

УДК 574.24:581.19

АККУМУЛЯЦИЯ ЖЕЛЕЗА РАСТЕНИЯМИ ГАЛОФИТАМИ НА ЛИТОРАЛИ БЕЛОГО МОРЯ

© 2023 г. Е. Н. Теребова*, @, М. А. Павлова*, Н. В. Орешникова**

*ФГБОУВО Петрозаводский государственный университет,
Республика Карелия, пр. Ленина, 33, Петрозаводск, 185910 Россия

**ФГБОУВО Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Ленинские горы, д. 1, Москва, 119991 Россия

@E-mail: eterebova@gmail.com

Поступила в редакцию 08.04.2022 г.

После доработки 04.07.2022 г.

Принята к публикации 06.07.2022 г.

В работе исследовано накопление железа растениями галофитами триостренника морского (*Triglochin maritima* L.), подорожника морского (*Plantago maritima* L.), астры солончаковой (*Aster tripolium* L.) и взморника морского (*Zostera marina* L.), обитающих на литорали Белого моря. Литоральные грунты не загрязнены (6–16 г/кг), морская вода загрязнена железом (0.04–0.32 мг/л). Галофиты накапливают железо до сверхзначений (6.49–71.63 г/кг), 93% металла накапливается в корневищах растений. Обсуждаются причины этого явления. Галофиты литорали Белого моря являются участниками биогеохимического круговорота железа и основными сайтами его фиксации в системе берег–море и могут рассматриваться как потенциальные фиторемедиаторы прибрежных территорий.

Ключевые слова: галофиты, литораль, Белое море, железо, аккумуляция, триостренник, астра, подорожник, взморник

DOI: 10.31857/S1026347023700154, **EDN:** MXHYFA

На литорали Белого моря обитают галофиты – высшие растения, адаптированные к высокому содержанию солей в почве и воде. Произрастая на приливно–отливной зоне моря, галофиты испытывают на себе его динамику: два раза в сутки в течение примерно восьми часов постепенно полностью заливаются морской водой в прилив и осушаются в отлив. В зоне контакта моря и суши происходит постоянное варьирование условий среды обитания растений (содержания кислорода, инсоляции, температуры, волновой динамики, уровня солености и элементного состава морской воды и грунтов). В таких стрессовых условиях существования растения литорали успешно обеспечивают себе рост и развитие за счет анатомических (Гуляева и др., 2016) и физиологических (Кособрюхов, Марковская, 2016) приспособлений (Markovskaja *et al.*, 2020). Считается, что у галофитов функционируют физиолого–биохимические механизмы кросс–адаптации к совместному действию солей и тяжелых металлов (Wang *et al.*, 2013), поэтому галофиты более устойчивы к последним, по сравнению с гликофитами (Manousaki, Kalogerakis, 2011).

У галофитов литорали Белого моря отмечены анатомические особенности листа: наличие у триостренника морского и подорожника морско-

го суккулентных листьев, в центре листовой пластинки триостренника морского образуется аэренхима с крупными межклетниками, а в листе подорожника морского хорошо развита водозапасающая паренхима листа (Гуляева и др., 2016). Установлены особенности фотосинтетической функции подорожника морского: в стабильном состоянии в полный прилив и максимальный отлив растения подорожника имеют высокие функциональные показатели флуоресценции хлорофилла А (Fv/Fm 0.80, Y (II) 0.30, ETR 110, NPQ 2.5 и F₀ 120 в относит. ед. и устьичной проводимости G_s 350–450 ммоль м^{–2} с^{–1}) и открытые устьица, а в переходном состоянии, когда залиты и осушены не все части растения, отмечается частичное закрытие устьиц и ингибирование функциональной активности хлорофилла А (Fv/Fm 0.70, Y (II) 0.20–0.25, ETR 70–90, NPQ 0.5–1.5 и F₀ 70–80 в относит. ед. и G_s 50–150 ммоль м^{–2} с^{–1}) (Марковская, Гуляева, 2020). У растений триостренника морского и подорожника морского была показана высокая ионообменная способность клеточной стенки листа (2710–3700) и корня (1160–2350 ммоль г^{–1} сух вес клет. стенки) (Terebova *et al.*, 2020). Также установлено, что на литорали Белого моря в районе г. Беломорска триостренник морской активно

накапливает тяжелые металлы из среды обитания, выявлены коэффициенты биологического поглощения металлов больше единицы: (Pb (7.33) > Mn (2.99) > Fe (2.69) > Zn (2.53) > Cu (2.51) > Ni (1.79). При этом абсолютное содержание железа у триостренника было очень высоким до 22–34 г/кг, что в десятки раз превышает критические уровни металла у растений (Sonina *et al.*, 2021).

Железо — один из распространенных элементов в литосфере. Его содержание в земной коре достигает 4.65% (Виноградов, 1957). Для растений железо необходимый биофильный макроэлемент. За счет способности менять степень окисления с Fe²⁺ до Fe³⁺ и обратно, железо выполняет разнообразные функции: кофактор аденозин-5/-фосфосульфат редуктазы в ассимиляции сульфатов (Kopriva *et al.*, 2009), аминокислотопропан-1-карбоновой кислотой оксидазы в синтезе этилена (Zhou *et al.*, 2002), альтернативной оксидазы в дыхании (Albury *et al.*, 2002), кофактор ферментов системы антиоксидантной защиты — каталаз (Grigoras, 2017), пероксидаз (Rizhsky *et al.*, 2003), супероксиддисмутаза (McKersie *et al.*, 2000), компонент фотосистемы II (ферредоксин) (Hell, Stephan, 2003), в составе цитохромов и железосодержащих белков ферритинов, выполняющих также антиоксидантную защиту клеток (Briat *et al.*, 2010). В последнее время считается, что биологическая продукция мирового океана в большей степени зависит от содержания железа в нем, а не от дефицитных макроэлементов азота и фосфора. Эти выводы получены при оценке биогенного кремнезема (отложения панцирей диатомовых водорослей) в донных отложениях в областях Тихого океана и вокруг Антарктиды (Brzezinski *et al.*, 2011). В то же время железо труднодоступно для растений из-за его плохой растворимости в почве (Kim, Guerinet, 2007). Не до конца понятен окислительный статус железа в составе железо-органических комплексов почвы (Водяницкий, 2003). На основании вышеизложенного целью исследования является оценка накопления железа несколькими видами галофитов приливно-отливной зоны вдоль карельского берега Белого моря и анализ обмена железа в системе вода-грунты-растение.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район исследования

Работа выполнена на карельском берегу Белого моря в районе поселков Кереть (Лоухский район), Рабочеостровск (Кемский район) и Растьяновол (Беломорский район) в июле 2018–2020 г. (рис. 1). На восьми пробных площадях (ПП) на литорали от линии уреза воды (во время отлива) до зоны контакта штормовых выбросов у коренного берега заложены трансекты. На пробных площадях по трансектам сделано описание рас-

тительности, грунтов литорали, собраны растения триостренника морского (*Triglochin maritima* L.) (ПП1–8), подорожника морского (*Plantago maritima* L.) (ПП1–6), астры солончаковой (*Aster tripolium* L.) (ПП4,5,6) и взморника морского (*Zostera marina* L.) (ПП4,5), штормовые выбросы (мертвые части растений моря и берега, ПП1–6), грунт под растениями и пробы морской воды. Названия маршевых почв даны по работе М.А. Цейца (Tseits *et al.*, 2005)

Основными особенностями морфологии берегов Белого моря является сильная расчлененность береговой линии, вследствие чего широко распространены фиордовые и шхерные типы берегов. Берега исследуемых районов изрезаны многочисленными заливами — “губами” и слабоизменены морем, т.к. незначительность волнений и прочность пород замедляют развитие береговых процессов. Характерным элементом рельефа данных берегов являются так называемые осушки — участки подводного берегового склона ниже уровня полного прилива, которые сохнут во время отлива (Орешникова, 2001). Карельский берег характеризуется морским равнинным ландшафтом и представлен абразионно-экзарационным шхерным мелководьем, одной из особенностей гидрологического режима является наличие сгонно-нагонных изменений уровня. С почвенной точки зрения исследуемые участки, расположенные в приливно-отливной зоне или в зоне заплеска, представляют собой литоральный грунт разного гранулометрического состава, который определяется по принципу преобладающей фракции (составляющей более 50%). В большинстве своем это смешанные песчано-гравийные-илистые осадки, соотношение фракций в которых обусловлено местом их седиментации.

