

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 582.582:675·1(470·67)

ОЦЕНКА СТРУКТУРЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАЗМЕРНЫХ ПРИЗНАКОВ *NIGELLA SATIVA* L. В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ ВДОЛЬ ВЫСОТНОГО УРОВНЯ ДАГЕСТАНА

А. Д. Хабибов¹, Л. А. Амирова¹, М. И. Гаджиев²

¹Горный ботанический сад ДНЦ РАН

²Дагестанский государственный университет

Впервые в разных почвенно-климатических условиях – равнинном (в окрестностях г. Махачкалы, 100 м) и горном (на Цудахарской, 1100 м и Гунибской, 1650 и 1950 м высоты над ур. м. экспериментальных базисах Горного ботанического сада ДНЦ РАН) Дагестане проведено экспериментальное изучение 5 образцов *Nigella sativa* L. Семенной материал получен из Королевства Саудовской Аравии (КСА), Сирийской Арабской Республики (САР), Египта, Эфиопии и Республики Азербайджан. После завершения вегетации для 30 растений каждого образца на четырех высотных уровнях и объединенной (N = 600) выборки получены средние статистические характеристики. По относительной изменчивости и размаху показателей выделены и сравнительно оценены пластичные (главным образом вегетативной сферы) и стабильные (преимущественно генеративной сферы) размерные признаки. Выяснена роль высотного фактора в изменчивости каждого признака. В большинстве случаев между размерными признаками выявлены как достоверные, так и недостоверные корреляционные связи, которые носят случайный характер.

For the first time in different soil and climatic conditions (lowland – suburbs of Makhachkala (100 m), mountainous Tsudakhar (1100 m), Gunib (1650 m), and experimental bases of the Mountain Botanical garden of the scientific center of Daghestan, Russian Academy of Sciences, 1950 m above sea level) of Daghestan the experimental study of 5 samples of *Nigella sativa* L. has been conducted. The seed material was obtained from the Kingdom of Saudi Arabia, the Syrian Arab Republic, Egypt, Ethiopia and the Republic of Azerbaijan. After completion of the growing cycle for 30 plants of each sample on all four high-altitude levels and the combined (N = 600) sample, average statistical characteristics were obtained as a result of the total statistics. On the relative variability and magnitude, isolated and relatively evaluated plastic (mainly of vegetative sphere) and stable (mainly of generative sphere) dimensional signs. The role of high-altitude factor in the variability of each trait is clarified. In most cases dimensional attributes have significant and insignificant correlations of random nature.

Ключевые слова: *Nigella sativa* L., образцы, изменчивость признаков, высотный градиент.

Keywords: *Nigella sativa* L., samples, variability of symptoms, altitudinal gradient.

Как известно, новая среда обитания, в которой при естественном расселении или при интродукции оказываются растения, существенно влияет на все стороны онтогенеза, вызывая те или иные изменения приспособительного характера. Заметный отпечаток накладывают новые условия на особенности заложения генеративных органов, динамику их формирования, степень развития плодов и семян [1]. Адаптация растений, как в естественном ходе расселения, так и при интродукции, может достигаться за счет онтогенетических и популяционно-эволюционных процессов, которые относятся к разным уровням организации жизни [2, 3].

Значительный интерес представляют проявления адаптации в сильно меняющемся диапазоне горных условий [4]. В пределах высотного экоклина существенно меняется время вегетации и обеспеченность вещественно-энергетическими ресурсами для воспроизводства поколений, не говоря уже о частных экологических факторах [5]. При создании определенных почвенно-климатических условий для конкретной природной

популяции или сортообразца в пределах нормы реакции, определяемой генотипом, после успешного завершения вегетационного цикла и репродукции интродукция может считаться успешной.

Данная работа посвящена интродукционному анализу размерных признаков образцов чернушки посевной, или ч. обыкновенной (*Nigella sativa* L.) в разнообразных почвенно-климатических условиях Дагестана вдоль высотного экоклима.

Род чернушка (*Nigella* L.) из семейства лютиковых (Ranunculaceae Juss.) насчитывает около 20 видов, из которых в бывшем СССР описано 11, для Кавказа в целом – 6 и для Северного Кавказа и Дагестана – 2 [6, 7]. Все виды *Nigella* являются однолетними травами с перистыми, реже цельными или пальчато-рассеченными листьями. В естественных условиях Дагестана *N. sativa* не произрастает [8]. Однако опросы населения, а также наличие семян на столичных рынках и в исламских магазинах косвенно подтверждают, что ее посевы не единичны, особенно в низменных районах Дагестана, поскольку интерес к этой культуре в последнее время существенно возрос в связи с ее целебными свойствами.

N. sativa впервые была описана из Средиземноморья (Египет, Крит), хотя родиной его считают Ближний Восток, откуда он в дальнейшем распространился по всему азиатскому континенту, проник на юг Европы и север Африки [9]. Среди видов этого рода данный культивар получил наибольшее признание и применение в народной медицине. Его называют арабскими семенами, потому что его исконный ареал – это Аравийский полуостров. Мелкие черные семена этого вида известны в арабском мире под названием «хабба барака», которое переводится с арабского языка как «дар божий» [10]. Черный тмин является одним из древнейших пряных и лекарственных растений многоцелевого использования [11, 12]. Для Дагестана этот вид считается хотя и стародавней, но нетрадиционной и малораспространенной культурой.

