загрязнений в условиях холодного и умеренного климата, уже упомянутого ранее, входят бактерии *Pseudomonas* spp., которые

при росте на углеводородах образуют биоПАВ рамнолипидной природы [Филонов, 2016]. Микроорганизм *P. ceracia* ССТ6659, продуцирует биосурфактант гликолипидной природы. Применение этой бактерии способствовало биодegradации моторного масла в почве за 10 сут на 83% [Rocha e Silva et al., 2013; Silva et al., 2014], кроме того, она была также с успехом использована для очистки от нефтепродуктов производственных сточных вод [Silva et al., 2018]. Штамм *P. aeruginosa* W10 разлагал после 30 дней инкубации при 37°C 10, 20, 80, 90 и 99% гексадекана, пирена, флуорантена, фенантрена и сырой нефти соответственно. Продуцируемый этим микроорганизмом биосурфактант показал значительную активность и высокую стабильность в широком диапазоне концентраций соли (0-150 г/л), температуры (0-100°C), pH (2-12). Приведенные данные свидетельствуют о перспективности использования бактерии *P. aeruginosa* W10 и образуемого ею биосурфактанта в ремедиации сред, загрязненных углеводородами [Chebbi et al., 2017].

Многие псевдомонады-нефтедеструкторы могут «работать» при низких положительных температурах и, более того, в широком диапазоне температур. Так, штамм *P. azotoformans* 1Y-2014 (ВКМ В-3254D) позволяет повысить степень очистки почвы и воды, жидких шламов от нефти и нефтепродуктов в условиях пониженных температур (+6°C) [Щемелинина и др., 2019]. Уже упомянутый выше штамм *P. panipatensis* С71 (ВКПМ В-10593) эффективно окисляет нефть и нефтепродукты при температуре 8-41°C [Ерофеевская, 2013]. Бактерии *P. abietaniphila* 30W (ВКМ В-3174D), входящие в состав нефтеокисляющего консорциума, выделены из седиментов Финского залива Балтийского моря и содержат плазмиду деградации нафталина, что подтверждается наличием генов катехол-2,3-диоксигеназы и нафталин-1,2-диоксигеназы и способностью минерализовать нафталин при температуре 6-30°C [Соколов и др., 2019]. Из прибрежной зоны западного берега полуострова Ямал выделены бактерии *P. extremaustralis* ARC 38 (ВКПМ В-13084) и *P. deceptionensis* ARC 44 (ВКПМ В-13090), использование которых позволяет повысить степень очистки акваторий водоемов, береговой линии от загрязнений нефтью и нефтепродуктами при температуре от -2,5 до +20°C и содержании солей 30±10 г/л [Шестаков и др., 2019а, 2019б].

Для очистки морских и солоноватоводных объектов используется биопрепарат Soilin-S, в который в зависимости от состава загрязнения может входить один штамм или консорциум психрофильных галотолерантных микроорганизмов, среди которых есть микроорганизм *P. azotoformans* КМ-161 СА (ВКМ В-2762D) [Заикин и др., 2015]. В консорциум психрофильных штаммов, являющихся основой биопрепарата Soilin-P для очистки от нефти почв и донных отложений пресных водоемов, включен штамм *P. migulae* КР-24СО (ВКМ В-2761D) [Маркарова и др., 2016]. Оба вышеупомянутых микроорганизма могут эффективно окислять углеводороды нефти при низкой температуре окружающей среды (от 1 до 20°C) и обладают высокой окислительной активностью в отношении нафтеновых углеводородов и ароматических соединений нефти, а также синтезируют природный биосурфактант группы липопептидов вискозин в ответ на присутствие в среде нефти, способствуя тем самым снижению ее вязкости.

Следует упомянуть и о том, что, некоторые углеводородокисляющие бактерии р. *Pseudomonas* обладают микостатической активностью для подавления патогенных микроорганизмов, которые в больших количествах развиваются в нефтезагрязненном грунте [Бакаева и др., 2013, 2014].

Проведенный обзор штаммов псевдомонад-нефтедеструкторов и бактериальных препаратов на их основе, позволяет заключить, что на сегодняшний день ведется активная

работа по изучению углеводородокисляющих свойств данной группы микроорганизмов и их практическому применению для борьбы с последствиями загрязнения окружающей среды нефтью и нефтепродуктами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Анохина Т.О. Ризосферные плазмидосодержащие бактерии рода *Pseudomonas*, стимулирующие рост растений и деградирующие полициклические ароматические углеводороды: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.01.06. Пущино, 2011. 24 с.
