

DOI 10.31029/vestdnc94/5

УДК 581.5:58.006:581.41.64 (470:67)

**ОЦЕНКА РОЛИ ВЫСОТНОГО ФАКТОРА В ВАРИАБЕЛЬНОСТИ
ПРИЗНАКОВ АДАПТИВНОЙ СТРАТЕГИИ *NIGELLA SATIVA* L.
ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В ДАГЕСТАНЕ**

А. Д. Хабибов¹, ORCID: 0000-0001-8904-4488

М. И. Гаджиев², ORCID: 0009-0006-8994-5271

¹Горный ботанический сад Дагестанского федерального
исследовательского центра РАН, Махачкала, Россия

²Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

**ASSESSMENT OF THE ROLE OF THE ALTITUDINAL FACTOR
IN THE VARIABILITY OF THE TRAITS OF THE ADAPTIVE STRATEGY
OF *NIGELLA SATIVA* L. DURING INTRODUCTION IN DAGHESTAN**

A. D. Khabibov¹, ORCID: 0000-0001-8904-4488

M. I. Gadzhiev², ORCID: 0009-0006-8994-5271

¹Mountain Botanical Garden of the Daghestan Federal
Research Centre of RAS, Makhachkala, Russia

²Daghestan State University, Makhachkala, Russia

Аннотация. Впервые в условиях Дагестана проведены сравнительные интродукционные исследования на различных высотных уровнях экспериментальных баз Горного ботанического сада ДФИЦ РАН (50, 1100 и 1780 м высоты над ур. м.) травянистого монокарпика из Эфиопии – *Nigella sativa* L. В последнее время это растение получило широкое распространение и применение, особенно в народной медицине. Из разновысотных участков наиболее благоприятными оказались средневысотные почвенно-климатические условия – 1100 м высоты над ур. м., где растения имеют самые высокие значения средних размеров морфологических и весовых признаков. По относительной вариабельности и размаху вариант выделены наиболее пластичные и стабильные признаки. По мере возрастания высотного уровня: 50 → 1100 → 1780 м характерно уменьшение относительной изменчивости для одних признаков и увеличение для других. Преобладающее большинство (72,8%) корреляционных связей весовых признаков разновысотных выборок не достоверны и носят случайный характер. По результатам дисперсионного и регрессионного анализов выявлена роль и дана оценка влияния комплексного высотного фактора на структуру изменчивости признаков, являющихся главными показателями адаптивной (репродуктивной) стратегии. Отмечено, что на изменчивость почти всех учетных весовых признаков, за исключением эффективности репродуктивного усилия главного соцветия и всех плодов, существенное влияние оказывают разнообразные почвенно-климатические условия разновысотных уровней. Однако достоверное влияние высотного градиента, составляющего 1730 м (1780-50), установлено только для двух показателей: репродуктивного усилия, «цены» потомка.

Abstract. The comparative introduction studies of herbaceous monocarpic from Ethiopia *Nigella sativa* L. have been conducted at various altitude levels of the experimental bases of the Mountain Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences (50, 1100 and 1780 m above sea level) for the first time in Daghestan. Recently, this plant has become widespread and used especially in folk medicine. It is found that the most favorable sites of different heights are the average altitude soil-climatic conditions – 1100 m above sea level where plants have the highest values of average morphological and weight characteristics. According to the relative variability and range of the variant, the most plastic and stable signs have been identified. As the altitude level increases: 50 → 1100 → 1780 m, a decrease in relative variability is characteristic for some features and an increase for others. The overwhelming majority (72,8%) of the correlations of weight characteristics of samples in different heights are not reliable and random by nature. Based on the results of variance and regression analyses, the role and influence of the complex altitudinal factor on the structure of variability of traits, which are primarily the main indicators of the adaptive (reproductive) strategy, have been identified and assessed. It is found that the variability of almost all of the weight characteristics taken into account, with the exception of the efficiency of the reproductive effort of the main inflorescence and all fruits, is significantly influenced by various soil and climatic conditions at different altitude levels. However, a significant influence of high level gradient of 1730 m (1780-50), is detected only for two indicators: reproductive effort, the “price” of the offspring.

Ключевые слова: *Nigella sativa* L., весовые признаки, показатели адаптивной стратегии, средние значения, изменчивость, корреляции, компонента дисперсии, коэффициент детерминации.

Keywords: *Nigella sativa* L., weight characteristics, indicators of adaptive strategy, average values, variability, correlations, variance component, coefficient of determination.

Под «адаптивными или репродуктивными стратегиями» растений, которые входят в современную биологию как одно из важнейших понятий эволюционной и популяционной биологии, в целом понимают совокупность приспособлений, обеспечивающих воспроизведение потомства [1–6]. Кроме того,

каждое растение через изменения признаков или свойств, его составляющих, к конкретным условиям адаптируется по-своему. Признаки или свойства, влияющие в какой-то степени на репродукцию, на наш взгляд, являются показателями генеративной сферы или адаптивной (репродуктивной) стратегии. Для характеристики стратегических направлений в настоящее время используется понятие «репродуктивное усилие», которое является главным показателем адаптивной или репродуктивной стратегии и показывает вклад вещественно-энергетических ресурсов организма в воспроизводство потомства: чем больше этот вклад, тем ближе соответствующий вид к г-стратегии [7]. Особый интерес в этом направлении представляет показатель, названный авторами [8] «эффективностью репродуктивного усилия». Она показывает отношение массы зрелых семян на побег к массе плодущих кистей на побег и др. Важным показателем одновременно является и «цена» потомка, определяемая долей (в %) массы отдельного семени от надземной биомассы растения [9]. Среди ботанических исследований сходное представление о способах поддержания жизни растений разных видов содержится в работе Дж. Маклиода [цит. по: 2, 3]. Растения по способу выживания им были разделены на растения – «капиталисты», тратящие энергию в основном на образование многолетних тканей (древесных стволов, корневищ, клубней и т.п.), и растения – «пролетарии», энергия которых направляется на образование семян и размножение.

