

УДК 582.893.6:581.522.4(470.67)

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ ВЕСОВЫХ ПРИЗНАКОВ *NIGELLA SATIVA* L. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В КОНТРАСТНЫХ УСЛОВИЯХ ДАГЕСТАНА

Л. А. Амирова^{*}, М. И. Гаджиев^{**}, А. Д. Хабибов^{*}

^{*} Горный ботанический сад ДНЦ РАН

^{**} Дагестанский государственный университет

Впервые в результате интродукционного испытания пяти образцов *Nigella sativa* L. в контрастных условиях Внутреннегорного Дагестана (Гунибская экспериментальная база Горного ботанического сада ДНЦ РАН, 1750 м над ур. м.) проведен сравнительный анализ структуры изменчивости более 15 весовых и индексных признаков. Полученные результаты позволяют сделать предварительный вывод о большей пластичности вегетативных признаков и устойчивости признаков генеративной сферы. Выявлено преобладание доли сухой массы генеративной фракции над другими компонентами урожая в конце вегетационного периода, что характерно для видов с r-типом репродуктивной стратегии. Отмечено существенное влияние контрастных условий выращивания (северный, южный склон) на вариабельность большинства учетных весовых признаков растений.

For the first time after introduction of five test samples of *Nigella sativa* L. in the contrast conditions of inner-mountainous Dagestan (the Gunib plateau, the Gunib experimental station of the Mountain Botanical Garden of DSC RAS, 1750 m. a. s. l.) carried out has been the comparative analysis of the structure of variability of over fifteen weight and index traits. The results allow the preliminary conclusion of a greater plasticity of vegetative traits and stability of generative sphere features. Revealed has been the prevalence of proportion of dry mass of generative fraction in each sample over the other components of a harvest at the end of the growing season, which is typical for the species with the r-type reproductive strategy. The influence of the contrast conditions (northern, southern slope) on variability of the most accounted weight traits of plants has been noticed.

Ключевые слова: *Nigella sativa*; образец; растение; осевой побег; сухая масса.

Keywords: *Nigella sativa*; sample; plant; axial sprout; dry mass.

Экспозиция и крутизна горных склонов, наряду с высотой над уровнем моря, являются главными климатообразующими факторами, контролирующими фитоценотический состав и биоразнообразие горных экосистем. Особенно резкие различия по комплексу условий наблюдаются при сравнении северного и южного склонов в среднем горном поясе, которые с увеличением высоты над уровнем моря уменьшаются и в условиях высокогорья приближаются к минимуму. Для северного склона в пределах одной и той же высотной отметки характерны более высокая относительная влажность и низкая температура воздуха и почвы. На северном склоне отмечена большая продуктивность фитоценозов, хотя вегетация начинается позже. Контрасты абиотических факторов на склонах разной экспозиции определяют сдвиги границ произрастания видов вдоль высотного градиента. В относительно неблагоприятных, суровых почвенно-климатических условиях южного склона растения быстрее проходят фазы развития и за более короткий срок завершают вегетационный цикл. Здесь растения развивают только минимальную необходимую массу, которая необходима для завершения вегетационного цикла. Крутизна склона через температурный и водный режимы также влияет на видовой состав ценоза. Особенно это заметно в условиях Дагестана при сравнении густоты растительности и разнообразия видового состава на террасированных участках и крутых склонах между ними. Иначе говоря, в пределах высотного градиента и разных экспозиций склона существенно меняются сроки вегетации и обеспеченность вещественно-энергетическими ресурсами для воспроизводства поколений [1].

В данной работе проведен анализ структуры изменчивости весовых признаков чернушки посевной – *Nigella sativa* L. (*Ranunculaceae* Juss.) в контрастных условиях горных склонов Внутреннегорного Дагестана.

Материал и методика

На террасированных участках Гунибской экспериментальной базы (ГЭБ) Горного ботанического сада ДНЦ РАН в пределах одной и той же высотной отметки (1750 м над ур. м.) 28–29 апреля 2010 г. в метровых деланках проводили посевы пяти образцов по 100 семян, полученных из Саудовской Аравии (СА), Египта, Эфиопии, Сирии и Азербайджана. В период

роста и развития проводили учет всхожести и фенологические наблюдения. После завершения полного вегетационного цикла у 30 растений каждого образца учитывали более 15 весовых признаков: сухая биомасса целого растения (X), осевого побега (x_1), стебля (x_2), листьев (x_3), корня (x_4), плодов (x_5) и семян (x_6) на растении, плодов (x_7) и семян (x_8) первой верхушечной многолисточки, 100 семян (x_9), отношения массы побега к массе корня (x_1/x_4) и репродуктивное усилие (x_5/x_1). Дополнительно вычислены: эффективность репродуктивного усилия для целого растения (x_6/x_5) и для первой верхушечной многолисточки (x_8/x_7), а также цена потомка для растения в целом ($x_{9/100}/X$) и для побега ($x_{9/100}/x_1$). В результате суммарной статистики получены средние статистические характеристики с последующим использованием методов корреляционного и дисперсионного анализов [2–3]. Компоненту дисперсии определяли по [4]. При проведении расчетов использовали ПСП Statgraf version 3.0. Shareware, систему анализа данных Statistica 5.5. Кроме того, полученные значения корреляционных связей между весовыми признаками сравниваемых выборок (r_1 и r_2) по табл. 26П [2] были переведены в величины z_1 и z_2 , разница между которыми была оценена t-критерием Стьюдента.

