

БАКТЕРИАЛЬНАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ НЕФТЯНЫХ УГЛЕВОДОРОДОВ В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ МОРЯ

© О. Г. Миронов, 2002

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной Академии наук Украины,
Севастополь, Украина

Поступила 20 мая 2002 г.

На основе собственных исследований и анализа литературных данных обсуждается бактериальная трансформация нефтяных углеводородов как составная часть самоочищения моря от нефти. Анализируются различные факторы, влияющие на скорость и полноту трансформации нефтяных углеводородов в прибрежной зоне моря. Указывается, что знание этих процессов позволит эффективно управлять экологическим состоянием в прибрежной зоне моря.

Ключевые слова: бактерии, нефть, загрязнение, самоочищение, прибрежная зона

On the personal researches and analysis of literary data the oil hydrocarbons bacterial destruction as a component of sea selfpurification from oil is discussed. The various factors influencing on the rate and completeness the oil hydrocarbons transformation in a coastal zone of sea are analyzed. It is pointed that the knowledge of these processes will allow effectively to manage an ecological conditions in a coastal zone of the sea.

Key words: bacterium, oil, pollution, selfpurification, coastal zone of sea

В общей цепи взаимодействия человека с гидросферой важное звено принадлежит управлению прибрежной зоной моря [3]. Здесь осуществляется высокая хозяйственная активность, и сталкиваются потоки загрязняющих веществ, поступающих как со стороны суши, так и со стороны моря. Прибрежная акватория наиболее сильно страдает от нефтяного загрязнения в результате повседневной деятельности и при аварийных ситуациях.

В то же время нефтяные углеводороды являются неотъемлемым природным компонентом морской среды. Нефть поступает в мо-

ре за счет естественных выходов из разломов земной коры в объемах 200 тыс. т в год [5]. Кроме того, углеводороды, близкие или идентичные нефтяным, попадают в морскую среду при разложении морских организмов после их гибели. Цветение и отмирание диатомовых водорослей повышает концентрацию углеводородов в воде, что может в определенной степени исказить значение истинного нефтяного загрязнения [10]. Таким образом, нефть, как и подавляющая часть других загрязняющих веществ, является природным соединением, и в процессе эволюции выработался меха-

низм их деструкции. Иными словами, в природе действует механизм естественного самоочищения, составляющий часть общего круговорота веществ. Однако этот механизм значительно изменился в результате деятельности человека. При избытке загрязняющих веществ, естественные процессы самоочищения могут не справляться с нагрузкой, что приводит к нарушению функционирования морских сообществ, вплоть до их гибели. В частности, такие изменения наблюдаются в прибрежных акваториях приморских городов, которые в большинстве случаев являются и морскими портами.

Ведущая роль в процессе самоочищения принадлежит бактериальному сообществу, обладающему мощной, разнообразной и подвижной ферментативной системой, позволяющей переключаться на потребление с одних на другие источники углерода и энергии. К настоящему времени известны многие сотни бактериальных ферментов, однако не известно в какой форме они существуют и действуют в морской воде.

В работах, проведенных нами в различных районах Мирового океана, были установлены закономерности распространения, численность и биохимические особенности бактерий, способных использовать нефть и нефтепродукты в качестве единственного источника углерода и энергии [13]. Аналогичные исследования, проведенные на Черном море и в Севастопольской бухте [12, 15], послужили основой для расчета потенциальной

самоочищающей способности морской воды от нефтяных углеводородов в пределах 100 м изобаты от устья Дуная до порта Батуми. По расчетным данным эта величина составляет 2000 т нефти в год. В то же время реальные величины трансформации нефти бактериями могут значительно отличаться от расчетных, особенно в прибрежной зоне. Бактериальное окисление нефти идет совместно с разложением других органических веществ, ускоряющих или замедляющих трансформацию углеводородов. При этом возможно синтезирование углеводородов, отсутствующих в первоначальной нефти.

