

DOI 10.31029/vestdnc99/5

УДК 581.5:58.006:581.41.64 (470:67)

**РАЗНОВЫСОТНЫЕ УСЛОВИЯ КАК ФАКТОР ИЗМЕНЧИВОСТИ
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

**DIFFERENT ALTITUDE CONDITIONS AS A FACTOR OF VARIABILITY
IN THE CHARACTERISTICS 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. В Горном ботаническом саду на террасированных участках с разными почвенно-климатическими условиями (50, 1100 и 1780 м над уровнем моря) впервые проведено сравнительное изучение образца *Nigella sativa* L. из Эфиопии (*Ranunculaceae* Juss.) при интродукции. Дана сравнительная оценка структуре варибельности определенных весовых признаков этого культивара, которые считаются главными показателями адаптивной (репродуктивной) стратегии. По коэффициенту вариации и амплитуде вариант выделены наиболее изменчивые и стабильные весовые признаки, условно подразделенные нами на две группы: с низкими и с высокими показателями коэффициента вариации. Наиболее благоприятными для *N. sativa* оказались средневисотные почвенно-климатические условия Внутреннегорного Дагестана на Цудакхарской экспериментальной базе (1100 м ур. моря). Здесь растения данного вида набирают максимальную массу и имеют самые высокие значения средних размеров весовых признаков. Между высотным уровнем и относительной изменчивостью учтенных весовых признаков, за исключением трех случаев, отмечены отрицательные значения корреляционной связи. Дана оценка различиям средних показателей учтенных признаков по t-критерию Стьюдента.

Abstract. This study presents the first comparative assessment of an Ethiopian accession of *Nigella sativa* L. (*Ranunculaceae*) introduced across an altitudinal gradient (50, 1100, and 1780 m above sea level) in the Mountain Botanical Garden of Daghestan. We analyzed the variability structure of key seed weight traits, which are primary indicators of the plant's adaptive reproductive strategy. Using the coefficient of variation and variance amplitude, the traits were categorized into groups of low and high variability. The most favorable conditions for growth and biomass accumulation were identified at the mid-altitude site (1100 m a.s.l., Tsudakhar Experimental Base), where plants achieved maximum mass and the highest mean values for most traits. A consistent negative correlation was found between elevation and the relative variability of weight traits, with three notable exceptions. Statistical significance of differences in mean trait values across sites was confirmed using Student's t-test.

Ключевые слова: *Nigella sativa* L., весовые признаки, показатели адаптивной стратегии, средние значения, изменчивость, t-критерий Стьюдента.

Keywords: *Nigella sativa* L., weight traits, adaptive strategy indicators, mean values, variability, Student's t-test.

Одной из главных задач интродукционных исследований является установление адаптивного потенциала вида, в первую очередь на основе репродуктивной стратегии, которая выработалась в процессе эволюционного развития [1]. Интродукцию можно считать удачной, если вид в новых условиях проходит полный вегетационный цикл жизни и после себя оставляет вполне плодовитое потомство, способное к самовоспроизводству. При этом само понятие «адаптивные стратегии» растений является одним из важнейших понятий популяционной и эволюционной биологии [2–6]. Под адаптивной (репродуктивной) стратегией понимается вся совокупность приспособлений, которая обеспечивает

воспроизведение потомства. И понятие «адаптивная стратегия» из функциональных адаптаций непосредственно выделяет только наиболее значимые явления и процессы, связанные с успешным воспроизводством поколений, точнее говоря, с популяционной жизнью вида.

В то же время популяционными показателями, которые прямо связаны с репродуктивной или адаптивной стратегией, являются как семенная продуктивность особей, так и жизнеспособность семян, выживаемость взрослых растений и проростков в разные промежутки времени их жизни. На поддержание оптимальной численности популяции или вида расходуется некоторое количество времени, вещества и энергии. Стратегии жизни, которые выработались в ходе эволюции, называются соответственно г- и К-стратегиями [4–5].

Значительный интерес представляют адаптивные стратегии, которые проявляются в сильно меняющихся условиях горных территорий. С изменением высоты над уровнем моря весьма существенно меняется как время вегетации, так и обеспеченность вещественно-энергетическими ресурсами, которые необходимы для воспроизводства поколений. В суровых условиях высокогорья вегетативное размножение преобладает над половым. Кроме того, в альпийских условиях, где сами семена обладают более высокой всхожестью, образуются всходы в обилии, но увеличивается смертность проростков [7]. Один из показателей К-стратегии – размер и масса семени имеет явную тенденцию к увеличению от низкогорий к высокогорьям. На больших высотах происходит уменьшение числа цветков. При этом в ходе естественного расселения и интродукционного процесса адаптация растений к конкретным условиям может добиваться двумя механизмами: за счет сравнительно широкой нормы морфофизиологических реакций отдельных организмов на среду и генотипического разнообразия глубоко индивидуальных норм реакции [8, 9].

Данная работа посвящена сравнительному изучению проявлений некоторых аспектов адаптивных стратегий у интродукционных разновысотных выборок особей чернушки посевной – *Nigella sativa* L. (1762). Велико значение этого однолетника, поскольку по результатам изучения он рекомендован при лечении коронавирусной инфекции [10].