Результаты и обсуждение

При сравнительном анализе структуры изменчивости средних значений весовых признаков растений объединенных выборок ($n = 150$) *N. sativa*, выращенных в контрастных условиях, выяснилось, что для преобладающего большинства рассматриваемых здесь весовых признаков – сухой биомассы растения в целом (X), осевого побега (x_1), стебля (x_2), листьев (x_3), корня (x_4), плодов (x_5) и семян (x_6) на растении, 100 семян (x_9), отношения массы побега к массе корня (x_1/x_4), репродуктивного усилия (x_5/x_1), эффективности последнего для целого растения (x_6/x_5) и для первой верхушечной коробочки – многолисточки (x_8/x_7) северной экспозиции характерны относительно более высокие показатели, чем соответствующие величины с южного склона (табл. 1). На наш взгляд, это связано с тем, что для преобладающего большинства (трех из пяти) сортообразцов отмечены сравнительно высокие средние величины этих признаков с северного склона (табл. 2). Однако в этом отношении исключение составляют четыре признака генеративной сферы: масса плода (x_7) и семян (x_8) первой верхушечной многолисточки, цена потомка для растения в целом ($x_{9/100}/X$) и для побега ($x_{9/100}/x_1$), которым присущи относительно большие средние значения с южной экспозиции.

Таблица 1. Средние показатели весовых (мг) признаков объединённых выборок *N. sativa* и результаты их сравнения в контрастных условиях ГЭБа, 1750 м, ($n = 150$) ($df = n_1 + n_2 - 2 = 298$)

Признаки	Склоны				t-критерий
	северный		южный		
	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Cv, %	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Cv, %	
X	1746.8±91.68	65.1	1419.4±89.14	76.1	2.55*
x_1	1649.5±91.21	68.7	1335.5±84.88	77.0	2.52*
x_2	451.5±27.43	74.4	439.0±27.85	77.7	–
x_3	195.4±10.80	67.7	158.4±10.77	83.2	2.43*
x_4	97.3±4.76	60.0	83.9±4.55	66.4	2.04*
x_1/x_4	17.4±0.47	33.2	15.3±0.35	28.0	3.58***
x_5	1002.6±55.67	68.0	738.1±50.21	83.3	3.53***
x_6	705.0±38.94	67.7	499.4±34.63	84.9	3.95***
x_7	146.7±4.90	40.9	167.9±6.87	50.1	2.51*
x_8	108.4±3.87	43.7	115.9±5.18	54.7	–
x_9	273.1±5.11	22.9	248.0±5.29	26.1	3.41***
Re (x_5/x_1)	0.60±0.007	13.5	0.55±0.005	12.6	5.81***
Eff ₁ (x_6/x_5)	0.703		0.677		
Eff ₂ (x_8/x_7)	0.739		0.690		
ЦП ₁ ($x_{9/100}/X$)	0.00158		0.00175		
ЦП ₂ ($x_{9/100}/x_1$)	0.00168		0.00186		

Примечание. t – критерий Стьюдента. Проверк означает отсутствие достоверного различия.
 df – число степеней свободы. * – $P < 0.05$; ** – $P < 0.01$; *** – $P < 0.001$.

В то же время для растений с этого склона отмечены значительно более высокие показатели коэффициента вариации, чем таковые с северной экспозиции. Различия средних показателей этих признаков с контрастных склонов, в преобладающем большинстве случаев, существенны по t-критерию Стьюдента. Однако они различаются с неодинаковой степенью достоверности. Для репродуктивного усилия (Re) и массы семян с растения (x_6) характерен самый высокий уровень значимости, т.е. растения с разных склонов различаются больше всего по массе семян с особи, которая зависит от многих биотических и абиотических факторов. Различия средних показателей сухой массы растения (X), осевого побега (x_1), листьев (x_3), корня (x_4) и первой верхушечной многолисточки (x_7) с разных склонов достоверны на 95%-ном уровне при случайном характере таковых сухой массы стебля (x_2) и семян первой верхушечной многолисточки (x_8). Однако, как было отмечено выше, для весовых признаков, связанных с первым верхушечным соцветием – многолисточкой (x_7 и x_8), превышение средних величин характерно для особей с южного склона. При этом различия средних показателей массы многолисточки (x_7) с первого верхушечного соцветия существенны. У растений с южного склона средние показатели «цены потомка» целого растения ($x_{9/100}/X$) и осевого побега ($x_{9/100}/x_1$), хотя и незначительно (в 1.11 и 1.10 раза), превышают соответствующие показатели с северной экспозиции. В структуре распределения доли (%) сухой массы объединенных выборок ($n = 150$) по контрастным условиям явно видно сходство у осевого побега (А) и растения в целом (В), основная масса которых приходится на сухую массу плодов, затем следуют показатели стебля и листьев (рис. 1).

