



УДК 581.133.11+581.144.2+581.55

МЕХАНІЗМИ АДАПТАЦІЇ РОСЛИН ДО НАФТОВОГО ЗАБРУДНЕННЯ

О. І. Терек

Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна
e-mail: prof.olga.terek@gmail.com

Terek O. I. Mechanisms of plant adaptation to oil pollution. **Studia Biologica**, 2018: 12(3–4); 141–164 • DOI: <https://doi.org/10.30970/sbi.1203.579>

Розглянуто проблему техногенного забруднення ґрунту нафтою і механізми адаптації різних рослинних організмів до несприятливих умов зростання. Виявлено стійкі види рослин, зокрема, зі злакових – осока шорстковолосиста *Carex hirta* L., а з бобових – конюшина, люцерна, боби і соя. З'ясовано, що за дії нафтового забруднення рослини запускають цілий каскад змін, який досягається перебудовою комплексу морфологічних і фізіолого-біохімічних адаптаційних механізмів, зокрема, змінюється вміст хлорофілів а та в, збільшується кількість каротинів, фенолів, проліну, порушується гормональний баланс, синтезуються стресові білки та ін. Це свідчить про фізіологічну адаптацію стійких рослин до нафтового забруднення. Видимі зміни відбуваються завдяки зменшенню ростових показників надземної частини й активного розвитку кореневої системи, причому ключову роль у пристосуванні рослини до стресу відіграє саме коренева система. Вивчення фізіолого-біохімічних шляхів адаптації стійких рослин до нафтового забруднення є важливим для наукового обґрунтування рекомендацій щодо способів рекультивациі забруднених територій. Виявлено, що рослини *Carex hirta* L. пришвидшують процес біодеградації нафти, сприяють зростанню чисельності основних фізіологічних груп мікроорганізмів у ризосфері коренів і створюють умови для вторинного заростання нафтозабрудненого ґрунту бобовими рослинами. Це дає підстави рекомендувати довгокореневищний вид *Carex hirta* L. як екологічно пластичний і життєздатний в умовах нафтового забруднення ґрунту для фіторе mediaції територій, забруднених нафтою та нафтопродуктами. А бобові рослини завдяки симбіотичній фіксації азоту атмосфери, підвищують біохімічну активність ґрунту, що приводить до його самоочищення. Отримано два патенти (2006, 2011).

Ключові слова: *Carex hirta* L., *Trifolium pratense* L., *Faba bona* Medic. (*Vicia faba* L.), *Glicine hispida* Maxim., *Medicago lupulina*, стрес, адаптація, нафтове забруднення

ВСТУП

Однією з актуальних проблем сучасної теоретичної і практичної біології є адаптація рослин до різноманітних (зокрема, стресових) умов навколишнього середовища. Посилення антропогенного навантаження на біосферу, що супроводжується зниженням агроекологічної надійності рослинництва, має особливий вплив на цю проблему, оскільки внаслідок техногенної діяльності людини відбувається деградація рослинного покриву та ґрунтів. Водночас сучасний рівень технологій і цивілізації немислимий, зокрема, без нафтової промисловості, що забезпечує всезростаючі енергетичні потреби. Однак процес видобування нафти, її транспортування та переробка є джерелом постійного забруднення навколишнього середовища. Надходження нафти у природне середовище можливе в результаті аварій на підприємствах нафтової індустрії, унаслідок втрат нафти під час її транспортування тощо, а екологічні катастрофи, пов'язані з виливами нафти й нафтопродуктів, стали закономірними для сучасної цивілізації. Унаслідок цього зазнають системного нафтового забруднення поверхневі та підземні води, ґрунтовий покрив [21; 90; 108], що створює небезпеку проникнення політантів у живильні ланцюги, однією з ланок яких є людина.

Проблема нафтового забруднення існує сьогодні і в Україні, зокрема, на Бориславщині, що у Львівській області. Бориславське нафтове родовище є одним з найстаріших нафтопромислових центрів світу. Упродовж останніх 160 років екосистеми м. Борислава й околиць зазнають інтенсивного нафтового забруднення. Причинами, що зумовлюють потрапляння нафти у ґрунт цього регіону, є велика кількість пробурених свердловин, старих недіючих підземних комунікацій і негерметичність об'єктів діючих нафтогазопромислових господарств [79; 99].

Зазначимо, що від згубної дії нафтових розливів на суходолі насамперед страждають ґрунтові екосистеми [76; 90]. З'ясовано, що нафта пригнічує ріст і розвиток рослин, має токсичний вплив на тварин і на мікроорганізми [1; 47]. Водночас у районах видобутку спостерігають пристосування компонентів екосистем до хронічного впливу нафти. Моніторинг рослинних угруповань на нафтозабруднених територіях і лабораторно-польові дослідження дали змогу встановити стійкі види рослин, які домінують на тлі пригнічення решти видів, і виявити різні стадії їхнього заростання [66; 72; 99]. Саме такі стійкі види становлять особливий інтерес для вивчення адаптивних механізмів, завдяки яким рослини пристосовуються до впливу нафтового забруднення. Зокрема, М. Цайтлер з'ясував (2000), що у травостої забрудненого нафтою ґрунту переважають осокові, зокрема, осока шорстковолосиста (*Carex hirta* L.).

Беручи до уваги вищесказане, на кафедрі фізіології та екології рослин Львівського національного університету імені Івана Франка вже 15 років проводиться вивчення механізмів стійкості рослин до нафтового забруднення, і першим об'єктом наших досліджень стала осока шорстковолосиста (*Carex hirta* L.).

1. Вплив нафтового забруднення на рослини *Carex hirta* L.

1.1. Морфологія та ріст рослин осоки на нафтозабруднених ґрунтах. Осока шорстковолосиста – багаторічна трав'яниста рослина з міцними підземними горизонтальними кореневищами і прямостоячими пагонами. Вона є піонерним видом на забруднених ґрунтах бориславського нафтового родовища. Саме тому з метою вивчення фізіологічних аспектів адаптації рослин *Carex hirta* L. до нафтового

забруднення проведено низку модельних дослідів із використанням різних концентрацій нафти [23]. Уперше виявлено пряму залежність впливу різних доз нафти (48 і 96 г/кг ґрунту, що відповідає середньому і сильному забрудненню відповідно) на ріст рослин *Carex hirta* L. у сезонній динаміці. На тлі послаблення нафтового стресу й адаптації до нього, на третьому році досліджень за дії середнього забруднення ґрунту висота надземної частини рослин досягала контролю. Проте за дії високої концентрації нафти у ґрунті висота рослин осоки була удвічі меншою, ніж у контролі. Водночас відбулись і зміни характеру опушення листків. Наприклад, на забруднених нафтою площах спостерігали форму з гладенькими неопушеними листками та блискучою поверхнею, а на контрольних ділянках листки особин *Carex hirta* L. мають характерні для виду опушення і матову поверхню листків.

Відомо, що ріст є одним із найважливіших параметрів, які характеризують відповідну реакцію рослин на стрес. Морфометричний аналіз досліджуваних особин засвідчив також суттєве зменшення й довжини кореневищ осоки шорстковолосистої зі збільшенням концентрації нафти у ґрунті. У цьому разі в кореневищах *Carex hirta* L. утворюється менша кількість вузлів, але більша кількість пагонів у одній зоні куцання [8]. Це свідчить про те, що ступінь інгібування росту й розвитку рослин і фітотоксичність ґрунту прямо залежать від інтенсивності та тривалості забруднення, що зумовлено як токсичністю компонентів нафти, так і набутими гідрофобними властивостями ґрунту [[25].

Варто зазначити, що токсичність нафти зумовлена наявністю в ній летких ароматичних вуглеводнів, нафталінів і низки інших розчинних у воді фракцій. Ці сполуки легко та швидко випаровуються з ґрунту, завдяки цьому період гострої токсичної дії нафти на ґрунтову біоту порівняно короткий. Проте відновлення біологічної продуктивності ґрунту – довготривалий процес, пов'язаний зі змінами його важливих властивостей. Нафтозабруднений ґрунт має порушений водний і повітряний режим, у ньому виникають анаеробні умови, змінюється окисно-відновний потенціал, порушується вуглецево-азотний баланс [20; 37; 73; 63].

Вплив нафтового забруднення на рослинні організми відбувається двома шляхами: безпосередньо – унаслідок проникнення компонентів нафти через кореневу систему або продихи листків і включення їх у метаболізм, а опосередковано – через зміни фізико-хімічного складу ґрунту і порушення його біологічних властивостей [16; 68; 94; 99]. Оскільки більшість компонентів нафти є токсичними, то їхнє потрапляння у рослину може спричинити розвиток стресових реакцій. Але стрес може бути зумовлений і опосередкованим впливом нафти, бо ґрунт, забруднений нафтою, набуває гідрофобних властивостей, у ньому порушується водний і повітряний режими, що викликає необхідність функціонування пристосувальних механізмів у рослин, здатних рости й виживати за цих умов. Власне, досліджувана нами осока шорстковолосиста і створює первинне заростання розливів нафтового родовища у м. Борислав завдяки кореневищам, які мають добре розвинену аеренхіму [8; 9]. З'ясовано також, що ця осока утворює мікоризу, яка надає їй більшої стійкості, а також здатності виживати у складних умовах нафтозабрудненого ґрунту [71; 100].

Результати наших досліджень засвідчують також вплив рослин *Carex hirta* L. на ґрунтову мікрофлору. Встановлено, що у нафтозабрудненому ґрунті суттєво змінюється чисельність різних фізіологічних груп мікроорганізмів. Так, чисельність целюлозоруйнуючих бактерій, зменшується удвічі вже після 3-х місяців внесення нафти у ґрунт порівняно із ґрунтом без нафти, що зумовлено несприятливими умовами

аерації та зволоження ґрунту, низьким вмістом нітратного азоту й відсутністю свіжих рослинних решток [4; 5; 69]. Проте у міру росту рослин осоки їхні кореневища покращують структуру та водно-повітряні характеристики ґрунту, і після 17 місяців внесення нафти чисельність целюлозоруйнівних бактерій зростає більш ніж у 4 рази. Зростає також чисельність азотфіксуючих бактерій і у 16 разів – аеробних мікроорганізмів (дріжджів і плісневих грибів). Отже, рослини осоки шорстковолосистої пришвидшують біодеградацію нафти за умов середнього забруднення ґрунту нафтою протягом першого року внесення її у ґрунт і створюють умови для вторинного заростання нафтозабруднених ґрунтів рослинами. Виявлено, що серед рослин вторинного заростання найбільш поширеними є бобові.

1.2. Антиоксидантна система рослин осоки та фотосинтетичні пігменти.

Універсальною реакцією у відповідь на будь-який негативний вплив є генерування у рослинних клітинах активних форм кисню. Тому значна увага дослідників приділена вивченню процесів перекисного окиснення ліпідів мембран рослинних організмів за умов різного рівня абіотичних і біотичних чинників [50; 55; 97]. Наші дослідження виявили, що стресові умови, викликані нафтовим забрудненням ґрунту, активують процеси перекисного окиснення ліпідів у органах рослин. Зокрема, вміст ТБК-активних продуктів, які слугують показником активності окислювальних процесів, зумовлених кисневими радикалами, є найвищим у листках *Carex hirta* L., порівняно з коренями за дії сильного нафтового забруднення. Це пов'язано, ймовірно, з тим, що хлоропласти містять велику кількість ненасичених жирних кислот у мембранах тилакоїдів і є також місцем продукування активних форм кисню [12; 97]. З'ясовано, що зміна ліпідного складу мембран – одна з важливих реакцій у відповідь на стрес, яка дає змогу живим організмам швидко пристосуватися до тих чи інших умов існування [58].