Материал и методика

Впервые в достаточно обширном диапазоне на террасированных участках Цудухарской (1100 м) и Гунибской (1650 и 1950 м) экспериментальных баз Горного ботанического сада ДНЦ РАН (далее – ЦЭБ и ГЭБ) и в окрестностях г. Махачкалы (пос. Ленинкент, 100 м высоты над ур. м.) нами продолжены интродукционные исследования с *N. sativa*, которые были начаты со студентами биологического факультета ДГУ в 2007 г. С этой целью проводили посевы пяти образцов семян, полученных из различных стран Ближнего Востока, Африки и Кавказа: Королевства Саудовской Аравии (КСА), Египта, Эфиопии, Сирийской Арабской Республики (САР) и Азербайджана. Сроки проведения трехгодичных посевов в каждом отдельном пункте и характеристика районов интродукционных испытаний образцов представлены в табл. 1. В связи с тем, что данная культура является перекрестно-опыляемой, в целях сохранения чистоты опыта для посева в течение трех лет были использованы семена, приобретенные только в первом году. При этом в каждый последующий год число семян для посева увеличивали в два и три раза, поскольку между сроками хранения и всхожестью семян обычно наблюдается отрицательная корреляционная связь. В связи с последним обстоятельством для эксперимента в первый год высевалось 100 семян, во второй – 200 и в третий – 300 семян. После

завершения вегетационного цикла у 30 растений каждого образца учитывали более тридцати весовых, размерных, числовых и индексных признаков. В результате суммарной статистики, а также корреляционного, дисперсионного и регрессионного анализа были получены средние статистические характеристики и другие показатели изменчивости [13, 14]. Компоненты дисперсии определяли по Н.А. Плохинскому [15]. При проведении расчетов использовались ПСП Statgraf version 3.0. Shareware, система анализа данных Statistica 5.5.

Таблица 1. Дата и характеристика участков закладки эксперимента с *N. sativa* в условиях северного макросклона Дагестана

Дата посева	Физико-географический район	Географический пункт	Территория закладки эксперимента	Высота над ур. моря участка, м
21.04.2009 20.03.2010 26.03.2011	Низменный	подножие Нарат-тюбинского хребта	КФХ «Питомник» пос. Ленинкент	100
15.04.2009 21.04.2010 21.04.2011	Внутреннегорный	долина реки Сана	Цудахарская экспериментальная база ГорБС (ЦЭБ)	1100
3.05.2009 28.04.2010 24.04.2011	Внутреннегорный	Гунибское плато	Гунибская экспериментальная база ГорБС (ГЭБ)	1650
04.05.2009 29.04.2010 23.04.2011	Внутреннегорный	Гунибское плато	Гунибская экспериментальная база ГорБС (ГЭБ)	1950

N. sativa является однолетником, для которого характерны как надземное прорастание, так и детерминированный рост, при котором после завершения формирования первого верхушечного соцветия рост генеративного побега в основном завершается. Однако между периодом формирования первого верхушечного соцветия и завершением полного вегетационного цикла проходит достаточное время, в течение которого в зависимости от генотипа и почвенно-климатических условий боковые ветви продолжают расти и развиваться. При этом размеры самого растения увеличиваются за счет роста боковых ветвей. Вследствие этого длина растения в целом (L) состоит из длины осевого побега (L_1), корня (L_3) и разницы между длиной целого растения и осевого побега без учета длины корня (L_7) (рис. 1). (Последний признак на рисунке не указан, поскольку не завершен полный вегетационный цикл.)

В данной работе дана оценка структуры изменчивости только средних показателей 15 размерных признаков, условные обозначения преобладающего большинства которых представлены на рис. 1.

Некоторые результаты структуры изменчивости других учтенных весовых и морфологических признаков этих же образцов как вдоль высотного экоклима, так и в зависимости от других факторов нами были сообщены ранее [16, 17].

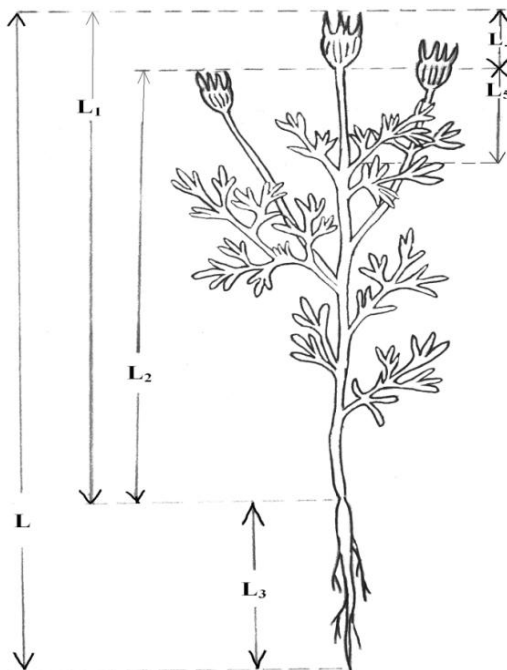


Рис. 1. Схема условных обозначений размерных признаков растений *N. sativa*:
 L – длина целого растения; L_1 – генеративного (осевого) побега; L_2 – стебля; L_3 – корня;
 L_4 – первого верхнего плода (многолисточка); L_5 – верхнего узла или междоузлия

