

УДК: 633.83

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ ДАГЕСТАНСКОГО
ФЕДЕРАЛЬНОГО
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ЦЕНТРА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
ГОРНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД**

На правах рукописи



**ГАБИБУЛЛАЕВА
ЛЕЙЛА АХМЕДОВНА**

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И РЕСУРСНЫЙ
ПОТЕНЦИАЛ *NIGELLA SATIVA* L. В УСЛОВИЯХ ДАГЕСТАНА**

Специальность 1.5.20 – биологические ресурсы

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук
Хабибов Али Джалалутдинович

Владикавказ – 2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. БИОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ И РЕСУРСНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ РОДА <i>NIGELLA</i> L. (литературный обзор)	10
1.1. Роль изменчивости морфологических признаков для характеристики адаптивности культивируемых растений.....	10
1.2. Биологические особенности и фитохимическое изучение растительного сырья <i>Nigella</i> L.....	16
1.3. Ресурсное значение <i>Nigella sativa</i> L.	22
ГЛАВА 2. УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ	23
2.1. Почвенно-климатические условия районов проведения интродукционных исследований.....	24
2.2. Материал исследований.....	34
2.3. Методики исследований.....	35
ГЛАВА 3. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ <i>NIGELLA SATIVA</i> L. РАЗЛИЧНОГО ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ	43
3.1. Всхожесть семян <i>Nigella sativa</i> L. в условиях интродукции.....	43
3.2. Продолжительность вегетационного периода образцов <i>Nigella sativa</i> L.....	47
3.3. Семенная продуктивность образцов <i>Nigella sativa</i> L. в зависимости от некоторых элементов технологии выращивания в условиях Низменного Дагестана	55
ГЛАВА 4. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПЛАСТИЧНОСТИ ОБРАЗЦОВ <i>NIGELLA SATIVA</i> L. В ГОРНЫХ УСЛОВИЯХ	65

4.1. Оценка изменчивости признаков <i>Nigella sativa</i> L. на разных высотных уровнях участков выращивания	65
4.2. Влияние экспозиций склонов на вариабельность морфологических признаков <i>Nigella sativa</i> L.	81
4.3. Оценка влияния места и года изучения на вариабельность морфологических признаков <i>Nigella sativa</i> L.....	90
ГЛАВА 5. РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ <i>NIGELLA SATIVA</i> L.	95
5.1. Особенности цветения и опыления <i>Nigella sativa</i> L.....	95
5.2. Изменчивость признаков генеративных органов <i>Nigella sativa</i> L.	99
5.3. Изменчивость признаков вегетативных органов <i>Nigella sativa</i> L.	109
ГЛАВА 6. АНАЛИЗ РЕСУРСНОГО ПОТЕНЦИАЛА ОБРАЗЦОВ <i>NIGELLA SATIVA</i> L. ПО СОДЕРЖАНИЮ ЖИРНОГО МАСЛА В СЕМЕНАХ И ПРОДУКТИВНОСТИ	115
6.1. Жирнокислотный состав семян в различных образцах <i>Nigella sativa</i> L.	115
6.2. Оценка ресурсного потенциала <i>Nigella sativa</i> L. вдоль высотного градиента	121
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	124
ЛИТЕРАТУРА	126
ПРИЛОЖЕНИЯ	146

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы.

В последнее время препараты природного происхождения находят широкое применение. Несмотря на большие достижения в области создания и применения синтетических лекарственных препаратов, актуальным по-прежнему остается расширение видового состава возделываемых лекарственных растений, в том числе и жирномасличных видов. При этом изучение влияния условий выращивания на хозяйственно-ценные признаки возделываемых культур важно не только для разработки теоретических основ ботанического ресурсоведения, но и для получения высококачественного сырья для пищевой промышленности. Кроме того важно учитывать, что необходимым условием использования культивируемых пищевых растений для целей фармации являются достаточная сырьевая база и низкая токсичность пищевых растений для организма человека. При этом подходе научно-исследовательские опыты по интродукции перспективных видов растений, с целью адаптации технологий культивирования в микроклиматически оптимальных условиях, позволяют создавать собственное сырье местного производства.