Варто також зазначити, що нафтове забруднення призводить до пригнічення фотосинтетичної діяльності, а це пов'язано з пігментним фондом рослин. Відомо, що вміст хлорофілів у листках рослини є однією з найвиразніших характеристик адаптації фотосинтетичного апарату рослини до несприятливих умов довкілля, а жовті пігменти – каротиноїди – мають поліфункціональні властивості. Як ненасичені вуглеводні, вони мають значну кількість кон'югованих подвійних зв'язків між атомами вуглецю, тому можуть активно перехоплювати вільні радикали і гальмувати вільнорадикальні реакції. Каротиноїди входять до складу багатокомпонентної антиоксидантної системи [86; 87]. Їх розглядають як один із чинників, які забезпечують толерантність рослин до різних видів забруднення, зокрема, і нафтового, що призводить до оксидативного стресу, продукування гідроксильних радикалів і пероксиду водню.

З огляду на вищесказане, заслуговують на увагу наші результати щодо вмісту фотосинтетичних пігментів у рослинах *Carex hirta* L. Виявлено зниження вмісту хлорофілу *a* за дії сильного нафтового забруднення ґрунту (96 г/кг), що, можливо, пов'язано з меншою хімічною стабільністю цієї форми пігменту до стресу. Зростання частки більш окисленої форми – хлорофілу *b*, очевидно, є результатом взаємодії хлорофілу *a* з активними формами кисню. Відомо, що інші стресові фактори також зумовлюють зниження вмісту хлорофілу *a* та послаблюють фіксацію CO₂ і посилюють фотодихання [11; 57]. Хлорофіл *a* входить до складу тилакоїдних пігмент-білкових комплексів, а хлорофіл *b* – до світлозбиральних комплексів. За дії стресу в листках у разі загального зменшення вмісту хлорофілів відбуваються

також зміни величини відношення хлорофілів *a/b*. Це пов'язано з порушенням пропорцій між світлозбиральними комплексами і кількістю реакційних центрів [14; 32]. Водночас на тлі послаблення нафтового стресу й адаптації рослини до нього через два роки після внесення нафти у ґрунт, вміст хлорофілів *a* і *b* в листках осоки залишається на рівні контролю. Отже, фізіологічна адаптація рослин *Carex hirta* L. до нафтового забруднення ґрунту відбувається у часовій динаміці та здійснюється за допомогою внутрішніх механізмів захисту.

Каротиноїди менш чутливі до впливу стресів, ніж хлорофіли. Результати досліджень показали зростання загального вмісту каротиноїдів у листках осоки на кожному етапі досліджень. Ймовірно, таке зростання спрямоване на захист фотосинтетичного апарату від деструктивного впливу активних форм кисню за дії нафтового стресу. Підвищення вмісту каротиноїдів за стресових умов пояснюють їхнім посиленням біосинтезом у разі одночасного уповільнення біосинтезу хлорофілів. Таким чином, перехід рослини від початкової стадії стресової реакції до стадії адаптації супроводжується зміною пігментного балансу – зменшенням вмісту зелених пігментів та підвищенням – жовтих, каротиноїдів. Наші результати виявили зростання удвічі вмісту β -каротину на всіх етапах вегетації, що дає змогу розглядати його як показник активації антиоксидантної системи. Проте за дії високої концентрації нафти у ґрунті в листках рослин осоки вміст каротину знижується, що вказує на послаблення адаптаційних можливостей і зниження толерантності рослин до стресу.

Відомим антиоксидантом є також аскорбінова кислота (АК), вміст якої вивчали в органах рослин *Carex hirta* L [43; 96]. Встановлено, що у кореневищах кількість АК вища (більш ніж у 4 рази), ніж у листках. Це свідчить про високу функціональну активність кореневищ. Проте й у листках осоки на ранніх етапах вегетації за дії середнього рівня нафтового забруднення (48 г/кг) зростає вміст АК. Водночас за дії високої концентрації нафти (96 г/кг) у листках суттєво знижується вміст АК протягом усіх етапів досліджень. Це може бути наслідком порушень метаболізму загалом, і, зокрема, синтезу аскорбінової кислоти. За екстремальних умов, унаслідок активації окисно-відновних процесів, пул аскорбінової кислоти може взагалі вичерпатися.

Необхідно також відмітити особливо важливу роль у системі антиоксидантного захисту глутатіону – низькомолекулярного поліфункціонального трипептиду. Його розглядають як маркер стресу в екофізіологічних дослідженнях [74; 88; 89]. Вивчений його біосинтез і компартменталізація в клітинах; зокрема, встановлено, що у хлоропластах його міститься 10–15 % від загального пулу клітини [75]. З'ясовані транспортна і синтетична функції глутатіону, зокрема, з нього синтезуються фітохелатини, які здійснюють детоксикацію іонів важких металів. Більшість цих функцій притаманна відновленій формі глутатіону. Виявлено, що відновлений глутатіон GSH як донор електронів для регенерації аскорбату із його окисленої форми – дигідроаскорбату знешкоджує супероксид і H_2O_2 у хлоропластах. Якщо за дії стресу адаптація слабка та повільна, то антиоксидантна система виснажується і настає деградація. Прогресуюче окиснення і деградація пулів глутатіону й аскорбату в кінцевому результаті призводить до виснаження та загибелі організму [75]. Таку ситуацію ми спостерігали за дії високої концентрації нафти на рослини *Carex hirta* L. Виявлено низький вміст окисленого глутатіону та підвищений – відновленого глутатіону на тлі низької активності глутатіонредуктази у рослин [41]. Збільшення пулу відновленого глутатіону може відбуватись унаслідок його синтезу *de novo*.

Відомо, що співвідношення відновленої та окисленої форм глутатіону за певних умов може мати більший вплив на метаболізм клітини, ніж індивідуальний вплив кожної з форм. Так, підвищення співвідношення вище 9–10 є ознакою адаптації рослин до стресового впливу [75], а низьке співвідношення відновленої та окисленої форм глутатіону, що виявлене в наших дослідженнях за дії високого вмісту нафти у ґрунті, підтверджує виснаження рослин у цих стресових умовах.

Дослідження активності антиоксидантних ферментів у рослин *Carex hirta* L. показало, що активність каталази в органах рослин за дії нафтового забруднення загалом змінюється відповідно до флуктуацій вмісту пероксиду водню. Як і концентрація пероксиду водню, активність каталази в листках рослин осоки на порядок вища порівняно із кореневищами та коренями. Натомість активність пероксидази за дії нафти різко знижується у молодих ростучих листках, тоді як у підземних органах залишається на рівні контролю [42].

Важливу роль у захисті рослинного організму від окислювального пошкодження мають і сполуки фенольної природи. Виявлено, що за дії нафтового забруднення ґрунту різко зростає загальний вміст поліфенолів [42], зокрема, в листках осоки їх міститься у 5,6 разу, а в кореневищах – удвічі більше, порівняно з контролем. Проте варто зазначити, що у кореневищах рослин осоки вміст поліфенолів значно перевищує вміст цих антиоксидантів у надземній частині. Очевидно, це пов'язано з особливостями життєвої стратегії даного виду рослин, оскільки кореневище забезпечує виживання даного виду в токсичному середовищі, маючи добре розвинену аеренхіму, що забезпечує внутрішню аерацію тканин [9; 99; 109].

1.3. Осморегуляційні процеси та продиховий апарат рослин. Результати наших досліджень засвідчують, що адаптивні реакції рослин *Carex hirta* L. на дію нафтового забруднення реалізуються також шляхом індукції змін осморегуляційних процесів. Встановлено, що осмотичний потенціал клітин листків осоки суттєво знижується, а це забезпечує надходження та пересування води по рослині за умов гідрофобного ґрунту. Подібні зміни осмотичного потенціалу клітин можуть відбуватися через нагромадження в них осмотично активних речовин (розчинних цукрів, мінеральних елементів, амінокислот тощо). Виявлено, що у рослин *Carex hirta* L. сумарний вміст вільних амінокислот за дії нафтового забруднення суттєво зменшується як в молодих, так і у сформованих листках (у 5,0 та 5,5 разу відповідно). З'ясовано також, що нафтове забруднення призводить до значного зниження вмісту азоту в пагонах і кореневищах рослин осоки [26], що зумовлено, ймовірно, його дефіцитом у ґрунті. Можливо через це в органах рослин осоки, вирощених на нафтозабрудненому ґрунті, рівень амінокислот є нижчим, ніж у контрольних рослин.

Варто також зазначити, що нафтове забруднення зумовлює зниження рівня розчинних цукрів у листках і зростання їхнього вмісту в кореневищах і коренях рослин осоки. Отже, цукри не відіграють ролі осмотично активних речовин у листках *Carex hirta* L. Проте їхня акумуляція у підземних органах рослин може розглядатись як захисна реакція, що сприяє підвищенню осмотичного потенціалу клітин і необхідна для підтримки водопоглинальної здатності кореневої системи за впливу нафтового забруднення. Водночас відбуваються й зміни вмісту мінеральних елементів у нафтозабрудненому ґрунті за участю рослин *Carex hirta* L. Виявлено, що за наявності рослин осоки у нафтозабрудненому ґрунті зростає вміст фосфору, кальцію, магнію та заліза, порівняно з ґрунтом без рослин. У ділянці ризосфери *Carex hirta* L. розчинність сполук зростає, і відбувається перехід елементів у рухомі форми.

Кореневі виділення рослин і мікроорганізми ризосфери змінюють інтенсивність процесів, що ведуть до переходу важкодоступних форм мінеральних елементів у доступні для рослин форми [24]. Унаслідок цього в листках осоки зростає вміст калію (на 76 %), натрію (на 81 %), фосфору (на 78%), заліза (на 89 %), кальцію (на 78 %), кремнію (на 79 %), хлору (на 85 %) щодо контролю [53]. Це свідчить про те, що для підтримки осмотичного потенціалу у рослин осоки суттєве значення мають мінеральні елементи, які виконують роль активних осмолітів, зокрема, калій, натрій і хлор.

Для кращого розуміння адаптаційних пристосувань рослинного організму необхідно звернути увагу і на листки, які проявляють найбільшу пластичність до дії екологічних факторів і, зокрема, на стан їхнього продихового апарату. Відомо, що продиховий апарат виконує головну роль у випаровуванні води рослиною, тому швидкість транспірації значною мірою залежить від ступеня їхньої відкритості. Апертура продихів регулюється тургор-індукованими змінами розмірів продихових замикаючих клітин [7] і відіграє важливу роль у регуляції водного статусу рослини.

