

© Н. С. Мирненко

**РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ В КОНТЕКСТЕ АДАПТАЦИОННЫХ  
СТРАТЕГИЙ И РЕПРОДУКТИВНОЙ СПОСОБНОСТИ  
*DIPLOTAXIS MURALIS* (L.) DC.**

ФГБОУ ВО «Донецкий государственный университет»  
Россия, 283050, ДНР, г. Донецк, ул. Щорса, 46

**Мирненко Н. С. Результаты исследований в контексте адаптационных стратегий и репродуктивной способности *Diplotaxis muralis* (L.) DC.** – В статье представлены результаты исследований репродуктивной системы *Diplotaxis muralis* (L.) DC. в условиях степной зоны при повышенных температурах, а также в районах с высоким уровнем антропогенного воздействия. Установлено, что размер, стерильность и морфологические особенности пыльцы, а также количество семязачатков варьируют в зависимости от экологических и климатических факторов. В экстремальных условиях доля стерильной пыльцы достигала 65 %, что связано с нарушениями в развитии тапетума и дегидратацией тканей археспориальной ткани микроспорангия. В районах с повышенным загрязнением воздуха (вблизи транспортных путей и промышленных объектов) наблюдалось увеличение доли деформированной пыльцы и снижение ее фертильности. В то же время в более защищенных и изолированных участках показатели фертильности оставались высокими (до 96 %).

**Ключевые слова:** *Diplotaxis muralis*, репродуктивная система, пыльцевые зерна, стерильность пыльцы, фертильность, адаптационные стратегии, экологическое состояние.

**Введение**

Пыльцевое зерно является уникальной структурой в жизненном цикле покрытосеменных растений, обеспечивая транспорт мужских гамет для опыления и последующего оплодотворения. Сложная организация пыльцевого зерна, включающая внутренние и внешние оболочки, играет важную роль в адаптации растений к различным экологическим условиям и защите от неблагоприятных факторов среды [1–3].

Покрытосеменные растения демонстрируют большое разнообразие в строении пыльцевых зерен, что обусловлено их эволюционными стратегиями и экологической нишей. Внешняя оболочка пыльцы – экзина – состоит из спорополленина, одного из наиболее устойчивых биополимеров, обеспечивающего защиту от ультрафиолетового излучения, механических повреждений и патогенов. Внутренняя оболочка – интина – состоит из целлюлозы и пектина, участвует в регуляции водного баланса и обеспечивает прорастание пыльцы при достижении рыльца пестика. Морфология пыльцевого зерна, включая его размер, форму, текстуру поверхности и структуру пор, отражает адаптацию к способу опыления (ветром, насекомыми, водой и т.д.) и климатическим особенностям среды обитания [4–6].

Особый интерес представляет изучение пыльцы покрытосеменных растений, произрастающих в регионах с жарким климатом, таких как Донбасс. Климатические особенности Северного Причерноморья включают контрастные температуры, колебания влажности и техногенные воздействия, которые формируют уникальные условия для изучения структурных и химических адаптаций пыльцевых зерен [7].

Зачастую внимание ученых в палинологических исследованиях уделяется покрытосеменным растениям, которые демонстрируют широкое разнообразие форм и структур пыльцы. Эти особенности связаны как с механизмами опыления (ветроопыляемые, насекомоопыляемые или самоопыляемые виды), так и с климатическими условиями, в которых обитают растения. Регион Донецка, с его умеренно-континентальным климатом и значительным техногенным влиянием, представляет собой уникальную среду для изучения структурных и адаптационных особенностей пыльцы [8–10].

Соотношение количества пыльцевых зерен к числу семязачатков (pollen/ovule ratio) представляет собой один из ключевых параметров, описывающих особенности репродуктивной биологии растений. Этот показатель отражает вероятность доставки необходимого количества пыльцы на рыльце для обеспечения оптимального образования семян. Иными словами, он определяет минимальное количество пыльцы, при превышении которого дальнейшего роста семенной продуктивности не наблюдается. Значение данного соотношения обратно пропорционально эффективности переноса пыльцы от тычинок к рыльцу. Следовательно, величина pollen/ovule ratio тесно связана с типом репродуктивной системы конкретного вида. Наименьшие значения этого показателя отмечаются у растений с преимущественно самоопыляющейся системой размножения, особенно у видов с клейстогамией [9].