Настоящая работа посвящена оценке роли совокупного высотного фактора в вариабельности некоторых весовых признаков адаптивной стратегии чернушки посевной при интродукции на различных высотных (50, 1100 и 1780 м над ур. м.) уровнях экспериментальных баз Горного ботанического сада ДФИЦ РАН.

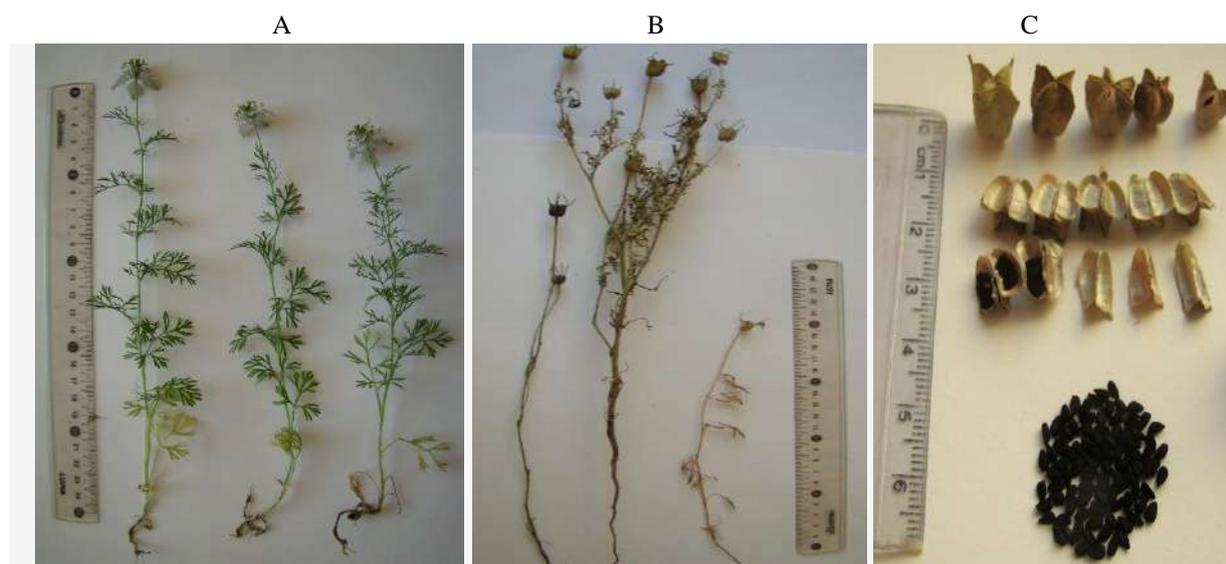


Рис. 1. *N. sativa*: общий вид цветущих (А) и плодоносящих (В) особей. С – семена и плоды

Чернушка посевная, или ч. обыкновенная – *Nigella sativa* L. (1762) (народное название «черный тмин») из семейства лютиковые (*Ranunculaceae* Juss.) является однолетним травянистым монокарпическим медоносным растением с прямым, ветвистым, ребристым, слабоопушенным стеблем высотой 20–50 см (рис. 1). Крупные одиночные цветки его снабжены беловатыми, бледно-голубыми, светло-синими или зеленоватыми лепестками. Этот род *Nigella* L. насчитывает около 20 видов, которые являются однолетними растениями. Из них в бывшем СССР описано 11, для Кавказа – 6 и для Северного Кавказа и Дагестана – 2 [10, 11]. В природных условиях Дагестана *N. sativa* не отмечена [12]. Плоды – многолистовки содержат до 300 и более черных клиновидных граненых семян. В плоде колеблется в пределах от 2 до 8 листовок, и в выборках преобладают плоды с пятью листовками. В них клиновидные семена расположены острым концом к середине. Для этой культуры характерно надземное прорастание и детерминированный, ограниченный рост. После образования и формирования первого верхнего центрального генеративного органа (цветка или соцветия) главный верхушечный побег прекращает рост. При весьма благоприятных условиях верхние, особенно ближайшие боковые, побеги продолжают расти, цвести и плодоносить после и дальше [13–15].

Весьма велико, особенно в арабском мире, значение данного травянистого однолетнего чудодейственного многоцелевого использования культивара, который стал своего рода панацеей, поскольку хадис самого Пророка ﷺ гласит: «В черном тмине – излечение от любой болезни, кроме смерти» (аль-Бухари, Муслим). *N. sativa* является пока единственной таксономической и систематической флористической единицей в мире, по последним результатам исследований рекомендованной в лечении коронавирусной инфекции [16]. Согласно результатам исследований (Австралийский католический технологический университет – ACU) содержащее масла из семян черного тмина – тимохинон способен связываться с S-белком коронавируса и препятствовать развитию легочной инфекции. Данное активное вещество из черного тмина также способно блокировать «цитокиновый шторм», который возникает у тяжело больных пациентов, госпитализированных с COVID-19. Специалисты также выявили и другие полезные свойства тимохинона, являющегося активным компонентом черного тмина. После этого открытия данный культивар получил известность и всенародное признание. Данный вид также является перспективным пряным растением, которое успешно может применяться и в пищевой промышленности [15, 17].