2. Астанин А.И., Загребельный С.Н., Алексеев А.Ю., Забелин В.А. Штамм бактерий *Pseudomonas denitrificans*, обладающий свойством утилизировать фенантрен // Патент РФ № 2575064. Заявл. 26.01.2015; опубл. 10.02.2016. Бюл. № 4.
3. Бакаева М.Д., Логинов О.Н., Смолова О.С. Влияние микроорганизмов-деструкторов углеводов на токсичность загрязненной нефтью чернозема // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15, № 3(5). С. 1563–1566.
4. Бакаева М.Д., Смолова О.С., Логинов О.Н. Использование для биорекультивации микроорганизмов-деструкторов углеводов рода *Pseudomonas* с микостатической активностью // Биотехнология. 2014. № 6. С. 62–72.
5. Беловежец Л.А., Макарова Л.Е., Третьякова М.С., Маркова Ю.А., Дударева Л.В., Семёнова Н.В. Возможные пути деструкции полиароматических углеводородов нефти некоторыми видами бактерий-нефтедеструкторов, выделенными из эндо- и ризосферы растений // Прикладная биохимия и микробиология. 2017. Т. 53, № 1. С. 76–81.
6. Белонин М.Д. Биопрепарат для очистки почвы и воды от нефти и нефтепродуктов // М.Д. Белонин, Е.А. Рогозина, Р.М. Свечина, А.В. Хотянович, Н.А. Орлова // Патент РФ № 2053205. Заявл. 29.09.1994.
7. Борзенков И.А., Милехина Е.И., Беляев С.С., Иванов М.В. Консорциум микроорганизмов *Rhodococcus maris*, *Rhodococcus* sp., *Rhodococcus erythropolis*, *Pseudomonas stutzeri*, *Candida* sp., используемый для очистки почвенных и солоноватоводных экосистем от загрязнений нефтепродуктами // Патент РФ № 2023686. Заявл. 13.04.1992; опубл. 30.11.1994.
8. Ветрова А.А., Иванова А.А., Филонов А.Е., Забелин В.А., Нечаева И.А., Нгуэт Ле Тхи Бич, Боронин А.М. Сравнительная эффективность деградации нефтепродуктов консорциумом плазмидосодержащих штаммов-деструкторов и биопрепаратами «МикроБак», «Биоойл» // Известия Тульского гос. ун-та. Естеств. науки. 2013а. Вып. 2, ч. 1. С. 258–272.
9. Ветрова А.А., Иванова А.А., Филонов А.Е., Забелин В.А., Гафаров А.Б., Соколов С.Л., Нечаева И.А., Пунтус И.Ф., Боронин А.М. Биодеструкция нефти отдельными штаммами и принципы составления микробных консорциумов для очистки окружающей среды от углеводородов нефти // Известия Тульского гос. ун-та. Естеств. науки. 2013б. Вып. 2, ч. 1. С. 241–257.
10. Волков М.Ю., Ильин А.А., Калилец А.А. Препарат для биодеструкции нефтепродуктов "Биоонит" и способ его получения // Патент РФ № 2571219. Заявл. 25.06.2013; опубл. 20.12.2015. Бюл. № 35.

11. Гаврилов К.Е., Дармов И.В., Кардакова Т.С., Лазыкин А.Г., Коновалова Е.А. Штамм бактерий *Pseudomonas delhiensis* – деструктор нефти и нефтепродуктов // Патент РФ № 2575063. Заявл. 08.12.2014; опубл. 10.02.2016. Бюл. № 4.
12. Гоголева О.А., Немцева Н.В. Углекислотфиксирующие микроорганизмы природных экосистем // Бюллетень Оренбургского науч. центра УрО РАН. 2012. № 2. С.1-7.
13. Григорьева Т.В., Лайков А.В., Несмелов А.А., Колпаков А.И., Ильинская О.Н., Наумова Р.П. Штамм бактерий *Pseudomonas stutzeri* – деструктор алифатических и ароматических нефтяных углеводородов и стимулятор роста растений и его использование // Патент РФ № 2529948. Заявл. 13.09.2012; опубл. 10.10.2014. Бюл. № 28.
14. Джусупова Д.Б. Биоремедиация объектов окружающей среды углеводородокисляющими микроорганизмами рода *Pseudomonas*: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.07, 03.00.16. Алматы, 2010. 40 с.