Результаты и их обсуждение

При интродукции указанных образцов *N. sativa* этого культивара в условиях Дагестана сроки прохождения фенологических фаз не совпадают как по высотному фактору, так и по разнообразию образцов (рис. 2). Гетерогенный семенной материал всегда несет на себе отпечаток последнего пункта репродукции, и в новых условиях каждый образец будет вести по-своему, но в пределах своего адаптационного потенциала.



Рис. 2. Посевы образцов *N. sativa* в условиях Гунибской экспериментальной базы (1950 м высоты над ур. м) Горного ботанического сада ДНЦ РАН

При сравнительном анализе ростовых признаков в условиях низменной части Дагестана (100 м высоты над ур. м.) наибольшие средние значения размерных признаков – длины растения (L), генеративного побега (L_1), стебля (L_2), соотношения ростовых признаков мощности роста генеративного побега (L_1/D_1), толщины стебля (D_1), корня (D_2), верхнего плода (L_4) и междоузлия (L_5), средней длины междоузлия (L_6), отношения длины надземной части к подземной (L_1/L_3) и разницы между длиной целого растения и длиной осевого побега и корня ($L_7 = (L - L_1 - L_3)$) – характерны для значительной доли II (7/15 = 46,7%) и III (4/15 = 26,7%) образцов, семена которых были получены из Египта и САР соответственно (табл. 2). Иначе говоря, максимальные средние показатели большинства (11/15 = 73,3%) учтенных линейных признаков в условиях Равнинного Дагестана присущи двум (II и III) сортообразцам из Малой Азии и Северной Африки. Такова же доля (73,3%) наибольших средних показателей учтенных признаков II и III образцов и в условиях 1100 и 1650 м высоты над ур. м. и в объединенной выборке Σ (N = 120).

С повышением высотного уровня доля признаков с максимальными средними величинами этих двух образцов уменьшается до 60,0%. При этом минимальные показатели средних величин преобладающего (60,0%) числа признаков на высоте 100 и 1100 м характерны для образца из Азербайджана. Крайние (максимальные и минимальные) средние значения, их размах и частное для преобладающего большинства размерных признаков уменьшаются с повышением высоты над уровнем моря. По наименьшим средним значениям трех относительных признаков (L_3/D_2 – отношение длины корня к толщине, L_4/L_1 – доля длины верхнего плода в длине генеративного побега и L_5/L_1 – доля длины верхнего междоузлия в длине генеративного побега) в пределах этого же высотного экоклина выделяются преимущественно образцы из Египта и САР. Наряду с этим средняя доля длины стебля (L_1) в общей длине растения (L) в условиях Низменного Дагестана – самая большая, и амплитуда в пределах высотного экоклина (1850 м) также составляет максимальную величину 11,4 (72,2 – 60,8) (рис. 3). Две другие составляющие (L_3 и L_7) длины растения (L) в рамках этого же высотного уровня имеют незначительные и сходные между собой величины диапазона (7,1 и 6,6) и уступают доле длины стебля (L_1) в 1,61 и 1,73 раза соответственно. Максимальная величина доли длины последнего признака – разницы между длиной растения и длиной побега и корня (L_7) – присуща растениям с высоты 1650 м над ур. м. Однако в условиях окрестностей г. Махачкалы объединенной выборке (n = 150) присущи не только максимальные средние значения размерных признаков этой культуры, но и наибольшие показатели их относительной изменчивости (табл. 3).

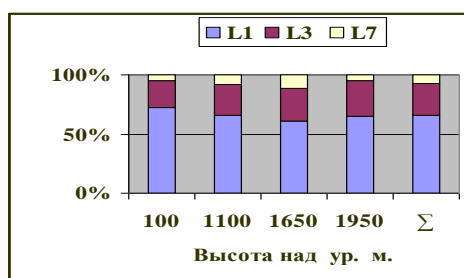


Рис. 3. Доля длины корня (L_1), генеративного побега (L_3) и разницы между длиной растения и длиной побега и корня (L_7) в общей длине растений *N. sativa* в объединенных выборках (n = 150) высотных уровней и общей совокупности (Σ N = 600)

Таблица 2. Максимальные и минимальные значения (мм) размерных признаков выборок образцов *N. sativa* в зависимости от высоты над уровнем моря (n = 30)