В России под посевами масличных культур занято 10,1% посевных площадей, однако ее доля в мировом производстве масличного сырья составляет 1,5% (Беликина, 2012). Между тем рентабельное возделывание многих пряно-ароматических видов перспективно только в южных регионах. В этом отношении Дагестан, представляющий собой своеобразную горную страну с чертами пустынного ландшафта и ярким колоритом альпийских лугов, является удобным регионом для интродукционного испытания, селекции и промышленного возделывания многих нетрадиционных культур (Тумаджанов, 1971; Акаев, 1996; Баламирзоев и др. 2008). В условиях Дагестана особенностью природно-климатических условий является высота над уровнем моря, которая наряду с другими факторами служит главным

критерием определяющим отбор наиболее приспособленных генотипов, на основе оценки вариабельности их морфологических признаков и адаптивности.

Интродукция растений имеет давнюю историю и большое народно-хозяйственное значение. Она пережила несколько периодов увлечения и разочарования. В.С. Соколов вынужден был отметить, что важнейшей задачей являлось устранение известной недооценки значения введения в культуру новых полезных растений. Эта недооценка была устранена вместе с лысенковской позицией в теории акклиматизации и возросшей ролью ботанических садов в обогащении культурной флоры нашей страны.

Обычно, при переносе растений в другие географические области рекомендуется учитывать два момента – сходство условий произрастания в первичном и вторичном ареалах, и потенциальные генотипические возможности вида, обуславливающие изменчивость признаков (Ибрагимов, 1996). Выявление механизмов экологической пластичности у дикорастущих популяций и сортов культурных растений на основе анализа их внутривидовой структуры является основой рационального использования, сохранения и изучения растительных ресурсов. Наряду с этим, для повышения вероятности отбора нужного для производства генотипа по фенотипу, разрабатывают и обосновывают параметры оптимального агроэкоотбора с учетом почвенных и климатических особенностей зоны возделывания, продолжительности вегетационного периода культуры, распространения наиболее вредоносных болезней и вредителей.

Одним из таких перспективных жирно-масличных пряно-ароматических видов является *Nigella sativa* L. – новое и малоизученное в России однолетнее растение широкого фармацевтического спектра действия, семена которого являются источником биологически активных веществ. Исследованию содержания эфирного и жирного масла семян *N. sativa* посвящено много иностранных работ (Tanis, 2009; Akash, 2011; Balakrishnan,

2011), но работы по изучению адаптивного потенциала *N. sativa* в различных экологических условиях практически отсутствуют.

В связи с этим выявление особенностей репродуктивной биологии вида на основе анализа структуры изменчивости их морфологических признаков, параметров семенной продуктивности, жизнеспособности семян, выживаемости проростков и взрослых растений *N. sativa* в контрастных условиях интродукционного эксперимента для оценки биоресурсной и селекционной перспективности представляет значительный теоретический и практический интерес.

Цель работы – комплексный анализ влияния экологических факторов высотного градиента на биологические особенности и оценка ресурсного потенциала *N. sativa* в условиях Дагестана.

Для достижения цели решались следующие задачи:

1. Оценить влияние высотного уровня на всхожесть семян, продолжительность вегетационного периода и семенную продуктивность образцов *N. sativa* в условиях Дагестана;
2. Определить влияние экспозиций склонов на биологические особенности и продуктивность *N. sativa*;
3. Выявить влияние условий и годов выращивания на изменчивость морфологических параметров *N. sativa*;
4. Изучить особенности цветения и опыления образцов *N. sativa* на различных высотных уровнях;
5. Определить состав и количественное содержание жирных кислот у образцов *N. sativa* в горных условиях.
6. Оценить потенциальную урожайность образцов *N. sativa* на разных высотных уровнях произрастания (ресурсный аспект).

Научная новизна работы

Впервые дана оценка структуры изменчивости признаков семенной продуктивности *N. sativa*, как основы их ресурсного потенциала при культивировании, направленная на организацию эффективного ресурсного

использования образцов *N. sativa* в горных условиях Дагестана. Обоснована биологическая и хозяйственная целесообразность увеличения продолжительности жизненного цикла *N. sativa* в высотно-поясном градиенте. Оценено влияние экспозиций склонов на признаки продуктивности. Установлена способность к самоопылению образцов и приводятся характеристики потенциальной и реальной семенной продуктивности в зависимости от условий их выращивания. Выявлен жирнокислотный состав семян у образцов различного происхождения и его зависимость от признаков, определяющих их общую биопродуктивность.

Методология и методы исследований. Экспериментальные исследования проводились с использованием методов системного анализа. Лабораторные и полевые опыты проводились в соответствии с общепринятыми методиками и указаниями. Учеты и наблюдения выполнялись стандартными методами с использованием приборов, оборудования и компьютерных программ. Полученные данные обрабатывались математически с помощью электронных таблиц Microsoft Excel и достоверны по существу.