ПП1 — в п. Кереть, губа Лебяжья (66°17'34.8" N 33°35'32.4" E) согласно классификации И.П. Бреслиной (1980), представлена песчано-каменным рядом характерным для крутых литоралей, не защищенных от волнобоя. Грунт несортированный песчаный с прослойками камней, характеризуется подвижностью. Береговая полоса, формируемая приливной волной, ступенчато или валообразно приподнята над литоралью, характерен галечный песчано-глинистый субстрат, соотношение галка:песок:глина составляет 50/20/30. Соленость морской воды в отлив 20‰. Общее видовое богатство изученных сообществ на участке составляет 15 видов: *Triglochin maritima*, *Aster tripolium*, *Plantago maritima*, *Glaux maritima* L., *Potentilla anserina* ssp. *egedii* Wormsk., *Juncus atrofuscus* Rupr., *Festuca straminea* Hartm., *Juncus atrofuscus* Rupr., *Festuca rubra* L., *Carex subspathacea* Wormsk. ex Hornem., *Alopecurus arundinaceus* Poir., *Ruppia maritima* L., *Fucus vesiculosus* L., *Fucus distichus* L., *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis.

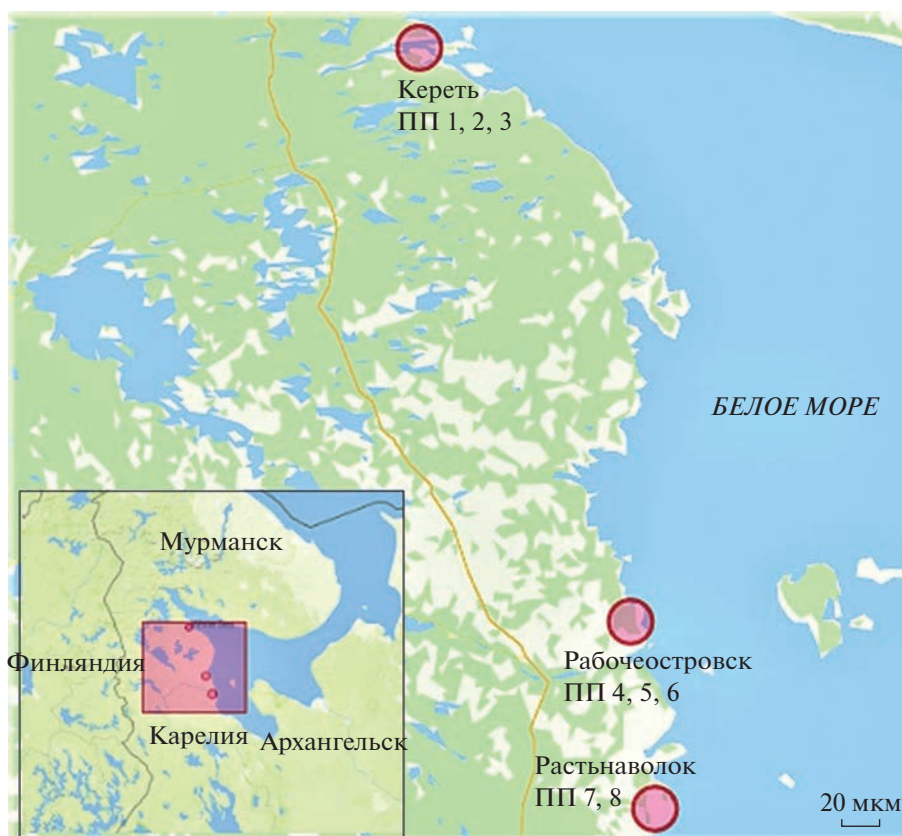


Рис. 1. Расположение пробных площадей на литорали Белого моря.

ПП2 — окрестности п. Кереть, выход из губы Лебяжья ($66^{\circ}17'34.8''$ N $33^{\circ}36'30.4''$ E), супесчаный ряд характерный для обширных пологих литоралей, достаточно защищенных от волнобоя губ, представлен глинисто—песчаный субстратом с незначительной долей гальки — 10/25/65. Соленость морской воды в отлив 7‰. Общее видовое богатство изученных сообществ близко к ПП1.

ПП3 — окрестности п. Кереть, вход в губу Керетскую ($66^{\circ}17'26.9''$ N $33^{\circ}36'35.3''$ E) грунт литорали песчаный или каменисто—песчаный, слегка заиленный. Соотношение глина:песок:галька в грунте составляет 30/50/20. Соленость морской воды в отлив 0‰. Общее видовое богатство изученных сообществ близко к ПП1.

ПП4 — окрестности поселка Рабочеостровск, западная часть о. Октябрьской революции — $65^{\circ}00'37.3''$ N $34^{\circ}48'10.6''$ E, расположена на пологом илисто—песчаном берегу с наличием валунно—галечниковых скоплений (размер валунов от 30 до 50 см) в средней части литорали. Соленость морской воды в отлив 24‰. От коренного берега до линии уреза воды маршевая примитивная супесчаная оторфованная почва сменялась маршевой примитивной супесчаной оглеенной и далее переходила в супесчаный литоральный грунт. Общее видовое богатство изученных сообществ со-

ставляет 20 видов: *Triglochin maritima*, *Plantago maritima*, *Aster tripolium*, *Ruppia maritima* L., *Zostera marina*, *Eleocharis uniglumis* (Link) Schult., *Carex mackenziei* V. I. Krecz., *Atriplex nudicaulis* Boguslaw., *Alopecurus arundinaceus*, *Leymus arenarius* (L.) Hochst., *Ligusticum scoticum* L., *Cenolophium fischeri* W.D.J.Koch, *Archangelica litoralis* C. Agardh, *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *Juncus gerardii* ssp. *atrofusculus*, *Stellaria humifusa* Rottb., *Glaux maritima*, *Fucus vesiculosus*, *Fucus distichus*, *Ascophyllum nodosum*.

ПП5 — окрестности поселка Рабочеостровск, восточный берег о. Октябрьской революции — $64^{\circ}59'43.2''$ N $34^{\circ}47'35.0''$ E. Иристо—песчаный берег завалунен, встречаются как крупные (1.5 метра), так и более мелкие валуны (около 60 см). Соленость морской воды в отлив 23‰. Грунт песчаный оглеенный литоральный. Общее видовое богатство изученных сообществ составляет на 13 видов: *Triglochin maritima*, *Plantago maritima*, *Aster tripolium*, *Zostera marina*, *Carex mackenziei*, *Carex recta* Boott, *Carex subspathacea*, *Glaux maritima*, *Potentilla egedei*, *Stellaria humifusa* Rottb., *Sonchus humilis* N.I. Orlova, *Fucus vesiculosus*, *Fucus distichus*.

ПП6 — в поселке Рабочеостровск район порта — $64^{\circ}59'29.5''$ N $34^{\circ}47'19.4''$ E, расположена на скалистых выступах берегов, обнажающихся в отлив (луды). Поверхность осушки нередко покрыта

морскими выбросами и нанесенным приливами мусором (древесные остатки с металлическими гвоздями, пластиковые пакеты, битое стекло и др.). Соленость морской воды в отлив 26‰. Грунт слоистый заиленный песчаный литоральный. Общее видовое богатство изученных сообществ составляет 13 видов: *Triglochin maritima*, *Plantago maritima*, *Aster tripolium*, *Eleocharis uniglumis*, *Puccinellia maritima* (Huds.) Parl., *Carex recta*, *Alopecurus arundinaceus*, *Sonchus humilis*, *Vicia cracca* L., *Leymus arenarius* (L.) Hochst., *Fucus vesiculosus*, *Fucus distichus*, *Ascophyllum nodosum*.

ПП7 — окрестности поселка Растьнаволок — 64°34'49.3" N 34°54'57.5" E. Исследованная территория представляет собой литоральную зону побережья с устьем небольшого ручья. Эстуарная зона (шириной 180 м) простирается до мористого каменистого вала, перекрытого песчано—илистыми отложениями. Соотношение глина:песок:галка в грунте составляет 20/20/60. Соленость морской воды в отлив 17‰. Общее видовое богатство изученных сообществ представлено 17 видами: *Triglochin maritima*, *Plantago maritima*, *Aster tripolium*, *Zostera marina*, *Glaux maritima*, *Ruppia maritima* L., *Carex mackenziei*, *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla., *Juncus atrofuscus* Rupr., *Eleocharis uniglumis* (Link) Schult., *Alopecurus arundinaceus*, *Sonchus humilis*, *Atriplex nudicaulis* Boguslaw., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Fucus vesiculosus*, *Fucus distichus*, *Ascophyllum nodosum*.