Цель работы – анализ адаптационных свойств пыльцы растений в условиях климатической изменчивости и антропогенного воздействия на территории пгт. Новый Свет, а также выявление закономерностей, определяющих эволюционные стратегии выживания растений в условиях динамичной среды.

### Материал и методы исследования

В работе проведены исследования адаптации репродуктивной системы и выявлению адаптационных возможностей эмбриологических показателей развития пыльцевого зерна двурядника стенного (*Diplotaxis muralis* (L.) DC.) (рис. 1). Данный вид является одним из типичных представителей флоры Донбасса, что обусловлено его способностью произрастать в самых разнообразных условиях, включая сухие и меловые склоны, сорные и каменистые участки, а также вдоль дорог. В степной зоне северного Причерноморья *D. muralis* испытывает дефицит влаги из-за длительного засушливого периода характерного для Юга России.



Рис. 1. Общий вид двурядника стенного (*Diplotaxis muralis* (L.) DC.) (фото автора)

Сбор материала проводили выборочно с цветущих экземпляров двурядника стенного в августе и сентябре 2018 г. и 2024 г. Часть собранных образцов помещали в бумажные пакеты, на которых указывали дату и место сбора, другая часть фиксировалась в 70 %-ном этиловом спирте для дальнейшего анализа.

Для оценки качества пыльцы применялся йодный метод [4, 6, 9], основанный на выявлении крахмала при помощи йодной реакции. Фертильные и стерильные пыльцевые зерна отличаются по содержанию крахмала: фертильное зерно полностью заполнено крахмалом, тогда как стерильное его не содержит. Пыльцевые зерна с незавершенным развитием содержат меньше крахмала, чем зрелые. При микроскопическом исследовании фертильные зерна окрашивались в темно-фиолетовый цвет, благодаря взаимодействию крахмала с йодом, тогда как стерильные оставались неокрашенными из-за отсутствия крахмала. Неокрашенными также оставались оболочки пыльцевых зерен [9].

Для каждого образца определяли процент фертильных пыльцевых зерен от общего количества, наблюдаемого в 3–5 полях зрения микроскопа. В рамках анализа подсчитывали более 1 000 пыльцевых зерен на каждой исследуемой площадке.

Морфологические признаки пыльцы устанавливали под микроскопом Primo Star (Carl Zeiss) с соблюдением правил микроскопирования (увеличение  $40\times 10$  и  $90\times 10$ ) [9, 10]. Также при анализе отмечали различные морфологические дефекты пыльцы. К ним относили пыльцевые зерна с нехарактерной формой (тератные).

Сбор материала производили на 5 пробных площадках пгт. Новый Свет:

- 1) ул. Энергетическая (на берегу Старобешевского водохранилища);
- 2) ул. Промышленная; 3) ул. Энгельса; 4) ул. Школьная; 5) ул. Строительная.

### Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований было установлено, что пыльцевые зерна *D. muralis* варьировали в размерах от  $23,7 \pm 1,8$  мкм до  $27,2 \pm 2,8$  мкм. Среднее количество пыльцевых зерен в каждой теке пыльника составляло от  $1\ 247 \pm 97$  до  $2\ 563 \pm 202$  шт., тогда как число семязачатков находилось в пределах от 61 до 73 (табл. 1).

Таблица 1

#### Исследуемые параметры генеративных структур *Diplotaxis muralis* (L.) DC.

Исследуемый параметр <i>D. muralis</i>	Год	
	2018	2024
Количество пыльцы в теке	$192,6 \pm 16,7$	$164,7 \pm 15,3$
Степень стерильности пыльцы	$27,2 \pm 21,1$	$21,9 \pm 22,2$
Размер пыльников мкм	$4\ 421 \pm 211,2$	$3\ 768 \pm 189,3$
Размер пыльцевых зерен мкм	$27,2 \pm 2,8$	$23,7 \pm 1,8$
Количество семязачатков	$67 \pm 0,6$	$72 \pm 0,6$
Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков	57,2	26,7

Анализ собранных данных показывает, что степень стерильности пыльцы и ее морфологические характеристики у *D. muralis* тесно связаны с локальными экологическими условиями, в частности, с уровнем антропогенного воздействия и удаленностью от источников загрязнения. В августе и сентябре количество стерильной пыльцы изменялось от 4 % до 15 % в зависимости от точки отбора. Максимальная доля стерильной пыльцы наблюдалась в районах, находящихся вблизи транспортных путей и Старобешевской ТЭС (ул. Энергетическая, ул. Промышленная и ул. Энгельса), что, вероятно, связано с высоким уровнем загрязнения воздуха и сопутствующим экологическим стрессом. В более изолированных районах (ул. Школьная и ул. Строительная) стерильность пыльцы была минимальной, что указывает на значительное влияние защитных факторов, таких как удаленность от источников загрязнения и наличие природных барьеров.