Положения, выносимые на защиту:

1. Контрастные высотные условия Горного Дагестана и микроусловия экспозиций склонов являются факторами генотипической дифференциации образцов *N. sativa*.
2. Продолжительность основных фаз развития растений *N. sativa* сокращается у образцов семян с большей исходной массой.
3. Способность *N. sativa* к частичной автогамии, обусловленная неполной протандрией обеспечивает стабильную семенную продуктивность образцов при неблагоприятных внешних условиях.

Практическая ценность и реализация результатов исследований.

Результаты испытания различных эколого-географических групп *N. sativa* вносят существенный вклад в расширение разнообразия ресурсов пряно-ароматических растений Дагестана. Исследования изменчивости

основных фаз развития и признаков продуктивности, позволяют выделить наиболее перспективные в условиях Горного и равнинного Дагестана образцы для интродукции и селекционных целей. Новый фактический материал существенно дополняет имеющиеся сведения о биологических особенностях *N. sativa*, а выявленные зависимости семенной продуктивности *N. sativa* от погодно-климатических условий обеспечивают получение стабильного урожая масличного сырья местного производства.

Апробация работы. Основные результаты исследований доложены на международных научно-практических конференциях: «Биологические и гуманитарные ресурсы развития горных регионов» (Махачкала, 2009), «Биологическое разнообразие Кавказа» (Махачкала, 2010), «Закономерности распространения, воспроизведения и адаптаций растений и животных» (Махачкала, 2010), II (X) Ботанической конференции молодых ученых (Санкт-Петербург, 2012).

Публикации. По материалам диссертации опубликованы 23 печатные работы, в том числе 1 – в журнале Scopus, 7 – в изданиях, рекомендуемых ВАК, 15 – в сборниках материалов региональных, международных и всероссийских конференций.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов, литературы (191 источник), приложений. Работа изложена на 162 страницах и включает 25 таблиц, 33 рисунка, 16 приложений.

Личный вклад автора. Цель, задачи и методы исследований определены автором совместно с научным руководителем. Посев, уход, сбор, обработка материала в течение полевых сезонов 2009-2011 гг., статистическая обработка, анализ полученных результатов, подготовка публикаций и докладов выступлений на научных конференциях и оформление диссертации проводилось лично автором.

ГЛАВА 1. БИОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ И РЕСУРСНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ РОДА *NIGELLA* (литературный обзор)

1.1. Роль изменчивости морфологических признаков для характеристики адаптивности культивируемых растений

На сегодняшний день в мировой и отечественной литературе имеется достаточно работ, направленных на исследование не только природных (Голубев, 1965; Магомедмирзаев, 1977; Тюрина, 1978), но и интродукционных популяций (Коровин, Демидов, 1982; Русанов, 1971; Некрасов, 1980; Скворцов, 1986; Купцов, 1971, 1975; Гурский, 1957; Белолипов, 1976), а также роли искусственного отбора в интродукции (Цицин, 1971).

При этом, по мнению ряда авторов, наиболее важным для понимания структуры вида и процесса микроэволюции является установление закономерностей изменчивости (Тахтаджан, 1955, 1985; Агаев, 1978; Вавилов 1926, 1935; Скворцов, 1982; Розанова, 1946; Мамаев, 1973; Синская, 1948, 1963; Тимофеев-Рессовский, 1958), которое наряду с оценкой нормы реакций генотипов, обеспечивает эффективность селекционной работы (Синская, 1948; Вавилов, 1936), а также определяет успех при интродукции и реинтродукции растений (Виноградова, 1992; Соболевская, 1984; Тихонова, 1985; Скворцов, 1982).