Признаки	100 м		1100 м		1650 м		1950 м		$\sum(n = 120)$	
	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max
L	352,3 V	545,7 II	342,1 V	478,7 III	298,9 IV	408,2 II	301,9 I	394,6 II	335,9 V	447,5 II
L ₁	250,8 V	411,1 II	216,5 V	325,1 III	173,4 IV	270,0 II	186,8 I	279,9 II	214,7 I	313,3 II
L ₂	231,6 V	390,4 II	197,2 V	305,0 III	154,6 IV	250,8 II	170,6 I	261,3 II	196,2 I	293,6 II
L ₃	96,6 V	114,3 IV	100,3 IV	116,6 II	90,7 V	104,1 III	94,2 III	116,7 IV	100,1 V	106,8 IV
L ₄	19,2 V	21,8 III	19,3 V	20,2 II	17,9 V	19,2 II	14,6 III	18,6 II	18,5 I	19,7 II
L ₅	43,6 V	66,2 III	50,9 V	76,1 IV	50,0 V	65,3 III	43,8 I	63,2 II	50,6 V	65,1 III
L ₆	21,1 I	28,2 III	21,1 I	26,8 III	18,6 I	26,0 II	10,6 II	23,7 V	19,0 I	26,0 III
D ₁	2,3 V	3,3 II	1,7 V	2,1 III	1,5 V	2,1 III	1,6 IV	1,8 III	1,8 V	2,3 III
D ₂	2,6 V	3,6 II	1,8 V	2,2 III	1,6 V	2,3 II	1,8 V	2,0 II	2,0 V	2,5 II
L ₁ /L ₃	2,8 V	4,4 II	2,0 V	3,0 III	1,9 I	3,0 II	1,6 I	3,0 II	2,2 I	3,3 II
L ₇ = L - L ₁ - L ₃	1,7 I	48,7 III	16,3 V	41,5 III	29,7 IV	52,1 I	0,7 I	27,2 V	20,6 V	33,6 III
L ₁ /D ₁	100,1 I	124,6 II	116,0 I	154,8 III	99,8 I	128,6 II	116,8 I	155,5 II	107,4 I	136,2 II
L ₃ /D ₂	27,4 II	39,4 IV	45,6 IV	60,7 V	24,0 II	56,7 V	49,6 III	64,8 IV	41,2 II	50,1 V
(L ₄ /L ₁) %	5,0 II	7,7 V	6,2 III	8,9 V	7,1 II	10,8 IV	6,1 III	8,7 I	6,3 II	8,6 V
(L ₅ /L ₁) %	15,3 II	19,9 I	21,8 III	26,6 IV	23,4 II	30,6 I	22,6 II	27,4 V	20,6 II	24,6 I

Примечание: здесь и далее: L – длина растения (ДР); L₁ – побега (генеративного) (ДП); L₂ – стебля (ДС); L₃ – корня (ДК); L₄ – верхнего плода (ДВП); L₅ – верхнего междоузлия (ДВМ); L₆ – средняя длина междоузлия (СДМ); L₇ = (L - L₁ - L₃) – разница между длиной целого растения и длиной осевого побега с длиной корня; D₁ – толщина стебля (ТС); D₂ – корня (ТК); индексные: L₁/L₃ – отношение длины надземной и подземной части (ДП/ДК), L₁/D₁ – отношение ростовых признаков стебля – длины стебля к толщине (ДС/ТС); L₃/D₂ – отношение ростовых признаков корня – длины корня к толщине (ДК/ТК); (L₄/L₁) – доля длины верхнего плода в длине генеративного побега, % и (L₅/L₁) – доля длины верхнего междоузлия в длине генеративного побега, %; б) образцы, полученные из: I – КСА; II – Египта; III – САР; IV – Эфиопии и V – Азербайджана.

Таблица 3. Сравнительная характеристика изменчивости средних значений размерных признаков объединенной выборки (N = 150) *N. sativa* по высотному фактору

Признаки	Высота над ур. м. (м)								Σ (N = 600)	
	100		1100		1650		1950		$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	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, %		
L	437,6±9,42	26,4	412,0±5,95	17,7	348,7±6,35	22,3	349,4±5,28	18,5	386,9±3,81	24,1
L ₁	315,9±7,33	28,4	270,4±4,47	20,2	211,8±5,03	29,1	226,6±4,35	23,5	256,2±3,18	30,4
L ₂	295,3±7,48	31,5	250,7±4,27	20,8	193,1±4,82	30,6	209,6±4,33	25,6	237,2±3,12	32,4
L ₃	101,4±2,29	27,7	108,3±2,14	24,2	97,8±2,10	26,2	105,9±2,19	25,3	103,3±1,10	26,1
L ₄	20,6±0,24	14,4	19,7±0,20	12,5	18,7±0,21	13,8	17,0±0,31	22,5	19,0±0,13	17,3
L ₅	56,2±1,37	29,9	65,4±1,21	22,7	56,8±1,18	25,4	55,8±1,28	28,0	58,6±0,65	27,2
L ₆	24,5±0,40	19,8	24,3±0,29	14,6	21,8±0,42	23,6	19,2±0,57	36,0	22,5±0,23	25,2
D ₁	2,9±0,07	28,0	2,0±0,03	21,2	1,8±0,04	24,9	1,7±0,03	21,7	2,1±0,03	33,8
D ₂	3,1±0,07	26,7	2,0±0,04	22,0	2,0±0,04	24,3	1,9±0,03	21,0	2,2±0,03	33,2
L ₁ /L ₃	3,3±0,10	37,8	2,6±0,06	30,0	2,3±0,07	39,8	2,3±0,07	39,5	2,6±0,04	40,4