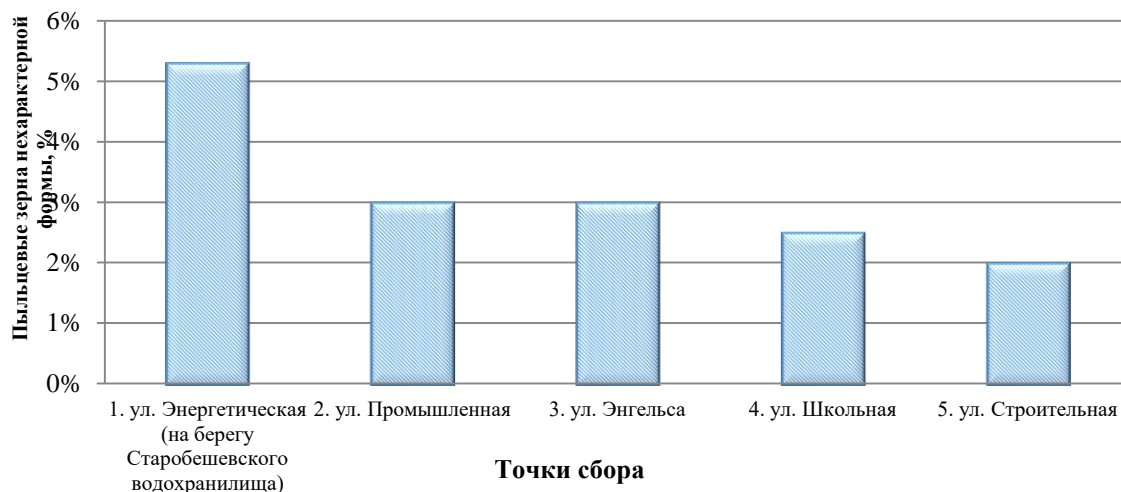


Рис. 2. Количество деформированной пыльцы *Diplotaxis muralis* (L.) DC.

Наибольшая доля фертильной пыльцы (до 96 %) отмечена в точках с низким уровнем загрязнения (ул. Строительная), тогда как минимальные значения (85–87 %) зафиксированы на ул. Энергетической, что подтверждает гипотезу о негативном влиянии антропогенных факторов на репродуктивную функцию растений (рис.2). Уровень деформации пыльцы (тератные пыльцевые зерна) также оказался выше в районах с повышенным стрессовым воздействием (до 5 % на ул. Энергетической, Промышленной и Энгельса) по сравнению с более благоприятными участками (2 % на ул. Строительная).

Стратегически *D. muralis* демонстрирует способность адаптироваться к неблагоприятным условиям, включая загрязнение и жаркий климат. Однако, высокая степень стерильности и деформации пыльцы в условиях повышенного антропогенного воздействия может ограничивать успешное воспроизводство, требуя перекрестного опыления и дополнительных энергетических затрат. Таким образом, антропогенные факторы становятся не только стрессорами, но и ключевым барьером для выживания и распространения вида в условиях урбанизированных территорий.

Соотношение количества пыльцевых зерен и семязачатков указывает на принадлежность *D. muralis* к типу факультативной ксеногамии, что обуславливает характерное для этого вида развитие протерандрии. Этот механизм способствует самонесовместимости, и для успешного расселения растений необходимо перекрестное опыление. Установлено, что размеры пыльцевых зерен и их стерильность могут быть связаны с повышением температуры и снижением уровня доступной влаги. В некоторых точках отбора стерильность пыльцы достигала 65 % от общего количества, что свидетельствует о нарушениях в развитии тапетума пыльников (рис. 3 и 4).