Практика растениеводства убедительно доказывает, что потенциал любого вида и разновидности значительно богаче адаптивных проявлений, которые определяются эколого-географическими особенностями района аборигенного их произрастания. По мнению отечественных исследователей (Аврорин, 1956; Трулевич, 1991 и др.) наиболее важным показателем успешности интродукции культурных растений являются регулярное плодоношение и урожайность семян. Анализ разных аспектов семенной продуктивности связан со столькими ботаническими и агрономическими задачами, что их трудно даже перечислить. Тем не менее, само понятие «семенная продуктивность» (или «продукция», когда речь идет о разовом проявлении «продуктивности») неизбежно включает характеристику некоего «среднего семени», входящего в качестве элементарного составляющего в оценку продуктивности растений, рассчитанной на единицу биологического учета (побег, особь, популяция...) или – хозяйственного (m^2 , гектар...). Другая фундаментальная характеристика семенной продуктивности – «число семян» в тех же относительных единицах учета. Эти две характеристики, которые были и остаются необходимыми «рутинными» в многочисленных растениеводческих работах, приобрели новый смысл с переходом на их изучение в эволюционно-экологическом направлении, главным образом – с распространением представлений об «адаптивной (или репродуктивной) стратегии» популяций или видов (Harper, 1977). Такой переход потребовал и иной оценки возможностей селекционного или экологического изменения основных компонентов семенной продуктивности у культурных видов растений, учитывая при этом разную степень их подвинутости по отношению к эволюционно выработанным стратегиям их дикорастущих сородичей (Магомедмирзаев, Хабибов, 1990).

Репродуктивный успех в гетерогенной среде горных экосистем эврибионтных видов травянистых растений связан с интенсивными микроэволюционными процессами, проходящими под влиянием средовых факторов, имеющих клинальный характер. На ранних этапах онтогенеза в

связи с увеличением суровости среды вдоль высотного экоклина идет отбор на увеличение массы семян и соответственно на более крупные проростки, имеющие больше шансов перейти к развитию генеративных признаков. В генеративной фазе развития необходимость «вписаться» во все более укорачивающийся вегетационный сезон является лимитирующим фактором отбора на укорачивание сроков прохождения фаз и связанным с этим уменьшением размеров годичного побега. Векторы отбора связанные с конкуренцией за ресурсы на ранних этапах онтогенеза и селективным давлением климата на генеративной стадии развития имеют противоположную направленность, чем и объясняется получение более мелких растений из более крупных семян (по средним популяционным показателям) (Мусаев, 2003).

Кроме того ряд исследователей описывают повышение продуктивности семян культивируемых видов (Антонюк, 1977; Зайцева и др., 1981). Изменчивость семенной продуктивности дикорастущих видов определяется экологическими особенностями интродуцента (Томилова, Таршис, 1981.) Для некоторых видов (ксеромезофитов и мезофитов) эти показатели в новых условиях выращивания оказываются сравнительно более высокими, чем в местах их естественного обитания. Исключение составляют узкоспециализированные растения, у которых завязываемость семян отличается незначительно и имеет низкие показатели (Тихонова, 1985; Голубев, 2003). При этом сравнительный анализ особенностей семеношения у интродуцированной выборки растений наряду с его количественной оценкой (устойчивости по годам; частоты особей, прошедших репродуктивную фазу; оценке семенной продукции и т.п.) приводит к вопросам об адаптивном потенциале вида в новых условиях (Магомедмирзаев, Гусейнова, 1996).

Известно, что у растений существует два механизма адаптации, реализующиеся или в процессе интродукции, или при естественном расселении. Среди них: генотипическое разнообразие индивидуальных норм

реакций, а также широкая норма морфофизиологических реакций отдельных организмов. Эти механизмы проявляются в популяционно-эволюционных и онтогенетических процессах и представляют собой разные уровни организации жизни (Синская, 1961; Драгавцев, 1966). Поэтому, В.А. Драгавцев в своих работах отмечает, что при акклиматизации конкретного вида важным является определение вклада каждого из них, с целью научнообоснованного подбора методов интродукции или селекции и прогнозирования результатов исследований.

Значение признаков в приспособлении организмов к гетерогенным условиям внешней среды не равнозначно. В своих работах, Ч. Дарвин выделял изменчивость существенных признаков, характерных для вида. В.Н. Любименко разделял организационные и приспособительные признаки. При этом главная особенность организационных признаков заключается в том, что, будучи функциональными в физиологическом смысле, они проявляли однообразие в строении, что позволяет сближать сравнительно крупные группы форм, имеющих отличительные свойства по остальным признакам. В.В. Алехин в своих работах описывает систематические признаки, сравнительно стабильные при различных условиях внешней среды (например, форма венчика, количество тычинок, и т.д.), и приспособительные признаки или очень пластичные (размеры и форма листьев, интенсивность опушения, и др.). Однако, по мнению А.А. Жученко (1980) подобное разделение между признаками первого и второго типов является условным.

Е.Н. Синская (1948) выделяет стержневой конститутивный (основополагающий) комплекс признаков, как набор признаков, проходящих через филогенетический ряд и определяющих направление филогенеза. К их числу относятся периодичность плодоношения, зимостойкость, устойчивость к болезням и вредителям, которые играют важнейшую роль в экотипической дифференциации популяций растений. Меньшее значение имеют признаки

архитектуры растений (толщина стебля, длина междоузлия) и еще меньшее - признаки величины и окраски органов.