Наші дослідження встановили, що в умовах нафтового забруднення ґрунту зменшується ширина апертури продихів, однак збільшується їхня кількість, про що свідчить зростання продихового індексу на 7,5 %, яке, власне, і пов'язане з утворенням нових продихових комплексів, що складаються з 2–3 продихів [54]. Такі аномалії у формуванні продихів на листках осоки можуть бути спричинені впливом токсичних компонентів нафти на гени, що регулюють закладання продихів. Виявлено також здрибнення клітин у листках, що призводить до зменшення їхніх розмірів і є ознаками ксероморфності. Наведені факти свідчать про те, що рослина намагається оптимізувати витрати води й адаптуватися до таких несприятливих умов зростання. Реакції продихового апарату листків рослин *Carex hirta* L., а саме – зміщення в часі на 2 год щодо контролю піків відкривання продихів; наявність продихової плямистості – різного ступеня відкритості продихів у певний момент часу, та здатність рослин відкривати продихи за умов водного дефіциту замість очікуваного закривання, є наслідками змін, спричинених нафтовим забрудненням.

Беручи до уваги все вищесказане, варто зазначити, що формування стійкості рослин до стресового фактора, зокрема, до нафтового забруднення, зводиться до підтримки потрібного для життєдіяльності організму гомеостазу. Рослинний організм відповідає на стресовий фактор реакціями, які можуть бути специфічними та неспецифічними. До неспецифічних реакцій належать ті, що виникають в організмі у відповідь на різноманітні чинники і мають спільні ознаки. Це універсальні реакції, які здійснюють переведення метаболізму рослини в аварійний режим, а саме блокування низки процесів, що функціонують у нормі, і включення процесів, які не функціонують або слабо виявлені за нормальних умов. Усі ці зміни свідчать про активний опір організму несприятливим умовам і про захисний характер цих реакцій. Наявність загальних реакцій на різні стреси зумовлена системністю будови клітини й організму та взаємозв'язком елементів, із яких вони складаються. Але елементи такої складної відкритої системи, якою є рослинний організм, зв'язані між собою досить лабільно без суворої фіксації. Тому поряд із неспецифічними реакціями можуть розвиватись і специфічні, залежні від природи стресора, зміни у клітинах і організмі загалом [93].

1.4. Фітогормональний баланс рослин осоки за дії нафтового забруднення ґрунту. Надзвичайно важлива роль у регуляції життєдіяльності рослинного організму

му належить фітогормональній регуляторній системі, за допомогою якої здійснюється не лише внутрішнє налагодження процесів життєдіяльності, але й сприйняття зовнішніх факторів, які діють на організм. Фітогормони є месенджерами у забезпеченні зв'язку між стресовою дією та фізіологічною реакцією рослинного організму [50; 56; 93]. За спектром фізіологічної дії фітогормони поліфункціональні, тобто беруть участь у регуляції низки фізіологічних процесів у рослині. Водночас вони характеризуються високою специфічністю дії, а в цілому організмі важливим є їхнє співвідношення.

Відомо, що будь-який зовнішній подразник викликає в організмі рослини ланцюг якісних та кількісних змін у багатокомпонентній системі ендогенних фітогормонів. Це свідчить про їхню ключову роль в адаптивних реакціях рослин [39; 55; 56]. Вивченню ролі фітогормонів у регуляції стійкості рослин до різноманітних несприятливих чинників присвячено доволі багато робіт [70; 77; 107]. Проте зовсім не досліджений гормональний статус рослин, що ростуть на нафтозабруднених ґрунтах.

Результати наших досліджень виявили суттєві зміни в балансі фітогормонів (індоліл-3-оцтової кислоти – ІОК, цитокинінів – ЦТК і абсцизової кислоти – АБК) як у надземних, так і в підземних органах рослин осоки. Характер цих змін неоднаковий у різних органах і залежить від впливу нафтового навантаження на ці органи. У листках, які не зазнавали прямого впливу нафти, оскільки на час відбору зразків леткі токсичні форми нафти вже випарувались із ґрунту, загальний вміст ІОК зменшився у 7 разів, а вміст ЦТК – зріс утричі порівняно з контролем, унаслідок нагромадження зеатину (З) та ізопентеніладеніну (ІПА). У цьому разі збільшився і вміст АБК у 2,2 разу завдяки зв'язаним її формам. Водночас підземні органи (корінь і кореневища) рослин *Carex hirta* L., які зазнають і прямого, і опосередкованого впливу нафти, мають інший характер змін гормонального статусу, ніж листки. Так, у коренях рослин за дії нафти не змінюється вміст вільної ІОК та ЦТК, проте зростає кількість вільних форм АБК (у 2,5 разу) та зв'язаної ІОК (більш ніж у 6 разів), порівняно з контролем [6].

Оскільки кореневища рослин осоки мають важливе значення в адаптації рослин на дію нафтового забруднення, дослідження гормонального статусу провели у трьох його частинах – апікальній, середній і базальній. Отримані результати встановили, що найбільше ІОК накопичується у базальній і середній частинах, на 33 та 68 % відповідно. Хоча загальний вміст АБК у кореневищі знижується в 1,5 разу щодо контролю, однак у базальній його частині, яка є найближчою до зони поглинання кореневої системи, відбувається її накопичення (на 77 %). У середній частині кореневища *Carex hirta* L., яка має найбільші розміри міжвузль порівняно з іншими частинами, накопичуються як вільні, так і зв'язані форми ІОК. Що стосується вмісту ЦТК у кореневищах осоки за впливу нафти, то виявлено зменшення на 62 %, проте у базальній його частині, яка має менші розміри міжвузль, ніж середня, накопичується в 1,6 разу більше ЦТК порівняно з контролем. Це відбувається завдяки вільним активним формам ЦТК (З, ЗР, ІПА) на тлі загального зниження запасної форми ЦТК – зеатинглікозиду. А в кореневищах контрольних рослин переважають саме кон'юговані форми ЦТК – зеатинглікозиди.

Зазначимо, що важливими для рослини є не стільки зміни вмісту того чи іншого фітогормону, скільки їхнє співвідношення. Розрахунком коефіцієнта балансу фітогормонів (за формулою $BP = (IOK + CTK)/ABK$) встановлено, що у листках рослин *Carex hirta* L., які росли на нафтозабрудненому ґрунті, коефіцієнт балансу фітогор-

монів утричі нижчий ($V_p = 7,1$), ніж у контрольних рослин ($V_p = 20$). Ці зміщення балансу фітогормонів відображені у зменшенні співвідношень ІОК/АБК та ІОК/ЦТК і зростанні співвідношень ЦТК/АБК і ЦТК/ІОК щодо контролю. А в коренях і кореневищах осоки за дії нафти загальний баланс фітогормонів щодо контролю залишається без змін. Виявлені перебудови стану гормональної системи рослин *Carex hirta* L. можна залучити до неспецифічних реакцій-відповідей рослин на стресові чинники.

У зв'язку з тим, що в доступній нам літературі немає даних про зміну гормонального статусу рослин за дії нафти, вважаємо за можливе проаналізувати отримані результати, опираючись на дані про вплив засолення і посухи як основні наслідки нафтового забруднення ґрунту. З'ясовано, що під час засолення зростає вміст вільної та зв'язаної ІОК у коренях кукурудзи і листках пшениці [2], збільшується вміст АБК у тканинах як за засолення, так і за дії посухи [31; 91]. Вважається, що підвищення вмісту ІОК є індуктором збільшення кількості АБК [93].

У досліджуваних нами рослин осоки за дії нафти виявлено збільшення вмісту АБК у коренях і листках на тлі зростання вмісту зв'язаних форм ІОК, які, за даними Кенде [46], є активними. Саме накопичення АБК в організмі є одним із тригерних механізмів процесу формування стійкості рослин [91]. Збільшення вмісту ІОК у середній і апікальній частинах кореневищ за низького вмісту АБК в них, може свідчити про постшоковий репараційний період у *Carex hirta* L., для якого власне характерним є подібний перерозподіл фітогормонів [93]. Однак для базальної частини кореневищ характерне паралельне зростання вмісту ІОК і АБК.

Що стосується цитокінінів, то є переконливі дані стосовно того, що зростання їхнього вмісту підвищує стійкість рослин до різних форм абіотичного стресу – посухи, затоплення, низьких температур [78]. Виявлено, що затримка старіння листків за участі цитокінінів підвищує толерантність рослин до посухи [34]. Водночас є дані про зниження вмісту ЦТК за дії сольового стресу. З'ясовано, що збільшення вмісту ЦТК у коренях в умовах посухи сприяє стресостійкості рослин [50; 51]. Виявлене у наших дослідженнях зниження вмісту ЦТК у кореневищах *Carex hirta* L. у відповідь на стрес викликане, ймовірно, пригніченням синтезу ЦТК в коренях і кореневищах і їхнім транспортуванням у листки [80], або прискореним їхнім окисненням за впливу нафти [36]. Проте найбільш вірогідним є те, що різке збільшення кількості ЦТК у листках свідчить про перерозподіл їх між органами рослини.

Встановлено, що найінтенсивніше накопичується у рослині активна форма цитокінінів – зеатин. Його вміст зростає в усіх органах *Carex hirta* L. порівняно з контролем. Він утворюється в кінчику кореня [85] і є сигналом, який посилюється коренем у надземні органи [80]. Тому накопичення зеатину у всіх органах осоки (максимальне у листках) може свідчити про надсилання сигналу коренями в надземну частину на стресове навантаження у ґрунті. А рослини, які росли на чистому ґрунті й не зазнавали негативного впливу нафти, найбільше накопичували зеатинглікозиди, які, згідно з найновішими уявленнями, є і запасною неактивною, і функціонально активною формою зеатину [78]. Збільшення вмісту ІП та ІПА у *Carex hirta* L., можливо, також викликане нафтовим навантаженням на ґрунт, що включає й засоленість. Накопичення саме цих форм цитокінінів спостерігали під час сольового стресу [101]. Наші розрахунки доводять, що за одноразового внесення у ґрунт 48 г/кг нафти, яке відповідає середньому забрудненню, кількість супровідних солей є меншою за гранично допустимі норми і, відповідно, негативного впливу на рослини

не має. Тому можна припустити, що зміни у гормональній системі *Carex hirta* L. викликані саме складовими нафти, а не сольовим забрудненням.

Таким чином, можна зробити висновок, що пристосування осоки шорстковоло-систої до стресових умов регулюється усіма компонентами фітогормонального комплексу. Характерна ознака – одночасне зростання вмісту ІОК та АБК у підземних органах, що зазнають прямого впливу нафти. Значні зміни у гормональному статусі листків осоки та відносна його стійкість у коренях і кореневищах свідчать про те, що досліджувані фізіологічні процеси цієї багаторічної рослини скеровані на збереження життєздатності підземних органів – коренів і кореневищ, які підтримують існування виду у стресових умовах. Отже, зміна балансу фітогормонів у відповідь на стрес лежить в основі фізіолого-біохімічних механізмів адаптації рослин до стресів.