В то же время показатели корреляционных связей между средними значениями каждого учтенного размерного признака с коэффициентами вариации в условиях данной высотной отметки не достоверны, хотя в отдельных случаях и достигают значительной (до -0,785) величины (табл. 4). Подобное, скорее всего, связано с ограниченным (5) числом вариантов образцов или числом степеней свободы ($df = n - 2 = 3$). Однако для средних показателей объединенной по высотному фактору выборки ($n = 20$) характерна иная картина, и для четырех признаков (L₄, L₆, L₅ и D₂) между средними величинами и коэффициентами вариации отмечены существенные значения корреляционной связи. При этом первым двум рассматриваемым признакам (L₄ и L₆) присущи отрицательные, на самом высоком уровне достоверности, корреляции. Иначе говоря, с увеличением средних показателей этих двух размерных признаков уменьшаются значения их относительной изменчивости, они становятся относительно устойчивыми и сравнительно стабильными. При этом связи между двумя другими характеристиками – (L₅) и (D₂) имеют в одинаковой степени (95,0%) выраженные, но разного тренда корреляции.

В то же время между высотой над уровнем моря, амплитудой изменчивости признаков, крайними и средними их значениями отмечены существенные отрицательные корреляционные связи. При этом отрицательная связь высотного уровня с размахом средних показателей длины растения (L) прочная, на 99,9% -ном уровне значимости.

С повышением высотного уровня уменьшаются средние значения толщины стебля (D₁), соотношения длины надземной и подземной части (L₁/L₃) и значительно возрастает доля длины верхнего междоузлия по отношению к длине генеративного побега (L₅/L₁), а также отношение длины коря к толщине корня (L₃/D₂). Остальные вариан-

ты связей этих показателей и средних значений размерных признаков с высотой над ур. м. носят случайный характер.

Таблица 4. Сравнительная характеристика корреляционных связей размерных признаков с их относительной изменчивостью объединенных выборок ($N = 150$) *N. sativa* на различных высотах над ур. м. ($df = n - 2 = 3$)

Признаки	r_{xy} между \bar{X} и C_v , %					r_{xy} между	
	100	1100	1650	1950	Σ ($df = 18$)	h и (max/min)	h и (max/min)
L	0,268	-0,332	-0,804	-0,286	-0,0777	-0,9996***	-0,9889*
L ₁	0,260	0,867*	0,126	-0,591	-0,0519	-0,9722*	-0,8035
L ₂	0,181	0,976**	-0,058	-0,400	-0,0342	-0,9766*	-0,7490
L ₃	-0,197	0,666	-0,276	-0,660	-0,3344	0,1947	0,2905
L ₄	-0,293	0,253	-0,804	-0,939*	-0,7573***	0,1856	0,3439
L ₅	-0,316	-0,742	-0,316	0,041	-0,4440*	-0,5706	-0,6343
L ₆	-0,214	-0,161	-0,785	-0,924*	-0,7723***	0,5987	0,6408
D ₁	-0,785	0,305	-0,728	-0,566	0,2611	-0,8638	-0,6451
D ₂	0,572	-0,120	-0,841	-0,894*	0,5819*	-0,7903	-0,4514
L ₁ /L ₃	0,396	0,173	0,624	0,825	0,3382	-0,4687	0,5881
L ₇						-0,8815	-0,0402
L ₁ /D ₁						0,6364	0,7377
L ₃ /D ₂						0,4963	0,2658
(L ₄ /L ₁) %						0,2962	-0,5866
(L ₅ /L ₁) %						0,4307	-0,4435

Примечание: df – число степеней свободы; Δh – размах высотного уровня, равный 1850 м; h – высота над ур. м.; * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

В условиях ЦЭБ из 15 учетных размерных признаков максимальные средние величины девяти (60,0%) признаков принадлежат сортообразцу из Сирии (табл. 2). Такую же долю минимальных средних значений имеет образец из Азербайджана, у которого отмечено столько же характеристик наименьших средних величин в условиях равнинной зоны Дагестана. При этом средние показатели почти всех рассматриваемых линейных признаков каждого образца и объединенной выборки ($N = 150$) в це-

лом при возрастании высоты над уровнем моря на 1000 (1100 – 100) м, хотя и незначительно, уменьшаются (табл. 3). Исключение составляют длина верхнего междоузлия (L_5) и длина корня (L_3). Для последнего признака, кроме прочих условий, для нормального роста и развития дополнительно необходима соответствующая почва или субстрат. По нашему многолетнему опыту из экспериментальных участков почвенные условия ЦЭБ, где и наблюдаются максимальные средние показатели этого подземного признака (108,3 мм, являются наиболее благоприятными в эдафическом отношении для интродукционных исследований. В то же время средние величины длины верхнего междоузлия (L_5), которое расположено ближе всех к признаку генеративной сферы – длине верхней многолисточка (L_4), значительно выше таковых средней длины междоузлия (L_6), и эти различия между частными этих признаков (L_5/L_6) возрастают, хоть и незначительно, по мере увеличения высоты над уровнем моря от 2,29 до 2,91 раза, особенно между первыми двумя высотными отметками (2,69) (рис. 4). Если средние показатели длины верхнего междоузлия (L_5) уменьшаются к крайним вариантам экспериментальных участков, то таковые средней длины междоузлия (L_6), хотя и незначительно, укорачиваются по мере повышения высотной отметки. В целом отмечена общая тенденция постепенного уменьшения средних значений размерных признаков этой культуры по мере возрастания высотного уровня. По этой причине для преобладающего большинства этих признаков равнинной зоны Дагестана (100 м над ур. м.) характерны как максимальные средние ($N = 150$) размеры, так и показатели их относительной изменчивости (табл. 3). Наряду с этим в условиях 1100 м высотного уровня между средними величинами и их относительной изменчивостью длины генеративного побега (L_1) и стебля (L_2) отмечены существенные значения положительной корреляционной связи при случайном характере данного показателя остальных учтенных размерных признаков этой выборки (табл. 4).