15. Дядечко В.Н., Толстокорова Л.Е., Морозова Т.Н. Штамм *Pseudomonas putida* 36, используемый для очистки воды и почвы от нефти и нефтепродуктов // Авторское свидетельство СССР № 1076446. Заявл. 22.07.1982; опубл. 28.02.1984.
16. Дядечко В.Н., Толстокорова Л.Е., Гашев С.Н., Гашева М.Н., Соромотин А.В., Жданова Е.Б. О биологической рекультивации нефтезагрязненных песочных почв Среднего Приобья // Почвоведение. 1990. № 9. С. 148–151.
17. Ерофеевская Л.А. Штамм бактерий *Pseudomonas panipatensis* ВКПМ В-10593 – деструктор нефти и нефтепродуктов // Патент РФ № 2484130. Заявл. 16.04.2012; опубл. 10.06.2013. Бюл. № 16.
18. Ерофеевская Л.А. Способ очистки воды и мерзлотных почв от нефти и нефтепродуктов штаммом бактерий *Pseudomonas panipatensis* ВКПМ В-10593 // Патент РФ № 25259326. Заявл. 13.05.2013; опубл. 20.08.2014. Бюл. № 23.
19. Ерофеевская Л.А. Псевдомонады как полезная компонента нефтезагрязненных водоемов // Инновационная наука. 2015. № 10. С. 9–10.
20. Ерофеевская Л.А. Препарат для очистки почв и воды от нефтезагрязнений // Патент РФ № 2525932. Заявл. 19.11.2014; опубл. 27.10.2016. Бюл. № 30.
21. Жубанова А.А., Ерназарова А.К., Кайырманова Г. К., Заядан Б.К., Савицкая И.С., Абдиева Г.Ж., Кистаубаева А.С., Акимбеков Н.Ш. Конструирование циано-бактериального консорциума на основе аксеничных культур цианобактерий и гетеротрофных бактерий для биоремедиации нефтезагрязненных почв и водоемов // Физиология растений. 2013. Т. 60, № 4. С. 588–595.
22. Заикин И.А., Чиковани М.А., Кравченко В.В., Щемелинина Т.Н., Маркарова М.Ю. Способ очистки от нефти и нефтепродуктов морских и солоноватоводных экосистем в условиях высоких широт // Патент РФ № 2571180. Заявл. 20.08.2013; опубл. 20.12.2015. Бюл. № 35.
23. Карасева Э.В., Худокормов А.А., Карасев С.Г., Самков А.А., Волченко Н.Н., Лень Н.Н., Мамонтова Ю.А., Ярыш И.А. Природное разнообразие углеводородокисляющей микробиоты нефтезагрязненных объектов как основа биоремедиации // I Росс. микробиол. конгресс: Сб. тез. М.: ООО «ИД «Вода: химия и экология», 2017. С. 50.

24. Коршунова Т.Ю., Четвериков С.П., Валиуллин Э.Г., Логинов О.Н. Биотехнологический потенциал бактерии *Pseudomonas* sp. ИБ-1.1 как основы полифункционального биопрепарата // Известия ВУЗов. Прикладная химия и биотехнология. 2016. № 1. С. 93–99.
25. Коршунова Т.Ю., Логинов О.Н. Токсикологическая оценка биопрепарата-нефтедеструктора «Ленойл»® – NORD, СХП // Токсикологический вестник. 2017. № 3 С. 58–60.
26. Коршунова Т.Ю., Бакаева М.Д., Логинов О.Н. Полифункциональные биопрепараты-нефтедеструкторы: влияние на растения и содержание нефти в почве // Экология и промышленность России. 2018. № 9. С. 18–22.
27. Логинов О.Н., Четвериков С.П., Коршунова Т.Ю., Валиуллин Э.Г., Бакаева М.Д., Фарухшин Д.Ф. Способ очистки почв от нефти в условиях низких положительных температур психротолерантными бактериями *Pseudomonas* sp. ИБ-1.1 // Патент РФ № 2539148. Заявл. 20.08.2013; опубл. 10.01.2015. Бюл. № 1.
28. Маркарова М.Ю., Щемелинина Т.Н., Заикин И.А., Чиковани М.А., Кравченко В.В. Способ очистки от нефти и нефтепродуктов пресноводных экосистем в условиях высоких широт // Патент РФ № 2604788. Заявл. 03.09.2015; опубл. 10.12.2016. Бюл. № 34.
29. Панов А.В., Есикова Т.З., Соколов С.Л., Кошелева И.А., Боронин А.М. Влияние загрязнения почвы на состав микробного сообщества // Микробиология. 2013. Т. 82, № 2. С. 239–246.