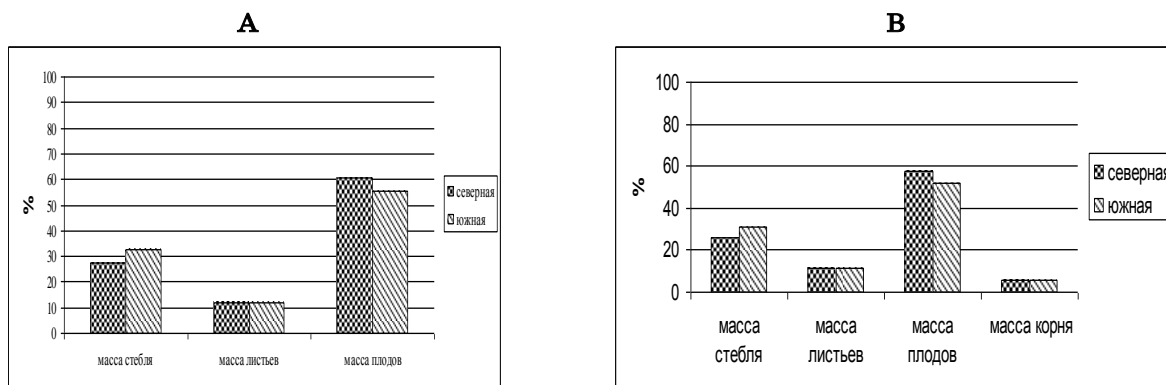


Рис. 1. Структура распределения доли (%) сухой массы по частям осевого побега (А) и растения (В) в объединенных ($n = 150$) выборках контрастных склонов *N. sativa*

Однако в обоих случаях в условиях южного склона отмечены, хотя и незначительно, более низкие величины доли сухой массы соцветия, определяющей репродуктивное усилие, чем на северном склоне. При этом компенсация идет, главным образом, за счет увеличения процента сухой массы стебля при сходных показателях сухой массы листьев. Доля сухой массы корня в структуре урожая растения в целом наименьшая и в контрастных условиях имеет примерно одинаковые показатели.

При сравнительном анализе средних значений весовых признаков интродуцированных 5 образцов *N. sativa* в контрастных условиях ГЭБ выяснилось, что по максимальным средним значениям этих признаков сравниваемые образцы ведут по-разному (табл. 2). Относительно большие средние значения преобладающего большинства учтенных здесь весовых признаков с северного склона характерны для образцов, семена которых были приобретены из СА, Сирии и Азербайджана, а южной экспозиции – для растений образцов из Египта и Эфиопии. На наш взгляд, это обстоятельство является главной причиной того, что на южном склоне вообще растения этого вида развивают более высокую вегетативную массу, чем в условиях северного склона. Последние две страны расположены в Африке, где наблюдается сравнительно жаркий климат, и, как известно, характеристика потомства зависит от микроэволюционной предыстории культивара.

Максимальные средние показатели сухой массы растения в целом (X), осевого побега (x_1), стебля (x_2), листьев (x_3), корня (x_4), плодов (x_5) и семян на растении (x_6), плодов (x_7) и семян (x_8) первого верхушечного соцветия характерны для образца с южного склона из Египта. Наибольшие средние величины относительных признаков – отношения средней массы осевого побега к таковой корня (x_1/x_4), и репродуктивного усилия – Re (x_5/x_1), а также массы 100 семян (x_9) отмечены у выборки из Азербайджана с северного склона. Минимальные средние значения весовых признаков отмечены у растений выборки с южного склона из СА

Таблица 2. Сравнительная характеристика средних значений весовых (мг) признаков образцов *N. sativa* в контрастных условиях ГЭБа, 1750 м (n = 30)