ПП8 — окрестности поселка Растьнаволок — 64°36'19.3" N 34°58'23.4" E. Грунт песчаный оглеенный литоральный. Соотношение песок:галка в грунте составляет 90/10. Соленость морской воды в отлив 20‰. Общее видовое богатство изученных сообществ составляет 17 видов: *Triglochin maritima*, *Plantago maritima*, *Aster tripolium*, *Zostera marina*, *Ruppia maritima*, *Lathyrus aleuticus* (Greene) Pobed., *Atriplex nudicaulis*, *Elytrigia repens* L., *Glaux maritima*, *Cenolophium fischeri*, *Calamagrostis canescens* (Weber) Roth, *Ligusticum scoticum*, *Polygonum aviculare* L., *Rumex crispus* L., *Fucus vesiculosus*, *Fucus distichus*, *Ascophyllum nodosum*.

Донные отложения Белого моря характеризуются наличием коричневого или черного окисленного слоя миллиметровой толщины в грунтах, обогащенного оксигидроксидами марганца и железа. Этот слой подстилается плотными серыми алевроитово—пелитовыми илами. Содержание железа Fe(III) в этом слое может достигать до 7.5%. (Розанов, Волков, 2009).

Объекты исследования

Объекты исследования — виды приморского галофитного комплекса триостренник морской (*Triglochin maritima* L.), подорожник морской (*Plantago maritima* L.), астра солончаковая или морская

(*Aster tripolium* L.) и взморник морской (*Zostera marina* L.).

Triglochin maritima — относится к семейству Ситниковидные (*Juncaginaceae*) эвгалофит, евразийский бореальный вид; травянистый поликарпик; подземно—столонное слабо—розеточное растение, образующее небольшие дерновины с толстым корневищем, являющийся пионером зарастания илистых маршевых осушек. Листья триостренника морского прикорневые, мясистые, узколинейные, желобчатые, с параллельным жилкованием, покрыты слоем кутикулы. Мезофилл имеет центрическое строение. В центре листовой пластинки образуется аэренхима с крупными межклетниками.

Plantago maritima представитель семейства Подорожниковые (*Plantaginaceae*) эвгалофит, евразийский гипоарктический вид; травянистый поликарпик; многолетник с моноподиальным корневищем и разветвленным и партикулирующим каудексом. Предпочитает осушки, защищенные от волновой эрозии. Листья подорожника морского собраны в прикорневую розетку, мясистые, узколанцетные, цельные или по краю редкозубчатые, покрыты слоем кутикулы. Мезофилл листа изопалисадный, слабо дифференцирован на палисадный и губчатый мезофилл. Хорошо развита водозапасающая паренхима листа (Гуляева и др., 2016).

Aster tripolium относится к семейству Астровые (*Asteraceae*), эвгалофит, евроазиатский бореальный вид. Двухлетнее травянистое растение с ветвистым, только в верхней части полым стеблем. Листья широколанцетные, цельные, прилегающие к стеблю. Мезофилл листа дифференцирован на палисадный и губчатый мезофилл. Астра имеет хорошо развитое короткое корневище. Растение предпочитает илистые осушки в устьях всех рек и является пионером при их зарастании.

Zostera marina представитель семейства Взморниковые (*Zosteraceae*), вторично—водное растение, облигатный травянистый гидрофит, полностью погруженный в морскую воду, прикрепленный безрозеточный, корневище длинное ползучее. В листе хорошо развит губчатый мезофилл с аэренхимой. В северных широтах обитает на мелководьях или на глубине 1—4 м (редко 10 м и более), преимущественно на мягком песчаном или илистом дне в спокойных водах бухт и заливов (Сергиенко и др., 2015).

Растения не имели внешних признаков токсического действия железа (хлорозы, некрозы, пятна).

Методы исследования

Определение солености воды проводили рефрактометром RHS-10ATC.

Содержание железа определяли атомно—абсорбционным методом (атомно—абсорбционный

Таблица 1. Содержание железа (мг/л) в морской воде, выбросах и грунтах (мг/кг сух. массы) пробных площадей на литорали Белого моря

Пробная площадь	Fe, мг/л вода	Отношение к ПДК	Минерализация, вода, г/л	Соленость вода, ‰	Fe, мг/кг штормовые выбросы	Fe, мг/кг грунты
п. Кереть						
ПП1	0.16 ± 0.001	3.2	13.46	20	5789.9 ± 125	16 131.25 ± 3525.12
ПП2	0.14 ± 0.001	2.8	12.48	7	5272.5 ± 541	9149.45 ± 2014.80
ПП3	0.28 ± 0.002	5.6	1.14	0	8414.7 ± 210	11 794.26 ± 3112.10
п. Рабочеостровск						
ПП4	0.32 ± 0.017	6.4	12.4	24	10215.3 ± 1584	9534 ± 2532.39
ПП5	0.04 ± 0.0001	0.8	7.8	23	9481.4 ± 874	10 111 ± 1172.81
ПП6	0.05 ± 0.0001	1	11.8	26	8254.2 ± 327	13426 ± 1124.40
п. Растьнаволоок						
ПП7	0.06 ± 0.0001	1.2	27.6	17	—	6011.96 ± 980.14
ПП8	0.13 ± 0.001	2.6	26.1	20	—	13791.62 ± 8598.94
ПДК ¹ морская вода	0.05 мг/л					
Фон морская вода	0.01 мг/л					

1 — Приказ министерства сельского хозяйства РФ от 13 декабря, 2016 г., № 552 // Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения. ПДК — предельно допустимая концентрация железа в морской воде.

спектрофотометр AA–7000 (Shimadzu, Япония) на оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”. В работе представлены валовые средние арифметические значения содержания железа в грунтах, корневищах, надземных органах, целом растении и морской воде. Перед проведением количественного анализа проводили десорбцию металла с поверхности растений (корневища, листья, стебли промывали дистиллированной водой). Грунт отбирали как отдельно вне обитания растений, так и в зоне непосредственного существования корней для расчета коэффициента биологического поглощения (КБП). Расчет содержания железа производили на сухую массу грунтов, выбросов и частей растений.

Коэффициент биологического поглощения металлов рассчитывали, как отношение содержания железа в растении к сумме его содержанию в воде и грунте. КБП металлов характеризует способность растений поглощать тяжелые металлы из среды. Считается, что если коэффициент больше единицы, то растение активно накапливает металлы. Растения галофиты отбирали в средней ча-

сти литорали на каждой пробной площади ($n = 5$) и делили на подземную (корневище, корни) и надземную часть (стебель, листья, соцветия).

Статистическая обработка данных. Достоверность полученных результатов оценивали с помощью критерия Фишера (Fisher's LSD test), и корреляционного анализа с учетом объема сравниваемых совокупностей и порога доверительной вероятности 0.95 (программа Statgraphics 2.1 для Windows).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Содержание железа в морской воде карельского берега Белого моря представлено в табл. 1. Фоновое содержание железа в морской воде составляет 0.01 мг/л, ПДК 0.05 мг/л. Морская вода загрязнена железом на всех пробных площадях от 0.8 до 6.4 значения ПДК. Наибольшее загрязнение установлено в районе п. Рабочеостровск на ПП4.

Почвы и грунты литорали карельского берега Белого моря содержат от 6000 до 16000 мг/кг железа. По сравнению с лесными почвами это невысокие значения. Содержание железа в штормовых выбросах Белого моря в среднем составляло 7904 мг/кг.

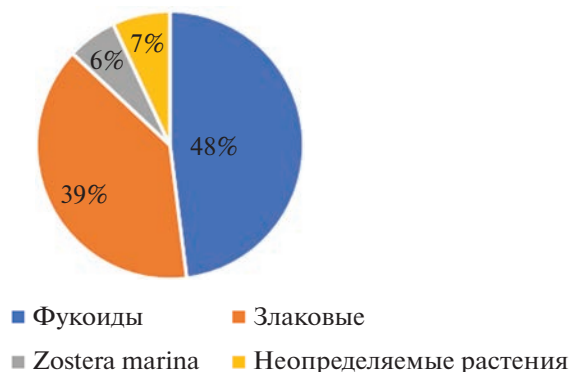


Рис. 2. Состав штормовых выбросов литорали Белого моря в районе п. Кереть и п. Рабочеостровск.