На підставі вищесказаного можна констатувати, що довгокореневищний вид *Carex hirta* L. є екологічно пластичним і життєздатним в умовах середнього нафтового забруднення ґрунту. Це дає підстави рекомендувати цей вид для фіторе-медіації ґрунтів у регіонах нафтовидобутку в Україні. Нами розроблено метод очищення нафтозабруднених ґрунтів за допомогою рослин *Carex hirta* L., який дає змогу в короткі терміни знизити вміст нафти й нафтопродуктів у ґрунті, покращити його біологічні та фізико-хімічні властивості. Водночас цей метод є екологічно безпечним і дешевим способом ремедіації. Отримано Деклараційний патент на корисну модель [27] і оформлено інноваційний проект “Біологічний спосіб рекультивації земель, забруднених нафтою”.

2. Вплив нафтозабруднених ґрунтів на бобові рослини

Поряд зі стійким до нафтового забруднення довгокореневищним видом *Carex hirta* L., що розмножується вегетативно кореневищами, захоплюючи забруднені ділянки, нашу увагу привернули також стійкі до нафти рослини родини Бобових, які розмножуються насіннєвим способом. Дослідники пояснюють стійкість бобових їхньою здатністю фіксувати атмосферний азот і таким чином забезпечувати себе важливим елементом живлення. Зазначимо, що у нафтозабрудненому ґрунті більшість необхідних рослині елементів мінерального живлення міститься у недоступній для рослин формі через змінені фізико-хімічні властивості ґрунту [99]. Серед інших чинників їхньої стійкості називають здатність азотфіксувальних бактерій роду *Rhizobium*, симбіотичних із рослинами бобових, розкладати вуглеводні нафти [30; 106]. З метою пошуку оптимальних заходів фіторе-медіації нафтозабруднених територій насіннєвим способом нами проведено дослідження з низкою бобових рослин.

Кормові боби *Vicia faba* L. (*Faba bona Medic*). З’ясовано, що вони мають високий адаптаційний потенціал, оскільки рослини не лише виживають за впливу нафти, а й зберігають досить високі ростові показники [44]. Зазначимо, що первинним критерієм токсичності ґрунту є показники летальності й виживання організмів, оцінка динаміки проростання насіння та кількості пророслого насіння за певний час. Виявлено, що за дії середнього забруднення ґрунту нафтою кількість пророслого насіння кормових бобів сягала контролю, тоді як за дії сильного забруднення знижувалася до 50 %, що свідчить про високу фітотоксичність такого ґрунту. У природі за такого рівня забруднення ґрунту нафтою рослини практично не ростуть.

Проте здатність насіння кормових бобів проростати навіть у сильно забрудненому нафтою ґрунті є важливою властивістю, оскільки може слугувати для заселення рослинами нафтозабруднених територій насіннєвим способом. Цей спосіб має переваги порівняно із вегетативним розмноженням, оскільки не потребує тривалого періоду для вирощування рослин і для висадки їх у забруднений ґрунт, а також певного часу, необхідного для адаптації дорослих особин до несприятливих умов.

Зазначимо, що бобові рослини мають перевагу у відновленні нафтозабруднених ґрунтів, оскільки можуть фіксувати атмосферний азот завдяки ризобіальному симбіозу з бульбочковими бактеріями. Виявлено, що у дорослих особин бобів за дії середнього нафтового забруднення активно формуються азотфіксуючі бульбочки (на коренях однієї рослини утворюється 21,4 бульбочки, тоді як у контролі тільки 8,5 шт.), що сприяє створенню додаткового джерела азотного живлення [40].

Відомо, що інтенсивність розкладання нафти і нафтопродуктів залежить від забезпеченості ґрунту біогенними елементами, біологічно активними речовинами та наявністю мікроорганізмів-деструкторів нафти [60]. Значну роль у відновленні нафтозабруднених ґрунтів відіграють мікроорганізми різних систематичних груп, які здатні засвоювати вуглеводні нафти як джерело вуглецевого живлення (міксоміцети, дріжджі, бактерії) [64; 82]. Встановлено, що за участі *Vicia faba* L. зростає чисельність фізіологічних груп ґрунтових мікроорганізмів кругообігу азоту [22], що сприяє здійсненню взаємовигідних біотичних зв'язків між мікрофлорою та рослинами. Такі умови пришвидшують процес біодеградації нафти у ґрунті, знижуючи його токсичність.

Результатами наших досліджень встановлено, що рослини *Vicia faba* L. суттєво пришвидшують процес очищення нафтозабруднених ґрунтів. Так, вміст нафтопродуктів у середньо та сильно забруднених ґрунтах (48 та 96 г/кг) після фітореMediaції становив 15 та 40 г/кг відповідно. Отже, вид *Vicia faba* L. можна рекомендувати для очищення сильно забруднених нафтою ґрунтів. На основі отриманих результатів розроблено екологічно безпечний та економічно вигідний спосіб фітоочищення нафтозабруднених ґрунтів, який знижує їхню фітотоксичність, забезпечує ріст і розвиток трав'янистої рослинності лише за один вегетаційний період після висадки, без додаткового внесення мікробіологічних, органічних чи мінеральних добрив. Отримано патент [28].

А тим часом у самих рослинах кормових бобів відбувається ціла низка адаптивних реакцій на дію нафти. Зокрема, виявлено різке зростання вмісту поліфенолів у коренях рослин – в 11,5 разу, а в листках – в 1,5 разу [42]. Відомо, що поліфеноли протидіють окислювальному стресу: знешкоджують активні форми кисню, підтримують внутрішнє середовище клітини у відновленому стані та позитивно впливають на активність антиоксидантних ферментів. Водночас загальна антиоксидантна активність у листках рослин бобів, які росли на нафтозабрудненому ґрунті, знижувалася щодо контролю, незважаючи на підвищення в них вмісту поліфенолів. Варто нагадати, що рівень загальної антиоксидантної активності визначається активністю й інших низькомолекулярних антиоксидантів, зокрема, аскорбіновою кислотою, глутатіоном і α -токоферолом. Можна припустити, що саме зменшення вмісту цих сполук за умов стресу спричинило зниження антиоксидантної активності. Іншим ймовірним поясненням зниження антиоксидантної активності на тлі високого вмісту поліфенолів може бути їхня участь в інших процесах життєдіяльності рослини, не пов'язаних зі знешкодженням кисневих радикалів. Адже відомо, що

поліфеноли є багатофункціональними вторинними метаболітами рослинної клітини. Окрім захисної, вони виконують і структурну функцію, як компоненти епідермісу, беруть участь в утворенні азотфіксувальних бульбочок у бобових тощо.

Варто зазначити, що у підтриманні рослинного організму в необхідному для життя відновленому стані велика роль належить ферменту пероксидазі. Нами проаналізовано вплив нафтового забруднення на активність пероксидази та каталази у листках, стеблах і коренях рослин бобів. Отримані результати засвідчують, що активність цих ферментів у листках зростає прямо пропорційно зростанню вмісту нафти у ґрунті, що веде до зниження у них вмісту пероксиду водню і сприяє захисту компонентів рослинної клітини від окиснення [40].

Важливим для виживання рослин у нафтозабрудненому середовищі є нагромадження в їхніх тканинах осмотично активних сполук (розчинних цукрів, амінокислот, мінеральних солей). Встановлено, що в органах рослин бобів зростає з віком сумарний вміст вільних амінокислот, зокрема, в листках у 3,7 разу, у коренях у 5,4 разу щодо контролю. У цьому разі зростає і вміст вільного проліну у 1,8 та 1,7 разу відповідно. Результати наших досліджень засвідчують, що нафтове забруднення ґрунту зумовлює також нагромадження розчинних цукрів у листках і коренях *Vicia faba* L. на всіх етапах їхнього розвитку, зокрема, у коренях цей вміст зростає у 15,7 разу. Суттєво зростає в органах рослин і вміст натрію та хлору [53; 61].

Отже, активними осмолітами в рослинах бобів є органічні сполуки (розчинні цукри і амінокислоти, зокрема, пролін) і мінеральні елементи (натрій і хлор), тоді як у рослин осоки шорстковолосистої – лише мінеральні елементи (калій, натрій, хлор). Тобто комплекс адаптивних реакцій досліджуваних рослин для підтримки необхідного для життєдіяльності гомеостазу, зокрема, рівня водообміну в умовах зростання на нафтозабрудненому ґрунті, є видоспецифічним.

Підсумовуючи вищесказане, варто зазначити, що досліджувані рослини виживають у середньо- (осока) та сильно забрудненому нафтою ґрунті (боби), що свідчить про їхній високий адаптаційний потенціал. Пристосування рослин до дії нафтового забруднення відбувається за рахунок зменшення ростових показників надземної частини й активного розвитку кореневої системи. Комплекс адаптивних реакцій у рослин *Vicia faba* L та *Carex hirta* L. на дію нафтового забруднення також є видоспецифічним. Так, кореневища осоки нагромаджують велику кількість низькомолекулярних антиоксидантів, зокрема, поліфеноли та глутатіон. Натомість у коренях рослин бобів за дії нафти зростає активність антиоксидантних ферментів пероксидази й каталази. В обох випадках ключову роль у пристосуванні рослин до дії стресу відіграє коренева система.

Люцерна хмелеподібна *Medicago lupulina* L. З'ясовано, що насіння люцерни хмелеподібної характеризується високим показником схожості у ґрунті, забрудненому нафтою [102]. Так, у разі сильного забруднення ґрунту нафтою проростає понад 48 % насіння люцерни, тоді як для насіння більшості рослин така концентрація нафти у ґрунті є летальною. Зокрема, насіння пшениці не проростає вже за дії 6 % нафти у ґрунті [47].

Встановлено, що рослини люцерни унаслідок реалізації властивого їм адаптивного потенціалу успішно пристосовуються до екстремальних умов нафтозабрудненого ґрунту, як і осока шорстковолосиста, шляхом змін морфологічної будови пагонів і коренів. Так, у пагонів відбувається вкорочення довжини міжвузль, що у підсумку призводить до зменшення висоти надземної частини рослини. Водночас

виявлено і варіабельність будови коренів – зменшення діаметра головного кореня (у зоні кореневої шийки) і одночасне інтенсивне формування тонких бічних коренів, що суттєво збільшує поверхню всмоктування вологи та елементів живлення із глибших шарів ґрунту. Ці модифікації будови коренів люцерни свідчать про їхню здатність вибудовувати корисну модель життєвої стратегії в екстремальних ґрунтових умовах [102].

Встановлено також, що, незважаючи на умови дефіциту вологи, засолення, вплив токсичних сполук та інших несприятливих умов нафтозабрудненого ґрунту, рослини люцерни реалізують властиву їм особливість формувати симбіози з азотфіксуючими бактеріями. Бульбочок на коренях рослин у нафтозабрудненому ґрунті формується менше, проте їхня маса переважає масу дрібних бульбочок, утворених на коренях рослин, що росли у ґрунті без нафти. У цьому разі бульбочки у нафтозабрудненому ґрунті розташовувалися по всій довжині бічних коренів, тоді як на коренях з чистого ґрунту вони зосереджувались ближче до поверхні ґрунту й головного кореня. Відомо, що формування кореневих бульбочок дуже чутливе до дії екстремальних умов середовища. Так, на процеси формування симбіотичного апарату негативну дію чинять наявні у ґрунті токсичні елементи [81]. Зазначимо, що утворення азотфіксуючих симбіотичних систем у нафтозабрудненому ґрунті є передумовою оптимізації азотного живлення і, відповідно, росту рослин. Оскільки рослини люцерни успішно адаптуються до умов нафтозабрудненого ґрунту, то вони можуть бути використані для потреб його відновлення.