Признаки	Образцы и выборки																				Г _{xy} между
	СА				Египет				Сирия				Эфиопия				Азербайджан				
	Сев.		Южн.		Сев.		Южн.		Сев.		Южн.		Сев.		Южн.		Сев.		Южн.		
	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Cv, %	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Cv, %	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Cv, %	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Cv, %	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Cv, %	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Cv, %	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Cv, %	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Cv, %	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Cv, %	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Cv, %	
X	2000.5±223.77	64.7	815.7±131.08	88.0	1952.2±217.18	60.9	2416.9±203.18	46.0	2239.5±228.11	55.8	1553.4±174.67	61.6	1266.1±147.90	64.0	1526.2±202.60	72.7	1275.9±136.51	58.6	785.3±124.79	79.3	- 83**
x ₁	1892.0±222.92	64.5	765.6±125.57	89.8	1833.9±208.25	62.2	2279.1±194.27	46.7	2108.1±219.94	57.1	1466.0±166.82	62.3	1197.4±163.54	83.4	1442.4±193.83	73.6	1216.7±131.54	59.2	724.7±116.35	79.5	- 84***
x ₂	487.3±54.57	61.3	256.3±42.66	91.2	587.1±67.32	62.8	754.6±58.00	42.1	640.2±73.28	62.7	535.4±60.79	62.2	272.4±34.86	70.1	441.2±56.66	70.3	270.5±33.03	66.9	207.6±32.83	86.6	- 84***
x ₃	203.3±22.17	59.7	85.9±12.64	80.7	244.8±26.55	59.4	271.4±29.47	59.5	252.3±27.26	59.2	179.3±19.29	58.9	130.0±16.04	67.6	143.4±21.65	82.7	146.8±19.31	72.0	112.3±19.80	96.5	- 78**
x ₄	108.5±11.88	60.0	50.1±5.91	64.7	118.3±10.51	48.7	137.8±9.61	38.2	131.4±10.47	43.7	87.4±8.68	54.4	69.1±7.31	58.0	83.8±9.14	59.8	59.2±5.56	51.4	60.3±9.25	84.0	- 72*
x ₁ /x ₄	18.2±1.47	44.4	13.9±0.84	33.0	15.3±0.90	32.4	16.3±0.57	19.1	15.9±0.88	30.3	16.5±0.84	28.1	17.4±0.80	25.1	16.5±0.73	24.1	20.1±0.89	24.2	13.5±0.77	31.2	- 12
x ₅	1201.4±159.35	72.6	423.4±76.02	98.4	1002.0±123.92	67.7	1253.1±128.45	56.1	1215.6±131.20	59.1	751.3±92.78	67.6	794.6±95.21	65.6	857.8±118.00	75.3	799.4±82.05	56.2	404.8±55.40	75.0	- 65*
x ₆	833.5±109.87	72.2	289.1±52.59	99.6	685.4±89.14	71.2	863.4±89.71	56.9	842.7±91.73	59.6	499.9±63.10	69.1	566.7±68.62	66.3	581.9±81.40	76.6	596.6±59.30	54.5	262.9±33.61	70.0	- 59
x ₇	128.5±9.45	40.3	135.2±8.31	33.7	149.7±11.38	41.6	233.8±21.60	50.6	171.1±12.00	38.4	162.8±11.36	38.2	150.8±9.54	34.6	143.9±14.25	54.2	133.3±11.12	45.7	164.0±11.63	38.8	33
x ₈	95.2±7.61	43.8	92.7±6.16	36.4	107.1±9.05	46.3	168.6±16.13	52.4	126.6±9.12	39.4	105.8±7.24	37.5	113.3±7.23	35.0	95.1±10.79	62.1	99.8±9.41	51.6	117.3±9.40	43.9	10
x ₉	238.1±8.64	19,9	232.9±10.09	23,7	273.0±12.63	25,3	324.5±9.28	15,7	250.9±7.05	15,4	214.8±8.29	21,1	279.3±6.28	12,3	209.0±8.30	21,7	342.0±14.08	23,8	258.7±9.40	19,9	- 14
Re (x ₅ /x ₁)	0,620±0,016	13,9	0,549±0,010	10,0	0,546±0,013	12,7	0,537±0,012	12,7	0,573±0,013	12,5	0,496±0,012	13,1	0,669±0,011	8,9	0,578±0,011	10,5	0,669±0,008	6,4	0,597±0,010	8,8	- 65*
Eff ₁ (x ₆ /x ₅)	0.694		0.683		0.684		0.689		0.693		0.665		0.713		0.678		0.746		0.649		
Eff ₂ (x ₈ /x ₇)	0.741		0.686		0.715		0.721		0.740		0.650		0.751		0.661		0.749		0.715		
ЦП ₁ (x ₉ /100/ \bar{X})	0.00119		0.00286		0.00140		0.00134		0.00112		0.00138		0.00221		0.00137		0.00268		0.00329		
ЦП ₂ (x ₉ /100/x ₁)	0.00126		0.00304		0.00149		0.00142		0.00119		0.00147		0.00233		0.00145		0.00281		0.00357		

Примечание. Эффективность репродуктивного усилия: Eff₁(x₆/x₅) – растения в целом и Eff₂(x₈/x₇) – первого верхушечного плода. Цена потомка: ЦП₁(x₉/100/ \bar{X}) – для растения в целом и ЦП₂(x₉/100/x₁) – для осевого побега. Коэффициенты корреляции (r_{xy}) приведены в виде первых двух знаков после запятой. * – P < 0.05; ** – P < 0.01; *** – P < 0.001.