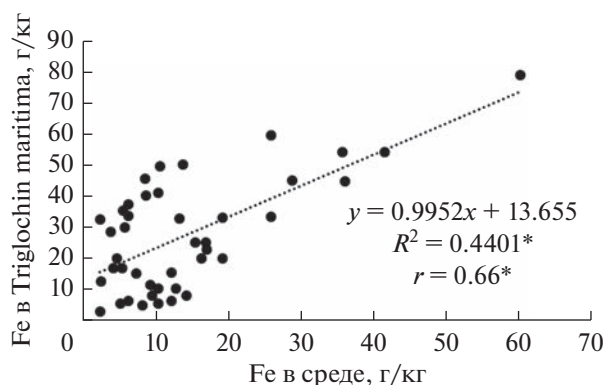


Рис. 3. Зависимость содержания железа у *Triglochin maritima* (г/кг сух. массы) от уровня содержания железа в среде обитания (грунт + вода морская, г/кг).

Состав выбросов литорали представлен на рис. 2. Основная масса выбросов представлена бурыми водорослями *Fucus* sp. 48% (*Fucus vesiculosus*, *Fucus distichus*), на втором месте растения из сем. *Poaceae* (злаки) 39%, остатки взморника морского (*Zostera marina*) составляют 6%.

Галофиты обитали в условиях загрязненной железом морской воды и незначительным содержанием железа в литоральном грунте. Анализ накопления данного металла корневищами, надземной массой и целым растением триостренника морского, подорожника морского, астры солончаковой и взморника морского представлен в табл. 2.

Триостренник морской обитал на всех пробных площадях карельского берега Белого моря. Среднее содержание железа в целом растении триостренника составляло 35.94, 33.41 г/кг в корневище и 2.52 г/кг в надземных органах триостренника. Подземные органы накапливают 93% железа от его общего содержания в целом растении триостренника. Минимальное количе-

ство железа у триостренника выявлено в районе п. Кереть на ПП3 — 12.15 г/кг, а максимальное 71.63 г/кг в районе п. Рабочеостровск на ПП6.

Коэффициент биологического поглощения железа триостренником в среднем на пробных площадях был равен 4.64 целым растением, 0.30 надземными органами и 4.34 корневищем. Максимальный КБП был 11.62 у триостренника на ПП4 в районе поселка Рабочеостровск. На рис. 3 представлен график зависимости содержания железа в целом растении триостренника морского в зависимости от уровня железа в среде обитания (грунте и морской воде). Коэффициент корреляции средний 0.66. Установлено, что наиболее часто растения триостренника депонируют до 50 г/кг железа при уровне металла в среде до 20 г/кг. Также зафиксированы единичные случаи накопления триостренником железа от 45 до 60 г/кг при его уровне в среде от 25 до 80 г/кг.

Подорожник морской собран на литорали в районе п. Кереть и п. Рабочеостровск. Среднее накопление железа на ПП1–ПП6 составляло 21.32 г/кг целым растением, 19.68 г/кг корневищем и 1.65 г/кг надземными органами подорожника. Максимальное количество железа в растениях было встречено на ПП6, п. Рабочеостровск — 60.40 г/кг. 92% железа накапливали корневища растений. КБП железа подорожником были ниже, чем у триостренника в среднем 1.31 для целого растения, 1.17 для подземных и 0.15 для надземных органов. На литорали ПП4 КБП железа был максимальным 3.18.

Астра солончаковая проанализирована на литорали только в п. Рабочеостровск. Среднее содержание железа в астре установлено на уровне 22.90 г/кг в целом растении, 21.17 — в корневищах и 1.73 в надземных органах астры. Максимальное количество металла астра накапливала на ПП6 — 32.90 г/кг. Также как и у других видов растений 93% железа накапливалось в корневищах астры солончаковой. КБП для целого растения астры составлял 1.90, для подземных 1.76, для надземных органов — 0.13.

Взморник морской исследован только на литорали в районе п. Рабочеостровск. В надземных органах содержание железа составило 10.60–19.33 г/кг. Анализ корневищ взморника не проводился. КБП железа надземной частью взморника составил 1.43–1.54.

Таким образом, исследованные галофиты литорали карельского берега Белого моря активно накапливали (КБП > 1) очень высокие уровни железа от 6.49 до 71.63 г/кг, в основном подземными органами растений до 93% железа от общего его содержания в растениях.

Таблица 2. Содержание (г/кг сух. массы) и коэффициент биологического поглощения (КБП) железа в растениях на литорали Белого моря *Triglochin maritima* L.

Fe г/кг	п. Кереть			п. Рабочееостровск			п. Расть-наволоок		ПП1–ПП8	
	ПП1	ПП2	ПП3	ПП4	ПП5	ПП6	ПП7	ПП8	М	max
$M_{\text{раст}}$	29.45 ± 1.8	19.47 ± 2.1	12.15 ± 0.9	48.07 ± 3.6	35.27 ± 2.7	71.63 ± 6.8	37.48 ± 2.9 ^c	33.96 ± 2.7 ^c	$\frac{35.94}{100\%}$	71.63
$M_{\text{надз}}$	4.83 ± 0.3	2.50 ± 0.9 ^a	2.40 ± 0.8 ^a	1.00 ± 0.2 ^b	1.53 ± 0.1 ^b	1.67 ± 0.3 ^d	1.37 ± 0.2 ^d	4.88 ± 0.5	$\frac{2.52}{7\%}$	4.88
$M_{\text{подз}}$	24.62 ± 2.6	16.98 ± 1.1	9.75 ± 2.7	47.07 ± 3.9	33.74 ± 3.2	69.96 ± 7.4	36.11 ± 4.0	29.08 ± 1.5	$\frac{33.41}{93\%}$	69.96
КБП _{раст}	1.91	3.14	0.86	11.62	2.76	5.23	6.09	5.53	4.64	11.62
КБП _{надз}	0.31	0.40	0.17	0.24	0.12	0.12	0.22	0.79	0.30	0.79
КБП _{подз}	1.60	2.74	0.69	11.38	2.64	5.11	5.87	4.73	4.34	11.38

<i>Plantago maritima</i> L.										
Fe г/кг	п. Кереть			п. Рабочееостровск			п. Расть-наволоок		ПП1–ПП6	
	ПП1	ПП2	ПП3	ПП4	ПП5	ПП6	ПП7	ПП8	М	max
$M_{\text{раст}}$	25.29 ± 1.2	6.49 ± 1.2 ^a	8.27 ± 0.8 ^a	17.02 ± 2.6	10.47 ± 3.4	60.40 ± 6.5	60.40 ± 6.5	60.40 ± 6.5	$\frac{21.32}{100\%}$	60.40
$M_{\text{надз}}$	2.96 ± 0.5	2.42 ± 0.9 ^b	2.37 ± 0.6 ^b	0.76 ± 0.1 ^d	1.03 ± 0.9 ^d	0.36 ± 0.2	0.36 ± 0.2	0.36 ± 0.2	$\frac{1.65}{8\%}$	2.96
$M_{\text{подз}}$	22.33 ± 2.3	4.08 ± 0.8 ^a	5.90 ± 0.9 ^a	16.26 ± 2.9	9.44 ± 2.7	60.05 ± 8.4	60.05 ± 8.4	60.05 ± 8.4	$\frac{19.68}{92\%}$	60.05
КБП _{раст}	1.50	0.54	0.87	3.18	1.02	0.76	0.76	0.76	1.31	3.18
КБП _{надз}	0.18	0.20	0.25	0.14	0.10	0.005	0.005	0.005	0.15	0.25
КБП _{подз}	1.32	0.34	0.62	3.04	0.92	0.76	0.76	0.76	1.17	3.04

<i>Zostera marina</i> L.										
Fe г/кг	п. Рабочееостровск			п. Рабочееостровск			п. Расть-наволоок		ПП1–ПП5	
	ПП4	ПП5	ПП6	ПП4-ПП6	М	ПП4	ПП5	ПП5	М	max
$M_{\text{раст}}$	20.28 ± 0.7	15.50 ± 2.0	32.90 ± 2.6	22.90 ± 100%	22.90 ± 100%	—	—	—	—	—
$M_{\text{надз}}$	2.56 ± 0.3	1.16 ± 0.2 ^a	1.47 ± 0.3 ^a	1.73 ± 7%	1.73 ± 7%	10.60 ± 1.5	19.33 ± 1.8	19.33 ± 1.8	14.96	—
$M_{\text{подз}}$	17.73 ± 1.5 ^b	14.35 ± 1.5 ^b	31.43 ± 5.0	21.17 ± 93%	21.17 ± 93%	—	—	—	—	—
КБП _{раст}	1.06	2.13	2.50	1.90	1.90	—	—	—	—	—
КБП _{надз}	0.13	0.16	0.11	0.13	0.13	1.54	1.43	1.43	1.48	—
КБП _{подз}	0.93	1.98	2.39	1.76	1.76	—	—	—	—	—