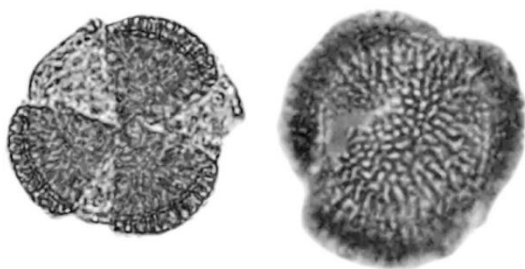


Рис. 3. Пыльца двурядника стеного (*Diplotaxis muralis* (L.) DC.), увеличение 90×10 (фото автора)

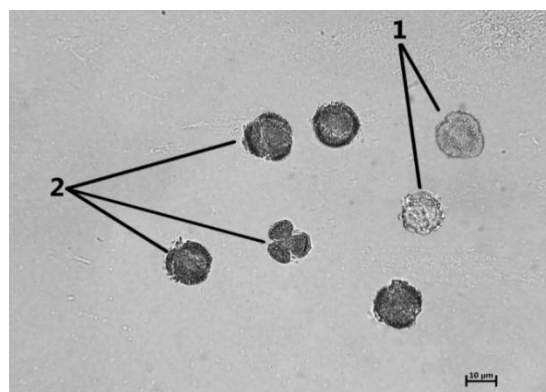


Рис. 4. Окрашенная (1), неокрашенная (2) пыльца *Diplotaxis muralis* (L.) DC., увеличение 40×10 (фото автора)

Репродуктивная способность растений в условиях массовой деградации пыльцевых зерен может компенсироваться увеличением их общего числа. Однако достаточное развитие пыльцевых зерен требует соблюдения условий оптимума, (необходимое минеральное питание, наличие влаги и др.), что может быть скомпенсировано повышенными энергетическими затратами.

В условиях наблюдений дефицит влаги был идентифицирован как лимитирующий фактор, оказывающий значительное влияние на созревание пыльцевых зерен, особенно на уровне археспориальной ткани. Со временем в популяциях *D. muralis* проявлялась гетерогенность, связанная с адаптацией к неблагоприятным условиям, что сопровождалось уменьшением числа пыльцевых зерен в теке и снижением их размера. Таким образом, для нормального формирования пыльцы в степной зоне растениям необходим избыток влаги, хотя одновременно наблюдалось энергосбережение, направленное на поддержание общей жизнедеятельности оставшихся органов в ущерб репродуктивным функциям.

Фенологические наблюдения показали асинхронность цветения и созревания репродуктивных структур, что проявлялось в не раскрытии пыльников при полном развитии семязачатков.

Необходимо отметить, что при дефиците влаги пыльцевые зерна изменяли свою нормальную сферическую форму. Неравномерное разрастание экзины из-за изменения тургорного давления внутри пыльцевого зерна приводило к появлению сплюснутых форм, появлению морщин и крупных борозд.

На некоторых степных участках, вблизи асфальтированных дорог и в промежутках между бордюрами, были обнаружены цветки с признаками андромоноэтии, полностью лишенные тычинок, что может указывать на проявление гермафродитизма у *D. muralis* в условиях экстремального стресса окружающей среды.

### **Выводы**

Стратегии выживания *D. muralis* в условиях дефицита влаги и повышенных температур демонстрируют адаптационный баланс между энергосбережением и поддержанием репродуктивной способности. Несмотря на снижение качества и количества пыльцы, а также деградацию семязачатков, растения сохраняют способность к воспроизводству за счет структурных и функциональных изменений, направленных на минимизацию потерь. Высокий уровень стерильности пыльцы и частичная абортция семязачатков указывают на перенаправление ресурсов для поддержания жизнеспособности оставшихся репродуктивных структур.

Проявление андромоноэтии и гермафродитизма в экстремальных условиях свидетельствует о гибкости репродуктивной системы, которая адаптируется к неблагоприятным факторам, создавая новые механизмы размножения. Это позволяет *D. muralis* не только выживать, но и сохранять популяции в условиях стресса, характерных для степной зоны. Таким образом, снижение репродуктивной продуктивности компенсируется развитием энергоэффективных стратегий, обеспечивающих продолжение рода в условиях нестабильной среды.

Исследование выполнено в рамках молодежной лаборатории «Диагностика и механизмы адаптации природных и антропогенно-трансформированных экосистем Донбасса» (№ НИОКТР 124051400023-4).