30. Плешакова Е.В., Беляков А.Ю., Деев Д.В. Особенности деградации углеводородов бактериями, выделенными из буровых шламов// Поволжский экологический журнал. 2017. № 2. С. 170–182.
31. Рафикова Г.Ф., Коршунова Т.Ю., Миннебаев Л.Ф., Четвериков С.П., Логинов О.Н. Новый штамм бактерий *Pseudomonas koreensis* ИБ-4 как перспективный агент биологического контроля фитопатогенов // Микробиология. 2016. Т. 85, № 3. С. 317–326.
32. Рогозина Е.А., Андреева О.А., Жаркова С.И., Мартынова Д.А., Орлова Н.А. Сравнительная характеристика отечественных биопрепаратов, предлагаемых для очистки почв и грунтов от загрязнения нефтью и нефтепродуктами // Нефтегазовая геология. Теория и практика. 2010. Т. 5, № 3. URL: http://www.ngtp.ru/rub/7/37_2010.pdf
33. Рогозина Е.А., Орлова Н.А., Свечина Р.М., Переходова Л.С., Тимергазина И.Ф. Штамм *Pseudomonas aeruginosa* РСАМ 01139 для разложения нефти и дизельного топлива // Патент РФ № 2489482. Заявл. 14.08.2012; опубл. 10.08.2013а. Бюл. № 22.
34. Рогозина Е.А., Орлова Н.А., Свечина Р.М., Переходова Л.С., Тимергазина И.Ф. Штамм *Pseudomonas citronellolis*, используемый для разложения нефти и дизельного топлива // Патент РФ № 2489484. Заявл. 14.08.2012; опубл. 10.08.2013б. Бюл. № 22.
35. Рогозина Е.А., Тимергазина И.Ф., Моргунов П.А. Очистка нефтезагрязненных почв бактериями рода *Pseudomonas* – основой биопрепаратов Нафтокс 12-р и Нафтокс 48-У // Нефтегазовая геология. Теория и практика. 2014. Т. 9, № 2. URL: http://www.ngtp.ru/rub/7/19_2014.pdf

36. Сиунова Т.В., Анохина Т.О., Сизова О.И., Соколов С.Л., Сазонова О.И., Кочетков В.В., Боронин А.М., Patil S.G., Chaudhari A.B. Штаммы PGPR *Pseudomonas*, перспективные для создания биопрепаратов для защиты и стимуляции роста растений // Биотехнология. 2017. Т. 33, № 2, С. 56–67.
37. Смирнова Т.С., Кузнецова О.В. Влияние нефтегазовой промышленности на состояние окружающей среды и здоровье человека // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. 2014. № 9. С. 39–43.
38. Соколов С.Л., Гафаров А.Б., Сазонова О.И., Ветрова А.А., Иванова А.А., Кошелева И.А., Петриков К.В. Консорциум микроорганизмов для очистки поверхностных вод и седиментов Балтийского моря от нефти и нефтепродуктов // Патент РФ № 2688725. Заявл. 13.10.2017; опубл. 22.05.2019. Бюл. № 15.
39. Федоренко В.Н., Князюк М.К., Нетрусов А.И., Шестаков А.И. Активность штаммов *Cobetia marina* S2 и *Nocardia coeliaca* S1 в отношении углеводов нефти и прогнозирование их выживаемости после лиофилизации // Биотехнология. 2016. № 4. С. 9–20.
40. Филонов А.Е., Кошелева И.А., Пунтус И.А., Ахметов Л.И., Боронин А.М. Штамм бактерий *Pseudomonas putida*, продуцирующий поверхностно-активные вещества, для деградации полициклических ароматических углеводов и углеводов нефти // Патент РФ № 2344170. Заявл. 10.03.2006; опубл. 20.01.2009. Бюл. № 2.
41. Филонов А.Е., Кошелева И.А., Самойленко В.А., Шкидченко А.Н., Нечаева И.А., Пунтус И.Ф., Гафаров А.Б., Якшина Т.В., Боронин А.М., Петриков К.В. Биопрепарат для очистки почв от загрязнений нефтью и нефтепродуктами, способ его получения и применения // Патент РФ № 2378060. Заявл. 05.07.2007; опубл. 10.01.2010. Бюл. № 1.
42. Микробные биопрепараты для очистки окружающей среды от нефтяных загрязнений в условиях умеренного и холодного климата: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.01.06 Пушкино, 2016. 46 с.