(для сухой массы листьев (x_3), корня (x_4) и семян (x_8) первого верхушечного соцветия) и Азербайджана (для сухой массы растения в целом (X), осевого побега (x_1), стебля (x_2), плодов (x_5) и семян (x_6) на растении, а также массы осевого побега к таковой корня (x_1/x_4). Минимальные значения средней массы 100 семян (x_9) и репродуктивного усилия – $Re(x_5/x_1)$ отмечены также для растений с южного склона из Эфиопии и Сирии, соответственно. Т.е. наименьшие средние значения всех учтенных весовых признаков, за исключением одного варианта – средней массы плодов (x_7) первого верхушечного соцветия (128.5), получены для выборок из южной экспозиции склона. Кроме того, для образца с южного склона из Азербайджана характерны и максимальные величины «цены» потомка, как для растения в целом (0.00329), так и осевого побега (0.00357). При этом размах крайних средних значений составляет: $X - (2416.9 - 785.3) = 1631.6$, $x_1 - 1554.6$, $x_2 - 547.0$, $x_3 - 159.1$, $x_4 - 87.7$, $x_5 - 848.3$, $x_6 - 600.5$, $x_7 - 105.3$, $x_8 - 75.9$). Иначе говоря, на южном склоне преимущественно наблюдаются крайние варианты (максимальные и минимальные средние показатели) учтенных весовых признаков, но разных образцов. Кроме того, отношения максимальных средних величин к минимальным показателям этих признаков составляют: $X - (2416.9/785.3) = 3.08$, $x_1 - 3.15$, $x_2 - 3.63$, $x_3 - 2.42$, $x_4 - 2.75$, $x_5 - 3.10$, $x_6 - 3.28$, $x_7 - 1.82$, $x_8 - 1.82$.

Наряду с ошибкой средней об изменчивости учтенных весовых признаков в некоторой степени также можно судить и по коэффициенту вариации. Наиболее изменчивыми, или экологически пластичными весовыми признаками оказались сухая масса стебля (x_2) и осевого побега (x_1), у которых отмечены максимальные величины (3.63, 3.15) отношения крайних средних значений, т.е. признаки вегетативной сферы. Среди сравниваемых весовых признаков более устойчивыми, или стойкими, как и следовало ожидать, оказались сухая масса плодов (x_7) и семян (x_8) первой верхушечной многолисточковой, у которых наблюдаются сравнительно низкие значения этого показателя. Последние признаки относятся к генеративной сфере и, по нашему мнению, сильнее контролируются генотипом. По главному показателю адаптивной (репродуктивной) стратегии – репродуктивному усилию $Re(x_5/x_1)$ – доле, выделяемой растением на размножение, образцы особо не отличаются, и он колеблется незначительно, в пределах от 0.496 до 0.669. По крайним вариантам (0.649 – 0.746) эффективности репродуктивного усилия ($x_6/x_5 - Eff_1$) выделяется образец, семена которого были получены из Азербайджана. Максимальными средними показателями (0.00329 и 0.00357) по цене потомка отличаются растения с южного склона образца из Азербайджана, минимальными (0.00112 и 0.00119) – осевые побеги с северной экспозиции образца из Сирии.

В то же время необходимо отметить, что для высоких показателей средних значений рассматриваемых здесь большинства весовых признаков характерны сравнительно низкие величины коэффициентов вариации, и, на наш взгляд, кривые распределения этих признаков должны быть островершинные. Такая тенденция в данном случае еще лучше проявляется, поскольку число степеней свободы с учетом контрастных условий при сравнительно сходных показателях коэффициентов корреляции возрастает более чем вдвое, с трех ($5 - 2 = 3$) до восьми ($10 - 2 = 8$). При этом между средними показателями признаков – осевого побега (x_1), стебля (x_2) и величинами их коэффициентов вариации данного объекта отмечены существенные, на самом высоком (99.9%) уровне достоверности, показатели отрицательной корреляционной связи (табл. 2). Сравнительно низкие, но довольно значимые, на 99.0%-ном уровне существенности, отрицательные связи отмечены также между данным показателем изменчивости и средними величинами сухой массы целого растения (X), и листьев (x_3), а корня (x_4), плодов (x_5) на растении и репродуктивного усилия (x_5/x_1) – на 95.0%-ном уровне достоверности. Показатели корреляции коэффициента вариации с остальными средними значениями четырех признаков преимущественно генеративной сферы – средней сухой массой плода (x_7) и семени (x_8) на первом верхушечном соцветии, 100 семян (x_9) и соотношения надземной части к подземной (x_1/x_4) имеют довольно низкие значения, и носят случайный характер. По нашему мнению, сходные результаты связей средних величин признаков должны быть получены и с их размахом, поскольку амплитуда признака связана с ее вариабельностью. В то же время по различиям средних показателей весовых признаков разных склонов в пределах каждого образца получены разноречивые результаты (табл. 3). Более существенные, преимущественно на самом высоком уровне (99.9%) значимости, различия средних величин северного и южного склонов по t-критерию Стьюдента характерны для образца из СА, у которого только некоторые признаки семенной продуктивности различаются недостоверно и различия их носят случайный характер. Такие же сходные результаты нами получены были и при сравнении средних значений весовых признаков сравниваемых склонов объединенной выборки ($n = 150$) (табл. 2). Доля значимых различий средних показателей контрастных условий также высока у образцов, семена которых были получены из Сирии и Азербайджана.