Мелкие черные семена этого вида известны в арабском мире под названием «хабба барака», что означает в арабском языке «дар божий», «сокровище Востока», «постоянное и непрерывно ниспосылаемое благо» [18; 19, с. 192]. На русском языке это растение имеет много названий. Из-за своеобразного внешнего вида растения его еще называют «девица в зелени», «дева в лесу», «простоволосая невеста», «дьявол в кустах» и др.

Материал и методика

На террасированных участках северной экспозиции склона Цудахарской (1100 м) и Гунибской (1780 м) экспериментальных баз Горного ботанического сада ДФИЦ РАН (далее – ЦЭБ и ГЭБ) и в окрестностях г. Махачкалы (50 м высоты над ур. м.) по единой и сходной методике проводили посевы семян (3×100 шт.) одного и того же эфиопского образца *N. sativa*, который обладает наиболее высокими целебными качествами и свойствами. Сроки проведения посевов семян и сбора растений в каждом отдельном пункте и характеристика районов интродукционных испытаний данного образца этой культуры представлены в табл. 1.

Таблица 1. Районы и характеристика мест посева семян и сбора выборок *N. sativa* в условиях Дагестана

Дата		Районы			Экологические факторы		Координаты	
посева семян	сбора растений	естественно-исторический	географический	административный	экспозиция склона	высота над ур. м. (м)	в. д.	с. ш.
17.04.2018	17.07.2018	низменный	окр. Махачкалы	окр. г. Махачкалы	сев.	50	47° 22' 58,4"	42° 58' 00,4"
18.04.2018	09.08.2018	внутренне-горный	ЦЭБ	окр. с. Цудахар Левашинского района	сев.	1100	47° 09' 52,2"	42° 19' 29,7"
19.04.2018	28.09.2018	внутренне-горный	ГЭБ	окр. с. Верхний Гуниб Гунибского района	сев.	1780	46° 55' 18,6"	42° 23' 57,0"

После завершения фазы плодоношения у 10 максимально развитых растений каждого разновысотного образца этого культивара в лабораторных условиях учитывали следующие весовые (мг), размерные (мм) и числовые (шт.), а также индексные признаки: сухая масса растения (X), корня (x_1), генеративного побега (x_2), общая сухая масса всех плодов (x_3) и семян (x_4), стебля (x_5), репродуктивное усилие – Re (x_6), эффективность репродуктивного усилия для всех плодов – $Eff(Re)$ (x_7) и для главного соцветия – $Eff(Re)$ (x_8), сухая масса плодов (x_9) и семян с главной – центральной многолисточкой (x_{10}), масса семени (x_{11}), «цена» потомка (x_{12}), сухая масса плодов (x_{13}) и семян в главном соцветии (x_{14}), масса ста семян – МСС (x_{17}), сухая масса «створок» многолисточкой (x_{18}), сухая масса створок плодов с боковых ветвей (x_{21}) и

эффективность репродуктивного усилия для плодов с боковых ветвей – Eff (Re) (x_{22}). В результате суммарной статистики были получены средние статистические характеристики и другие показатели. В настоящей работе проанализированы преимущественно только результаты корреляционного, дисперсионного и регрессионного анализов [20, 21]. Однако этим анализам не подвергали те признаки этой группы, которые были представлены не на всех вариантах эксперимента целиком или в кратном отношении, а также по каким-нибудь другим причинам были не учтены. Компоненты дисперсии определяли по Н.А. Плохинскому [22]. Выяснена и оценена роль высотного градиента в вариабельности каждого рассматриваемого здесь весового признака. При проведении расчетов использовались ПСП Statgraf version 3.0. Shareware, система анализа данных Statistica 5.5.

Работа выполнена на популяционном уровне, и этот популяционный подход в последнее время нашел широкое применение и в других областях, особенно в исследованиях процессов морфогенеза [9]. Определенные результаты структуры вариабельности трехгодичного (2009–2011) материала размерных признаков других образцов из стран Ближнего Востока, Африки и Кавказа этого вида в этих же разновысотных условиях Дагестана нами были сообщены и ранее [23].

Результаты и их обсуждение

Как в области химии (закон Д.И. Менделеева), так и в биологической науке чрезвычайно велика и весьма важна и бесценна роль физических величин – весовых признаков. В обеих науках они выступают определяющими показателями, поскольку и в биологии «...многие и особенно основные функции организмов – скорости обмена, питания, роста, экскреции, количество потомков связаны с массой организмов» [24, с. 132]. Весовые признаки наряду с другими морфологическими (числовыми и размерными) показателями одновременно являются весьма значимыми, «...поскольку число и размер – это атрибуты урожая и мерило успеха селекционных и агротехнических программ» [25, с. 4]. К тому же для этих признаков характерен в 2–3 раза больший уровень изменчивости, чем для размерных величин [26]. С ними связано вообще понятие продуктивности и урожайности. Именно, прямо или косвенно, с весовыми признаками связаны главные показатели адаптивной (репродуктивной) стратегии, поскольку в зависимости от способа рационального использования «бюджета времени, вещества и энергии» или лимитирующего ресурса были выделены три типа стратегии [27–29]. Этих качеств не лишены и весовые показатели *N. sativa* преимущественно адаптивной (репродуктивной) стратегии.