Чернушка обыкновенная, или чернушка посевная (*N. sativa*) – медоносное однолетнее растение из семейства Лютиковых – *Ranunculaceae* Juss. (рис. 1) [11, 12]. Произрастает в Малой и Средней Азии, в Крыму, в Средиземноморье, на Кавказе и на Балканском полуострове. В природных условиях Дагестана этот вид не отмечен [13].

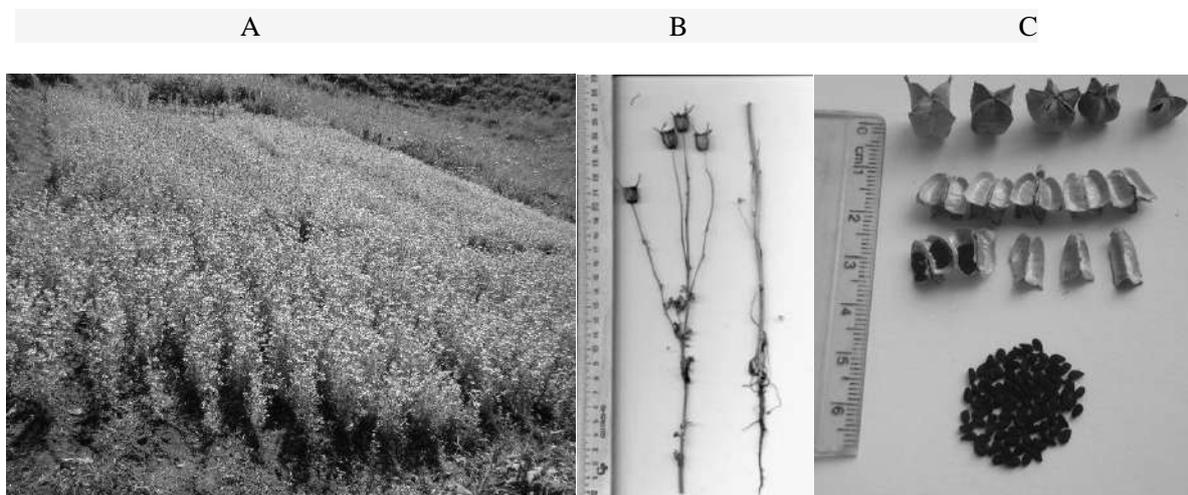


Рис. 1. *N. sativa*: А – цветущие выборки растений; В – плодоносящее растение и С – семена, листовки и плоды – многолистовки

Материал и методика

В 2018 г. на Цудахарской (1100 м высоты над ур. м., в. д.– 47° 09' 52,2", с. ш.– 42° 19' 29,7") и Гунибской (1780 м высоты над ур. м., в. д. – 46° 55' 18,6", с. ш.– 42° 23' 57,0") экспериментальных базах Горного ботанического сада ДФИЦ РАН и в окрестностях г. Махачкалы (50 м над ур. м., в. д.– 47° 22' 58,4", с. ш.– 42° 58' 00,4") по единой методике проводили посев по 100 семян образца чернушки посевной, полученного из Эфиопии. Посев проводили в апреле (17–19.04.2018) на интродукционных участках, расположенных на северной экспозиции склона двух естественно-исторических районов – Равнинного и Внутреннегорного

Дагестана. После завершения (17.07.2018; 09.08.2018 и 28.09.2018) полного вегетационного цикла, который зависит и от высоты над уровнем моря соответственно, у 10 максимально развитых растений каждой выборки в лабораторных условиях учитывали более тридцати весовых, размерных, числовых и индексных признаков. Для выполнения настоящей работы руководствовались популяционными методами. В результате проведенной суммарной статистики, а также корреляционного анализа были получены средние статистические данные [14, 15]. Определены и оценены различия средних значений весовых признаков разновысотных выборок *N. sativa* по t-критерию Стьюдента. В связи с ограничением объема статьи в данной работе главным образом дана только сравнительная оценка структуры вариабельности 20 весовых и относительных показателей преимущественно адаптивной стратегии, и различия средних значений этих признаков разновысотных выборок *N. sativa* оценены по t-критерию Стьюдента. Полученные определенные трехлетние (2009–2011 гг.) результаты структуры вариабельности ростовых величин данного объекта в аналогичных разновысотных условиях Дагестана были сообщены нами и ранее [16].

Результаты и их обсуждение

При сравнении структуры вариабельности около двадцати признаков сухой массы разновысотных выборок *N. sativa* стало ясно, что для этих показателей сухой массы характерен широкий размах изменчивости, который колеблется в пределах 0,9–80,8% (табл. 1). Сразу же необходимо отметить, что наиболее благоприятными для этой культуры оказались средневысотные почвенно-климатические условия на Цудахарской экспериментальной базе (ЦЭБ, 1100 м), где растения данного вида набирают максимальную массу и имеют самые высокие показатели средних значений морфологических (размерных и числовых) и весовых признаков.