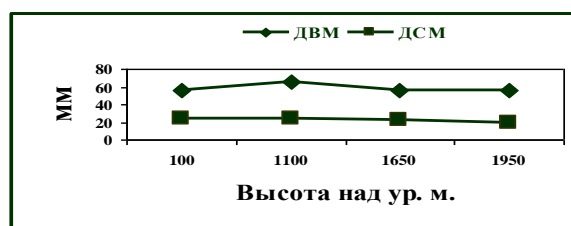


Рис. 4. Изменчивость средних показателей междоузлий *N. sativa* по высотному фактору:
 L_5 – длина верхнего междоузлия (ДВМ); L_6 – средняя длина междоузлия (ДСМ)

Условиям же среднего горного пояса (ГЭБ, 1650 и 1950 м высоты над ур. м.) свойственны средние величины с крайними (максимальными и минимальными) значениями линейных признаков каждого образца преимущественно с наименьшими показателями (табл. 3). В пределах же самих этих высотных отметок и объединенной выборки ($N = 120$) максимальные средние значения рассматриваемых здесь размерных признаков свойственны преимущественно (по 53,3%) также II образцу из Египта, а минимальные – по восьми признакам I и V образцам из КСА и Азербайджана соответственно (табл. 2). При этом в условиях ГЭБ отмечено как уменьшение средних показателей размерных признаков объединенных выборок, так и возрастание вели-

чин коэффициентов вариации этих признаков (табл. 3). В условиях 1950 м над ур. м. только средние значения длины верхнего плода (L_4), средней длины междоузлия (L_6) и толщины корня (D_2) отрицательно и достоверно скоррелированы с коэффициентами вариации при несущественном вкладе других признаков, включая все варианты с 1650 м высотной отметки (табл. 4).

Таблица 5. Сравнительная оценка средних значений размерных признаков объединенных выборок ($N = 150$) на разных высотных уровнях *N. sativa* по t-критерию Стьюдента ($df = n_1 + n_2 - 2 = 298$)

Варианты сравнения	L	L ₁	L ₂	L ₃	L ₄	L ₅	L ₆	D ₁	D ₂	L ₁ /L ₃
∑100 и ∑1100	2,30*	5,30***	4,56***	2,22*	2,88**	5,05***	–	12,23***	13,58***	5,98***
∑100 и ∑1650	7,83***	11,70***	11,01***	–	6,01***	–	4,71***	13,98***	14,23***	8,20***
∑100 и ∑1950	8,17**	10,47***	9,76***	–	9,30***	–	7,63***	16,07***	16,44***	8,20***
∑1100 и ∑1650	7,28***	8,71***	9,06***	3,51***	3,50***	5,10***	4,92***	2,95**	–	3,26**
∑1100 и ∑1950	7,87***	7,02***	7,35***	–	7,44***	5,44***	7,96***	5,62***	3,86***	3,26**
∑1650 и ∑1950	–	2,23*	2,11*	2,66**	4,63***	–	3,62***	2,25*	2,30*	–

Примечание: t – критерий Стьюдента; прочерк означает отсутствие достоверного различия; df – число степеней свободы; * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

При сопоставлении средних значений размерных признаков образцов, выращенных на разных высотных уровнях, в преобладающем большинстве случаев они по t-критерию Стьюдента различаются существенно на разных уровнях достоверности (табл. 5). При этом различия средних показателей длины корня (L_3) и верхнего междоузлия (L_5) или незначительны, или носят несущественный характер. Таковы в основном расхождения средних величин сравниваемых признаков и на ГЭБ (1650 и 1950 м высоты над ур. м.).