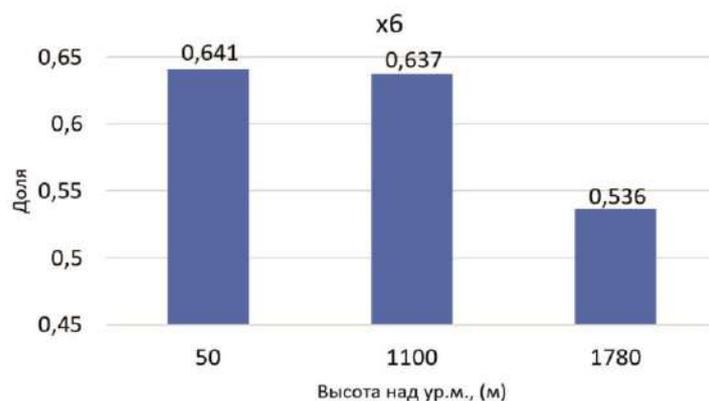


Рис. 2. Спад средних показателей репродуктивного усилия (x_6) у *N. sativa* по мере увеличения высоты над ур. м.

При сравнительном анализе по высотному фактору учтенных весовых признаков данной культуры выяснилось, что максимальные средние значения их наблюдаются в условиях ЦЭБ (1100 м высоты над ур. м.), где отмечены наиболее благоприятные условия для ее произрастания. Однако для относительных весовых признаков выявлены иные качества. Так, у главного показателя адаптивной стратегии – репродуктивного усилия (x_6) средние величины его уменьшаются по мере возрастания высоты над уровнем моря (рис. 2). В то же время значения коэффициентов вариации эффективности репродуктивного усилия для всех плодов (x_7) и главного верхнего центрального соцветия (x_8) также уменьшаются по тому же

направлению, соответственно (рис. 3). При этом максимальные средние значения эффективности репродуктивного усилия для всех плодов (x_7) на растении отмечены в условиях ГЭБ (1780 м), а для такового верхнего главного (0,656) соцветия (x_8) – на участке ЦЭБ (1100 м), при одинаковых (0,621) и сходных минимальных показателях обоих признаков в Низменном Дагестане (50 м высоты над ур. м.). Однако для относительной изменчивости другой составляющей части многолисточка – сухой массы «створок» или «шелухи» плода (x_{18}) характерна иная тенденция, и здесь отмечено возрастание относительной изменчивости с увеличением учетного комплексного или совокупного высотного фактора: (50) 52,4 → (1100) 62,9 → (1780 м) 71,1%.

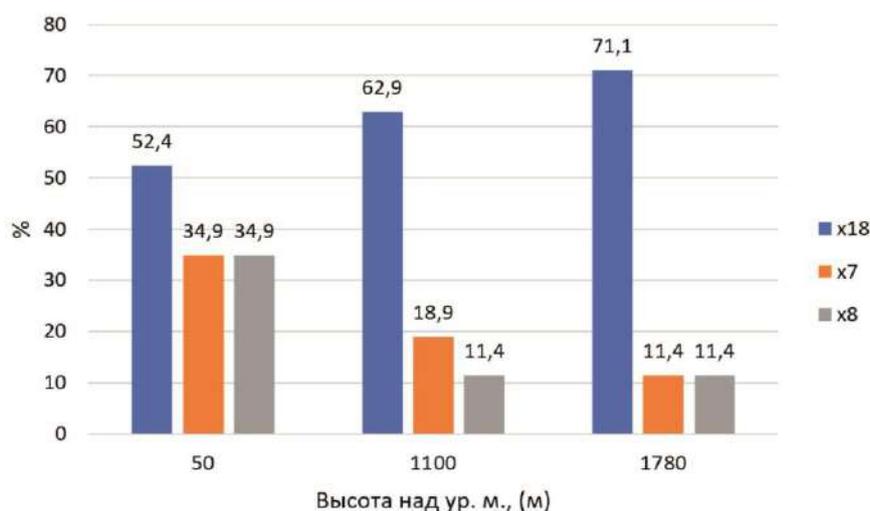


Рис. 3. Тенденция относительной изменчивости: сухой массы «створок» (x_{18}) и эффективности репродуктивного усилия для всех плодов (x_7) и главного верхнего центрального соцветия (x_8) по высотному фактору

В то же время максимальные средние значения общей сухой массы всех плодов (x_3) и семян (x_4), а также сухой массы плодов (x_9) и семян (x_{10}) с главного верхушечного центрального плода на растении отмечены в условиях ЦЭБ (1100 м высоты над ур. м.). Здесь наблюдаются, как и указывалось выше, наиболее благоприятные условия произрастания и наибольшие показатели продуктивности и урожайности этой культуры. Кроме того, для этих всех четырех весовых признаков (x_3 , x_4 , x_9 и x_{10}) отмечена и тенденция к уменьшению величин относительной изменчивости по мере увеличения высотного уровня (рис. 4).

Однако и в сравнительно благоприятных условиях ЦЭБ (1100 м высоты над ур. м.) сухая масса плодов (x_9) и семян (x_{10}) с главного верхнего центрального плода в 3,6 (987,7/271,5) и 3,7 (652,0/178,6) раза превышают таковые (x_{13} и x_{14}) с боковых плодов, соответственно. Кроме того, у этих же признаков (x_3 , x_4 , x_9 и x_{10}) продуктивности между высотным фактором и коэффициентом вариации выявлены достаточно высокие показатели отрицательной корреляционной связи (–0,965, –0,988, –0,917 и –0,999*, соответственно, при $df = 1$) [20].