43. Филонов А.Е., Пунтус И.Ф., Ахметов Л.И., Фунтикова Т.В., Делеган Я.А. Биотехнология очистки нефтезагрязненных территорий приаральского региона с использованием новых биопрепаратов // Биохимия, физиология и биосферная роль микроорганизмов: Мат. 4-й Пушинской конф. М.: ИД «Вода: химия и экология», 2017. С. 109–111.
44. Хоменко Л.А., Ногина Т.М. Микробная деструкция минеральных (нефтяных) масел // Мікробіологічний журнал. 2015. Т. 77, № 6. С. 70–81.
45. Шестаков А.И., Сережкин И.Н., Ламова Я.А., Гавирова Л.А., Шестакова О.О., Ершова О.А., Шабалин Н.В., Исаченко А.И. Штамм *Pseudomonas. extremaustralis* ARC 38 ВКПМ В-13084 – деструктор нефти и нефтепродуктов // Патент РФ № 2694610. Заявл. 15.11.2018; опубл. 16.07.2019а. Бюл. № 20.
46. Шестаков А.И., Сережкин И.Н., Ламова Я.А., Гавирова Л.А., Шестакова О.О., Ершова О.А., Шабалин Н.В., Исаченко А.И. Штамм *Pseudomonas deceptionensis* ARC 44 ВКПМ В-13090 – деструктор нефти и нефтепродуктов // Патент РФ № 2694612. Заявл. 15.11.2018; опубл. 16.07.2019б. Бюл. № 20.
47. Щемелинина Т.Н., Анчугова Е.М., Маркарова М.Ю., Лаптева Е.М. Штамм бактерий *Pseudomonas azotoformans* для биоконверсии углеводов из

- загрязненных нефтью и нефтепродуктами вод в источник биодизеля // Патент РФ № 2692629. Заявл. 2018.11.14; опубл. 2019.06.25. Бюл. № 18.
48. Экологические проблемы топливно-энергетического комплекса России // Зеленый мир. 2007. № 1-2. С. 6–8.
 49. Aichberger H., Hasinger M., Braun R., Loibner A.P. Potential of preliminary test methods to predict biodegradation performance of petroleum hydrocarbons in soil // Biodegradation. 2005. V. 16, № 2. P. 115–125.
 50. Al-Dhabaan F.A. Morphological, biochemical and molecular identification of petroleum hydrocarbons biodegradation bacteria isolated from oil polluted soil in Dhahran, Saudi Arabia // Saudi J. Biol. Sci. 2019. V. 26, № 6. P. 1247–1252.
 51. Al-Gelawi M.H., Al-Saraf A.A., Al-Baldawi R.B. Role of plasmid of *Pseudomonas putida* S3A in nylon 6 degradation // J. Biologic. Sci. 2013. V. 13, № 6. P. 555–558.
 52. Ali H.R., Ismail D.A., El-Gendy N.S. The biotreatment of oil-polluted seawater by biosurfactant producer halotolerant *Pseudomonas aeruginosa* Asp2 // Energy Sources. Part A: Recovery, Utilization, and Environmental Effects. 2014. V. 36, № 13. P. 1429–1436.
 53. Amenu D. Isolation of poly aromatic hydrocarbons (PAHs) degrading bacteria's // Landmark Res. J. Med. Med. Sci. 2014. V. 1, № 1. P. 1–3.
 54. Astashkina A.P., Bakibayeva A.A., Plotnikova E.V., Kolbysheva Yu.V., Mukashev A.B. Study of the hydrocarbon-oxidizing activity of bacteria of the genera *Pseudomonas* and *Rhodococcus* // Procedia Chemistry. 2015. V. 15. P. 90–96.
 55. Bhattacharya M., Biswas D., Sana S., Datta S. Biodegradation of waste lubricants by a newly isolated *Ochrobactrum* sp. C1// 3 Biotech. 2015. V. 5, № 5. P. 807–817.
 56. Chebbi A., Hentati D., Zaghden H., Baccar N., Rezgui F., Chalbi M., Sayadi S., Chamkha M. *Pseudomonas* sp. strain from used motor oil-contaminated soil // Int. Biodeterior. Biodegrad. 2017. V. 122. P. 128–140.