Таблица 1. Сравнительная характеристика структуры изменчивости признаков сухой массы выборок *N. sativa* при интродукции в условиях Дагестана по высотному фактору (n = 10)

Признаки	Высота над уровнем моря (м) и сроки сбора материала						r _{xy} между		
	50 (17.07.2018)		1100 (09.08.2018)		1780 (28.09.2018)		\bar{X} и Cv, % (r _{xy-1})	\bar{X} и h, (r _{xy-2})	Cv, % и h (r _{xy-3})
	X±Sx	Cv, %	X±Sx	Cv, %	X±Sx	Cv, %			
X	57,0±9,37	52,0	1549,1±285,12	58,2	212,1±19,65	29,3	0,595	0,216	-0,659
x ₁	4,5±0,50	35,9	130,0±23,28	56,6	21,9±2,58	37,2	0,997*	0,016	0,178
x ₂	52,5±9,14	55,0	1419,1±264,12	58,9	190,2±17,36	28,9	0,524	0,213	-0,721
x ₃	33,1±6,85	65,4	987,8±180,33	57,7	113,8±20,30	56,4	-0,449	0,198	-0,965
x ₄	22,6±5,78	80,8	652,6±135,72	65,8	69,3±10,73	49,0	-0,034	0,188	-0,988
x ₅	19,4±2,78	45,0	431,3±62,12	74,9	76,3±8,02	28,8	0,873	0,248	-0,229
x ₆	0,641±0,0456	22,5	0,637±0,0134	6,6	0,536±0,0187	11,0	0,282	-0,818	-0,783
x ₇	0,621±0,0685	34,9	0,622±0,0371	18,9	0,625±0,0224	11,4	-0,884	0,920	-0,997*
x ₈	0,621±0,0685	34,9	0,656±0,0237	11,4	0,625 ±0,0224	11,4	0,588	0,226	-0,925
x ₉	33,1±6,85	65,4	987,7±180,30	57,7	102,7±10,98	33,8	0,221	0,188	-0,917
x ₁₀	22,6±5,78	80,8	662,0±131,91	63,0	69,3±10,73	49,0	-0,134	0,187	-0,999*
x ₁₁	1,574±0,1420	28,5	2,684±0,0951	11,2	1,861±0,1016	17,3	-0,905	0,366	-0,728
x ₁₂	3,309±0,5021	48,0	0,307±0,0735	75,7	0,955±0,1033	34,2	-0,387	-0,821	-0,208
x ₁₃	33,1±6,85	65,4	271,5±17,60	20,5	102,7±10,98	33,8	-0,782	0,399	-0,769
x ₁₄	22,6±5,78	80,8	178,6±14,01	24,8	57,9±5,48	29,9	-0,734	0,332	-0,886
x ₁₇	176,0±2,65 (3)	2,6	276,0±1,22 (4)	0,9	200,8±4,68 (5)	5,2	-0,634	0,355	0,498
x ₁₈	10,5±1,74	52,4	335,2±85,76	62,9	44,5±10,00	71,1	0,513	0,217	0,999*
x ₁₉			169,6±34,05	63,5					
x ₂₁			226,0±48,61	68,0					
x ₂₂			0,644±0,0337	16,5					

Примечание. Здесь и далее: X – сухая масса растения, x₁ – корня, x₂ – генеративного побега, x₃ – общая сухая масса всех плодов и x₄ – семян, x₅ – стебля; x₆ – репродуктивное усилие (Re), x₇ – эффективность репродуктивного усилия для всех плодов (Eff_{Re-1}), x₈ – для главного соцветия (Eff_{Re-2}), x₉ – сухая масса плодов и x₁₀ – семян с главной – центральной многолисточкой (плода), x₁₁ – масса семени, x₁₂ – «цена» потомка, x₁₃ – сухая масса плодов и x₁₄ – семян с боковых ветвей, x₁₇ – масса ста семян (МСС, в скобках указано число сто семянных навесок), x₁₈ – сухая масса «створок» многолисточкой, x₁₉ – сухая масса листьев и x₂₁ – сухая масса створок плодов с боковых ветвей и x₂₂ – эффективность репродуктивного усилия для плодов с боковых ветвей (Eff_{Re-3}), (r_{xy-1}) – коэффициент корреляции между средним значением признака (\bar{X}) и его относительной изменчивостью (Cv, %), (r_{xy-2}) – между средним значением признака (\bar{X}) и высотой над ур. м. (h), (r_{xy-3}) – между коэффициентом вариации (CV, %) и высотой над ур. м. (h).

Кроме того, отмечены некоторые тенденции, связанные с корреляционной связью средних показателей (\bar{x} и Cv , %) между собой и с высотой над ур. м. (h): 1) между высотным уровнем (h) и относительной изменчивостью (Cv , %) учетных весовых признаков, за исключением трех вариантов, отмечены отрицательные значения (82,4 %) корреляционной связи (r_{xy-3}); 2) с увеличением высотной отметки (h) в преобладающем большинстве случаев (88,2 %) также, хоть и незначительно, увеличиваются средние показатели (\bar{X}) весовых признаков (15 из 17 вариантов) (r_{xy-2}) и 3) между самими средними величинами (\bar{x}) и их коэффициентом вариации (Cv , %) у преобладающего большинства (9) признаков генеративной сферы выявлены отрицательные значения корреляционной связи (r_{xy-1}). Тем не менее все рассматриваемые здесь весовые показатели по степени изменчивости условно мы разделили на две группы – признаки со сравнительно низкой и высокой изменчивостью.