Конюшина лучна (*Trifolium pratense* L.). Беручи до уваги важливість метаболізму азоту, особливо у бобових рослин, і спрямованість обміну азотистих сполук, що значною мірою і визначає стійкість рослин до несприятливих умов навколишнього середовища, вивчали роль метаболізму азоту в адаптації рослин конюшини до дії нафтового забруднення ґрунту. Виявлено, що як у коренях, так і в пагонах рослин конюшини вміст загального азоту за дії нафтового забруднення перебуває на рівні контролю, що свідчить про толерантність цих рослин до забруднення ґрунту нафтою [17].

Зазначимо, що зміни спрямованості процесів метаболізму азоту виражаються співвідношенням його білкових та небілкових форм. В органах рослин конюшини за дії нафти кількість білкових форм змінюється мало, але істотно зростає вміст небілкових сполук азоту. Отримані нами результати узгоджуються з літературними даними про інгібування білкового синтезу внаслідок дії стресових чинників [50; 56]. Зниження інтенсивності загального білкового синтезу можна розглядати деякою мірою як розвиток адаптаційного синдрому. Це явище може бути не стільки результатом пошкодження клітини, скільки типовим проявом захисної реакції, оскільки часткове гальмування синтезу білка зменшує інтенсивність деструктивних процесів.

Встановлено, що кількість небілкових азотистих сполук у пагонах рослин конюшини зростає удвічі, а в коренях – на 40 %. Особливий інтерес становлять низькомолекулярні сполуки азоту (вільні амінокислоти, аміді, пептиди, поліаміни тощо), які нагромаджуються за стресових умов. Ці речовини формують осмотичний потенціал клітини і виконують різні протекторні й регуляторні функції [33; 49; 52].

Подальші наші дослідження виявили зростання вмісту вільних амінокислот у рослинах конюшини лучної за дії нафтозабрудненого ґрунту, зокрема, удвічі в листках на початковій стадії росту (стадії сім'ядольних листків), проте із настанням кожної наступної фенологічної фази зростання пулу вільних амінокислот було

менш виражене. У літературі є повідомлення стосовно змін у рослинах кількості вільних амінокислот за дії різних несприятливих чинників [38; 48; 67].

Відомо, що вільні амінокислоти у рослинах виконують різні протекторні та регуляторні функції. Зокрема, нагромадження проліну сприяє формуванню осмотичного потенціалу клітин. Окремі амінокислоти беруть участь у регуляції метаболізму, впливаючи на активність фітогормонів. Такі амінокислоти як аргінін, гістидин, пролін, цистеїн, триптофан, лізин, метіонін, треонін виявляють антиоксидантні властивості [49]. Вільні амінокислоти можуть зазнавати також подальших метаболічних перетворень в інші низькомолекулярні сполуки азоту, які також мають протекторні властивості [48]. Вони використовуються і для синтезу захисних білків. Зокрема, показано синтез стресових білків за умов нафтозабрудненого ґрунту в рослинах конюшини лучної на стадії першого трійчастого листка [105]. Виявлено, що аланін й орнітин збільшують агрегацію полірибосом, а за дії аланіну зменшується час елонгації синтезованих поліпептидних ланцюгів. А пролін в умовах стресу стимулює включення мічених попередників у клітинні білки та стабілізує полірибосоми [49]. Отже, вільні амінокислоти не лише є основою для синтезу білків, а й можуть впливати на білоксинтезуючий апарат.

Зазначимо, що основну протекторну функцію в рослинах конюшини лучної за дії нафтового забруднення ґрунту виконує пролін, оскільки вміст його в листках рослин зростає у 7 разів [18]. Семикратне зростання вмісту проліну за дії нафтозабрудненого ґрунту виявлено на початковій стадії росту – стадії сім'ядольних листків, що може бути пов'язане з підтримкою клітинного гомеостазу та його переходом у новий стан. Вважають, що на початкових стадіях розвитку стресової реакції пролін діє не як осморегулятор, а як протектор, тому його розглядають і як учасника стресової реакції (в межах неспецифічних механізмів стійкості), і як важливого чинника спеціалізованої адаптації до стресу [38; 49].

На подальших етапах фенологічного розвитку рослин конюшини (стадії першого трійчастого та першого справжнього листка) відбувається менш виражене зростання вмісту проліну в органах рослин через такі причини: по-перше, прояв синергізму, коли замість нагромадження однієї захисної речовини у високій концентрації, як це відбувається на стадії сім'ядольних листків, рослини накопичують різні комбінації хімічних сполук зі значно більшою ефективністю за досить низьких їхніх вмістів (поліаміни, вуглеводи) [49]; по-друге, пролін, синтезований на початкових етапах розвитку рослини, може використовуватись як джерело енергії, адже під час розпаду 1 молекули проліну утворюється 30 молекул АТФ [65]. Але пролін може виконувати й інші функції, зокрема, осморегуляторні, що важливо для адаптації рослин до гідрофобних умов нафтозабрудненого ґрунту. Поліфункціональність проліну проявляється і в тому, що він відіграє антиоксидантну роль, бере участь у підтримці потоку електронів у електронтранспортних ланцюгах хлоропластів, стабілізує гідратаційну сферу білків і є джерелом запасного азоту [45; 64; 95].

Відомо, що вільні амінокислоти в органах рослин можуть нагромаджуватися різними способами. Так, залежно від сили стресу, запускаються різні механізми: за умов помірних стресів нагромадження амінокислот є наслідком їхнього синтезу, а за умов жорстких стресів – результатом активування протеаз [48]. З'ясовано, що пролін за стресових умов синтезується *de novo* із глутамату [15; 65]. Тому можна вважати, що встановлене нами нагромадження проліну є результатом його синтезу, оскільки виявлено зростання глутамінсинтезної активності (ГС) на ранніх стадіях

розвитку рослин конюшини за дії умов нафтозабрудненого ґрунту [19]. Зазначимо, що глутамінсинтетаза є основним ферментом глутаматсинтетазного шляху асиміляції амонію, в результаті якого синтезується глутамат – необхідний субстрат для синтезу проліну. На наступних стадіях розвитку рослин глутамінсинтетазна, а особливо глутаматсинтазна активність істотно знижуються. Інгібування активності ферментів ГС/ГОГАТ-шляху в рослинах конюшини лучної в умовах нафтозабрудненого ґрунту з настанням подальших фенологічних фаз може бути пов'язане з нестачею вуглеводнів і утворенням сполук із високим співвідношення азот/вуглець. Отже, отримані експериментальні дані дають підставу вважати, що елементом адаптації конюшини лучної до умов забрудненого нафтою ґрунту є зростання активності ГС/ГОГАТ на початкових етапах росту рослин, що зумовлено потребою в синтезі захисних сполук, зокрема, проліну.

Зазначимо, що однією з перших неспецифічних відповідей рослинного організму на стресові умови є утворення необхідних для захисту рослинної клітини сполук, зокрема білків. З огляду на це, важливими є результати досліджень ролі білків, їхнього спектрального складу в адаптації рослин конюшини лучної до умов нафтозабрудненого ґрунту. Так, під час аналізу білкового спектра листків конюшини лучної на стадії першого трійчастого листка встановлено, що за впливу нафтозабрудненого ґрунту зростає у 2–4 рази кількість білків із молекулярними масами 50, 75, 110 кДа та з'являється високомолекулярний білок 120 кДа, якого немає в контролі. Водночас утричі зменшується кількість білка з молекулярною масою 56 кДа, тоді як у контролі кількість саме цього білка була на два порядки більшою від вмісту інших білків [105].

Зважаючи на це, а також на відомості, що 50 % усіх водорозчинних білків і до 30 % загального азоту листків рослин з C_3 типом фотосинтезу припадає на фермент РУБІСКО, можна припустити, що білком із молекулярною масою 56 кДа є великі субодиниці цього ферменту. Зменшення кількості саме цього білка за дії нафтового забруднення ґрунту може бути наслідком його деградації для поповнення азотного пулу рослини. Вивільнені внаслідок деградації амінокислоти можуть транспортуватися флоємою до кореня для синтезу в ньому нових функціональних білків, де зростає утричі кількість білків з Мг 90, 50, 39 та 37 кДа у коренях рослин із забрудненого ґрунту, але удвічі зменшується кількість низькомолекулярних білків з Мг 40 і 32 кДа. Отже, отримані дані засвідчують, що умови нафтозабрудненого ґрунту індукують зміни білкового синтезу в рослинах конюшини лучної. Адаптивна відповідь рослин конюшини лучної на нафтозабруднений ґрунт включає як зниження загальної інтенсивності білкового синтезу та деградацію білкових молекул, так і посилення синтезу захисних білків.

Здебільшого за умов стресу синтез захисних білків на тлі пригнічення тотального синтезу білкових сполук є процесами, які запобігають таким змінам у клітині, як порушення структурної цілісності й проникності мембран; зміни властивостей і стану цитоплазми, величини рН, структурного стану й активності ядерної ДНК, а також процесів, пов'язаних з біоенергізацією клітин [56]. Індукцію стресових білків спричинює стресовий фітогормон – абсцизова кислота АБК. Крім АБК, у відповідь на стресові умови збільшується кількість “гормону тривоги” етилену й інших ендогенних регуляторів росту, зокрема, саліцилату і жасмонату. Як наслідок, відбувається гальмування ростових процесів, услід за чим змінюються такі інтегральні показники організму як поглинання й утилізація елементів мінерального живлення, а також приріст біомаси.

Соя щетиниста (*Glycine hispida Maxim.*). Дослідження, проведені на рослинах сої щетинистої, виявили також зміни спектрального складу білків в органах рослин за дії нафтового забруднення ґрунту [103]. Так, у листках сої встановлено синтез низькомолекулярних білків (30–40 кДа), а в коренях з'являється високомолекулярний білок із молекулярною масою 116 кДа за росту рослин на ґрунті з нафтою, якого немає у коренях рослин із чистого ґрунту. Відомо, що низькомолекулярні і високомолекулярні стресові білки характеризуються шаперонною активністю, тобто вибірково зв'язують і відновлюють структуру денатурованих білків [3; 84]. Сам факт синтезу стресових білків свідчить про формування стійкості рослин сої до забруднення ґрунту нафтою.

Варто зазначити, що привабливість застосування рослин сої для очищення ґрунту від забруднення нафтою вбачається в тому, що, по-перше, рослини сої, адаптуючись до умов нафтозабрудненого ґрунту, формують потужну кореневу систему з численними бічними коренями, що сприяє розпушенню ґрунту. Можливість фіксації азоту атмосфери бобово-ризобіальними симбіозами сої є передумовою нагромадження у ґрунті біологічного азоту після мінералізації тканин коренів із бульбочками. Це стимулюватиме ріст рослин у забрудненому ґрунті та дасть змогу підвищити біохімічну активність ґрунту, оскільки збагачення ґрунту азотом інтенсифікує дихання, підвищує коефіцієнт мінералізації й активність ґрунтових ферментів. У свою чергу, зростання біохімічної активності ґрунту сприяє деструкційній діяльності мікроорганізмів і пришвидшенню процесів самоочищення ґрунту [10; 11; 13; 29; 35; 92].