Stebbins (1950) в своих работах выделяет признаки, развивающиеся в периоды продолжительной меристематической активности (количество листьев, общий размер растения и др.) как более пластичные, характеризующиеся сильным влиянием условий окружающей среды, по сравнению с быстро развивающимися признаками репродуктивных структур. Например, размер семян для большинства видов отличается стабильностью, в то время как число определяется воздействием условий среды обитания и подвержено значительной модификационной изменчивости.

Уровень пластичности, характерный для определенного признака, может быть обусловлен особенностями эволюционного пути организма. Эволюционная разноступенчатость (разновозрастность), или разный эволюционный уровень развития разных частей организма (гетеробатмия), пишет А.Л. Тахтаджян (1954), исключительно резко выражены в эволюции корня, стебля и листьев, с одной стороны, и цветка - с другой. Чем сильнее координированы признаки, и чем более продвинута по пути специализации систематическая группа, тем слабее явление разновозрастности, то есть независимого изменения признаков (Жученко, 1988).

Различают виды с широким и узким диапазоном пластичности. Так в работах Ч. Дарвина описывается, что широко распространенные виды характеризуются большей изменчивостью. Наряду с этим Н. Любименко указывает, что «шкала изменчивости» видоспецифична, то есть пределы амплитуды пластичности у разных видов неодинаковы. То есть чем шире диапазон пластичности, тем эффективнее приспособляемость данного вида к различным факторам внешней среды (Жученко, 1988).

В своих работах Marsden-Jones и Turril используют термин «морфологическая пластичность», в качестве способности растений реагировать на изменение условий внешней среды путем морфологических различий. При этом для характеристики степени проявления

индивидуальных признаков генотипа в отличающихся условиях среды обитания применяют уровень пластичности признаков.

Степень внутривидовой изменчивости количественных признаков анализируют с помощью коэффициента вариации, характеризующим некоторую реальность посредством простых математических приемов (Юл, Кендел, 1960; Яблоков и др., 1985; Любищев, 1923; Мамаев, 1969, 1975; Мишуров, 1984; Haldane, 1955; Берлянд-Кожевников, 1975). При этом С.А. Мамаев считает, что величина коэффициента вариации в большей степени отображает относительную амплитуду колебаний их значений. В то же время Л.А. Животовский (1991) отмечает, что коэффициент вариации, как мера вариабельности количественного признака, предпочтительнее среднего отклонения, если выявлен эффект шкалы - увеличение стандартного отклонения с возрастанием среднего значения.

По результатам анализа полученных данных при изучении древесных растений С.А. Мамаев (1973) приходит к заключению, что значения коэффициента вариации зависят от размерности признака. При этом линейные признаки отличаются наименьшими показателями, весовые – более или менее большими, а меристические признаки характеризуются наиболее высокими значениями. Кроме того, для коэффициента вариации весовых признаков характерны в 2-2,5 раза большие значения, чем по длине. В то же время, повышенный уровень изменчивости наблюдается у функциональных признаков, с увеличением диапазона варьирования в благоприятных условиях.

В систематике наиболее устойчивыми считаются признаки генеративной сферы, в том числе семян и плодов. При этом обязательным условием для эффективного выполнения репродуктивной функции и заметного действия стабилизирующего отбора являются сравнительная стабильность признаков цветка при повышенной вариабельности признаков

вегетативных органов, независимость размеров цветка от размерных параметров растения в целом и от изменения среды (Берг, 1993).

Однако, многочисленные исследования (Станкевич, 1964; Гонтарь, 1988; Ситников, 1985; Grawford et al., 1988; Lee et al., 1989) показывают, что признаки цветков и плодов в некоторых случаях могут быть и очень изменчивы. Так, в работах Г.И. Таршис (1980, 1985, 1986) проведены исследования изменчивости цветков на примере 30 видов растений Среднего Урала. Результаты показали, что в пределах одной популяции *Trollius europaeus* L. 2,5% цветков состояли из 7 листочков околоцветника, 6,2% – 8; 6,2% – 9; 37% – 10; 30% – 11; 11% – 12; 5% – 13; 1% – 17. Наряду с этим, автор указывает, что у *Potentilla erecta* (L.) Rauseh. наблюдались особи с 4-х членным венчиком, а также с 5-6 лепестками в цветке. Полученные данные приводят автора к заключению о более высокой изменчивости счетных признаков, по сравнению с мерными показателями.