 57. Cocârță D.M., Stoian M.A., Karademir A. Crude oil contaminated sites: Evaluation by using risk assessment approach // Sustainability. 2017. V. 9: 1365. DOI: [10.3390/su9081365](https://doi.org/10.3390/su9081365)
 58. Ebadi A., Sima N.A.K., Olamaee M., Hashemi M., Nasrabadi R.G. Effective bioremediation of a petroleum-polluted saline soil by a surfactant-producing *Pseudomonas aeruginosa* consortium // J. Advanc. Res. 2017. V. 8, I. 6. P. 627–633.
 59. Farshid K., Sara R., Yaghoob T. Evaluation of bioremediation of naphthalene using native bacteria isolated from oil contaminated soils in Iran // Ann. Biol. Res. 2011. V. 2, № 6. P. 610–616.
 60. Joshi M.N., Dhebar S.V., Dhebar Sh.V., Bhargava P., Pandit A., Patel R.P., Saxena A., Bagatharia Sn.B. Metagenomics of petroleum muck: Revealing microbial diversity and depicting microbial syntrophy // Arch. Microbiol. 2014. V. 196, № 8. P. 531–544.
 61. Hazen T.C., Prince R.C., Mahmoudi N. Marine oil biodegradation // Environ. Sci. Technol. 2016. V. 50. P. 2121–2129.
 62. Gayathiri E., Bharathib B., Selvadhas S., Kalaikandhan R. Isolation, identification and molecular characterization of hydrocarbon degrading bacteria and its associated genes – a review // Int. J. Pharm. Bio. Sci. 2017. V. 8, № 2. P. 1010–1019.
 63. Ghosal D., Ghosh S., Dutta T.K., Ahn Y. Current state of knowledge in microbial degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs): a review // Front. Microbiol. 2016. V. 7: 1369. DOI: [10.3389/fmicb.2016.01369](https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01369)

64. He S., Ni Y., Lu L., Chai O., Liu H., Yang C. Enhanced biodegradation of n-hexane by *Pseudomonas* sp. strain NEE2 // Sci Rep. 2019. 9: 16615. DOI: [10.1038/s41598-019-52661-0](https://doi.org/10.1038/s41598-019-52661-0)
65. Ichor T., Okerentugba P.O., Okpokwasili G.C. Biodegradation of total petroleum hydrocarbon by aerobic heterotrophic bacteria isolated from crude oil contaminated brackish waters of Bodo creek // J. Bioremed. Biodegrad. 2014. V. 5: 236. DOI: [10.4172/2155-6199.1000236](https://doi.org/10.4172/2155-6199.1000236)
66. Imperato V., Portillo-Estrada M., McAmmond B.M., Douwen Y., Van Hamme J.D., Gawronski S.W., Vangronsveld J., Thijs S. Genomic diversity of two hydrocarbon-degrading and plant growth-promoting *Pseudomonas* species isolated from the oil field of Bóbrka (Poland) // Genes. 2019. V. 10: 443. DOI: [10.3390/genes10060443](https://doi.org/10.3390/genes10060443)
67. Ivshina I.B., Kuyukina M.S., Krivoruchko A.V., El'kin A.A., Makarov S.O., Cunningham C.J., Peshkur T.A., Atlas R.M., Philp J.C. Oil spill problems and sustainable response strategies through new technologies // Environ. Sci.: Proc. Imp. 2015. V. 17, № 7. P. 1201–1219.
68. Ivshina I., Kostina L., Krivoruchko A., Kuyukina M, Peshkur T., Anderson P., Cunningham C. Removal of polycyclic aromatic hydrocarbons in soil spiked with model mixtures of petroleum hydrocarbons and heterocycles using biosurfactants from *Rhodococcus ruber* IEGM 231 // J. Hazard. Mat. 2016. V. 312. P. 8–17.
69. Kafilzadeh F., Pour F., Hoshyari T.Y., Azad H.N. Bioremediation of pyrene by isolated bacterial strains from the soil of the landfills in Shiraz, Iran// Ann. Biol. Res. 2012. V. 3, № 1. P. 486–494.
70. Kahlon R.S. Biodegradation and bioremediation of organic chemical pollutants by *Pseudomonas* // In: *Pseudomonas: molecular and applied biology*. R.S. Kahlon (Ed.). Springer: Switzerland, 2016. P. 343–417.
71. Kiraye M., John W., Gabriel K. Bioremediation rate of total petroleum hydrocarbons from contaminated water by *Pseudomonas aeruginosa* case study: lake Albert, Uganda // J. Bioremed. Biodegrad. 2016. V. 7, № 2. P. 335–339.
72. Koshlaf E., Ball A.S. Soil bioremediation approaches for petroleum hydrocarbon polluted environments // AIMS Microbiol. 2017. V. 3, № 1. P. 25–49.