### **Список литературы**

1. Захаренкова Н. С. Анализ пыльцевых зерен сорно-рудеральных видов в воздушной среде г. Донецка // Охрана окружающей среды и рациональное использование природных ресурсов: сб. докл. XI Междунар. науч. конф. аспирантов и студентов (Донецк, 11–13 апреля 2017 г.). Донецк: ГОУ ВПО «ДОННТУ»; Ростов-на-Дону: Изд-во Южного федерального университета, 2017. С. 312–314.

2. Мирненко Н. С. Формирование базы пыльцы растений техногенных экотопов г. Донецка // Охрана окружающей среды и рациональное использование природных ресурсов: сборник материалов XVI Междунар. конф. аспирантов и обучающихся (Донецк, 02–04 июня 2022 г.). Донецк: Донецкий национальный технический университет, 2022. С. 41–42. EDN: FBUKAP.
3. Мирненко Н. С. Состояние пыльцевых зерен *Ambrosia artemisiifolia* L. и *Artemisia absinthium* L. в г. Донецке // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. 2017. № 3–4. С. 12–17.
4. Нуралиев М. С. Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков в цветках пяти азиатских представителей *Schefflera S.L.* (Araliaceae) с разным планом строения цветка и его возможное значение для репродуктивной биологии этих видов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2012. Т. 117, № 4. С. 48–55. EDN PLRDZX.
5. Папонов А. Н. К введению в культуру двурядки тонколистной (*Diplotaxis tenuifolia*). Особенности выращивания этого салатного растения // Аграрный вестник Урала. 2010. № 1(67). С. 36–38. EDN: MSXWDL.
6. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат, 1988. 271 с.
7. Сафонов А. И. Атипичный морфогенез фитоиндикаторов в экологическом мониторинге Донецка // Вестник Донецкого национального университета. Серия А: Естественные науки. 2024. № 4. С. 94–101. DOI: 10.5281/zenodo.14227649. EDN: SDSJHS.
8. Сафонов А. И. Экологический фитоиндикационный мониторинг антропогенных трансформаций: монография. Донецк: Издательский дом «ЭДИТ», 2024. 289 с. ISBN 978-5-605-24266-6. EDN QVJSQE.
9. Юдакова О. И. Специфика адаптации системы семенного размножения *Deschampsia antarctica* E. Desv. к условиям Прибрежной Антарктики // Онтогенез. 2016. Т. 47, № 3. С. 170–180. DOI: 10.7868/S0475145016030071. EDN: VYMBZB.
10. Safonov A. Assessing landscape disturbance in Donbass using phytomonitoring data // BIO Web of Conferences. 2024. Vol. 126. P. 01031. DOI: 10.1051/bioconf/202412601031. EDN: EMSANF.

Поступила в редакцию 30.01.2025 г.

**Mirnenko N. S. Results of research on adaptation strategies and reproductive capacity of *Diplotaxis muralis* (L.) DC.** – The article presents the results of studies on the reproductive system of *Diplotaxis muralis* (L.) DC. under the conditions of the steppe zone with elevated temperatures and moisture deficit, as well as in areas with a high level of anthropogenic influence. It was found that the size, sterility and morphological characteristics of pollen, as well as the number of seedpods, varied according to environmental factors. The proportion of sterile pollen reached 65 % under extreme conditions, which is associated with disturbances in tapetum development and dehydration of archesporium tissues. In areas of increased air pollution (near traffic routes and industrial facilities), the proportion of deformed pollen increased and its fertility decreased. At the same time, in more protected and isolated areas, fertility rates remained high (up to 96 %).

**Key words:** *Diplotaxis muralis*, reproductive system, pollen grains, pollen sterility, fertility, adaptation strategies, ecological condition, Donetsk.

**Мирненко Наталья Сергеевна**

ассистент кафедры ботаники и экологии  
ФГБОУ ВО «Донецкий государственный университет»,  
г. Донецк, ДНР, РФ.  
E-mail: natalya\_zaharenkova@mail.ru  
ORCID: 0000-0001-9918-3123  
Author ID: 1053365

**Mirnenko Natalya Sergeevna**

Assistant of the Department of Botany and Ecology,  
Donetsk State University,  
Donetsk, DPR, Russian Federation.