В первую группу мы включили семь преимущественно индексных признаков генеративной сферы, которые жестко контролируются генотипом и считаются показателями адаптивной стратегии: вклад вещественно-энергетических ресурсов организма в воспроизводство потомства (x_6) – репродуктивное усилие (Re) [17], (x_7) – эффективность репродуктивного усилия (отношение массы зрелых семян на побег к массе плодущих кистей на побег) для всех плодов (Eff_{Re-1}), (x_8) – для главного соцветия (Eff_{Re-2}) [18], (x_{11}) – масса семени и (x_{17}) – масса ста семян (МСС), (x_{12}) – «цена» потомка (доля массы отдельного семени к надземной биомассе растения [19], (x_{22}) – эффективность репродуктивного усилия для плодов с боковых ветвей (Eff_{Re-3}). Последний признак отмечен только в выборке, которая произрастает в наиболее благоприятных для исследуемого вида почвенно-климатических условиях (на ЦЭБ), поскольку в других сравниваемых выборках (50 и 1780 м) отсутствовали боковые ветви с плодами. Для данной культуры характерны детерминированный, ограниченный рост и надземное прорастание. После того как образовался и сформировался первый верхний центральный генеративный орган (цветок или соцветие), главный верхушечный побег прекращает свой рост. Однако при весьма благоприятных природно-климатических условиях самые верхние, особенно ближайшие боковые побеги продолжают развиваться и расти, а также цвести и плодоносить дальше.

Коэффициент вариации средних значений этих признаков разновысотных выборок колеблется от 0,9 до 34,9%. Однако относительный признак вегетативно-генеративной сферы – цена потомка (x_{12}) в пределах этой группы имеет исключение с высокими значениями коэффициента вариации (34,2–75,7%). При этом максимальные значения коэффициента вариации этой группы признаков наблюдаются в условиях Низменного Дагестана (50 м). Одновременно для индексного признака – репродуктивного усилия (x_6) наибольшие средние величины и максимальные показатели коэффициента вариации отмечены также в условиях Равнинного Дагестана, и оба средних показателя (\bar{X} и Cv , %) этого признака в преобладающем большинстве случаев уменьшаются с увеличением высотной отметки. Кроме того, между ними и высотой над уровнем моря отмечены довольно высокие, хотя и недостоверные, величины отрицательной корреляционной связи ($r_{xy} = -0,818$ и $r_{xy} = -0,783$ соответственно).

Иная картина изменчивости наблюдается в отношении двух других относительных признаков – эффективности репродуктивного усилия для всех многолисточков (x_7) и главного соцветия (x_8) этой же группы, где в условиях Равнинного Дагестана отмечены наименьшие средние значения и наибольшие величины относительной изменчивости этих признаков. В то же время для эффективности репродуктивного усилия для всех плодов с растения (x_7) наблюдаются достаточно высокие значения ($r_{xy1} = -0,884$, $r_{xy2} = 0,920$ и $r_{xy-3} = -0,997^*$) корреляционной связи между всеми тремя следующими сравниваемыми парами признаков: (r_{xy-1}) – между \bar{x} и Cv , %; (r_{xy-2}) – между \bar{x} и h и (r_{xy-3}) – между Cv , % и h. Однако эти корреляции не совпадают как по направлению, так и по значимости или существенности. Если при возрастании показателей средней величины (\bar{x}) этого признака и высотной отметки (h) значения коэффициента вариации (Cv , %) уменьшаются, то между средним показателем (\bar{x}) и высотой над уровнем моря (h) наблюдаются положительные корреляции, и с увеличением высотного уровня средняя величина данного признака, наоборот, возрастает. Кроме того, корреляционная связь между коэффициентом вариации (Cv , %) и высотой над уровнем моря (h) достоверна на 95%-ном уровне значимости ($r_{xy-3} = -0,997^*$).

Однако для признака «эффективность репродуктивного усилия главного соцветия» (x_8) эти показатели связи носят иной характер. Так, довольно высок ($r_{xy-3} = -0,925$) у данного признака показатель отрицательной корреляционной связи между Cv , % и h при случайном характере связи двух других (\bar{x} и Cv , % и \bar{x} и h) сравнений. То есть для всех трех главных показателей адаптивной стратегии: x_6 , x_7 и x_8 отмечены сходные и довольно высокие значения отрицательной корреляционной связи между Cv , %