Таблица 3. Сравнительная характеристика средних значений весовых признаков разных склонов *N. sativa* по *t* – критерию Стьюдента ($df = n_1 + n_2 - 2 = 58$)

Признаки	Варианты сравнения				
	СА	Египет	Сирия	Эфиопия	Азербайджан
X	4.57***	–	2.39*	–	2.58*
x ₁	4.40***	–	2.33*	–	2.80**
x ₂	3.34**	–	–	2.54*	–
x ₃	4.60***	–	2.19*	–	–
x ₄	4.40***	–	3.24**	–	–
x ₁ /x ₄	2.54*	–	–	–	5.61***
x ₅	4.41***	–	2.89**	–	3.99***
x ₆	4.47***	–	3.08**	–	4.90***
x ₇	–	3.44**	–	–	–
x ₈	–	3.33***	–	–	–
x ₉	–	3.29***	3.32**	6.75***	4.92***
Re (x ₅ /x ₁)	3.74***	–	4.35***	5.85***	5.62***

Примечание. *t* – критерий Стьюдента. Прочерк означает отсутствие достоверного различия.
 df – число степеней свободы. * – $P < 0.05$; ** – $P < 0.01$; *** – $P < 0.001$.

Иная картина отмечена для образцов из Африки – Египта и Эфиопии, у которых максимальные средние значения присущи растениям с южного склона. Для этих двух образцов из 24 сравнений только у 6, т.е. у 25%, различаются существенно. В результате сравнения структуры распределения сухой массы по частям (%) осевого побега (А) и целого растения (В) выяснилось, что в обоих склонах преобладает доля сухой массы плодов (рис. 2). При этом доля данного признака генеративной сферы в выборках северной экспозиции преобладает над соответствующим показателем с южного склона. Исключение составляет образец из Египта, у которого наблюдается незначительное превышение процента данного компонента на южном склоне, чем на северной экспозиции.

Что касается доли подземной части в структуре растения в целом, то процент ее минимальный и варьирует весьма незначительно, от 4.6 до 7.7, составляя размах всего лишь 3.1%. При этом крайние варианты амплитуды присущи северным и южным склонам одного и того же образца из Азербайджана. Между весовыми признаками образцов данной культуры в контрастных условиях выращивания наблюдаются в разной степени выраженные показатели коэффициентов корреляционной связи. Однако корреляции между одними и теми же весовыми признаками образцов северных и южных экспозиций склонов весьма сходны и различаются незначительно. Связи между сухой массой целого растения и его компонентами, а именно с сухой массой осевого побега, стебля, корня и плодов всех образцов, существенны на самом высоком уровне достоверности. Однако связи между сухой массой всего растения и листьев имеет исключение, и они не всегда достоверны. Корреляции осевого побега с составляющими на обоих склонах имеют сходные результаты и связи между модулем, с одной стороны, и его фрагментами – сухой массой стебля и плодов на растение, – с другой. При этом преобладающее количество связей сухой массы осевого побега и листьев достаточно слабы (достоверны на 95.0%-ном уровне существенности), а некоторые носят случайный характер. Корреляции учтенных весовых признаков с репродуктивным усилием в большинстве случаев слабы и весьма редки и часто носят случайный характер.

Кроме того, для всех показателей коэффициентов корреляции между весовыми признаками, независимо от того, существенные они или несущественные, после предварительного z -преобразования был вычислен t' -критерий Стьюдента. Корреляции одних и тех же весовых признаков различных склонов существенно различаются только в пяти случаях (6.9%) из 72 возможных вариантов. Достоверные различия корреляционных связей, главным образом, характерны и связаны с сухой массой стебля (4 из 5), которой свойственна, как известно, максимальная вариабельность или высокая пластичность. Дело в том, что многие специалисты [2, 5–8] подчеркивают, что коэффициенты корреляции, которые являются также результатом вариабельности одновременно нескольких признаков, в таксономическом отношении для выявления внутривидовых систематических единиц играют ту же роль, что и обычные морфологические признаки. На основании полученных корреляционных связей по данной однолетней культуре – *N. sativa* и вышеуказанных рекомендаций, согласно дополненному нами закону гомологических рядов в наследственной изменчивости по корреляционным связям весовых признаков можно утверждать, что по более 93% сравниваемых взаимозависимостей образцы можно отнести к одной и той же внутривидовой систематической совокупности [9]. Такие же результаты нами были получены на разных жизненных формах видов клевера –

вегетативно-подвижных многолетников – *Trifolium medium* L. и *T. raddeanum* Trautv., а также малолетника – *T. pratense* L. и ранее [10–13].