В то же время в среднегорных условиях ЦЭБ (1100 м высоты над ур. м.) для массы семени (x_{11}) характерны как максимальное среднее значение (2,684 мг), так и минимальная величина (11,2%) относительной изменчивости, а «цене» потомка (x_{12}), наоборот, присущи наименьшее среднее значение (0,307) и наибольший показатель (75,7%) коэффициента вариации. Этого можно было ожидать, поскольку в сравнительно благоприятных условиях ЦЭБ (1100 м высоты над ур. м.) семена, как и все составляющие растения, в первую очередь набирают массу, становятся более развитыми и крупными, чем таковые на крайних высотных отметках. В этих же наиболее благоприятных условиях ЦЭБ растения *N. sativa* набирают значительную вегетативную массу, где доля одного семени или «цены» потомка (x_{12}) будет незначительной, и с набором особенно этой массы растения и его составляющих процент веса семени (x_{12}) будет сокращаться. Кроме того, весовой признак генеративной сферы масса ста семян – МСС (x_{17}), для учета которой во всех трех разновысотных выборках подбирали только целые и здоровые семена, имеет минимальные значения коэффициента вариации, и они колеблются незначительно, в пределах от 0,9 до 5,2%.

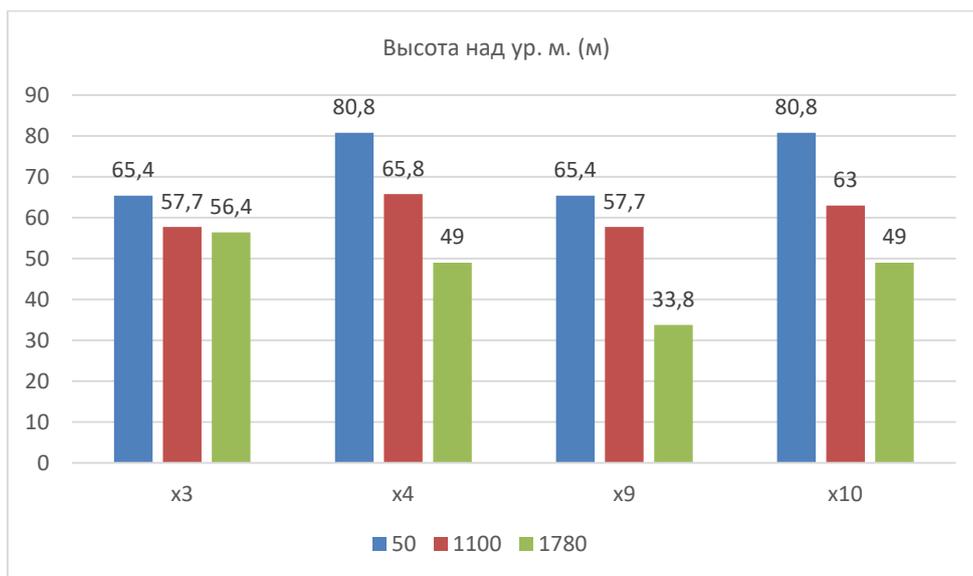


Рис. 4. Тенденция уменьшения показателей коэффициентов вариации: общей сухой массы всех плодов (x3) и семян (x4), а также сухой массы плодов (x9) и семян (x10) с главного центрального плода (многолисточка) *N. sativa* по мере возрастания высоты над ур. м.

Совсем иная картина наблюдается для весовых признаков вегетативной и вегетативно-генеративной сферы: сухой массы растения (X), корня (x1), генеративного побега (x2) и стебля (x5), которые отличаются сравнительно меньшим, слабым контролем генотипа и, соответственно, высокой вариабельностью. Максимальные средние значения (рис. 5А) и показатели относительной изменчивости (рис. 5Б) эти четыре признака имеют в условиях ЦЭБ (1100 м высоты над ур. м.). Здесь, как выше было отмечено, выявлены также наиболее благоприятные условия для этого интродуцента эфиопской репродукции. Однако для соотношения (x2/x1) сухой массы надземной части – генеративного побега (x2) к подземной таковой – корня (x1) выявлена тенденция сокращения его по мере возрастания высотного уровня (рис. 5В).

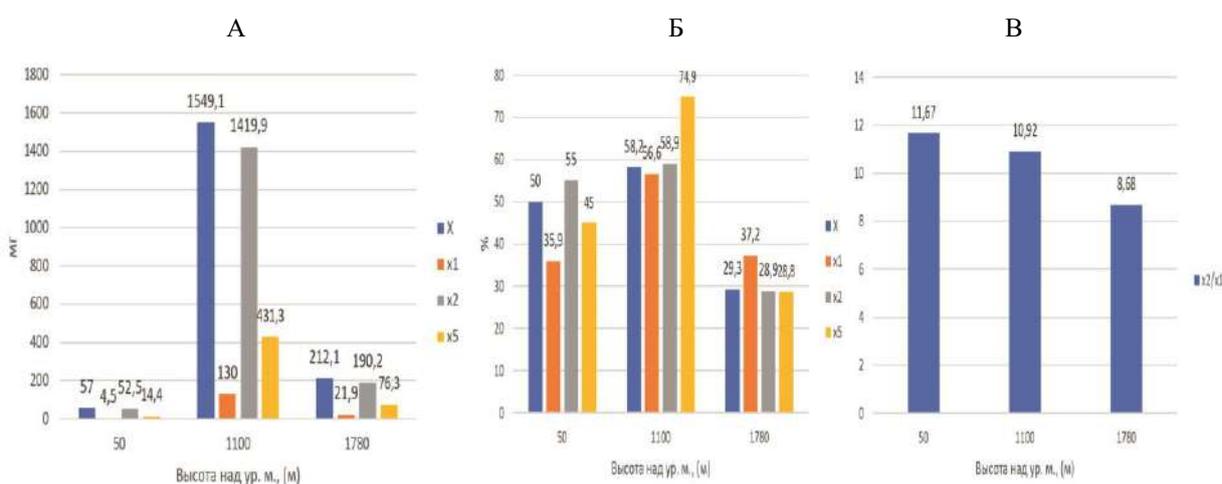


Рис. 5. *N. sativa*: А – средние показатели и Б – значения относительной изменчивости разновысотных выборок; В – убывание соотношения (x2/x1) сухой массы надземной части – генеративного побега (x2) к подземной таковой – корня (x1) по мере возрастания высотного уровня