и **h**, хотя они разнятся по корреляциям двух других вариантов сравнений. При этом эффективность репродуктивного усилия для плодов с боковых ветвей (x_{22}) ($\text{Eff}_{(Re-3)}$) присуща только выборке с ЦЭБ, где среднее значение и коэффициент вариации близки к таковым эффективности репродуктивного усилия для главного соцветия (x_8). Средние значения этих двух сходных признаков у выборок с 1100 м высоты над ур. м. достоверно не различаются по t-критерию Стьюдента ($t = 0,291$), и различие их носит случайный характер при близких показателях коэффициентов вариации (16,5 и 11,4 %). Если само репродуктивное усилие (x_6) показывает соотношение вегетативных и генеративных органов целого растения, то эффективность репродуктивного усилия для всех плодов (x_7) и для главного соцветия (x_8) характеризует соотношение и результативность, непосредственно и напрямую влияющих на репродукцию, только в пределах границ самих генеративных органов. Максимальные средние значения массы (x_{11}) семени (2,684 мг) и, соответственно, масса ста семян (276,0 мг) (x_{17}) и минимальный средний показатель «цены» (x_{12}) потомка (0,307 %) установлены в наиболее благоприятных условиях среднего горного пояса на ЦЭБ. А в условиях Равнинного Дагестана, где растение оставляет только необходимый и достаточный ресурс для завершения за короткий срок полного вегетационного цикла, наблюдается обратная картина. Здесь отмечены наибольшая средняя величина «цены» (x_{12}) потомка (3,309%) и минимальные средние показатели массы (x_{11}) семени (1,574 мг) и массы ста семян (176,0 мг) (x_{17}). Средние величины всех этих трех признаков (x_{11} , x_{12} и x_{17}) в условиях на Гунибской экспериментальной базе (ГЭБ) занимают промежуточное положение. Однако для показателей первого признака (x_{11}) наблюдаются сравнительно высокие значения отрицательных корреляционных связей относительной изменчивости со средним значением массы (x_{11}) семени ($r_{xy-1} = -0,905$) и высотным уровнем ($r_{xy-3} = -0,728$). При этом для «цены» (x_{12}) потомка наблюдается обратная картина: для r_{xy-1} и r_{xy-3} характерны сравнительно низкие значения ($-0,387$ и $-0,208$), а для среднего показателя с высотой над уровнем моря – величина отрицательной корреляционной связи ($r_{xy-2} = -0,821$) значительно больше. Массе семени (x_{11}) соответствует довольно низкая и положительная величина ($r_{xy-2} = 0,366$) корреляционной связи. При этом все эти три корреляции массы семени (x_{11}) наиболее сходны или идентичны таковым эффективности репродуктивного усилия для главного соцветия (x_8). Кроме того, для массы ста семян (МСС) (x_{17}) характерны как минимальные показатели относительной изменчивости, так и незначительные значения во всех трех вышеотмеченных вариантах корреляционных связей ($r_{xy-1} = -0,634$, $r_{xy-2} = 0,355$ и $r_{xy-3} = 0,498$). В то же время разница между средними показателями цены потомка (x_{12}) с двух высотных уровней (50 и 1100 м) – 3,309 и 0,307% соответственно, на наш взгляд, связана с неравномерным возрастанием сухой массы растения (X), так и семени (x_{11}). С возрастанием высотного уровня до 1100 м средние величины по сухой массе растения (X) увеличиваются в 27,2 (1549,1/57,0), а семени (x_{11}) – только в 1,7 (2,684/1,574) раза с разницей в 16 раз (27,2/1,7).

В пределах второй группы, состоящей из двенадцати признаков сухой массы: целого растения (X); корня (x_1); генеративного побега (x_2); всех плодов (x_3); и семян (x_4); стебля (x_5); плодов с главной – центральной многолисточкой (x_9); семян с главной – центральной многолисточкой (x_{10}); плодов (x_{13}) и семян (x_{14}) с боковых ветвей; «створок» центрального плода – многолисточкой (x_{18}) и створок плодов с боковых ветвей (x_{21}) *N. sativa*, различают показатели вегетативной (x_1 , x_5 , x_{18} , x_{21}), вегетативно-генеративной (X, x_2) и генеративной (x_3 , x_4 , x_9 , x_{10} , x_{13} , x_{14}) сфер.

Для признаков вегетативной сферы – сухой массы корня (x_1) и «створок» центральной многолисточкой (x_{18}), а также стебля (x_5) максимальные показатели среднего значения и относительной изменчивости характерны в условиях среднего горного пояса, где для произрастания этого вида наблюдаются наиболее благоприятные и подходящие почвенно-климатические условия. К тому же между средним значением (\bar{x}) первого признака (x_1) и его относительной вариабельностью (Cv , %), а также между высотой над уровнем моря (h) и относительной вариабельностью (Cv , %) второго признака наблюдаются существенные значения корреляционной связи ($r_{xy-1} = 0,997^*$ и $r_{xy-3} = 0,999^*$), при случайном характере корреляций двух других сравнений между признаками ($r_{xy-2} = 0,016$ и $r_{xy-3} = 0,178$) и ($r_{xy-1} = 0,513$ и $r_{xy-2} = 0,217$) соответственно. Для наиболее вариабельной сухой массы стебля (x_5) минимальные средние значения (19,4 мг) характерны в условиях Низменного Дагестана (50 м), что намного ниже, чем таковые на ЦЭБ (1100 м). Однако между средним показателем и коэффициентом вариации (r_{xy-1}) этого признака (x_5) отмечена высокая (0,873) корреляционная связь при относительно низких и сходных показателях корреляции (0,248 и $-0,229$) двух других таковых между другими признаками. Кроме того, сухая масса «створок» многолисточек с боковых ветвей (x_{21}) выборки на ЦЭБ почти в полтора (1,48) раза ниже таковой

центральной многолиственной (x_{18}) той же выборки и значительно – в 21,5 и 5,08 раза соответственно превышает соответствующие величины двух других выборок.