73. Kumar V., Singh S., Manhas A., Singh J., Singla S., Kaur P., Data S., Negi P., Kalia A. Bioremediation of petroleum hydrocarbon by using *Pseudomonas* species isolated from petroleum contaminated soil // Orient. J. Chem. 2014. V. 30, № 4. P. 1771–1776.
74. Mao X., Jiang R., Xiao W., Yu J.J. Use of surfactants for the remediation of contaminated soils: a review // Hazard. Mater. 2015. V. 285. P. 419–435.
75. Muriel-Millán L.F., Rodríguez-Mejía J.L., Godoy-Lozano E.E., Rivera-Gómez N., Gutierrez-Rios R.-M., Morales-Guzmán D., Trejo-Hernández M.R., Estradas-Romero A., Pardo-López L. Functional and genomic characterization of a *Pseudomonas aeruginosa* strain isolated from the southwestern gulf of Mexico reveals an enhanced adaptation for long-chain alkane degradation // Front. Mar. Sci. 2019. 6: 572. DOI: [10.3389/fmars.2019.00572](https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00572)
76. Nrior R.R., Inweregbu A.O. Bioremediation potential of *Pseudomonas aeruginosa* KX828570 on crude oil spill polluted marshland and terrestrial soil treated with oil spill dispersant // J. Advanc. Microbiol. 2019. V. 15, № 2. Article no. JAMB.46849. DOI: [10.9734/jamb/2019/v15i230087](https://doi.org/10.9734/jamb/2019/v15i230087)

77. Ogugbue Ch.J., Solomon L., Olali I.N. Enhanced biodegradation of petroleum hydrocarbons in polluted soil augmented with nitrogen-fixing bacteria // *Life Sci. J.* 2017. V. 14, № 1. P. 82–91.
78. Ojewumi M.E., Okeniyi J.O., Ikotun J.O., Okeniyi E.O., Ejemen V.A., Popoola A.P.I. Bioremediation: Data on *Pseudomonas aeruginosa* effects on the bioremediation of crude oil polluted soil // *Data in Brief.* 2018. V. 19. P. 101–113.
79. Orellana R., Cumsille A., Rojas C., Cabrera P., Seeger M., Cárdenas F., Stuardo C., González M. Assessing technical and economic feasibility of complete bioremediation for soils chronically polluted with petroleum hydrocarbons // *J. Bioremed. Biodegrad.* 2017. V. 8: 396. DOI: [10.4172/2155-6199.1000396](https://doi.org/10.4172/2155-6199.1000396)
80. Pandey P., Pathak H., Dave S. Microbial ecology of hydrocarbon degradation in the soil: A review // *Res. J. Environ. Toxicol.* 2016. V. 10, № 1. P. 1–15.
81. Pasumarthi R., Chandrasekaran S., Mutnuri S. Biodegradation of crude oil by *Pseudomonas aeruginosa* and *Escherichia fergusonii* isolated from the Goan coast // *Mar. Poll. Bull.* 2013. V. 15, № 76(1-2). P. 276–82.
82. Pirog T.P., Konon A.D., Savenko I.V. Microbial surfactants in environmental technologies // *Biotechnol. Acta.* 2015a. V. 8, № 4. P. 21–39.
83. Pizarro-Tobías P., Fernández M., Niqui J.L., Solano J., Duque E., Ramos J.-L., Roca A. Restoration of a mediterranean forest after a fire: bioremediation and rhizoremediation field-scale trial // *Microb. Biotechnol.* 2015. V. 8, № 1. P. 77–92.
84. Robertson L.W., Hansen L.G. PCBs: Recent advances in environmental toxicology and health effects. University press of Kentucky, 2015. 496 p.
85. Rocha e Silva N.M.P., Rufino R.D., Luna J.M., Santos V.A., Sarubbo L.A. Screening of *Pseudomonas* species for biosurfactant production using low-cost substrates // *Biocatal. Agric. Biotechnol.* 2013. V. 3. P. 132–139.
86. Roy A.S., Yenn R., Singh A.K., Boruah H.P.D., Saikia N., Deka M. Bioremediation of crude oil contaminated tea plantation soil using two *Pseudomonas aeruginosa* strains AS03 and NA108 // *Afric. J. Biotechnol.* 2013. V. 12, № 19. P. 2600–2610.