В результате проведенного корреляционного анализа выяснилось, что преобладающее большинство (72,8%) корреляционных связей этих учетных весовых признаков разновысотных выборок не достоверны и носят случайный характер (табл. 2). Из 147 вариантов сравнения между признаками растений с

трех высотных уровней только в 40 (27,2%) случаях отмечены существенные корреляции. Из этих связей максимальное число – 10 (10,9%) характерно для растений с высоты 50 м над ур. м., где наблюдаются наиболее жесткие почвенно-климатические условия. Две другие выборки с высот 1100 и 1780 м имеют почти равное число – 11 и 13, или 7,5 и 8,8% существенных корреляционных связей соответственно. Больше всего (19) положительные достоверные корреляционные связи выявлены между главными показателями адаптивной стратегии – эффективностью репродуктивного усилия для всех плодов (x_7) и репродуктивным усилием (x_6) и другими учтенными признаками. Однако «цена» потомка (x_{12}) в 12 случаях с другими восемью учтенными признаками с разных высот особенно вегетативной сферы – с сухой массой растения (X), корня (x_1), генеративного побега (x_2) и стебля (x_5) преимущественно в условиях 1780 м высотного уровня имеет достоверные значения отрицательной корреляционной связи. Кроме того, между массой семени (x_{11}) и другими весовыми признаками преимущественно вегетативной сферы в 7 случаях в условиях ЦЭБ (1100 м высоты над ур. м.) выявлены существенные, хотя с преобладанием на 95,0%-ном уровне достоверности, корреляционные связи.

Таблица 2. Сравнительная характеристика корреляционных связей (r_{xy}) весовых признаков *N. sativa* при интродукции в условиях Дагестана по высотному фактору ($df = n - 2$). (При $df = 8$ табличные достоверные значения корреляционных связей: 0,64*; 0,74** и 0,84***)

Высота над ур. м. (М)	n	r_{xy} между признаками										
		x_6 и x_7	x_6 и x_8	x_6 и x_{11}	x_6 и x_{12}	x_6 и X	x_6 и x_1	x_6 и x_2	x_6 и x_3	x_6 и x_4	x_6 и x_5	x_6 и x_9
50	10	67*	69*	–	–	70*	–	72*	77**	84**	–	77**
1100	10	68*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1780	10	–	–	–	–	–	–	–	–	67*	–	–
r_{xy} между признаками												
Высота над ур. м. (М)	x_6 и x_{10}	x_7 и x_8	x_7 и x_{11}	x_7 и x_{12}	x_7 и X	x_7 и x_1	x_7 и x_2	x_7 и x_3	x_7 и x_4	x_7 и x_5	x_7 и x_9	x_7 и x_{10}
50	84**	99***	–	–	–	–	–	–	65*	–	65*	–
1100	–	–	–	–	–	–	–	64*	70*	–	63*	–
1780	67*	99***	–	65*	–	–	–	–	–	–	–	–
r_{xy} между признаками												
Высота над ур. м. (М)	x_8 и x_{11}	x_8 и x_{12}	x_8 и X	x_8 и x_1	x_8 и x_2	x_8 и x_3	x_8 и x_4	x_8 и x_5	x_8 и x_9	x_{11} и x_{12}	x_{11} и X	x_{11} и x_1
50	–	–	–	–	–	–	65*	–	–	–	–	–
1100	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	67*	–
1780	–	65*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
r_{xy} между признаками												
Высота над ур. м. (М)	x_{11} и x_2	x_{11} и x_3	x_{11} и x_4	x_{11} и x_5	x_{11} и x_9	x_{11} и x_{10}	x_{12} и X	x_{12} и x_1	x_{12} и x_2	x_{12} и x_3	x_{12} и x_4	x_{12} и x_5
50	–	–	–	–	–	–	–67*	–79*	–64*	–	–	–77*
1100	67*	68*	71*	70*	68*	73*	–	–	–	–	–	–
1780	–	–	–	–	–	–	–90***	–71*	–91***	–78**	–73*	–84**
r_{xy} между признаками												
Высота над ур. м. (М)	x_{12} и x_9	x_{12} и x_{10}										
50	–	–										
1100	–	–										
1780	–85***	–73*										

Примечание: n – объем выборки; df – число степеней свободы. Значения коэффициентов корреляции (r_{xy}) приведены в виде первых двух знаков после запятой. Проверк означает отсутствие существенной связи. * – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

В результате проведенного однофакторного (высота над ур. м.) дисперсионного анализа выяснилось, что этот комплексный и совокупный фактор существенно, на самом высоком (99,9%) уровне достоверности, влияет на вариабельность преобладающего большинства учтенных весовых признаков *N. sativa* (табл. 3). При этом на изменчивость сухой массы стебля (x_5) разнообразные почвенно-климатические условия высотных отметок экспериментальных баз Горного ботанического сада ДФИЦ РАН влияют на 99, а на вариабельность репродуктивного усилия (x_6) незначительно – на 95%-ном уровне достоверности. Исключение составляют два главных показателя адаптивной стратегии – эффективность репродуктивного усилия для всех плодов (x_7) и для главной – центральной многолисточки (x_8). На изменчивость этих двух индексных признаков (x_7 и x_8) сопряженный высотный фактор существенного влияния не оказывает, и оно носит случайный характер.