Деструкционные процессы за счет микроорганизмов в водной среде происходят в два этапа: вначале сложные органические вещества подвергаются действию экзоферментов, отщепляя карбоксильный или аминный конец цепи, а затем эндоферментов, находящихся внутри клетки и расщепляющих молекулу субстрата на более мелкие фрагменты. К числу этих процессов относится, в частности, уменьшение длины углеводородной цепи, окисление парафинов, алифатических кислот, нафтенов при разрушении нефти. В зависимости от ряда условий процессы разложения органического вещества или доходят до конца (т.е. до образования "простых соединений") или останавливаются на стадии образования промежуточных продуктов, которые могут быть более токсичны для морской биоты, чем сама нефть. Состав промежуточных продуктов деградации нефти, а также соотношение меж

ду углеводородами в нефти различных месторождений может оказывать значительное влияние на скорость самоочищения моря от нефтяного загрязнения. В экспериментах с луизианской нефтью [19] отмечена взаимосвязь между скоростью утилизации и длиной цепи n-парафинов: C_{10} и C_{15} утилизировались с более высокой средней скоростью, чем C_{20} и C_{25} . Однако в венесуэльской сырой нефти парафин C_{20} окислялся с большей скоростью, чем C_{15} .

Поскольку большинство углеводородокисляющих бактерий способно легко утилизировать нормальные парафины, их количество в нефти может определять время разложения других соединений - изопарафинов, циклопарафинов и даже ароматических веществ. Естественно, что внутри нормальных парафинов в первую очередь окислению подвергаются более легкие соединения.

Хотя циклопарафины в целом более устойчивы к бактериальному разложению, чем нормальные парафины, однако наличие достаточно длинной парафиновой боковой цепи способствует их окислению. Это свидетельствует о том, что длительность деградации циклопарафинов в сырой нефти будет зависеть от присутствия боковых цепей и от относительного обилия нормальных парафинов. Эти и некоторые другие соединения оказались наиболее стойкими при биологическом и химическом разложении нефти, пролитой во время аварии "Амоко Кадис" [20]. Быстрое потребление микроорганизмами нормальных

алканов приводит к относительному увеличению содержания разветвленных алканов и ароматических соединений. Впоследствии происходит перестройка бактериальных сообществ и начинается предпочтительное использование ароматических соединений. Такая картина наблюдалась спустя девять месяцев после аварии "Амоко Кадис" и в наших многомесячных экспериментах [10].

Изучение последовательности микробной деградации сырой нефти месторождений Санта-Барбара и Калифорнии с использованием смешанной культуры нефтеокисляющих микроорганизмов показало, что биodeградация начиналась одновременно у всех компонентов, однако проходила с различными скоростями [18]. Хроматограммы естественной выветренной нефти в значительной мере подходили на хроматограммы нефтяных проб, которые подвергались микробному разложению в лаборатории. Аналогичная картина наблюдалась нами при использовании накопительной культуры нефтеокисляющих бактерий, выделенных из прибрежной зоны Черного моря [10].

В пределах одной акватории могут одновременно существовать различные по своим биохимическим особенностям нефтеокисляющие микроорганизмы, что было отмечено для Севастопольской бухты [8]. При появлении в морской воде продуктов биodeградации нефти возможно подключение к их окислению и других бактерий, в частности липолитических. В свою очередь, нефтеокисляющие

микроорганизмы принимают активное участие в разрушении липидных фракций.

Скорость и полнота разрушения нефти бактериями зависит от различных факторов, в частности от наличия биогенных соединений, температуры, кислорода, степени дисперсии нефти, кислотно-щелочного равновесия и т.д. Микроорганизмы избирательно относятся к источнику фосфора. Из двух соединений KH_2PO_4 и K_2HPO_4 , второе в значительно большей степени влияет на скорость процесса биodeградации. Во многих микробиологических средах комбинация этих двух соединений, с одной стороны, служит источником биогенных солей, а с другой - буфером для стабилизации pH раствора. Из соединений азота более предпочтительными для нефтеокисляющих микроорганизмов являются аммонийные соединения.