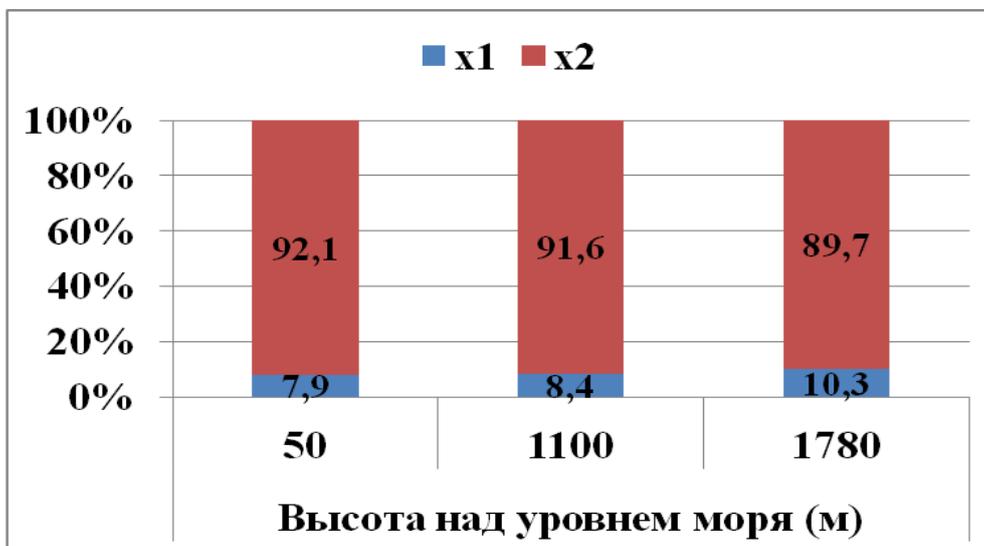


Рис. 2. Вариабельность доли (%) составляющих сухой массы растения (X): корня (x_1) и генеративного побега (x_2) *N. sativa*

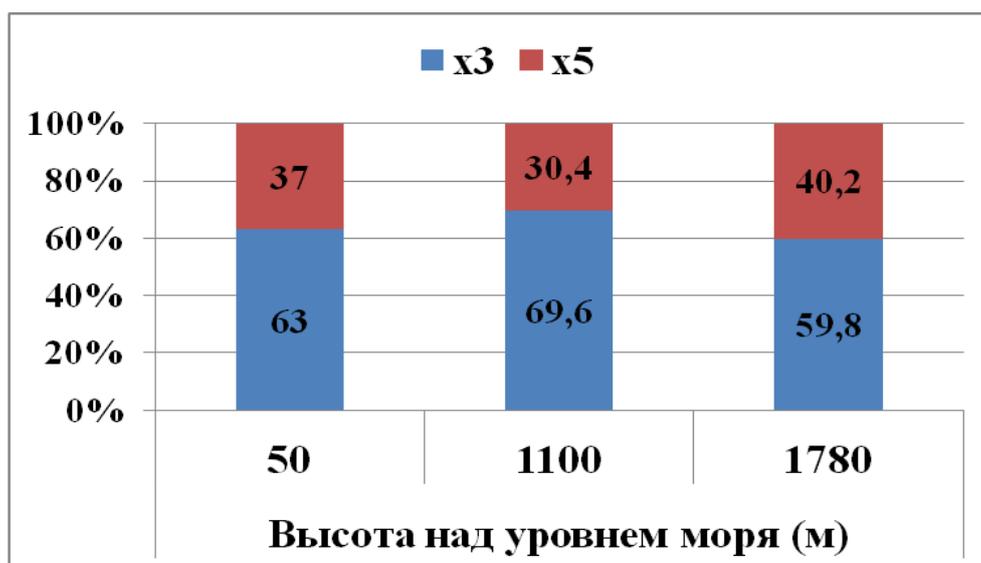


Рис. 3. Структура распределения сухой массы по частям (%) генеративного побега (x_2) у образцов *N. sativa*: x_3 – общая сухая масса всех плодов и x_5 – стебля

Для показателей вегетативно-генеративной сферы – сухой массы растения (X) и генеративного побега (x_2) отмечены сходные тенденции вариабельности и корреляционной связи. Наибольшие величины средних показателей и коэффициента вариации для этих двух взаимосвязанных признаков (X и x_2) отмечены, как и следовало ожидать, в условиях Внутреннегорного Дагестана (1100 м), а в результате корреляционного анализа между тремя показателями (\bar{x} , C_v , % и h) этих признаков получены сходные и случайного характера связи. Однако в условиях Гунибского плато в структуре сухой массы растения доля массы надземной части – генеративного побега (x_2) постепенно уменьшается за счет увеличения доли корня (x_1) (рис. 2). Иная картина наблюдается в структуре генеративного побега (x_2), у которого отмечена максимальная доля (40,2%) сухой массы стебля (x_5) в условиях на ГЭБ (1780 м), где само среднее значение (76,3 мг) этого признака занимает промежуточное положение (рис. 3). Однако минимальная доля (30,4%)

сухой массы стебля (x_5) и максимальная составляющая (69,6 %) общей сухой массы всех плодов (x_3) выявлена в условиях ЦЭБ (1100 м).