Примечание. М — среднее арифметическое значение, min — минимальное значение, max — максимальное значение содержания железа, подз — в корневищах, надз — в надземных органах, раст — в целом растении. ПП — пробные площади. Сравнивали содержание железа в растениях по пробным площадям (в колонках), значения с одинаковыми латинскими буквами (a, b, c, d) достоверно не отличаются согласно $p \leq 0.05$ Fisher's LSD test.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На карельском берегу Белого моря в районе поселков Кереть, Рабочеостровск и Растьнаволок обитают растения эугаллофиты триостренник морской, подорожник морской, астра солончаковая и взморник морской. Нами установлено, что содержание железа в почвах и грунтах литорали невелико (от 6 000 до 16 000 мг/кг). Для сравнения: кларк железа по Виноградову в земной коре 4.6% или 46500 мг/кг (Виноградов, 1957). Серые лесные почвы Карелии содержат в среднем 17000–20000 мг/кг железа (Федорец и др., 2015). Штормовые выбросы литорали, состоящие в основном из бурых водорослей *Fucus* sp. и растений из сем. *Розаеae*, содержали до 10000 мг/кг железа, что довольно значительно для растений. Известно, что при разложении органического вещества, например, штормовых выбросов, железо может накапливаться в органогенных горизонтах маршевых почв и литоральных грунтов и возвращаться в биогеохимический цикл с побережья в океан (Добровольский, 1998).

Железо — один из распространенных элементов в литосфере. Его содержание в земной коре достигает 5.1%, это четвертое место после кислорода (49.4%), кремния (28.6%) и алюминия (8.32%). Главными источниками накопления железа в почвах являются первичные минералы почвообразующих пород. В результате выветривания и почвообразования железо из них высвобождается и переходит в коллоидальные окисленные и восстановленные соединения особенно во вторичные (глинистые) минералы. Из аморфного железа, появляющегося в результате разрушения первичных и вторичных минералов, образуются такие гидроокисные минералы, как гематит, гетит, маггемит и др. Гидрооксид железа может образовывать с органическими кислотами подвижные формы комплексных соединений, способных перемещаться по профилю почвы. Одной из важных особенностей железа для генезиса почв является его способность менять валентность. Присутствие железа в почвах в виде Fe^{3+} и Fe^{2+} обусловливается почвенными режимами. В аэробных условиях оно трехвалентно (Fe_2O_3 — практически нерастворимый в почвенных водах оксид), а в анаэробных — двухвалентно (FeO — наиболее растворим и подвижен) (Водяницкий, 2003). Существуют следующие формы железа в донных отложениях литорали: Fe_2O_3 , FeO , FeSxH_2O (гидротроилит), FeS_2 (пирит), $\text{Fe}(\text{OH})_3$ (продукт анаэробной денитрификации), органические гуматные формы, которые поступают с речными стоками и формируются в процессе осадконакопления (Розанов, Волков, 2009).

Морская вода в районе исследования значительно загрязнена железом (0.04–0.32 мг/л) до 6.4 ПДК. Наибольшее содержание железа в морской воде установлено в районе п. Рабочеостровск

на ПП4, западной части острова Октябрьской революции. Вероятно, существует несколько причин такого высокого его уровня в морской воде Белого моря: 1 — повышенный природный фон железа в донных отложениях; 2 — интенсивный поток металла со стоковыми течениями рек. Донные отложения Белого моря характеризуются наличием коричневого или черного окисленного слоя миллиметровой толщины в грунтах, обогащенного оксигидроксидами марганца и железа, этот слой подстилается плотными серыми алевритово-пелитовыми илами. Так, содержание железа $\text{Fe}(\text{III})$ в этом слое может достигать до 7.5%, что в полтора раза превышает средние концентрации железа в земной коре (Розанов, Волков, 2009). А высвобождение железа из отложений континентального шельфа является ключевым источником как растворенного, так и взвешенного железа в морских районах (Lenstra *et al.*, 2018). Известно, что содержание растворенного железа в иловой воде подповерхностных горизонтов донных отложений Белого моря составляет 20 мкМ, что является значительной величиной (Розанов, Волков, 2009). В бассейн Белого моря входят крупные реки Онега, Северная Двина, Кемь, Нижний Выг, Верхний Выг, Кереть. Объем сброса сточных вод в поверхностные водные объекты бассейна Белого моря в 2019 г. составил 73.87 млн м^3 (в 2018 г. — 70.13 млн м^3), в том числе 14.98 млн м^3 сточных вод хвостохранилища горнодобывающего предприятия ОАО “Карельский окатыш”, добывающего железную руду. В сточных водах комбината железо составляет 0.043–0.101 мг/л (Terebova *et al.*, 2017). Среди загрязняющих веществ, сброшенных в водные объекты бассейна Белого моря в 2019 г., железо составляет 30.51 т. Помимо техногенного поступления металлов с течениями рек в воды Белого моря, высокий уровень железа обусловлен природными факторами. Это особенности водосборного бассейна Белого моря, заключающиеся, в первую очередь, в широком распространении болот и поступлении в реки подземных вод. Например, в стоках Северной Двины установлено 0.289–0.453 мг/л железа (2015–2019 гг.). Это в 5 раз выше фоновой концентрации Fe (0.066 мг/л) в реках мира (Джамалов и др., 2019; Gordeev *et al.*, 2021). В результате общий поток железа с водами рек в Белое море составляет до 150 мкМ/(м^2 сут) (Пахомова и др., 2004), по другим данным до 5 мг/л морской воды (Rozanov *et al.*, 2006).

В условиях описанного выше присутствия железа в среде обитания, растения галофиты литорали карельского берега Белого моря активно накапливали данный металл от 6.49 до 71.63 г/кг. Считается, что критический уровень железа, вызывающий токсический эффект у растений, составляет от 500 мг/кг (0.5 г/кг) (Pendias, 2010). Средние уровни железа у некоторых видов растений представлены в табл. 3. В условиях ненарушен-

Таблица 3. Содержание железа (мг/кг) у растений в ненарушенных условиях обитания

Вид растения	орган	условия обитания	Содержание, мг/кг	Источник
<i>Pinus sylvestris</i> L.	Хвоя	Ненарушенный фитоценоз, Республика Карелия	50–180	Теребова, 2002
<i>Picea obovata</i> Ledeb.	Хвоя	Ненарушенный фитоценоз, Мурманская область	10–30	Теребова, 2002
<i>Betula pendula</i> Roth	Лист	Ненарушенный фитоценоз, Республика Карелия	300–500	Галибина, Теребова, 2014
<i>Plantago major</i> L.	Лист	Естественная флора центральной России	1120.4 ± 50.0	Свириденко, Пырх, 2016
<i>Achillea millefolium</i> L.	Лист		312.5 ± 10.0	
<i>Zostera marina</i> L.	Лист	Северный Каспий	200–300	Имантаев и др., 2020
<i>Hordeum vulgare</i> L.	Корень + побег	Выращивание на дерново-подзолистой почве (контроль) в лабораторных условиях	112 ± 11	Якконен, 2009
<i>Zea mays</i> L.	Корень + побег		400 ± 76	

ной среды обитания и контрольного лабораторного выращивания содержание железа в растениях значительно ниже, чем в галофитах литорали. Так, в хвое сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) может накапливаться железа до 180 мг/кг, ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) до 30 мг/кг (Теребова, 2002), в листе березы повислой (*Betula pendula* Roth) до 500 мг/кг (Галибина, Теребова, 2014), в целом растении кукурузы сахарной (*Zea mays* L.) — 400 мг/кг (Якконен, 2009). Также известно, что галофиты *Salicornia europaea* L., *Suaeda maritima* (L.), *Salsola soda* L. и *Halimione portulacoides* (L.) Aellen с засоленных морских территорий могут накапливать до 2.3 г/кг железа всем растением и в корнях 1.3 г/кг (Milić *et al.*, 2012). Считается, что если растения накапливают металл до значений более чем, 1000 мг/кг (1000 мкг/г, 1 г/кг), то его относят к гипераккумуляторам, а если до значений <500 мг/кг — то к не гипераккумуляторам или вторичным аккумуляторам этого металла (Naila *et al.*, 2019). Растения гипераккумуляторы должны накапливать металлы в надземных органах в больших концентрациях, чем в корнях (Krämer, 2010). Виды галофитов, изученные нами, накапливают железа в 13–43 раза выше критического уровня растений. Их по праву можно назвать “железными” растениями. Следует отметить, что у исследованных галофитов основное накопление железа (до 93%) происходит в корневищах. Это связано с тем, что галофиты многолетние корневищные растения, надземная масса растений обновляется каждый год, а корневище зимует на литорали и много лет депонирует металлы. Однако содержание железа в надземных органах соответствует уровню гипераккумуляции металлов у растений (>1 г/кг) и установлено в диапазоне для *Triglochin maritima* 1.00–4.88 г/кг, *Plantago maritima* 0.36–2.69 г/кг, *Aster tripolium* 1.16–2.56 г/кг и