Влияние температуры на микробиальную активность разложения органических веществ хорошо известно. По данным [22], для накопительной культуры морских нефтеокисляющих микроорганизмов температурный градиент в интервале от 0 - 40°C равен 3.0 (т.е. при увеличении температуры в указанном интервале на каждые 10°C скорость утилизации углеводородов возрастает в три раза). Однако этот градиент, особенно в естественных условиях, может изменяться. Некоторые виды бактерий активно разлагают нефть при низких температурах. Нефтеокисляющие микроорганизмы обнаруживались нами в полярных морях и выделялись среди льдов Балтики [13].

Важнейшим фактором успешного окисления нефти бактериями является достаточное количество кислорода, которое требуется для преобразования нефтяных фракций, с одной стороны, в биомассу общего состава $\text{C}_7\text{H}_{11}\text{O}_3$, а с другой - в CO_2 и H_2O . Для окисления 1 л нефти в море расходуется 3300 г кислорода. В связи с этим необходимо помнить, что пленка нефти на поверхности моря может замедлять скорость поглощения кислорода морской водой. В экспериментах [2] было установлено, что из-за увеличения вязкости поверхностной нефтяной пленки ухудшается ее газопроводимость.

Вопросы анаэробного окисления нефти вообще и в морской воде в частности изучены недостаточно, что в значительной степени обусловлено методическими трудностями. Наблюдение над деградацией нефти после катастрофы "Амоко Кадис" [20] показали, что не более 5 % насыщенных и ароматических углеводородов окисляются анаэробно за 233 сут, т.е. разложение нефти при отсутствии кислорода на несколько порядков ниже, чем аэробная биodeградация.

Скорость биodeградации нефти зависит и от степени дисперсии ее в воде. При этом увеличивается поверхность контакта бактерий с нефтью, что создает благоприятные условия для ее окисления.

Приведенные выше физические и химические факторы, приводящие к биodeградации нефти в море, обычно изучаются в отдельности. В природе они действуют в сово-

купности, однако, исследования в естественных условиях чрезвычайно сложны и ответы на некоторые вопросы приходится искать в лабораторных экспериментах.

С целью выяснения взаимозависимости ряда факторов нами [10] был поставлен эксперимент, проведенный по плану гиперреколатинского квадрата четвертой степени. Исследовалось 6 факторов: температура, удельная площадь поверхности, концентрации $\text{KН}_2\text{PО}_4$, K_2HPO_4 , NaH_4NO_3 и биомасса внесенных нефтеокисляющих микроорганизмов. Дисперсионный анализ результатов опыта показал, что значимо (с вероятностью ошибки < 0.05) на скорость самоочищения морской воды от нефти влияют следующие факторы (расположены в порядке некоторого уменьшения степени воздействия): NaH_4NO_3 , биомасса внесенных нефтеокисляющих микроорганизмов, удельная площадь поверхности, K_2HPO_4 . Влияние температуры и $\text{KН}_2\text{PО}_4$ оказалось незначимым.

Результаты многофакторного эксперимента еще раз показали, что между факторами создаются сложные взаимосвязи, которые меняются во времени. При этом наряду с экологическими факторами, такими, как температура, концентрация биогенных солей, кислорода, возникают другие факторы, например изменение химического состава окисляемого вещества, изменения в структуре микробного сообщества, появление продуктов распада жизнедеятельности бактерий и т.д. В тот или иной отрезок времени они могут ока-

зывать существенное влияние на изучаемый процесс. Поэтому к интерпретации результатов многофакторных экспериментов, широко используемых в современной экологии, следует подходить очень осторожно, избегая абсолютизации одних факторов и пренебрежения другими, на первый взгляд маловажными.

Еще сложнее идет процесс преобразования нефти в донных осадках, где деструкция происходит в аэробных и анаэробных условиях со сменой микробиологических процессов. При попадании нефти в донные осадки аэробные процессы идут на границе морская вода - донные осадки, и дальнейшее разложение ее идет при участии анаэробной микрофлоры, являющейся составной частью биоценоза грунтов.