Беручи до уваги вищенаведене й отримані результати повного інгібування модуляційної здатності сої у нафтозабрудненому ґрунті, тобто припинення формування симбіотичних систем між клітинами коренів сої і аборигенними бульбочковими бактеріями, нами проведено інокуляцію насіння сої культурою бульбочкової бактерії *Bradyrhizobium japonicum*, оскільки відомо про взаємодію сої власне з цим мікропартнером [59]. Симбіонт отримано із колекції Інституту фізіології рослин та генетики НАН України.

Виявлено утворення бульбочок на коренях сої лише за умов, якщо у нафтозабруднений ґрунт вносили попередньо інокульоване насіння сої, тобто бактеризація насіння забезпечила формування симбіотичних систем у забрудненому нафтою ґрунті [103]. У ході аналізу функціональної здатності сформованих симбіозів у нафтозабрудненому ґрунті встановлено наявність їхньої азотфіксувальної активності. У цьому разі інтенсивність азотфіксації симбіозом сої з *Bradyrhizobium japonicum* за середнього забруднення ґрунту нафтою була вищою, ніж у ґрунті без нафти. Це можна пояснити, зокрема, доступністю нафти для симбіонта як додаткового джерела живлення, оскільки відомо, що вуглеводні можуть використовуватися бульбочковими бактеріями як елементи живлення [30; 104].

Варто також зазначити, що соя зі сформованим симбіотичним апаратом з *Bradyrhizobium japonicum* у нафтозабрудненому ґрунті проходить усі стадії онтогенезу аж до формування плодів. Після завершення вегетації вона залишає у забрудненому ґрунті добре розвинену кореневу систему з бульбочками та надземну частину з насінням, що є передумовою гарантованого і стабільного накопичення у ґрунті азоту. У цьому разі збагачення азотом здійснюється біологічним шляхом, без внесення мінеральних добрив, що допомагає уникнути потрапляння у ґрунт забруднювачів чи баластних речовин.

Таким чином, беручи до уваги все вищевикладене, зазначимо, що для виживання як довгокореневищного виду осоки шорстковолосистої, так і бобових рослин (боби, люцерна, конюшина, соя) за дії нафтового забруднення ґрунту рослини запускають каскад змін, що досягається шляхом морфологічних і фізіолого-біохімічних адаптаційних механізмів. Видимі зміни відбуваються завдяки зменшенню ростових показників надземної частини й активного розвитку кореневої системи, причому ключову роль у пристосуванні рослин до дії стресу відіграє саме коренева система. Ймовірно, чим більше механізмів адаптації використовує рослина одночасно на різних рівнях, тим більша стійкість організму. Вивчення фізіолого-біохімічних шляхів адаптації стійких рослин до нафтового забруднення є важливим для наукового обґрунтування рекомендацій щодо способів фіторекультивації території, забруднених нафтою і нафтопродуктами.

ПОДЯКИ

Вивчення механізмів адаптації рослин стійких до впливу нафти, – результат багаторічної та натхненної праці викладачів, аспірантів і студентів кафедри фізіології та екології рослин Львівського національного університету імені Івана Франка. Наші здобутки були б неповними без досліджень доцентів Наталії Джури, Ольги Цвілінюк, Оксани Величко, аспірантів Ольги Карпин, Галини Коровецької, Любові Буньо, Марти Мекіч, Марії Довгаюк-Семенюк, які долучалися і далі продовжують розвивати цю актуальну тематику кафедри.

1. *Amadi A.* Chronic effects of oil spill on soil properties and microflora of a rainforest ecosystem in Nigeria. **Water, Air, Soil Pollution**, 1996; 86: 1–11.
[DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00279142>]
2. *Akhiyarova G.R., Sabirzhanova I.B., Veselov D.S.* et al. Participation of Plant Hormones in Growth Resumption of Wheat Shoots Following Short-Term NaCl Treatment **Russ J Plant Physiol**, 2005; 52: 788–792. (In Russian)
[DOI: <https://doi.org/10.1007/s11183-005-0116-4>]
3. *Basha E., Lee G.I., Demeler B., Vierling E.* Chaperone activity of cytosolic small heat shock proteins. **Eur. J. Biochem**, 2004; 271: 1426–1436
[DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.2004.04033.x>]
4. *Bunio L., Vojtenko L., Musatenko L., Tsvilynjuk O., Terek O.* Hormonal status of *Carex hirta* L. plants grown on the oil pollution soil. **Visnyk of the Lviv University. Series Biology**, 2014; 67: 117–124. (In Ukrainian)
5. *Bunio L.V., Tsvilynjuk O.M., Mykiyevych I.M., Velychko O.I., Terek O.I.* Microflora activity of crude oil contaminated soil in rhizosphere of *Carex hirta* L. **Plants Biol. Stud**, 2010: 4(3); 55–62. (In Ukrainian)
[DOI: <https://doi.org/10.30970/sbi.0403.109>]
6. *Bunio L., Hudyk O., Oliferchuk V., Tsvilynjuk O., Terek O.* Mycological characteristic of root area of plants *Carex hirta* L. in oil-polluted sod-podzolic soil. **Visnyk of the Lviv University. Series Biology**, 2014; 64: 124–135. (In Ukrainian)
7. *Brownlee C.* The long and the short of stomatal density signals. **TRENDS in Plant Sci**, 2001; 6: 441–442.
[DOI: [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(01\)02095-7](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(01)02095-7)]
8. *Bunio L., Tsvilynjuk O., Terek O.* Some aspects of morphogenesis undersoil spear *Carex hirta* L. in various conditions of growth. 2009; *Materialy V Ogolnopolskiej Mlodziezowej konferencji naukowej “Mlodzi naukowcy – praktyce rolniczej”*. Rzeszow: 102–105.

9. Bunio L.V., Tsvilynyuk O.M. Specific features of morphogenesis of seage *Carex hirta* L. on oil-contaminated soils. **Contemp. Probl. Ecol**, 2015; 8: 660.
[DOI: <https://doi.org/10.1134/S1995425515050042>]
10. de Carmo, F.L., dos Santos H.F., Martins E.F., van Elsas J.D. Rosado A.S., Peixoto R.S. Bacterial Structure and Characterization of Plant Growth Promoting and Oil Degrading Bacteria from the Rhizospheres of Mangrove Plants. **Journal of Microbiology**, 2011; 49(4): 535–543.
[DOI: <https://doi.org/10.1007/s12275-011-0528-0>]
11. **Cellular mechanisms of adaptation of plants to the adverse effects of environmental factors in natural conditions**. Ed. Kordyum E.L. 2003, Kiev: 277. (In Russian)
12. Chirkova T., Novitskaya L. Blokhina O. Lipid peroxidation and antioxidant system activity during anoxia in plants with different resistance to oxygen deficiency. **Russian J. of Plant physiology**, 1998; 45(1): 65–73. (In Russian)
13. Chukwuemeka C. Chukwuma, Monanu M.O., Ikewuchi J.C., Ekeke C. Variance in protease, dehydrogenase, phosphatase and respiratory activities during phytoremediation of crude oil polluted agricultural soil using *Schwenkia americana* L. and *Spermacoce ocymoides* Burm. **Annual Research & Review in Biology**, 2018; 28(6): 1–9.
[DOI: <https://doi.org/10.9734/ARRB/2018/44122>]
14. Chernyadiev I.I. Photosynthesis of plants under water stress and the protective effect of cytokinins. **Applied biochemistry and microbiology**, 1995; 33(1): 5–15. (In Russian)
15. Diaz P., Betti M., Sanchez D.H., Udvardi M.K. Monza J., Márquez A.J. Deficiency in plastidic glutamine synthetase alters proline metabolism and transcriptomic response in *Lotus japonicum* under drought stress. **New Phytol**, 2010; 188: 1001–1013.
[DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03440.x>]
16. Denys S., Rollin C., Guillot F. et al. In-Situ phytoremediation of pans contaminated soils following a bioremediation treatment. **Water Air Soil Pollut: Focus**, 2006; 6: 299–315.
[DOI: <https://doi.org/10.1007/s11267-005-9024-z>]
17. Dovgajuk-Semenuk M., Velychko O., Terek O. The content nitrogen in the red clover plants (*Trifolium pratense* L.) for the actions of oil polluted soil and provided with fertilizers dressing. **Visnyk of the Lviv University. Series Biology**, 2014; 65: 365–371. (In Ukrainian)
18. Dovgajuk-Semenuk M.V., Velychko O.I., Terek O.I. The content of free amino acids in the red clover plants under the influence of oil polluted soil. **Studia Biologica**, 2016; 10(2); 115–122. (In Ukrainian)
[DOI: <https://doi.org/10.30970/sbi.1002.473>]
19. Dovgajuk-Semenuk M.V., Velychko O.I., Terek O.I. The activity of the glutamate synthase pathway enzymes In *Trifolium pratense* L. plants under the conditions of oil polluted soil. **Plant Physiology and Genetics**, 2018; 50(1): 77–82. (In Ukrainian)
20. Dumitran C., Nutru J., Environmental risks analysis for crude oil soil pollution. **Carpathian J. of Earth and Environmental Sci**, 2010; 5(1): 83–92.
21. Dzhura N., Podan I. Ecological consequences of extended oil production at Staryi Sambir petroleum deposit. **Visnyk of the Lviv Univ. Ser. Biology**, 2017; 76: 120–127. (In Ukrainian)
22. Dzhura N.M., Moroz O.M., Rusyn I.B., Kulachkovsky O.R., Tsvilynyuk O.M., Terek O.I. Influence of the fodder beans (*Vicia Faba* var. Minor) on the nitrogen metabolism of the microbe associations In the oil-polluted soil. **Gruntoznavstvo (Soil Science) Journal**, 2010; 11(3–4): 105–112. (In Ukrainian)
23. Dzhura N., Tsvilynyuk O., Terek O. Morphological and physiological parameters of *Carex hirta* under oil pollution of soil. **Visnyk of the Lviv University. Series Biology**, 2005; 40: 51–55. (In Ukrainian)
24. Dzhura N.M., Tsvilynyuk O.M., Terek O.I. Influence of soil pollution on macronutrient and micronutrient content in *Carex hirta* L. plants. **Ukrainian Botanical Journal**, 2007; 64(1): 122–131. (In Ukrainian)