Zostera marina 1.93–1.54 г/кг (табл. 2). Некоторые авторы отмечают гипераккумуляцию металлов в подземных органах растений на фоне невысоких концентраций в листьях. Например, было установлено, что корни псевдометаллофита *Agrostis tenuis* Sibth., обитающего в зоне действия металлургического производства, содержат более высокие концентрации меди и свинца по сравнению с листьями в 85 раз (Dahmani-Muller *et al.*, 2000).

В целом, у растений существуют молекулярные механизмы детоксикации тяжелых металлов. К ним относятся связывание ионов металлов клеточной стенкой (Теребова *et al.*, 2020), хелатирование металлов в цитозоле, антиоксидантные защитные механизмы (Bose *et al.*, 2014) и связывание металлов в вакуолях (Gargouri *et al.*, 2013, Kushwaha *et al.*, 2016). Токсическое действие ионов металлов в цитозоле может быть устранено специфическим высокоаффинным лигандами, такими как фитохелатины (PC) (Zhang *et al.*, 2010), растворимые белки (Luo *et al.*, 2011) и пролин (Wali *et al.*, 2016, Liang *et al.*, 2017). Например, у галофита *Suaeda salsa* (L.) Pall. был обнаружен ген фитохелатинсинтазы (PCS) — основного фермента синтеза фитохелатинов у растений. Он имел большую экспрессию в корнях, чем в листьях, которая при этом усиливалась при действии свинца и ртути (Cong *et al.*, 2016). На 7%, оставшихся в надземных органах галофитов, приходится содержание железа на уровне 1.65–2.52 г/кг, что также в 3–5 раз превышает критический уровень у растений. Эти данные подтверждаются и КБП растений галофитов. Коэффициенты биологического поглощения показывают во сколько раз содержание элемента в растении больше, чем в среде обитания. Нами установлено, что КБП железа растениями литорали корнями и целым растением больше 1.

Наибольшие значения коэффициентов были у триостренника морского ($\text{КБП}_{\text{сред}} 4.64$ и $\text{КБП}_{\text{max}} 11.62$).

Существует две стратегии поглощения железа растениями из внешней среды (I и II). Для двудольных и не злаковых однодольных растений характерна стратегия I. Она заключается в образовании в корне растений хелатных комплексов из органических кислот и ионов железа, которые при попадании на плазмалемму восстанавливаются из Fe^{3+} в Fe^{2+} с помощью Fe-хелатредуктазы (кодируется генами FRO1 и FRO2). Затем Fe^{2+} — транспортер (белок AtIRT1 из семейства ZIP-белков) переносит железо через плазматическую мембрану клеток корня (Lucena, 2017).

В хорошо аэрируемых почвах железо недоступно для растений из-за низкой растворимости оксидов и солей железа в воде. Чтобы сделать доступным нерастворимое железо в почве, корни растений проводят ацидофикацию среды, выделяя в ризосферу первичные метаболиты — цитраты и малаты, а также вторичные метаболиты — фенолы и флавины (Lucena, 2017). После попадания железа в клетки корня, оно транспортируется по растению в хелатной форме. Сначала происходит загрузка металла в ксилему, затем во флоэму, и железо транспортируется по ним. В перicycle корня *Arabidopsis thaliana* выявлен белок FRD3, участвующий в транспорте комплекса Fe^{3+} с цитратом в сосуды ксилемы (Durrett *et al.*, 2007). После происходит разгрузка этих тканей, и уже по симпласту железо направляется к месту “спроса”. Показана роль белков AtYSL1, AtYSL2 и AtYSL3 в транспорте железа из апопласта в симпласт. (Conte, Walker, 2011). Главными потребителями железа в растительной клетке являются хлоропласты и митохондрии. 80–90% всего железа находится именно в хлоропластах. У растений известны хлоропластный транспортер железа — протеин PIC1, ответственный за распределение железа внутри хлоропласта, и протеин FRO7 — железо-хелатредуктаза, выполняющая перевод железа из транспортной формы. Они также локализованы в хлоропластах. Растения-мутанты *Arabidopsis thaliana* с выключенным геном FRO7 демонстрировали сильный хлороз и нарушение фотосинтеза, а содержание железа в них падало приблизительно на 33% (Kobayashi, Nishizawa, 2012). В рамках механизмов детоксикации металлов, металлы депонируются в вакуоль для снижения токсичного влияния на клетки растений (Zhang *et al.* 2010; Gargouri *et al.*, 2013; Kushwaha *et al.*, 2016). Однако эти металлы могут потребоваться растению во время роста. У *Arabidopsis thaliana* идентифицированы протеины AtNRAMP3 и AtNRAMP4, локализованные в тонопласте. Их основная функция — мобилизация вакуолярных запасов железа во время прорастания (Conte, Walker, 2011). Вакуолярный переносчик железа 1 (VIT1) *Arabidopsis thaliana*

переносит железо из цитозоля обратно в вакуоль. Известно, что цинк может вытеснять железо с его сайтов связывания, вызывая тем самым искусственно дефицит железа. Протеин MTP3 (Metal Tolerance Protein 3) *Arabidopsis thaliana* специфичен к цинку и активно экспрессируется во время дефицита железа и переносит цинк в вакуоли, изолируя его в них (Kobayashi, 2012). У растений большой пул железа находится в апопласте и в виде железных бляшек на поверхности корня. Апопласт и железные бляшки могут быть как источником железа во время дефицита, так и “стоком” для излишнего железа во время его избытка. Ремобилизация железа из подобных запасов может проходить с помощью фенолов, которые образуют хелаты, тем самым растворяя железо и облегчая его перенос в ксилему (Kobayashi, Nishizawa, 2012). Нами ранее было показано, что клеточная стенка корня триостренника морского и подорожника морского характеризуется высокой ионообменной способностью (Terebova *et al.*, 2020), и может связывать железо.

Растения литорали подвергаются действию приливо-отливной динамики моря. Во время прилива они постепенно полностью заливаются морской водой в среднем на 3–4 часа два раза в сутки. В это время растения испытывают условия пониженной аэрации—гипоксии, поток кислорода в морской воде 10–50 мМ/м² сут (Розанов, Волков, 2009) и в среднем содержание кислорода в морской воде Белого моря составляет 0.0007–0.001% (Качество морских..., 2021). Можно предположить, что в условиях гипоксии при залипании морской водой для растений галофитов становится более доступным железо Fe^{2+} из FeO комплексов литоральных грунтов, чем Fe^{3+} (FeO более подвижен и растворим в воде, чем Fe_2O_3) и непосредственно железо уже растворенное в морской воде, которое галофиты активно поглощают подземными органами согласно известной стратегии I поглощения металла.

Таким образом, активное депонирование железа галофитами литорали Белого моря связано с повышенным содержанием железа в морской воде Белого моря, высокой химической активностью металла в грунтах и доступностью для растений Fe^{2+} по сравнению с Fe^{3+} в условиях гипоксии, а также с многолетним функционированием корневых галофитов. За счет аккумуляции металла галофиты являются основными сайтами фиксации железа в системе берег—море. Тем самым многолетняя галофитная растительность, с хорошо развитыми корневиками при последующем разложении органического вещества возвращает железо в биогеохимический цикл с океана на побережье и наоборот. Участие галофитов в цикле обмена железа на побережье моря хорошо иллюстрируется обратной зависимостью содержания металла в рас-

тениях и в грунтах при удалении от берега в глубь моря. Нами ранее было показано, что чем дальше от берега моря, тем меньше содержание металлов в литоральных грунтах и выше в триостреннике морском. Например, у берега (3 зона литорали) содержание железа у растений $22\,107 \pm 127$ мг/кг, в грунтах 6145 ± 982 мг/кг, в глубине моря (1 зона литорали): $33\,961 \pm 7$ и $17\,115 \pm 4524$ мг/кг соответственно (Sonina *et al.*, 2021).