Между показателями длины растения (L) *N. sativa* в целом и его составляющими ($L_1 - L_5$) объединенных выборок ($N = 150$) разных высотных уровней, как и следовало ожидать, наблюдаются существенные, преимущественно на самом высоком уровне достоверности (99,9%), значения корреляционной связи (табл. 6). Такие же корреляции в пределах осевого побега отмечены между длиной стебля и длиной первой верхушечной многолисточки (L_2 и L_4). Довольно высоки связи между самими составляющими осевого побега: длиной осевого побега и длиной стебля (L_1 и L_2), длиной осевого побега с длиной первой верхушечной многолисточки (L_1 и L_4), а также длиной осевого побега и длиной верхнего междоузлия (L_1 и L_5). Высокие величины корреляционной связи наблюдаются между длиной растения (L) и средней длиной междоузлия (L_6), от числа и размера которых, главным образом, зависит длина надземной части самого растения. При этом показатели силы и тесноты связи длины осевого побега (L_1) с длиной стебля (L_2) максимальны и существенны на самом высоком уровне достоверности. Однако значимые корреляционные связи длины корня (L_3) с таковой осевого побега (L_1), стебля (L_2) и первой верхушечной многолисточкой (L_4) весьма редки, и в преобладающем большинстве слу-

чаев они носят случайный характер. Рассматриваемым размерным признакам в условиях верхней границы испытания – 1950 м высоты над ур. м. свойственны или довольно низкие показатели корреляционной связи, или они носят также случайный характер.

Таблица 6. Сравнительная оценка корреляционной зависимости (r_{xy}) размерных признаков объединенных выборок ($N = 150$) от высотных уровней произрастания *N. sativa* ($df = n - 2 = 148$)

Выборки	r_{xy} между признаками										
	L и L ₁	L и L ₂	L и L ₃	L и L ₄	L и L ₅	L и L ₆	L ₁ и L ₂	L ₁ и L ₃	L ₁ и L ₄	L ₁ и L ₅	L ₂ и L ₄
100	88***	89***	33***	31***	45***	67***	97***	–	27**	44***	27**
1100	87***	86***	49***	36***	61***	64***	99***	16*	34***	54***	29**
1650	76***	77***	58***	37***	46***	62***	99***	19*	45***	50***	42***
1950	69***	73***	32***	27**	40***	–	93***	–	36***	48***	28**
Σ	85***	86***	38***	41***	45***	51***	98***	–	43***	42***	40***

Примечание: df – число степеней свободы. Коэффициенты корреляции r_{xy} приведены в виде первых двух знаков после запятой. Прочерк означает отсутствие существенной связи. * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Таблица 7. Результаты однофакторного дисперсионного и регрессионного анализов показателей ростовых признаков объединенной выборки *N. sativa* на разных высотных уровнях

Признаки	F(3)	h^2	r_{xy}	r^2	r^2 от h^2
L	58,207***	20,5	–0,379	14,4***	70,2
L ₁	118,358***	31,2	–0,502	25,2***	80,8
L ₂	113,433***	29,2	–0,477	22,7***	77,8
L ₃	4,606**	2,3	–	–	–
L ₄	41,777***	21,0	–0,257	6,6***	31,4
L ₅	15,430***	7,4	–	–	–
L ₁ /L ₃	46,164***	18,5	0,081	0,7*	3,8
D ₁	163,540***	48,3	–0,086	0,7*	1,5
D ₂	169,375***	49,6	–0,244	6,0***	12,1

Примечание: F – критерий Фишера. В скобках (df) указано число степеней свободы; h^2 – сила влияния фактора; r^2 – коэффициент детерминации; r_{xy} – коэффициент корреляции между высотным экоклинном и признаком. * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

Результаты проведенного однофакторного дисперсионного анализа показали, что на изменчивость почти всех рассматриваемых здесь размерных признаков существенное влияние оказывает высота над уровнем моря (табл. 7). Однако компонен-

ты дисперсии этого фактора для разных признаков не одинаковы. В то же время показатели F-критерия Фишера длины растения в целом (L) почти в 2 раза уступают таковым длины побега (L_1) и стебля (L_2), у которых эти значения достаточно сходны между собой. Кроме того, компоненты дисперсии взаимозависимых линейных признаков – длины растения в целом (L), осевого побега (L_1) и стебля (L_2) различаются незначительно, хотя влияние учтенного фактора на изменчивость длины корня (L_3) сравнительно малосущественное. В то же время влияние условий места произрастания на вариабельность длины первой верхушечной многолиственной (L_4) выше в 2,8 раза, чем влияние на длину верхнего междоузлия (L_5). Высотный фактор значительно влияет также на изменчивость отношения показателя длины осевого побега к длине корня (L_1/L_3). Сравнительно близки показатели доли влияния данного фактора и на вариабельность сходных признаков – толщины стебля (D_1) и корня (D_2).

В результате проведенного регрессионного анализа выяснилось, что большая часть изменчивости, связанная с условиями произрастания, определяется высотным экоклинном, равным 1850 м ($\Delta h = 1950 - 100$). Так, например, по длине растения (L) из 20,5% компонента дисперсии h^2 коэффициент детерминации (r^2) составляет 14,4%, т.е. 70,2% изменчивости связано с высотным уровнем и только 29,8% определяется другими, не учтенными нами, факторами. Таким образом, значительно высока доля (70–80%) влияния высотного экоклина на изменчивость взаимосвязанных размерных признаков – длины растения в целом (L), осевого побега (L_1) и стебля (L_2) этой культуры в условиях Дагестана. Довольно высока (31,4%) также доля влияния этого комплексного высотного градиента на вариабельность длины первой верхушечной многолиственной (L_4). Влияние учтенного экоклина на изменчивость относительного признака – соотношения длины надземной части – осевого побега подземной – длины корня (L_1/L_3) и средней длины междоузлия (L_6) незначительное. Существенно влияет высотный градиент также на вариабельность толщины стебля (D_1) и корня (D_2).