Многолетний эксперимент [9] по изучению преобразования нефти в грунте показал, что в течение первого месяца на поверхности донных осадков образовался тонкий окисленный слой толщиной около 1 мм. В толще грунта, прилегающего к стеклянным стенкам аквариума, были видны проделанные полихетами ходы. Сами черви имели светлую окраску, аналогичную поверхностному слою. По-видимому, интенсивность окисления нефти в ходах червей была близкой к процессам, происходящим на границе вода - донные осадки. Возможно, что здесь ускоряющую роль играли метаболиты червей, доставляющие в грунт биогенные соединения, в частности азот и фосфор. К концу года толщина окисленного слоя достигала 5 – 12 мм. Даль-

нейшее его увеличение не наблюдалось. Таким образом, процесс окисления органических веществ в донных осадках, начавшийся на границе раздела фаз ил – вода, захватил лишь небольшую толщину ила. Позже в окисленном слое стали проявляться восстановительные процессы. Через 2.5 года от начала эксперимента в окисленном слое отмечались прослойки темного восстановленного ила.

В первый год, по сравнению с исходными показателями, отмечалось снижение количества масел и увеличение доли смол и асфальтенов, т.е. происходило осмоление нефти (нефтепродуктов). Этот процесс шел интенсивнее в верхнем слое осадков. Во второй год подобная тенденция сохранилась только для верхнего слоя донных осадков, где продолжалось уменьшение масляной фракции. В глубже лежащих слоях количество масел стало возрастать и даже превысило первоначальное содержание их в исходном иле. При этом происходили и качественные изменения, в частности, уменьшилась доля метано-нафтеновых соединений, и несколько возросли ароматические и гетероатомные соединения. Анализ элементного состава (C, H, S) грунтов показал, что за исследуемый период происходило накопление серы, причем в верхнем окисленном слое ее количество увеличилось почти в 2 раза по сравнению с исходным. Содержание углерода и водорода практически не изменилось.

Не менее сложные процессы загрязнения и самоочищения происходят в узкой контактной зоне "суша - море" [14, 17].

В сообществе с углеводородокисляющими бактериями принимают участие в разложении продуктов окисления нефти в грунтах сульфатредукторы, которые в процессе жизнедеятельности могут использовать только продукты метаболизма углеводородокисляющих бактерий, а не углеводороды нефти [7]. Сульфатредукторы в Севастопольской бухте выделялись примерно в 80 % проб, что характерно для прибрежных грунтов в пределах кислородной зоны Черного моря. В основном они составили 10^2 - 10^3 кл/г, увеличиваясь в районе рыбного порта (бухта Камышовая) до 10^4 кл/г [16].

Сопутствующей микрофлорой при анаэробном разложении нефти является и группа денитрифицирующих микроорганизмов. Денитрификаторы в морских осадках Севастопольской бухты были выделены из 45 % числа проб, отобранных в вершинах бухт и на станциях, расположенных у побережья, в количестве 10^2 - 10^3 кл/г, что характерно для этой группы микроорганизмов. Некоторые штаммы денитрифицирующих бактерий подавляют жизнеспособность сульфатредукторов. В этой связи изменение углеводородных фракций наиболее активно проходит под влиянием сообщества микроорганизмов, в котором денитрифицирующие бактерии преобладают над сульфатредуцирующими. В нашем эксперименте [9] в микробиоценозе наблюдалась подобная картина – к концу опыта группа денитрифицирующих бактерий преобладала над сульфатредуцирующими. Возможно, этим можно

объяснить изменения на 32.1 % массы нефтепродуктов.

Важным и в то же время малоизученным фактором, влияющим на скорость микробной деградации нефти, является бактерицидность морской воды. Она обусловлена экзометаболитами (метаболиты бактерий, микроводорослей и в некоторых случаях макрофитов), фильтрующимися формами (вирусы и фаги), а также простейшими и другими гидробионтами, питающимися бактериями.

Первые работы по бактерицидности морской воды касались выживания патогенных бактерий, попадающих в море с канализационными стоками. Большинство исследователей считает, что, попав в море, патогенная и условно патогенная микрофлора не размножается в морской воде, постепенно теряет свои вирулентные свойства и изменяет биохимическую активность. В то же время выживание патогенных бактерий в морской воде может быть весьма длительным (туберкулезная палочка сохраняет в море свои свойства более года). В то же время у кишечной палочки, по нашим наблюдениям, после двухсуточного пребывания в морской воде исчезал характерный металлический блеск колоний, выросших на среде эндо.