Таблица 3. Результаты однофакторного (высота над ур. м.) дисперсионного анализа весовых признаков растений *N. sativa* в условиях Дагестана

Признаки	SS	mS	F(2)	h ² , %
X	13459958	66729979,0	24,692***	64,7
x ₁	92557,400	46278,700	25,286***	65,2
x ₂	11322507	5661253,4	24,212***	64,2
x ₃	5665660,9	2832830,4	26,001***	65,8
x ₄	2464399,3	1232199,6	19,907***	59,6
x ₅	313901,07	156950,53	11,977**	47,0
x ₆	0,0703229	0,0351614	4,042*	23,0
x ₇	–	–	–	–
x ₈	–	–	–	–
x ₉	5665660,9	2832860,4	26,001***	65,8
x ₁₀	2545952,6	1272976,3	21,788***	61,7
x ₁₁	6,6459885	3,3229942	25,217***	65,1
x ₁₂	49,910747	24,955373	27,913***	67,4

Примечание: Здесь и в табл. 4: SS – среднее квадратичное отклонение; mS – дисперсия; F – критерий Фишера. В скобках (df) указано число степеней свободы. h² – сила влияния фактора, %. Прочерк означает отсутствие достоверного влияния фактора. * – P < 0,05; ** – P < 0,01; *** – P < 0,001.

Однако результаты регрессионного анализа по высотному градиенту показали, что сама высотная разница, равная 1730 (1780-50) м, достоверного влияния на вариабельность преобладающего большинства учтенных весовых признаков, за исключением двух величин (x_6 и x_{12}), этой культуры не оказывает (табл. 4). Наибольшее и значимое влияние ($r^2 = 45,5\%$), на самом высоком 99,9%-ном уровне достоверности, высотный градиент оказывает на изменчивость «цены» потомка (x_{12}). С увеличением высотной разницы на 1730 м «цена» потомка (x_{12}) – доли (%) массы семени в общем весе растения в целом уменьшается и между ними отмечено существенное значение ($r_{xy} = -0,674^{***}$) отрицательной корреляционной связи. Как и отмечалось выше, аналогичный же, хотя и не существенный, но довольно высокий отрицательный показатель коэффициента корреляции ($-0,821$) нами был получен между высотным уровнем и средними значениями этого признака (x_{12}). Такая же отрицательная, но слабо выраженная (95,0%) корреляционная связь ($r_{xy} = -0,392^*$) с высотным градиентом характерна и для главного показателя адаптивной стратегии – репродуктивного усилия (x_6), у которого коэффициент детерминации равен 15,4%. Для этого признака также выявлено значительно высокое значение отрицательной корреляционной связи ($r_{xy} = -0,818$) между средними значениями и высотным уровнем [20]. Однако значительная часть (67,5 и 67,0%) компоненты дисперсии «цены» потомка (x_{12}) и репродуктивного усилия (x_6) на себя берет высотная разница (1730 м). Более того, средние значения сухой массы плодов (x_9) и семян (x_{10}) с главной – верхушечной центральной многолисточкой в условиях ЦЭБ (1100 м высоты над ур. м.) значительно превышают таковые с боковых ветвей (x_{13}) и (x_{14}) и по t-критерию Стьюдента существенно различаются на 99,0%-ном уровне значимости, $t = 3,953^{**}$ и $t = 3,644^{**}$ (при $df = 18$), соответственно [20]. Однако различие массы «створок» с боковых ветвей (x_{21}) с таковой же с главной – центральной верхушечной многолисточкой (x_{18}) той же выборки по t-критерию Стьюдента не достоверно ($t = 1,108$) и носит случайный характер.

Таблица 4. Результаты регрессионного анализа (высотного градиента) весовых признаков растений *N. sativa* в условиях Дагестана

Признаки	SS = mS	F(1)	r ² , %	r _{xy}	r ² от h ² , %
X	–	–	–	–	–
X1	–	–	–	–	–
X2	–	–	–	–	–
X3	–	–	–	–	–
X4	–	–	–	–	–
X5	–	–	–	–	–
X6	0,470088	5,008	15,4*	–0,392	67,0
X7	–	–	–	–	–
X8	–	–	–	–	–
X9	–	–	–	–	–
X10	–	–	–	–	–
X11	–	–	–	–	–
X12	33,657340	23,331	45,5***	–0,674	67,5

Примечание: r² – коэффициент детерминации, в %; r_{xy} – коэффициент корреляции между фактором и признаком.

Заключение

Таким образом, впервые на террасированных разновысотных участках Равнинного (в окрестностях г. Махачкалы, 50 м) и Горного (на Цудахарской (1100 м) и Гунибской (1780 м над ур. м.) экспериментальных базах Горного ботанического сада ДФИЦ РАН) Дагестана в 2018 г. проводились сравнительные интродукционные исследования травянистого монокарпика из Эфиопии – *Nigella sativa* L. Данная культура в последнее время получила весьма широкое распространение и применение, особенно в народной медицине, после выявления его целебных качеств и свойств для лечения коронавируса.