В то же время влияние высотной разницы (градиента) на вариабельность длины верхнего междоузлия (L_5) и длины корня (L_3) незначительно и носит случайный характер. При этом между размерными признаками и высотным экоклинном отмечены существенные значения отрицательной корреляционной связи. Иначе говоря, с увеличением высотного градиента от 100 до 1950 м размеры этих признаков уменьшаются. Исключение составляет относительный признак – соотношение длины надземной части – осевого побега к подземной составляющей – длины корня (L_1/L_3), для которого отмечена, хотя и незначительная, но положительная корреляционная связь.

Заключение

Впервые в разных почвенно-климатических условиях равнинного (окрестности г. Махачкалы) и горного (Цудахарская и Гунибская экспериментальные базы Горного ботанического сада) Дагестана в течение трех лет с учетом сроков хранения семян проведены посеы семян пяти образцов *N. sativa*. Семенной материал получен преимущественно из стран арабского мира, где, главным образом, этот вид в последнее время получил достаточно широкое распространение и применение.

Образцы оценены по относительной изменчивости и размаху показателей признаков вегетативной и генеративной сферы, различия между средними показателями учтенных признаков определены по *t*-критерию Стьюдента. Выявлены как достоверные, так и недостоверные положительные и отрицательные корреляционные связи, которые интерпретированы с точки зрения их закономерности или случайности.

Отмечено, что на изменчивость почти всех учтенных размерных признаков существенное влияние оказывают разнообразные почвенно-климатические условия разновысотных уровней. Однако сам высотный экоклин, равный 1850 м, берет на себя не всю изменчивость, а только ее часть. Более 70% вариабельности длины растения, осевого побега и стебля связано с высотным экоклинном при отсутствии существенного влияния данного учтенного фактора на изменчивость длины корня и верхнего междоузлия. На вариабельность остальных учтенных признаков высота над уровнем моря влияет незначительно.

В результате регрессионного анализа выяснено существенное отрицательное влияние высотной разницы произрастания растений на изменчивость рассматриваемых здесь линейных признаков. Зависимость относительного признака – соотношения длины надземной части к длине подземной части при этом снижается, т.е. с высотой над уровнем моря размеры надземной части растения снижаются значительно сильнее, чем размеры его подземной части.

ЛИТЕРАТУРА

1. Магомедмирзаев А.М., Магомедмирзаев М.М. Некоторые аспекты изучения адаптивных стратегий в связи с интродукцией растений (аналитический обзор) // Интродукционные ресурсы горного растениеводства. Махачкала, 1996. С. 111–119.
2. Драгавцев В.А., Острикова В.М. Клинальные модели растительных популяций и метод оценки уровней механизма акклиматизации // Генетика. 1966. Т. 2, № 3. С. 34–44.
3. Синская Е.Н. Учение о виде и таксонах (конспект лекций). Л.: Сельхозиздат, 1961. 48 с.
4. Особенности проявления межпопуляционной дифференциации по признакам семян и проростков у бобовых трав в горных экосистемах / А.М. Мусаев, М.М. Магомедмирзаев, А.Д. Хабибов, М.Д. Дибиров // Вестн. Даг. науч. центра. 2000. № 7. С. 60–67.
5. Jolls C.L. Phenotypic patterns of variation 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.
6. Флора СССР. Т. VII. М.; Л.: АН СССР, 1937. С. 62–73.
7. Гроссгейм А.А. Определитель растений Кавказа, М.: Сов. наука, 1949. 376 с.
8. Муртазалиев Р.А. Конспект флоры Дагестана. Т. I. Махачкала. Изд. дом «Эпоха», 2009. 320 (67) с.
9. Ахмад Сакр. Книга об исцелении. М.; СПб.: Диля, 2008. С. 134–136.
10. Сокольский И.Н. Растения из Садов Священного Корана. М.: Изд. группа «Сад», 2008. 376 с.
11. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства Magnoliaceae – *Limonaceae*. Л., 1985. 460 с.

12. Большая Советская энциклопедия. Второе изд. М.: Гос. науч. изд-во «БСЭ», 1957. С. 197–198.
13. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. М.: Наука, 1983. 256 с.
14. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
15. Плохинский Н.А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 364 с.
16. Амирова Л.А., Гаджиев М.И., Хабибов А.Д. Сравнительный анализ структуры изменчивости весовых признаков *Nigella sativa* L. при интродукции в контрастных условиях Дагестана // Вестн. Даг. науч. центра. 2014. № 55. С. 48–56.
17. Хабибов А.Д., Амирова Л.А., Гаджиев М.И. Сравнительный анализ структуры изменчивости морфологических признаков *Nigella sativa* L. в условиях Дагестана // Вестн. Даг. гос. ун-та. Сер. 1. Естеств. науки. 2017. Т. 32, вып. 4. С. 91–99.

Поступила в редакцию 14.03.2018 г.

Принята к печати 26.09.2018 г.