25. Dzhura N.M., Romanyuk O.I., Gonsyor J., Tsvilynyuk O.M., Terek O.I. Using plants for restoration of the oil-cut soils. **Ecology and Noospherology**, 2006; 17(1–2): 55–60. (In Ukrainian)
26. Dzhura N., Tsvilynyuk O., Terek O. Reactions of *Carex hirta* L. under soils oil pollution. **Visnyk of the Lviv University. Series Biology**, 2006; 42: 142–146. (In Ukrainian)
27. Dzhura N.M., Terek O.I., Tsilyniuk O.M. Method to purify oil-polluted soils. 2006; A01B 79/00, A01B 79/02, A01C 21/00. 16345. **Patent of Ukraine**. (In Ukrainian)
28. Dzhura N.M., Romaniuk O.I., Tsilyniuk O.M., Terek O.I. Method for phytotreating oil-polluted soils. 2011; A01B 79/02, B09C 1/00. 60481. **Patent of Ukraine**. (In Ukrainian)
29. **Ecological problems of agriculture**. 2010. Kyiv; Center of educational literature: 336–341.
30. Frassinetti S., Setti L., Corti A. Biodegradation of dibenzothiophene by a nodulating isolate of *Rhizobium meliloti*. **Microbiology**, 1998; 44: 289–297. [DOI: <https://doi.org/10.1139/w97-155>]
31. Grigoruk I.P., Musienko M.M.. Water and high-temperature stress. Molecular and physiological mechanisms of plant resistance. **Plant physiology in Ukraine at the turn of the millennium**. 2001; Kiev. 2: 118–129. (In Ukrainian)
32. Golovko T.K., Dymova O.V., Pystina N.V. Adaptogenesis of the photosynthetic apparatus of shade-tolerant plants. **Vestn. University Nizhny Novgorod**, 2001: 77–89. (In Russian)
33. Jiang Y., Huang B. Protein alterations in tail fescue in response to drought stress and abscisic acid. **Crop Sci**, 2002; 42: 202–207. [PMID: 11756275]
34. Ha S., Vankova R., Yamaguchi S.K. et al. Cytokinins: metabolism and function in plant adaptation to environmental stresses. **Trends in Plant Sci**, 2012; 17: 172–179. [DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.12.005>]
35. Hameed A., Al-Anbari R., Hassan S. Phytoremediation of soil polluted with Iraqi crude oil by using of cotton plant. **Mesopotamia Environmental Journal**, 2016; 3(1): 10–16. [DOI: <https://doi.org/10.1051/mateconf/201816205019>]
36. Hare P.D. van Staden J. Cytokinin oxidase: biochemical features and physiological significance. **Physiol. Plantarum**, 1994; 91: 128–136. [DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1994.tb00668.x>]
37. Havugimana E., Bhople B.S., Byiringiro E., Mugabo J.P. Role of dual inoculation of rhizobium and arbuscular mycorrhizal (AM) fungi on pulse crops production. **Walailak J Sci & Tech**, 2016; 13(1): 1–7. [DOI: <https://doi.org/10.14456/WJST.2016.1>]
38. Hayat S., Hayat Q., Alyemeni M. et al. Role of proline under changing environment. **Plant Signal Bechav**, 2012; 7(11): 1456–1466. [DOI: <https://doi.org/10.4161/psb.21949>]
39. Heikkila J.J., Papp J.E.T., Schults G.A., Bewley J.D. Induction of heat-shock protein messenger RNA in maize mesocotyles by water stress, ABA and wounding. **Plant Physiol**, 1984; 76(1): 270–274.
40. Karpyn O., Djura N., Terek O. Influence of oil pollution on growth parameters, hydrogen peroxide amount and peroxidase activity of bean plants (*Vicia faba* L.). **Visnyk of the Lviv University. Series Biology**, 2008; 47: 160–165. (In Ukrainian)
41. Karpyn O., Terek O., Tsviliniuk O. The content of reduced glutathione and hydrogen peroxide in *Carex hirta* L. plants due to oil pollution. III International conf. „Ontogenesis of plants in a natural and transformed environment. **Physiological and biochemical aspects**”. Lviv, 2007: 144.
42. Karpyn O., Tsvilynyuk O., Terek O., Dinya Z., Simon L. Antioxidant activities and phenolic contents of *Carex hirta* L. and *Faba bona* Medic. (*Vicia faba* L.) plants under oil contamination. **Studia Biologica**, 2009; 3(2): 109–114. (In Ukrainian) [DOI: <https://doi.org/10.30970/sbi.0302.044>]
43. Karpyn O., Tsvilyniuk O., Terek O., Korowecka G., Dzura N. The influence of oil derivatives on the content of ascorbic acid in *Carex hirta* L. plants. Materials of Third National Youth Scientific Conference “**Young Scientists – Agricultural Practice**” 2007. Rzeszow: 252–255.

44. Karpyn O., Tsvilyniuk O., Terek O., Korowecka G., Dzura N. Bean as an object of phytoremediation of soils contaminated with petroleum. Materials of Third National Youth Scientific Conference “**Young Scientists – Agricultural Practice**”. 2008. Rzeszow: 172–175.
45. Kavi Kishor P.B., Sreenivasulu N. Is proline accumulation per se correlated with stress tolerance or is proline homeostasis a more critical issue? **Plant Cell Environment**, 2014; 37: 300–311.
[DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.12157>]
46. Kende H., Zeevaart J.A.D. The five “classical” plant hormones. **Plant Cell**, 1997; 9: 11297–1210.
[DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.9.7.1197>]
47. Kireeva N.A., Mftahova A.M., Salatova G.M. Growth and development of spring wheat plants on oil-polluted soils and under remediation. **Russian Journal of Agrochemistry**, 2006; 1: 85–90. (In Russian)
48. Kobyletska M., Terek O. Effect of salicylic acid on free amino acids content in wheat *Triticum aestivum* L. and sunflower *Helianthus annuus* L. plants under the action of cadmium ions. **Studia Biologica**, 2012; 6(1); 93–100. (In Ukrainian)
[DOI: <https://doi.org/10.30970/sbi.0601.188>]
49. Kolupaev Yu.Ye., Karpets Yu.V. Participation of soluble carbohydrates and low-molecular nitrogen compounds in adaptive reactions of plants. **The bulletin of Kharkiv national agrarian university. Series biology**, 2002; 20(2): 36–53. (In Russian)
50. Kolupaev Yu.Ye. **Plant Stress Reactions. Molecular and Cell level**. Kharkiv. 2001: 173. (In Russian)
[Google Scholar]
51. Kolupaev Yu.Ye., Kosakivska I.V. The role of signal systems and phytohormones in the realization of plants stress response. **Ukr. Botan. Journ**, 2008; 65(3): 418–430. (In Ukrainian)
52. Kolupaev Yu.E., Vayner A.A., Yastreb T.O. Proline: physiological functions and regulation of its content in plants under stress conditions. **The bulletin of Kharkiv national agrarian university. Series biology**, 2014; 32: 6–22. (In Ukrainian)
53. Korovetska H., Djura N., Tsvilynjuk O., Terek O., Dinya Z., Simon L. Effects of crude oil contaminated soil on the mineral nutrient elements of sedge (*Carex hirta* L.) plants. **Visnyk of the Lviv University. Series Biology**, 2009; 50: 182–188. (In Ukrainian)
54. Korovetska H., Sohanchak R., Djura N., Tsvilynjuk O., Terek O. Stomatal behaviour in *Carex hirta* L. plants under oil pollution. **Visnyk of the Lviv University. Series Biology**, 2008; 47: 166–171. (In Ukrainian)
55. Kosakivska I.V. **Physiological and biochemical bases of adaptation of plants to stress**. 2003; Kyiv: 192. (In Ukrainian)
56. Kosakivska I.V., Golovyanko M.G. Adaptation of plants: biosynthesis and functions of stress proteins. **Ukrainian Phytosociological Collection**, 2006; (24): 3–17. (In Ukrainian)
57. Korshikov I.I. **Adaptation of plants to the conditions of the technologically contaminated environment**. 1996. Kiev: 240. (In Russian)
58. Kotlova E.R., Shadrin N.V. The role of membrane lipids in adaptation of *Cladophora* (*Chlorophyta*) to living in shallow lakes with different salinity. **Ukr. Bot. J**, 2003; 88(5): 38–44. (In Ukrainian)
59. Kots S.Ya., Beregovenko S.K., Kyrychenko Ye.V., Melnikova N.N. Peculiarities of plant-nitrogen-fixing organisms interaction. 2007. Kyiv: Nauk. Dumka, 2007: 107–108.
[Google Scholar]
60. Kurochkina G.N., Shkidchenko A.N., Amelin A.A. The effect of a new biopreparation on the remediation of oil-contaminated gray forest soil. **Pedology**, 2004; 10: 1241–1249. (In Russian)
61. Korovetska H., Tsvilynjuk O., Terek O. Evaluation of crude oil contaminated soil on the content of proline and soluble sugars in sedge (*Carex hirta* L.) plant. **Studia Biologica**, 2009; 3(2): 115–122. (In Ukrainian)
[DOI: <https://doi.org/10.30970/sbi.0302.043>]

62. Korowecka G., Dzura N., Karpyn O., Tsvilynyuk O., Terek O. Accumulation of proline in *Vicia faba* L. plants under the influence of soil contamination with oil. Materials of Third National Youth Scientific Conference “**Young Scientists – Agricultural Practice**”. 2007. Rzeszow: 182–185.
63. Koshlaf M., Bail A. Soil bioremediation approaches for petroleum hydrocarbon polluted environments. **Aims Microbiology**, 2017; 3(1): 25–49. [DOI: <https://doi.org/10.3934/microbiol.2017.1.25>]
64. Li Z., Peng Y., Zhang X. et al. Exogenous spermidine improves water stress tolerance of white clover *Trifolium repens* L. involved in antioxidant defence, gene expression and proline metabolism. **Plant Omics. J**, 2014; 7(6): 517–526.
65. Liang X., Zhang L., Natarajan S.K. et al. Proline: mechanisms of stress survival. **Antioxidant and Redox Signalling**, 2013; 19(9): 998–1011. [DOI: <https://doi.org/10.1089/ars.2012.5074>]
66. Lin Q., Mendelssohn I.A., Suidan M.T., Lee K., Venosa A.D. The dose-response relationship between No. 2 fuel oil and the growth of the salt marsh grass (*Spartina alterniflora*). **Marine Pollution Bull**, 2002; 44(9): 897–902. [DOI: [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(02\)00118-2](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(02)00118-2)]
67. Malenka U., Kobyletska M., Terek O. Influence of salicylic acid on the amount of free aminoacids and proline in plants of wheat and corn under drought conditions. **Studia Biologica**, 2014; 8(2): 133–140. (In Ukrainian) [DOI: <https://doi.org/10.30970/sbi.0802.346>]
68. Mekich M., Gjura N., Terek O. Enzyme activity of oil contaminated soils in the phytoremediation process by maize plants (*Zea mays* L.). **Visnyk of the Lviv University. Series Biology**, 2015; 69: 140–147. (In Ukrainian)
69. Moroz O.M., Dzhura N.M. Beznosko G.Y., Peretiatio T.B., Rusyn I.B., Tsvilynyuk O.M., Kulachkovsky A.R., Terek O.I., Gudz S.P. Influence of the *Carex hirta* plants on the microflora of oil polluted soils. **Scientific Bulletin of the Uzhgorod University. Series Biology**, 2006; 19: 149–154. (In Ukrainian)
70. Musatenko L.I., Vedenicheva N.P., Vasiuk V.A. Phytohormonal complex in the maize hybrids seedlings with different tolerance to hyperthermia. **Rus. J. Plant Physiology**, 2003; 50(4): 499–504. (In Russian)
71. Muthukumar T., Udaiyan K., Shanmughavel P. Mycorrhiza in sedges – an overview. **Mycorrhiza**, 2004; 14: 65–77. [DOI: <https://doi.org/10.1007/s00572-004-0296-3>]
72. Merkl N. Schultze-Kraft R., Infante C. Phytoremediation in tropics-influence of heavy crude oil on root morphological characteristics of graminoids. **Environmental Pollution**, 2005; 138(1): 86–91. [DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.02.023>]
73. Nath R., Samanta R. Soil pH, microbial population, nitrate reductase and alkaline phosphatase activities of different environment of Dibrugarh district, Assam. **Advances in Applied Science Research**, 2012; 3(3): 1772–1775.
74. Noctor G., Gomez L., Vanacker H., Foyer C.H. Interactions between biosynthesis, compartmentation and transport in the control of glutathione homeostasis and signalling. **Exp. Bot**, 2002; 53(372): 1283–304. [DOI: <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.372.1283>]
75. Noctor G., Mhamdi A., Chaouch S., Han Y., Neukermans J. Marquez-Garcia B., Queval G., Foyer C.H. Glutathione in plants: an integrated overview. **Plant Cell Environ**, 2012; 35(2): 454–484. [DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02400.x>]
76. Pikovskii Yu.I., Gennadiev A.N., Chernyanskii S.S., Sakharov G.N. The problem of diagnostics and standardization of the Levels of soil pollution by oil and oil products. **Eurasian Soil Science Pochvovedenie**, 2003; 9: 1132–1140. (In Russian)