Растения гипераккумуляторы используются в фиторемедиации — очистке от загрязняющих веществ среды обитания растений и человека (Stoltz, Greger, 2002). При этом для очистки почвы используются и древесные виды, например рода *Salix* (Terebova *et al.*, 2017), и травянистые растения. Известно использование растений сем. *Asteraceae* (*Atrémisia absinthium* L., *Atrémisia annua* L., *Agropyron pectinatum* (M. Bieb.) P. Beauv. и др.) для фиторемедиации почв хранилищ хлорорганических пестицидов в районе г. Алматы (Нуржанова, 2007). Предлагается использование галофитов *Atriplex portulacoides* L., *Salicornia dolichostachya* Moss, *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz. для фиторемедиации воды морских аквапонных систем (Buhmann *et al.*, 2015).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На карельском берегу Белого моря обитают растения галофиты (*Triglochin maritima*, *Plantago maritima*, *Aster tripolium* и *Zostera marina*), которые в условиях пониженной аэрации и загрязненной железом морской воды накапливают железо до сверхзначений. Аккумуляция металла галофитами связана с особенностями их метаболизма и среды обитания растений. Можно предположить, что в условиях избытка железа в морской воде при недостатке кислорода для растений галофитов становится более доступным железо Fe^{2+} из FeO комплексов литоральных грунтов, чем Fe^{3+} из Fe_2O_3 и непосредственно железо уже растворенное в морской воде, которое галофиты активно поглощают корневищем согласно известной стратегии I поглощения металла. За счет аккумуляции железа галофиты литорали Белого моря являются участниками биогеохимического круговорота железа и основными сайтами его фиксации в системе берег—море и могут рассматриваться как потенциальные фиторемедиаторы прибрежных территорий.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 0752-2020-0007).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бреслина И.П. Приморские луга Кандалакшского залива Белого моря // Биолого-флористические ис-

следования в связи с охраной природы в Заполярье. Сборник статей. Апатиты, 1980. С. 132—143.

Виноградов А.П. Геохимия редких и рассеянных химических элементов в почвах. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 238 с.

Водяницкий Ю.Н. Химия и минералогия почвенного железа. М.: Изд-во Почвенного ин-та им. В.В. Докучаева РАСХН, 2003. 238 с.

Галибина Н.А., Теребова Е.Н. Физико-химические свойства клеточных стенок тканей ствола деревьев *Betula pendula* Roth // Ученые записки ПетрГУ. Петрозаводск: ПетрГУ, 2014. № 4(141). С. 1924.

Гуляева Е.Н., Морозова К.В., Марковская Е.Ф., Николаева Н.Н., Запелова Д.С. Анатомо—морфологическая характеристика листьев доминантных видов на побережье Баренцева моря // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. № 2(155). С. 13—19.

Джамалов Р.Г., Мироненко А.А., Мягкова К.Г. Пространственно-временной анализ гидрохимического состава и загрязнения вод в бассейне Северной Двины // Водные ресурсы. 2019. Т. 46. № 2. С. 149—160.

Добровольский В.В. Основы биогеохимии. Учеб. пособие для геогр., биол., геолог., с.-х. спец. вузов. М.: Высш. школа, 1998. 413 с.

Имантаев А.Б., Чеснокова Н.Ю., Чаплыгин В.А. Содержание микроэлементов в высшей водной растительности дельты Волги и Северного Каспия // Инновационные подходы в решении научных проблем: Сборник трудов по материалам Международного конкурса научно-исследовательских работ. Уфа, 2020. С. 27—33.

Качество морских вод по гидрохимическим показателям. Ежегодник 2020 // Под ред. Коршенко А.Н. М.: "Наука", 2021. 230 с.

Кособрюхов А.А., Марковская Е.Ф. Адаптация фотосинтетического аппарата триостренника морского на приливно-отливной зоне Белого моря // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования. 2016. № 12. С. 235—237.

Марковская Е.Ф., Гуляева Е.Н. Роль устьиц в адаптации растений *Plantago maritima* L. к приливно-отливной динамике на литорали Белого моря // Физиология растений. 2020. Т. 67. № 1. С. 75—83.

Нуржанова А.А. Эколого-генетические аспекты токсичности и мутагенеза пестицидов. Алматы, 2007. 172 с.

Орешникова Н.В. Почвы приморских лугов таежной зоны на примере западной части побережья Белого моря: Дис. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Москва: МГУ, 2001, 169 с.

Пахомова С.В., Кононец М.Ю., Юдин М.В., Вершинин А.В., Розанов А.Г. Исследование потоков растворенных форм металлов через границу раздела вода—дно в вислинском заливе Балтийского моря // Океанология, 2004. Т. 44(4). С. 516—523.

Приказ министерства сельского хозяйства РФ от 13 декабря, 2016 г., № 552 // Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных

- веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения. // Электронный фонд правовых и нормативно-технических документов. <https://docs.cntd.ru/document/420389120>. 12.10.2021
- Розанов А.Г., Волков И.И. Донные осадки Кандалакшского залива Белого моря: марганцевый феномен // Геохимия. 2009. № 10. С. 1067–1085.
- Свириденко В.Г., Пырх О.В. Лекарственные растения флоры Гомельской области как источник антиоксидантов // Агропромышленные технологии Центральной России. 2016. № 1. С. 81–87.
- Сергиенко Л.А., Стародубцева А.А., Смолькова О.В., Марковская Е.Ф. Виды рода *Zostera* L. (сем. *Zosteraceae*) во флоре западного побережья Белого моря // Фундаментальные исследования. 2015. № 2. С. 2606–2613.
- Теребова Е.Н. Азотные и фосфорные соединения хвойных растений при аэротехногенном загрязнении в условиях Северо-Запада России // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Петрозаводск: Петрозаводск, 2002. 24 с.
- Федорец Н.Г., Бахмет О.Н., Медведева М.В., Новиков С.Г., Ткаченко Ю.Н., Солодовников А.Н. Тяжелые металлы в почвах Карелии. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. 222 с.
- Яконен К.Л. Устойчивость злаков и двудольных растений к дефициту микроэлементов (Fe, Zn, Mn) при высокой концентрации карбоната кальция в почве: Автореф. дис. канд. биол. наук. СПб.: СПбГУ, 2009. 20 с.
- Albury M.S., Affourtit C., Crichton P.G., Moore A.L. Structure of the plant alternative oxidase: Site-Directed mutagenesis provides new information on the active site and membrane topology // Journal of Biological Chemistry. 2002. V. 277(2). P. 1190–1194.
- Bose J., Rodrigo-Moreno A., Shabala S. ROS homeostasis in halophytes in the context of salinity stress tolerance // J. Experimental Botany. 2014. V. 65(5). P. 1241–1257.
- Briat J.F., Duc C., Ravet K., Gaymard F. Ferritins and iron storage in plants // Biochim Biophys Acta. 2010. V. 1800(8). P. 806–814.
- Brzezinski M.A., Baines S.B., Balch W. Co-limitation of diatoms by iron and silicic acid in the equatorial Pacific // Deep-Sea Res. 2011. V. 58. P. 493–511.
- Buhrmann A.K., Waller V., Wecker B., Papenbrock J. Optimization of culturing conditions and selection of species for the use of halophytes as biofilter for nutrient-rich saline water // Agricultural Water management. 2015. V. 149. P. 102–114.
- Cong M., Zhao J., Lü J., Ren Z., Wu H. Homologous cloning, characterization and expression of a new halophyte phytochelatin synthase gene in *Suaeda salsa* // Chinese J. Oceanology and Limnology. 2016. V. 34(5). P. 1034–1043.
- Conte S., Walker E. Transporters Contributing to Iron Trafficking in Plants // Molecular plant. 2011. V. 4. P. 464–76.
- Dahmani-Muller H., van Oort F., Gélis B., Balabane M. Strategies of heavy metal uptake by three plant species growing near a metal smelter // Environ Pollut. 2000. V. 109(2). P. 231–238.
- Durrett T.R., Gassmann W., Rogers E.E. The FRD3-mediated efflux of citrate into the root vasculature is necessary for efficient iron translocation // Plant Physiol. 2007. V. 144. P. 197–205.
- Gargouri M., Magne C., Dauvergne X., Ksouri R., El Feki A., Metges M.-A. G., Talarmin H. Cytoprotective and antioxidant effects of the edible halophyte *Sarcocornia perennis* L. (swampfire) against lead-induced toxicity in renal cells // Ecotoxicology and Environmental Safety. 2013. V. 95. P. 44–51.
- Gordeev V.V., Kochenkova A.I., Starodymova D.P., Pokrovsky O.S. Major and Trace Elements in Water and Suspended Matter of the Northern Dvina River and Their Annual Discharge into the White Sea // Oceanology. 2021. V. 61. P. 994–1005.
- Grigoras A.G. Catalase immobilization – A review // Biochemical Engineering J. 2017. V. 117(B). P. 1–20.
- Hell R., Stephan U.W. Iron uptake, trafficking and homeostasis in plants // Planta. 2003. V. 216(4). P. 541–551.
- Kim S.A., Guerinot M.L. Mining iron: iron uptake and transport in plants // FEBS Lett. 2007. V. 581(12). P. 2273–2280.
- Kobayashi T., Nishizawa N.K. Iron uptake, translocation, and regulation in higher plants // Annual review of plant biology. 2012. V. 63. P. 131–152.
- Kopriva S., Mugford S.G., Matthewman C., Koprivova A. Plant sulfate assimilation genes: redundancy versus specialization // Plant Cell Rep. 2009. V. 28(12). P. 1769–1780.
- Krämer U. Metal hyperaccumulation in plants // Annu Rev Plant Biol. 2010. V. 61. P. 517–534.
- Kushvaha A., Rani R., Kumar S., Gautam A. Heavy metal detoxification and tolerance mechanisms in plants: Implications for phytoremediation // Environmental Reviews. 2016. V. 24(1). P. 39–51.
- Lenstra W.K., Egger M., van Helmond N.A.G.M., Kritzberg E., Conley D.J., Slomp C.P. Large variations in iron input to an oligotrophic Baltic Sea estuary: impact on sedimentary phosphorus burial // Biogeosciences. 2018. V. 15. P. 6979–6996.
- Liang L., Liu W., Huo X., Li S., Zhou Q. Phytoremediation of Heavy Metal-Contaminated Saline Soils Using Halophytes: Current Progress and Future Perspectives // Environmental Reviews. 2017. V. 25. P. 269–281.
- Lucena J.J., Hernandez-Apaolaza L. Iron nutrition in plants: an overview // Plant Soil. 2017. V. 418. P. 1–4.
- Luo H., Li H., Zhang X., Fu J. Antioxidant responses and gene expression in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) under cadmium stress // Ecotoxicology. 2011. V. 20(4). P. 770–778.
- Manousaki E., Kalogerakis N. Halophytes – an emerging trend in phytoremediation // Int J Phytoremediation. 2011. V. 13(10). P. 959–969.
- Markovskaya E. F., Terebova E.N., Androsova V.I., Pavlova M.A. Ecological and physiological features of metal accumulation of halophytic plants on the White Sea coast // Handbook of bioremediation: Physiological, Molecular and Biotechnological Interventions / Eds Mirza Hasanuzzaman, Majeti Narasimha Vara Prasad: Academic Press, 2020. P. 295–327.
- McKersie B.D., Murnaghan J., Jones K.S., Bowley S.R. Iron-superoxide dismutase expression in transgenic alfalfa