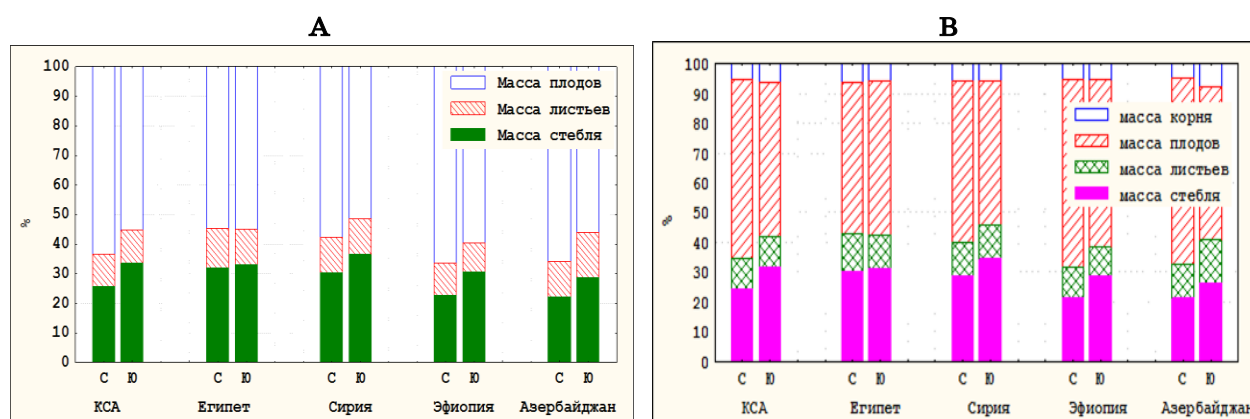


Рис. 2. Структура распределения сухой массы по частям (%) осевого побега (А) и растения (В) в выборках контрастных склонов *N. sativa* (n = 30)

Таблица 4. Результаты однофакторного (склоны) дисперсионного анализа изменчивости весовых признаков растений *N. sativa*

Признаки	mS	F(1)	h ² , %
X	5895130,0	5,444*	2,4
x ₁	5631161,0	5,450*	2,5
x ₂	–	–	–
x ₃	102638,0	6,830**	3,2
x ₄	13,534,08	5,058*	2,1
x ₁ /x ₄	307,912	11,839***	6,7
x ₅	5248341,0	13,275***	7,0
x ₆	3169119,0	16,431***	8,8
x ₇	33899,07	6,810**	3,4
x ₈	–	–	–
x ₉	47,316	14,428***	6,5
Re (x ₅ /x ₁)	3078,403	72,344***	24,5

Примечание. mS – дисперсия. F – критерий Фишера. В скобках (df) указано число степеней свободы. h², % – сила влияния фактора, в процентах. * – P < 0.05; ** – P < 0.01; *** – P < 0.001.

И, наконец, результаты проведенного дисперсионного анализа показали, что контрастные условия существенно влияют на изменчивость почти всех учетных весовых признаков (табл. 4). Исключение составляет два признака – сухая масса стебля (x₂) и семян первой верхушечной многолисточки (x₈). Однако сила влияния данного фактора на вариабельность учетных признаков не одинакова. При числе степеней свободы, равном единице, mS = SS. В то же время максимальные показатели компоненты дисперсии характерны для признаков генеративной сферы – сухой массы плодов (x₅) и семян (x₆) на растении, массы 100 семян (x₉) и репродуктивного усилия (x₅/x₁). Для последнего признака отмечены максимальные величины (4 из 5) существенных различий средних значений по t-критерию Стьюдента. Сравнительно высока сила влияния (6.7%) фактора – контрастные условия на изменчивость относительного весового признака – отношения надземной части к подземной (x₁/x₄), значения которого в условиях северного склона выше в (17.4/15.3) = 1.14 раза и величина t-критерия Стьюдента равна 3.58*** (табл. 1). На вариабельность признаков генеративной сферы – сухой массы плодов (x₇) и семян (x₈) первой верхушечной многолисточки разнообразные условия экспозиции склонов влияют незначительно или влияние носит случайный характер. Случайно также влияние данного фактора на вариабельность сравнительно изменчивого и пластичного признака – сухой массы стебля x₂, при незначительном влиянии на изменчивость признаков вегетативной сферы – сухой массы целого растения (X), осевого побега (x₁), листьев (x₃) и корня (x₄).