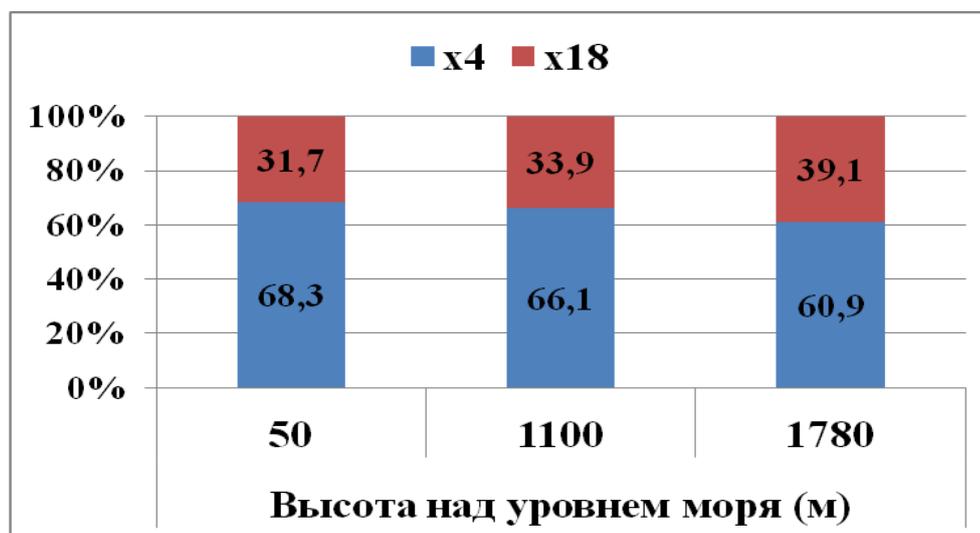


Рис. 4. Структура распределения сухой массы по частям (%) плода (x_3) у образцов *N. sativa*:
 x_4 – общая сухая масса всех семян и x_{18} – сухая масса «створок»

Но структура распределения составляющих массы самого плода (x_3) в разновысотных выборках имеет совсем иной характер и существенно отличается от конструкции сухой массы растения (X) и генеративного побега (x_2) (рис. 4). Здесь доля (%) массы семян (x_4) в многолисточке, которая тратится непосредственно на репродукцию, сокращается за счет возрастания составляющей фракции сухой массы «створок» плода (x_{18}).

К тому же для шести признаков сухой массы генеративной сферы ($x_3, x_4, x_9, x_{10}, x_{13}, x_{14}$) наибольшие средние величины (\bar{x}) и показатели абсолютной вариабельности (Sx) характерны для растений выборки из ЦЭБ (1100 м), а наименьшие – преимущественно для растений этого вида из выборки в Равнинном Дагестане (50 м).

Таблица 2. Сравнительная характеристика результатов различий средних значений признаков сухой массы выборок *N. sativa* по t-критерию Стьюдента ($df = n_1 + n_2 - 2 = 18$). Для $df = 18$ табличные достоверные значения данного t-критерия равны: 2,101*, 2,878** и 3,922***

№ п/п	Варианты сравнения	Δh (м)	Признаки						
			X	x_1	x_2	x_3	x_4	x_5	x_6
1.	50 и 1100 м	1050	5,230***	5,389***	5,171***	5,290***	4,638***	6,634***	–
2.	50 и 1780 м	1730	7,125***	6,621***	7,019***	3,767**	3,832**	8,082***	2,130*
3.	1100 и 1780 м	680	4,678***	4,615***	4,643***	4,816***	4,284***	5,490***	4,390***
№ п/п	Варианты сравнения	Δh (м)	Признаки						
			x_7	x_8	x_{11}	x_{12}	x_{13}	x_{14}	x_{18}
1.	50 и 1100 м	1050	–	–	6,495***	5,916***	12,623***	10,293***	3,785**
2.	50 и 1780 м	1730	–	–	–	4,592**	5,378***	4,432***	3,350**
3.	1100 и 1780 м	680	–	–	5,914***	5,111***	8,137***	8,023***	3,367**

Примечание: Δh – высотный градиент. Прочерк означает отсутствие значимого различия.

* – $P < 0,05$; ** – $P < 0,01$; *** – $P < 0,001$.