Работа выполнена на популяционном уровне. Дана сравнительная оценка, выявлена и оценена роль влияния комплексного совокупного высотного фактора на структуру изменчивости каждого учетного весового и индексного признаков, являющихся главными показателями адаптивной (репродуктивной) стратегии. По относительной вариабельности и размаху вариант выделены наиболее пластичные и стабильные признаки сухой биомассы и индексных показателей. Так, весовые и индексные признаки вегетативной сферы, которые слабо контролируются генотипом, пластичны и имеют сравнительно высокие показатели изменчивости. А эти же признаки генеративной сферы, которые жестко контролируются генотипически, наоборот, более стабильны, и для них отмечена сравнительно слабая вариабельность. Установлено, что на изменчивость почти всех учетных весовых признаков существенно влияет экологический сложный фактор – высота над уровнем моря. В то же время на вариабельность сухой массы стебля разнообразные почвенно-климатические условия высотных отметок экспериментальных баз ГорБС ДФИЦ РАН влияют на 99, а на вариабельность репродуктивного усилия незначительно – на 95%-ном уровне достоверности. Исключение составляют два главных показателя адаптивной или репродуктивной стратегии: эффективность репродуктивного усилия для всех плодов и главной – центральной многолисточка. На изменчивость этих двух признаков разнообразные почвенно-климатические условия несхожих высотных уровней существенного влияния не оказывают, и оно носит случайный характер. Однако сам высотный экоклин, равный 1730 (1780-50) м, берет на себя долю изменчивости только двух показателей: репродуктивного усилия и «цены» потомка.

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. Миркин В.М. О типах эколого-ценотических стратегий у растений // Журнал общей биологии. 1983. Т. 44, № 5. С. 603–614.
3. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: Гилем, 2012. 488 с.

4. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Изд-во: Мир, 1981. 400 с.
5. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 488 с.
6. Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester etc.: Wiley, 1979. 222 p.
7. Марков М.В. Популяционная биология растений. Казань: Изд-во КГУ, 1986. 112 с.
8. Магомедмирзаев М.М., Гусейнова З.А. Об адаптивных стратегиях интродуцируемых видов окультуренной люцерны // Интродукционные ресурсы горного растениеводства. Махачкала, 1996. С. 120–132.
9. Онипченко В.Г., Гужова Г.А., Семенова Г.В., Работнова М.В. Популяционные стратегии альпийских растений Северо-Западного Кавказа // Экология популяций : сб. науч. ст. М.: Наука, 1991. С. 165–180.
10. Флора СССР : в 30 т. Т. VII. М.; Л.: АН СССР, 1937. С. 62–73.
11. Гроссгейм А.А. Определитель растений Кавказа. М.: Советская наука, 1949. 376 с.
12. Муртазалиев Р.А. Конспект флоры Дагестана. Т. I. Махачкала: Эпоха, 2009. 320 (67) с.
13. Шлаш М.С. Онтогенез и перспективы рационального использования чернушки посевной (*Nigella sativa* L.) в условиях Сирии. М., 2005. 36 с.
14. Ибн Мирзакарим ал-Карнакий. Черный тмин. *Nigella sativa*. Целебные свойства. Лекарственное и пряное растение в традициях Востока и Запада. М.; СПб.: Диля, 2010. 82 с.
15. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства Magnoliaceae – Limoniaceae. Л., 1985. 460 с.
16. Kaneez Fatima Shad, Wissam Soubra, Dennis John Cordato. The role of thymoquinone, a major constituent of *Nigella sativa*, in the treatment of inflammatory and infectious diseases // Clin Exp Pharmacol Physiol. 2021 Nov; 48(11):1445–1453.
17. Большая советская энциклопедия. 2-е изд. М.: Гос. науч. изд-во «БСЭ», 1957. С. 197–198.
18. Ахмад Сакр. Книга об исцелении. М.; СПб.: Диля, 2008. С. 134–136.
19. Сокольский И.Н. Растения из Садов Священного Корана. М.: Изд. группа «Сад», 2008. 376 с.
20. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. М.: Наука, 1983. 256 с.
21. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
22. Плохинский Н.А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 364 с.
23. Хабибов А.Д., Амирова Л.А., Гаджиев М.И. Оценка структуры изменчивости размерных признаков *Nigella sativa* L. в условиях интродукции вдоль высотного уровня Дагестана // Вестник Дагестанского научного центра. 2018. № 70. С. 6–19.
24. Алимов А.Ф. Масса животных и их функциональные и популяционные характеристики // Доклады Академии наук. 2003. Т. 390, № 1. С. 132–135.
25. Магомедмирзаев М.М. Введение в количественную морфогенетику. М.: Наука, 1990. 230 с.
26. Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений : сб. ст. Свердловск, 1975. С. 3–15.
27. Harper J.L. Population biology of plants. London: Academic, 1977. 892 p.
28. White J. The plant as a metapopulation // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1979. Vol. 10. P. 109–145.
29. Halle F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and forests: An architectural analysis. В.: Springer, 1978. 441 p.

Поступила в редакцию 06.07.2024 г.
Принята к печати 26.09.2024 г.

Хабибов Али Джалалудинович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Горный ботанический сад Дагестанского федерального исследовательского центра РАН; e-mail: gakvari05@mail.ru

Ali D. Khabibov, Candidate of Biology, senior researcher, Mountain Botanical Garden of the Daghestan Federal Research Centre of RAS; e-mail: gakvari05@mail.ru

Гаджиев Магомед Исмаевич, кандидат химических наук, доцент, Дагестанский государственный университет; e-mail: elmu@mail.ru

Magomed I. Gadzhiev, Candidate of Chemical Sciences, associate professor, Daghestan State University; e-mail: elmu@mail.ru