77. Pospisilova J. Batkova P. Effects of pre-treatments with abscisic acid and/or benzyladenine on gas exchange of french bean, sugar beet, and maize leaves during water stress and after rehydration. **Biologia Plantarum**, 2004; 48(3): 395–399.
[DOI: <https://doi.org/10.1023/B:BIOP.0000041092.40705.6b>]
78. Romanov G.A. How do cytokinins affect the cell? **Russian Journal of Plant Physiology**, 2009; 56(2): 268–290. (In Russian)
79. Romaniuk O.I., Dudok I.V., Oschapovskyy I.V., Kuchmanyh N.M. Effect of long term exploration of Boryslav oil mine on the soil status of Boryslav city. Proceedings of Intern. Conf. “**Technologies of underground mining. Geology**”. Dnipropetrovsk, 2006. 240–247. (In Ukrainian)
80. Sakaribara H. Cytokinin: Biosynthesis and metabolism. In: **Plant Hormones. Biosynthesis, signal transduction, action**. Ed.P.J. Dordrecht. Kluwer, 2004: 95-114.
[DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2686-7_5]
81. Samokhvalova V.L. Symbiotic nitrogen fixation in plants of *Vicia villosa* under conditions of soil contamination by heavy metals. **Visnyk of the Volynsky University. Section III. Botany**, 2010; 6: 131–138. (In Ukrainian)
82. Stadnikova E.V., Selezneva M.V. The choice of an active microorganism-destroyer of hydrocarbons for the purification of oil-contaminated soils. **Applied biochemistry and microbiology**, 1995; 31(5): 534–539. (In Russian)
83. Shmatko I.G., Grigoriuk I.A., Shvedova O.E. **Plant resistance to water and temperature stress**. Kiev. 1989: 224. (In Russian)
84. Scharf K.D., Siddique M., Vierling E. The expanding family of *Arabidopsis thaliana* small heat stress proteins (sHsps) and new family of proteins containing α -crystallin domain (Acid proteins). **Cell Stress and Chaperones**, 2001; 6: 225–237.
[DOI: [https://doi.org/10.1379/1466-1268\(2001\)006<0225:TEFOAT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1379/1466-1268(2001)006<0225:TEFOAT>2.0.CO;2)]
85. Takei K., Sakaribara H., Taniguchi M., Sugiyama T. Nitrogen-dependent accumulation of cytokinins in root and the translocation to leaf. Implication of cytokininspecies that induced gene expression of maize response regulator. **Plant Cell Physiol**, 2001; 42: 85–93.
[DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erm157>]
86. Taran N.Yu. Carotenoids of photosynthetic fabrics in conditions of drought. **Physiology and biochemistry of cultivated plants**, 1999; 31(6): 414–422. (In Ukrainian)
87. Taran N.Yu., Okanenko O.A., Batsmanova L.M., Musienko M.M. Secondary oxidative stress as an element of the general adaptive response of plants to the action of adverse environmental factors. **Physiology and biochemistry of cultivated plants**, 2004; 36(1): 3–14. (In Ukrainian)
88. Tausz M., Grill D. The role of glutathione in stress adaptation of plants. **Phyton** (Horn, Austria), 2000; 40(3): 111–118.
89. Tausz M., Sircelj H. Grill D. The glutathione system as a stress markers in plant ecophysiology: is a stress-response concept valid? **J. of Experimental Botany**, 2004; 55: 1955–1962.
[DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erh194>]
90. Teleguz O.G. **Technogenic soils of transshipment pipelines**. 2008; Lviv: 184. (In Russian)
91. Titov A.F., Talanova V.V. **Plant resistance and phytohormones**. Monograph. 2009; Petrozavodsk: 206 p. (In Ukrainian)
92. Telysheva G., Jashina L., Lebedeva G., Dizhbite T., Solodovnik V., Mutere O., Grigiškis S., Baškys E., J Aikaitė. Use of plants to remediate soil polluted with oil. **Environmental Technology Resources**, 2011; 1: 38–45.
[DOI: <https://doi.org/10.17770/etr2011vol1.925>]
93. Terek O.I. Mechanisms of adaptation and development of plants to non-competitive factors. **Journal of Agrobiology and Ecology**, 2004; 1(1–2): 41–56. (In Ukrainian)
94. Terek O.I., Velichko O.I., Gjura N.M. Physiological aspects and adaptations of Roslin to naphtha-based soil. **Plant physiology: problems and prospects for development**. 2009; 1: 217–225. (In Ukrainian)

95. Terek O.I., Patsula O.I. **Growth and development of plants**. 2011; Lviv: 371. (In Ukrainian)
96. Terek O., Dzura N., Velychko O., Yavorska N. The content of ascorbic acid in organs of *Carex hirta* plants which a adapted to oil pollution of soil. **Visnyk of the Lviv University. Series Biology**, 2006; 42: 133–137. (In Ukrainian)
97. Terek O., Reshetylo S., Velichko O., Yavorska N. Intensity of lipid peroxidation in soybean seedlings under the influence of emistim C under conditions of toxic influence of lead ions. **Visnyk of the Lviv University. Series Biology**, 2004; 37: 218–221. (In Ukrainian)
98. Tuzhilkina V.V., Ladanova N.V., Plusnina S.N. The effect of technogenic pollution on the photosynthetic apparatus of pine. **Ecology**, 1998; 2: 89–93. (In Russian)
99. Tsaitler M.Y Changes in the structure of the Koenopopulations of *Carex hirta* L. in conditions of oil contamination of ecotops at the Boryslav oilfield. **Ecology and Noosphereology**, 2000; 9(1–2): 127–132. (In Ukrainian)
100. Tsvilynyuk O., Bunio L., Karpyn A., Terek O. Mycorrhizae as part of the survival strategy of *Carex hirta* L. on a crude oil contaminated soil. **Visnyk of the Lviv University. Series Biology**, 2012; 60: 320–326. (In Ukrainian)
101. Vedenicheva N.P., Vojtenko L.V., Musatenko L.I. Stetsenko L.O., Shevyakova N.I. Salinity Effect on Phytohormones Content in *Mesembryanthemum crystallinum* L. Leaves. **The Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Series Biology**, 2010; 3(21): 30–36. (In Russian)
102. Velychko O.I. Morphological structure of *Medicago lupulina* L. roots and ability to forming of root nodules in oil polluted soils. **Scientific Herald of Chernivtsy University. Biology (Biological System)**, 2011; 3(4): 370–374. (In Ukrainian)
103. Velychko O. Effectiveness of symbiotic system Bradyrhizobium japonicum–soy plants in the oil polluted soil **Visnyk of the Lviv University. Ser. Biology**, 2012; 58: 150–157. (In Ukrainian)
104. Velychko O.I. Fractional composition of proteins in the organs of soybean plants adapted to oil polluted soil. **Scientific Bulletin of UNFU**, 22(4): 91–96. (In Ukrainian)
105. Velychko O.I. The Influence of the Oil Polluted Soil Conditions on the Red Clover Protein Spectral Composition **Scientific Bulletin of UNFU**, 24; 9: 115–119. (In Ukrainian)
106. Vilesov G.I., Davydova O.E. Biological fixation of molecular nitrogen using ammonium carbonate compounds. **Microbiol. J**, 1997; 59(4): 51–59. (In Russian)
107. Vomacka L., Pospisilova J. Rehydration of Sugar Beet Plants after Water Stress: Effect of Cytokinins. **Biologia Plantarum**, 2003; 46(1): 57–62.
[DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1022306032416>]
108. Vorobiev Yu.A., Ekimov V.A., Sokolov Yu.I. **Prevention and elimination of accidental spills of oil and oil products**. 2005; Moscow: 368. (In Russian)
109. Wisser E.J.W., Bogemam J.M., van de Sleeg H.V. Flooding tolerance of *Carex spp.* in relation to field distribution and aerenchyma formation. **New Physiologist**, 2000; 148: 93–103.
[DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00742.x>]

MECHANISMS OF PLANT ADAPTATION TO OIL POLLUTION

O. I. Terek

Ivan Franko National University of Lviv, 4, Hrushevskiyi St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: prof.olga.terek@gmail.com

The problem of soil technogenic contamination with oil and the adaptation mechanisms of various plants to adverse growth environments are discussed. Tolerant plant species were discovered, in particular, cereal *Carex hirta* L., hairy sedge, and a number of legumes (clover, alfalfa, beans and soy). It was shown that the oil pollution effects in plants initiates a cascade of changes achieved by restructuring of the morphological

and physiologically-biochemical adaptation mechanisms, in particular increases the carotenes, phenols, proline concentrations, disturbed hormonal balance, stress proteins synthesis, etc. This is an evidence of physiological adaptation of the tolerant to oil pollution plants. Visible changes occur due to a decrease of the above-ground parts growth parameters and an active development of root system. Meantime, the root system plays a key role in stress adaptation of plants.

Studies of physiologically-biochemical adaptation pathways of plants tolerant to oil pollution are important to create the scientific basics of restoration strategy for oil and petroleum products contaminated areas. *Carex hirta* L. plants have been found to accelerate oil biodegradation process, promote the growth of number of basic physiological groups of rhizosphere microorganisms and provide favorable environment for the further growth of leguminous plants on these soils. This provides a reason to recommend for the phytoremediation of areas contaminated with oil and petroleum products the long-rhizome *Carex hirta* L. as one of environmentally plastic and viable species. In turn, legume plants due to the symbiotic nitrogen fixation ability, increase biochemical activity of the soil, that leads to it's self-cleaning. Two Patents were obtained on that regard (2006, 2011).

Keywords: *Carex hirta* L., *Trifolium pratense* L., *Faba bona* Medic. (*Vicia faba* L.) *Glicine hispida* Maxim, *Medicago lupulina*, stress, adaptation, oil contamination

Одержано: 03.12.2018