- increases winter survival without a detectable increase in photosynthetic oxidative stress tolerance // *Plant Physiol.* 2000. V. 122(4). P. 1427–1437.
- Milić D., Luković J., Ninkov J., Zeremski–Škorić T., Zorić L., Vasin J., Milić S. Heavy metal content in halophytic plants from inland and maritime saline areas // *Cent. Eur. J. Biol.* 2012. V. 7(2). P. 307–317.
- Naila A., Meerdink G., Jayasena V., Sulaiman A.Z., Ajit A.B., Graziella Berta G. A review on global metal accumulators—mechanism, enhancement, commercial application, and research trend // *Environmental Science and Pollution Research.* 2019. V. 26. P. 26449–26471.
- Pendias A. *Trace Elements in Soils and Plants* (4th ed.) // CRC Press. 2010. 548 p.
- Rizhsky L., Liang H., Mittler R. The Water–Water Cycle Is Essential for Chloroplast Protection in the Absence of Stress // *The J. Biological Chemistry.* 2003. V. 278. № 40. P. 38921–38926.
- Rozanov A.G., Volkov I.I., Kokryatskaya N.M., Yudin M.V. Manganese and iron in the White Sea: Sedimentation and diagenesis // *Lithol Miner Resour.* 2006. V. 41(5). P. 483–501.
- Sonina A.V., Terebova E.N., Dyachkova T.Yu., Morozova K.V., Elkina N.A. Ecological and biological features of *Triglochin maritima* L. in the biotopes of the littoral zone with different degree of flooding on the coast of the White sea // *Czech Polar Reports.* 2021. V. 11(2). № 2. P. 233–252.
- Stoltz E., Greger M. Accumulation properties of As, Cd, Cu, Pb and Zn by four wetland plant species growing on submerged mine tailings // *Environ. Exp. Bot.* 2002. V. 47. P. 271–280.
- Terebova E.N., Markovskaya E.F., Androsova V.I., Galibina N.A., Kaipainen E. Potential for *Salix schwerinii* E. Wolf to uptake heavy metals in the contaminated territories of mining industry in the north-west Russia // *Siberian J. Forest Science.* 2017. V. 1. P. 74–86.
- Terebova E.N., Markovskaya E.F., Androsova V.I., Pavlova M.A., Oreshnikova N.V. Cell wall functional activity and metal accumulation of halophytic plant species *Plantago maritima* and *Triglochin maritima* on the White Sea littoral zone (NW Russia) // *Czech Polar Reports.* 2020. V. 10(2). P. 169–188.
- Tseits M.A., Dobrynin D.V. Classification of marsh soils in Russia // *Eurasian Soil Sci.* 2005. V. 38, suppl. 1. P. S44–S48.
- Wali M., Gunse B., Lugany M., Corrales I., Abdelly C., Poschenrieder C., Ghnaya T. High salinity helps the halophyte *Sesuvium portulacastrum* in defense against Cd toxicity by maintaining redox balance and photosynthesis // *Planta.* 2016. V. 244(2). P. 333–346.
- Wang Y.J., Zhou L.M., Zheng X.M., Qian P., Wu Y.H. Influence of *Spartina alterniflora* on the mobility of heavy metals in salt marsh sediments of the Yangtze River Estuary, China // *Environmental Science and Pollution Research.* 2013. V. 20(3). P. 1675–1685.
- Zhang Z.-C., Chen B.-X., Qiu B.-S. Phytochelatin synthesis plays a similar role in shoots of the cadmium hyperaccumulator *Sedum alfredii* as in non-resistant plants // *Plant Cell Environmental.* 2010. V. 33(8). P. 1248–1255.
- Zhou J., Rocklin A.M., Lipscomb J.D., Que L.Jr., Solomon E.I. Spectroscopic studies of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid oxidase: molecular mechanism and CO(2) activation in the biosynthesis of ethylene // *J Am Chem Soc.* 2002. V. 124(17). P. 4602–4609.

Iron Accumulation of Halophytes on the White Sea Littoral Zone

E. N. Terebova^{1, #}, M. A. Pavlova¹, and N. V. Oreshnikova²

¹ Petrozavodsk State University, Republic of Karelia, Lenin St., 33, Petrozavodsk, 185910 Russia

² Moscow State University, Leninskiye Gory, 1, Moscow, 119991 Russia

[#]e-mail: eterebova@gmail.com

The accumulation of iron in halophytic species *Triglochin maritima* L., *Plantago maritima* L., *Aster tripolium* L. and *Zostera marina* L. was studied in this research. Littoral soils are not contaminated with iron (6–16 g/kg). Seawater, on contrary, contains high concentrations of iron (0.04–0.32 mg/l). Halophytes accumulate iron to supervalues (6.49–71.63 г/кг), 93% of metal is found in rhizomes. The reasons for this phenomenon are discussed. Halophytes of the White Sea littoral zone are involved in the biogeochemical iron cycle as the main fixation sites of iron in the system “coast–sea”. They have phytoremediation potential on the coastal territories.

Keywords: halophytes, littoral zone, the White Sea, iron, accumulation, *Triglochin maritima*, *Aster tripolium*, *Plantago maritima*, *Zostera marina*