Заключение

Таким образом, в научном плане впервые в контрастных условиях ГЭБ Горного ботанического сада ДНЦ РАН (1750 м высоты над ур. м.) был проведен сравнительный анализ структуры изменчивости 15 весовых и индексных признаков новой для Дагестана культуры народной селекции, известной в народе как «черный тмин» – чернушки посевной (*N. sativa*), являющейся перспективным пряным растением, которое успешно можно применять и в пищевой промышленности [14–16]. В пределах каждого варианта интродукционного испытания в контрастных условиях – на участках северной и южной экспозиции ($n = 30$), каждого образца ($n = 60$), на уровне объединенных выборок по склонам ($n = 150$) и тотальной группировки ($n = 300$) дана оценка изменчивости всех учтенных весовых признаков и проведен сравнительный анализ структуры вариабельности показателей сухой массы данной культуры. В пределах объединенных выборок по склонам выделены сравнительно пластичные, вариабельные весовые признаки преимущественно вегетативной сферы и наиболее устойчивые или менее изменчивые показатели, главным образом, генеративной сферы. В то же время интродукционное испытание этой культуры в контрастных условиях оказалось одновременно разлагающим фоном, или, на наш взгляд, «лакмусовой» бумажкой для отнесения того или иного образца к разным группам по происхождению семенного материала. Максимальные средние показатели преобладающего большинства учтенных признаков в условиях южного склона присущи растениям, семенной материал которых был получен из Африки (Египет и Эфиопия), а минимальные – с Ближнего Востока (СА, Сирии и Кавказа (Азербайджан)). Для более высоких средних величин весовых признаков образцов наблюдаются сравнительно низкие показатели коэффициентов вариации, т.е. между значениями признаков и их показателями относительной изменчивости отмечены существенные значения отрицательной корреляционной связи. Другими словами, для высоких средних значений характерны островершинные кривые распределения. Во всех вариантах испытания выявлено преобладание сухой массы генеративной фракции и доли ее в структуре особи и осевого побега над другими компонентами каждого образца. Комплексный и сложный склоновый фактор существенно влияет, за исключением двух вариантов, на изменчивость весовых признаков. Однако сила влияния данного фактора на вариабельность весовых признаков неодинакова. Средние показатели репродуктивного усилия – главного показателя адаптивной стратегии в контрастных условиях – значительно различаются, и в результате этого величины как t -критерия Стьюдента, так и компоненты дисперсии имеют максимальные значения. В результате сравнения по t -критерию Стьюдента z -преобразованных корреляционных связей весовых признаков на примере однолетника – *N. sativa* отмечена роль подобных исследований в установлении родства внутривидовых систематических совокупностей.

Авторы искренне благодарят зав. лабораторией медицинской ботаники Горного ботанического сада ДНЦ РАН А.М. Мусаева за бесценную помощь в интерпретации некоторых результатов исследований.

ЛИТЕРАТУРА

1. Jolls C.L. Phenotypic patterns of variacion in biomass allocation in *Sedum lanceolatum* Torr. at four elevational sites in the Front Range, Rocky Mountains, Colorado // Bull. Torrey Bot. Club. 1980. Vol. 107, N 1. P. 65–70.
2. Зайцев Г.Н. Методика биологических расчетов. М.: Наука, 1973. 256 с.
3. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1980. 293 с.
4. Плохинский Н.А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 342 с.
5. Шмидт В.М. Корреляционная структура признаков некоторых видов и форм *Odontites Zinn* (сем. *Scrophulariaceae*) // Тез. докл. III совещ. по применению математических методов в биологии. Л., 1961. С. 93–95.
6. Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Тр. Ин-та экол. раст. и жив. УНЦ АН СССР. Свердловск, 1975. Вып. 94. С. 3–14.
7. Дибиров М.Д. Структура изменчивости некоторых морфологических признаков березы Радде (*Betula raddeana* Trautv.) : автореф. канд. биол. наук. Л., 1981. 22 с.
8. Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость // Тр. С.-Петерб. о-ва естествоиспытат. Сер. 1, т. 94. СПб, 2002. 308 с.
9. Хабибов А.Д. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости и его роль в выявлении внутривидовых систематических единиц // Идеи Н.И. Вавилова в современном мире: тез. докл. III Вавиловской междунар. конф. СПб, 2012. С. 39.
10. Хабибов А.Д. Оценка внутри и межпопуляционной изменчивости клевера радде – *Trifolium raddeanum* Trautv. по признакам продуктивности // Тр. Дагест. отд. Рус. ботан. о-ва. Вып. 2. Махачкала, 2013. С. 132–134.

11. Хабибов А.Д., Абдуллаева Д.М. Оценка роли высотного фактора в структуре изменчивости морфологических признаков генеративного побега *Trifolium pratense* L. в природных условиях Внутригорного Дагестана // Вестн. ДГУ. 2011. № 6. С. 166–169.

12. Хабибов А.Д. К вопросу о факторах изменчивости структуры листа *Trifolium raddeanum* Trautv. // Вестн. ДГУ. 2012. № 6. С. 217–223.

13. Хумаева У.Х., Хабибов А.Д. Структура изменчивости весовых признаков *Trifolium medium* L. в зависимости от сроков сбора материала // Вестн. ДГУ. 2013. № 6. С. 143–147.

14. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Magnoliaceae* – *Limnaceae*. Л., 1985. 460 с

15. Хабибов А.Д. Изменчивость признаков семенной продуктивности *Nigella sativa* L. при интродукции в условиях Внутреннегорного Дагестана // Вестн. Киевск. нац. ун-та им. Тараса Шевченко. Сер. «Интродукция и сохранение растительного разнообразия». 2009. Вып. 22/24. С. 72–73.

16. Амирова Л.А., Хабибов А.Д. Влияние сроков посева на изменчивость признаков продуктивности *Nigella sativa* L. в условиях Низменного Дагестана // Изв. Дагест. гос. пед. ун-та. Естеств. и точные науки. 2011. № 3. С. 34–39.

Поступила в редакцию 10.12.2013 г.

Принята к печати 24.12.2014 г.