87. Salam L.B. Metabolism of waste engine oil by *Pseudomonas* species // *3 Biotech.* 2016. V. 6, № 1: 98. DOI: [10.1007%2Fs13205-016-0419-5](https://doi.org/10.1007%2Fs13205-016-0419-5)
88. Santos D.K.F., Rufino R.D., Luna J.M., Santos V.A., Sarubbo L.A. Biosurfactants: multifunctional biomolecules of the 21st century // *Int. J. Mol. Sci.* 2016. V. 17, № 3: 401. DOI: [10.3390/ijms17030401](https://doi.org/10.3390/ijms17030401)
89. Sharma S., Pathak H. *Pseudomonas* in Biodegradation // *Int. J. Pure App. Biosci.* 2014. V. 2, № 1. P. 213–222.
90. Silva E.J., Rocha e Silva N.M.P., Rufino R.D., Luna J.M., Silva, R.O., Sarubbo L.A. Characterization of a biosurfactant produced by *Pseudomonas cepacia* CCT6659 in the presence of industrial wastes and its application in the biodegradation of hydrophobic compounds in soil // *Colloids Surf. B Biointerfaces.* 2014. V. 117. P. 36–41.
91. Silva E.J., Almeida D.G., Luna J.M., Rufino R.D., Santos V.A., Sarubbo L.A. Use of bacterial biosurfactants as natural collectors in the dissolved air flotation process for the treatment of oily industrial effluent // *Bioprocess Biosyst. Eng.* 2018. V. 41. P. 1599–1610.
92. Sorkhoh N.A., Ali N., Dashti N., Al-Mailem D.M., Al-Awadhi H., Eliyas M., Radwan S.S. Soil bacteria with the combined potential for oil utilization, nitrogen fixation, and mercury resistance // *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 2010. V. 64, № 3. P. 226–231.

93. Tirado-Torres D., Acevedo-Sandoval O., Rodríguez-Pastrana B.R., Gayosso-Canales M. Phylogeny and polycyclic aromatic hydrocarbons degradation potential of bacteria isolated from crude oil-contaminated site // J. Environ. Sci. Health. Part A. Tox. Hazard Subst. Environ. Eng. 2017. V. 52, № 9. DOI: [10.1080/10934529.2017.1316170](https://doi.org/10.1080/10934529.2017.1316170)
94. Varjani S.J., Upasani V.N. Carbon spectrum utilization by an indigenous strain of *Pseudomonas aeruginosa* NCIM 5514: Production, characterization and surface active properties of biosurfactant // Bioresour. Technol. 2016a. V. 221. P. 510–516.
95. Varjani S.J., Upasani V.N. Biodegradation of petroleum hydrocarbons by oleophilic strain of *Pseudomonas aeruginosa* NCIM 5514 // Bioresour. Technol. 2016b. V. 222. P. 195–201.
96. Varjani S.J., Upasani V.N. Crude oil degradation by *Pseudomonas aeruginosa* NCIM 5514: Influence of process parameters // Indian J. Experiment. Biol. 2017. V. 5, № 5. P. 493–497.
97. Varjani S.J. Remediation processes for petroleum oil polluted soil // Indian J. Biotechnol. 2017. V. 16. P. 157–163.
98. Varjani S., Joshi R., Senthil Kumar P.S., Lal Srivastava V.K., Kumar V., Banerjee C., Praveen Kumar R. Polycyclic aromatic hydrocarbons from petroleum oil industry activities: effect on human health and their biodegradation // In: Waste bioremediation. Energy, environment and sustainability. Springer, Singapore, 2018. P. 185–199.
99. Vignesh R., Arularasan A., Gandhiraj V., Charu Deepika R. Isolation identification and characterization of potential oil degrading bacteria from oil contaminated sites // Int. Res. J. Engin. Technol. 2016. V. 3, № 4. P. 2503–2508.
100. Vinothini C., Sudhakar S., Ravikumar R. Biodegradation of petroleum and crude oil by *Pseudomonas putida* and *Bacillus cereus* // Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci. 2015. V. 4, № 1. P. 318–329.
101. Xu Y., Zhou N.Y. Microbial remediation of aromatics-contaminated soil // Front. Environ. Sci. Eng. 2017. V. 11: 1. DOI: [10.1007/s11783-017-0894-x](https://doi.org/10.1007/s11783-017-0894-x)
102. Xue J., Yu Y., Bai Y., Wang L., Wu Y. Marine oil-degrading microorganisms and biodegradation process of petroleum hydrocarbon in marine environments: a review // Curr. Microbiol. 2015. V. 71, № 2. P. 220–228.