Процесс освобождения от аллохтонной микрофлоры в значительной мере определяется взаимоотношениями, которые устанавливаются между нею и автохтонным населением морских вод (микробный антагонизм). Продукция антибиотических веществ

является постоянной функцией жизнедеятельности микроба-антагониста независимо от контакта с патогенными бактериями. По-видимому, антибиотические вещества, продуцируемые автохтонной микрофлорой, способны блокировать ряд основных ферментативных процессов, обеспечивающих жизнедеятельность бактерий различных видов.

Помимо антибиотических веществ, продуцируемых бактериями, их источниками в морской воде могут быть микроскопические водоросли. Иллюстрацией этого может служить работа [1], где изучалось влияние ряда культур микроводорослей на отмирание в морской воде суточных культур музейных штаммов кишечной палочки и золотистого стафилококка. Было установлено, что широко распространенные в планктоне Черного моря *Prorocentrum micans* Ehrenb., *Gymnodinium najaedum* Schillr. и *Telassionema nitzschiodes* Grun. значительно ускоряли гибель указанных выше бактерий.

В естественных условиях довольно сложно выделить, например, бактерицидное влияние только микроводорослей на бактерий. Однако наши наблюдения в Севастопольской бухте показали (рис.), что при массовом развитии водорослей численность гетеротрофных бактерий уменьшается.

Бактерицидное действие могут оказывать метаболиты макроводорослей, например, фенольные соединения. Как известно на основе фенола синтезирована большая группа антисептиков.

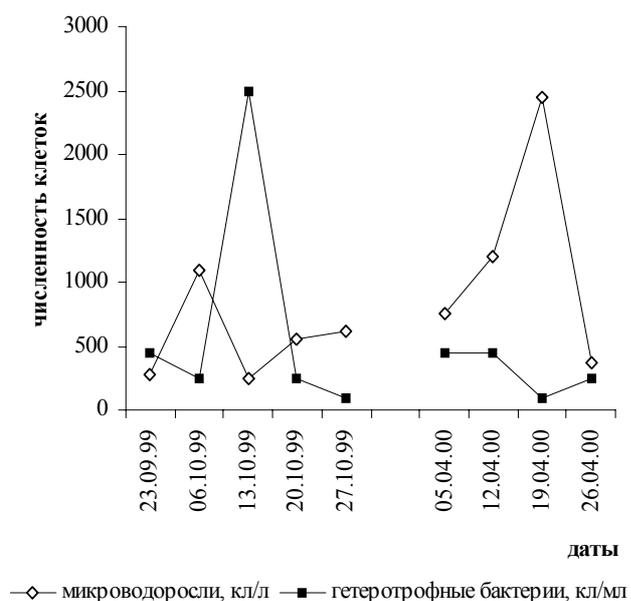


Рис. Изменение численности микроводорослей (кл/л) и гетеротрофных бактерий (кл/мл) в Севастопольской бухте

Fig. Change of number of microalgae (c/l) and heterotrophic bacteria (c/ml) in the Sebastopol Bay

Однако фенольные соединения могут служить и источником углерода для фенолоксиляющих бактерий, стимулируя их развитие [4]. Это, в свою очередь, способствует более полной биодegradации нефти, поскольку фенолы являются одним из производных продуктов окисления нефти.

В последние одно - два десятилетия появляется все больше и больше работ, посвященных экологии вирусов и фагов в морской среде [21]. Одними из первых на Черном море изучением бактериофагов в морской воде занимался А. Е. Крисс [6] по классической методике определения лизирующего фактора. В последующие годы с усовершенствованием оптической техники (люминисцентная микроскопия) и появлением электронного микроскопа изучение вирусов в море приобрело еще

большой масштаб. Однако для определения данного бактерицидного фактора микроскопические методы (определение численности фаговых частиц) могут свидетельствовать лишь о потенциальной возможности этого фактора в бактерицидности морской воды. Учитывая высокую скорость размножения бактерий и элемент лизогении во взаимоотношениях бактерия-фаг, процессы микробальной деструкции нефти могут происходить и при инфицировании нефтеокисляющих бактериальных клеток фагом, т.е. бактериальная клетка, будучи поражена фагом, может функционировать и делиться. Последнее, в свою очередь, может свидетельствовать об опосредованном влиянии бактериофагов на процессы самоочистения при воздействии их на бактерий - деструкторов тех или иных загрязняющих веществ [11].