В то же время для обоих признаков сухой массы (x_3 и x_4) замечено снижение показателей относительной вариабельности с высотой над уровнем моря, и только между коэффициентом вариации и высотным уровнем отмечены доказанные отрицательные корреляционной связи (–0,965 и –0,988 соответственно). Такие же высокие отрицательные корреляции между этими же величинами наблюдаются и у весовых признаков плодов (x_{13}) и семян (x_{14}) с боковых ветвей (–0,769 и –0,886), а также у признаков плодов (x_9) и семян (x_{10}) с центральной многолисточкой (–0,917 и –0,999*). Если между относительной

изменчивостью и высотным градиентом (r_{xy-3}) для сухой массы семян (x_{10}) центральной многолисточковой отмечена отрицательная связь, то такая же ($0,999^*$), но положительная и существенная на 95,0%-ном уровне достоверности корреляция наблюдается для сухой массы «створок» многолисточковой (x_{18}) с этим же фактором (h).

При сравнительном анализе средних показателей рассматриваемых 14 признаков сухой массы разновысотных выборок *N. sativa* по t-критерию Стьюдента стало понятно, что из числа учтенных показателей разновысотных выборок большинство (66,7%) признаков существенно, на самом высоком уровне (99,9%) значимости, различаются по данному критерию (табл. 2). Исключение составляют только наиболее жестко контролируемые генотипом индексные признаки адаптивной стратегии (x_7 , x_8 и x_6). Если средние показатели репродуктивного усилия (x_6) выборки на ГЭБ (1780 м), на разных уровнях значимости, отличаются от таковых подобных двух других выборок, то различие средних величин данного признака у особей из выборок с Равнинного Дагестана (50 м) и с ЦЭБ (1100 м) недостоверно и носит случайный характер. Кроме того, различия всех вариантов сравнений средних значений относительных признаков – главных показателей адаптивной стратегии: эффективности репродуктивного усилия для всех плодов (x_7) и главного соцветия (x_8) также несущественны и случайны. Для средних показателей «цены» потомка (x_{12}) характерны сходные величины, различия по данному t-критерию существенны на самом высоком уровне (99,9%) достоверности.

Заключение

В разных почвенно-климатических условиях Низменного и Горного Дагестана (50, 1100 и 1780 м над уровнем моря) проведено сравнительное интродукционное изучение растений образца *Nigella sativa* из Эфиопии. Семена этого вида находят в последние годы широкое применение в народной медицине и в кулинарии. В работе представлены результаты сравнительной оценки изменчивости 20 весовых признаков вегетативных и генеративных органов этого растения. Полученные результаты по вариабельности показателей семенной продуктивности и величины вегетативной массы растения особенно важны с точки зрения перспективности разновысотных условий для эффективного возделывания этой культуры в Дагестане, производства высококачественных семян и всемерного распространения этого растения среди местного населения. Такие выводы сделаны на основе сравнительной оценки структуры изменчивости учтенных весовых признаков – главных показателей репродуктивной стратегии данного вида. По относительной вариабельности и корреляционной зависимости наиболее информативными оказались признаки сухой биомассы, которые относятся к вегетативной, вегетативно-генеративной и генеративной частям растений. Сравнительная интерпретация полученных данных весовых признаков проведена на основе их различий по t-критерию Стьюдента. При этом для репродуктивного усилия растений *N. sativa* отмечено усиление отрицательной корреляционной связи с высотным уровнем места произрастания.

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. 88, № 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 / пер. А.М. Гилярова, В.Ф. Матвеева; под ред. и с предисл. М.С. Гилярова. М.: Мир, 1981. 400 с.
5. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция / пер. Т.И. Штилькинда; под ред. и с предисл. А.Д. Базыкина. М.: Мир, 1982. 488 с.
6. Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester etc.: Wiley, 1979. 222 p.
7. 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.
8. Драгавицев В.А., Острикова В.М. Клинальные модели растительных популяций и метод оценки уровней механизма акклиматизации // Генетика. 1966. Т. 2, № 3. С. 34–44.

9. Синская Е.Н. Учение о виде и таксонах (конспект лекций). Л.: Сельхозиздат, 1961. 48 с.
10. 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. Vol. 48, N 11. P. 1445–1453.
11. Флора СССР. Т. VII. М.; Л.: АН СССР, 1937. С. 62-73.
12. Гроссгейм А.А. Определитель растений Кавказа, М.: Советская наука, 1949. 376 с.
13. Муртазалиев Р.А. Конспект флоры Дагестана. Т. I. Махачкала: Эпоха, 2009. 320 (67) с.
14. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. М.: Наука, 1983. 256 с.
15. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
16. 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.
17. Марков М.В. Популяционная биология растений. Казань: Изд-во КГУ, 1986. 112 с.
18. Магомедмирзаев М.М., Гусейнова З.А. Об адаптивных стратегиях интродуцируемых видов окультуренной люцерны // Интродукционные ресурсы горного растениеводства. Махачкала, 1996. С. 120–132.
19. Онопченко В.Г., Гужова Г.А., Семёнова Г.В., Работнова М.В. Популяционные стратегии альпийских растений Северо-Западного Кавказа // Экология популяций : сб. науч. ст. М.: Наука, 1991. С. 165–180.

Поступила в редакцию 06.07.2024 г.
Принята к печати 24.12.2025 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 Исаевич, 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