Предварительный анализ нескольких сот культур бактерий, выделенных на различных питательных средах, из морской воды Севастопольской бухты показало наличие бактерицидного фактора примерно в 30 % случаев (подавление, замедление или угнетение роста выделенных бактерий). Поскольку действие фактора изучалось в фильтрате, полученным в результате фильтрации исходной морской воды через бактериальные фильтры с диаметром пор 0.2 и 0.05 мкм, там могли одновременно присутствовать как минимум три компонента: фильтрующиеся формы (бактериофаги), ферменты бактерий и химические продукты, продуцированные микроводорослями. Хотя рабо-

та проводилась с чистыми культурами бактерий, в некоторых случаях наблюдалось различие в росте бактериального материала вплоть до его подавления. Это свидетельствует, что в однородной бактериальной популяции (чистой культуре) отдельные особи или группы особей (клеток) могут обладать различной чувствительностью к бактерицидному фактору. Подобное различие наблюдается и в биохимических свойствах отдельных штаммов нефтеокисляющих бактерий, выделенных из моря [8].

К бактерицидному фактору относят деятельность простейших, питающихся бактериями. Однако в случае с нефтяным загрязнением действие простейших можно скорее рассматривать как стимулирующий фактор, способствующий размножению нефтеокисляющих бактерий и соответственно более полной утилизации нефти. Известно, что нефтеокисляющие микроорганизмы "работают" на границе раздела нефть-морская вода. В случае диспергирования нефти бактерии, поселяясь на всей поверхности сферы, постепенно создают вокруг нее плотную бактериальную пленку, которая осумковывает нефть и как бы захоранивает ее внутри этой оболочки. В некоторых случаях на ней начинают развиваться другие организмы, вплоть до моллюсков - морских уток, что часто наблюдается в океане.

При активной работе простейших, убирающих погибшие бактериальные клетки, осумкование нефти в микробиальном "мешке"

не происходит, и процесс окисления углеводов не замедляется.

За последние десятилетия в севастьяпольской акватории наблюдалось значительное снижение высеваемости аллохтонной микрофлоры, несмотря на несократившийся сброс стоков в море [12]. Это может свидетельствовать об изменении бактерицидного фактора в целом, в частности, за счет антагонистической активности аборигенной автохтонной микрофлоры, что в полной мере относится к нефтяному загрязнению и нефтеокисляющим бактериям.

Таким образом, загрязнения, попавшие в прибрежную морскую зону, вступают в сложные взаимодействия с абиотическими и биотическими факторами морской среды. При этом происходит не только изменение химического состава веществ-загрязнителей, но и изменение среды обитания микроорганизмов. Это приводит к тому, что в ограниченных морских акваториях, особенно в бухтах, формируются специфические сообщества гетеротрофных и входящих в них нефтеокисляющих бактерий, способных последовательно разрушать различные классы углеводов. Последнее подтверждается развитием в прибрежной зоне, постоянно загрязняющейся различными нефтью и нефтепродуктами, микроорганизмов, обладающих широким спектром окисления углеводов и продуктов их трансформации.

Говоря о ведущей роли бактерий в процессах самоочищения моря, следует отме-

тить, что в нем принимают участие гидробионты различных систематических уровней. Это позволяет формировать искусственные гидробиологические системы очистки морской воды в целях оздоровления прибрежных акваторий [10].

Зная самоочищающую способность, можно рассчитать необходимую мощность гидробиологических систем для оздоровления конкретной акватории, что позволит управлять экологической обстановкой в прибрежной зоне моря.

1. Алфимов Н. Н. О роли диатомовых и перидиниевых водорослей в самоочищении морских вод // Бот. журн. - 1959. - **44**, № 6. - С. 68 - 872.
2. Белоиваненко В. И., Миронов О. Г. Скорость диффузии кислорода через поверхность в присутствии нефтяных пленок // Водные ресурсы. - 1979. - № 6. - С. 127 - 131.
3. Еремеев В. Н., Иванов В. Н. Морская биотехнология // Экология моря. - 2001. - Вып. 57. - С. 98 - 102.
4. Ермолаев К. К., Миронов О. Г. Роль фенолокисляющих микроорганизмов в процессе деструкции фенола в Черном море // Микробиология. - 1975. - **44**, вып. 5. - С. 928 - 932.
5. Израэль Ю. А., Цыбань А. В. Антропогенная экология океана. - Л.: Гидрометеоздат, 1989. - 528 с.
6. Крисс А. Е., Рукина Е. А. Бактериофаг в море // Докл. АН СССР. - 1947. - **57**, № 8. - С. 833 - 836.
7. Кузнецова В. А., Горленко В. М. Влияние температуры на развитие микроорганизмов из заводняемых пластов Ромашкинского нефтяного месторождения // Микробиология. - 1965. - **34**, вып. 2. - С. 329 - 334.
8. Миронов О. Г. Нефтеокисляющие микроорганизмы в море. - К.: Наук. думка, 1971. - 234 с.
9. Миронов О. Г. Экспериментальное изучение трансформации некоторых компонентов органического вещества в донных осадках. Многолетняя динамика структуры прибрежных экосистем Черного моря // Сб. науч. трудов Кубан. ун-та. - Краснодар, 1984. - С. 47 - 51.
10. Миронов О. Г. Взаимодействие морских организмов с нефтяными углеводородами. Л.: Гидрометеоздат, 1985. - 128 с.
11. Миронов О. Г. Направление и результаты исследований отдела морской санитарной гидробиологии // Экология моря. - 1996. - Вып. 45. - С. 85 - 91.
12. Миронов О. Г. Нефтеокисляющие бактерии Севастопольских бухт (итоги 30-летних наблюдений) // Экология моря. - 1999. - Вып. 48. - С. 87 - 91.
13. Миронов О. Г. Биологические проблемы нефтяного загрязнения морей // Гидробиол. журн. - 2000. - **36**, № 1. - С. 82 - 96.
14. Миронов О. Г. Санитарно-биологические направления исследований акватории контактной зоны "суша - море" // Экология моря. - 2001. - Вып. 57. - С. 89 - 90.
15. Миронов О. Г., Кирюхина Л. Н., Кучеренко М. И. и др. Самоочищение в прибрежной акватории Черного моря. - К.: Наук. думка, 1975. - 144 с.
16. Миронов О. Г., Миловидова Н. Ю., Щекатурина Т. Л. и др. Биологические аспекты нефтяного загрязнения морской среды. (ред О. Г. Миронов). - Киев: Наук. думка, 1988. - 246 с.
17. Bridie A. L. et al. Formation, prevention and breaking of sea water in crude oil emulsion chocolate mousse // Mar. Pollut. Bul. - 1980. - **11**, № 12. - P. 343 - 348.
18. Mechals B. J. M., Meyers T. J., Kolpack R. L. Microbial decomposition patterns using crude oil // The Microbial Degradation of Oil Pollutants. - Center for Wetland Resources: Louisiana State University, 1973. - P. 67 - 79.

19. *Nelson-Smith A.* The problem of oil pollution of the sea // *Adv. Mar. Biol.* - 1970. - № 8. - P. 215 - 306.
20. *Ward D. M.* et al. Microbial degradation and chemical evaluation of oil from the AMOCO spill // *AMBIO.* - 1980. - 9, № 6. - P. 277 - 283.
21. *Wommack K. E., Colavell R. R.* Virioplankton: Viruses in Aquatic Ecosystems // *Microbiol. And Mol. Biol. Rev.* - 2000. - 64. - P. 69 - 114
22. *Zo Bell C. E.* Microbial degradation of oil: present status, problems and perspectives // *Microbial Degradation of Oil Pollutants.* Center for Wetland Resources. Louisiana State University. - 1973. - P. 3 - P. 153 - 162.