Здесь важно учесть, закономерность, установленную Е.Н. Синской (1948), о том, что постоянство признака или формы не означает независимость от среды, а лишь широкие пределы условий, при которых данная форма или признак сохраняет свою стабильность. Иначе говоря, низкий уровень изменчивости признака обусловлен сильным стабилизирующим давлением отбора. Наряду с этим, высокий уровень изменчивости признака предполагает два случая, при которых характерно слабое воздействие отбора, а значит сильное воздействие случайных факторов, или в случае, когда признаку свойственно сильное воздействие отбора с повышенной изменчивостью. Кроме того, что важное таксономическое значение могут иметь сильно варьирующие признаки (Мамаев и др., 1982; Яблоков, 1987).

Таким образом, исследования большого количества видов и сортов в сходных экспериментальных условиях для сравнительной оценки эффективности размножения и показателей роста необходимы для выявления особенностей их адаптивной специализации и проявлений характерных

признаков, определяющих соответствие или недостаточное соответствие отдельных местообитаний. При этом анализ данных при культивировании образцов в сходных условиях, и полученные результаты с учетом влияния средовых факторов позволяют выявить закономерности дифференциации, обусловленные селективным давлением данного фактора (Ludwig et al., 1987).

1.2. Биологические особенности и фитохимическое изучение растительного сырья *Nigella* L.

1.2.1 Систематический анализ рода *Nigella* L.

Род чернушка (*Nigella* L.) представитель семейства лютиковые (*Ranunculaceae* Juss.). Ареал рода - евразийско-африканский, большинство представителей данного рода встречаются в 6 провинциях Средиземноморской области, а также 7 провинциях Ирано-Туранской области, некоторые виды распространены в Циркумбореальной, Макаронезийской, Сахаро-Аравийской и Судано-Замбезийской областях. По мнению Р.Ф. Камелина (1973) генезис этого рода может быть связан с древнесредиземноморскими прашибляками и другим ксерофильным редколесьем. На территории Восточнесредиземноморской провинции выявлено наиболее высокое количество видов *Nigella* (14 видов). Кроме того эта область характеризуется максимальным уровнем видового эндемизма данного рода и, вероятно, внесла большой вклад в дифференциацию видов *Nigella* (Зиман, 1985).

Nigella была известна и долиннеевским ботаникам, поэтому у Линнея было отмечено уже 6 видов. В описании рода Декандоль приводит 11 видов. В дальнейшем Sprenger, уменьшил в нем число видов до 8, и, возможно, был первым, кто рассмотрел *Garidella*, как секцию *Nigella*. В 1867 г. Boissier объединил все имеющиеся данные о видах в «*Flora Orientalis*», где он понизил некоторые виды до разновидностей. В последнем издании «*Syllabus*

der Pflanzenfamilien» – Buchheim выделяет подтрибу *Nigellinae* из трех родов: *Nigella*, *Garidella*, *Komaroffia*. Единственным отличительным признаком этих групп является двурожковый нектарник. Однако, как позже отметил Zohary (1983), разделение *Garidella* и *Komaroffia* от *Nigella* на основе различий нектарников не столь оправдано. По его данным другой отличительный признак – капсульные плоды обнаружены также у некоторых видов *Nigella* (*Nigella damascena* L., *Nigella sativa* L., *Nigella segetalis* Bieb.). Из этого следует, что форма плода и его раскрытие не могут рассматриваться в качестве специфического признака между группами. По этой причине *Garidella* и *Komaroffia* долгое время относили к роду *Nigella*, как отдельные секции. Подобной классификации придерживались в своих работах И.М. Крашенников, А.Л. Тахтаджян, С.Н. Зиман, L. Spenner, A. Brand, A. Terracciano, M. Zohary (Зиман, 1985; Zohary, 1984). Исходя из имеющихся основных источников, для бывшего СССР описано 11 видов рода *Nigella*, для Кавказа - 6 и для Северного Кавказа и Дагестана - 2 вида (Крашенников, 1937; Гроссгейм, 1939; Галушко, 1978; Черепанов, 1981; Муртазалиев, 2009).

Согласно последнему изданию «Конспекта флоры Кавказа» (2012), *Nigella* и *Garidella*, рассматриваются уже как два самостоятельных рода трибы *Nigelleae* Schrödinger, подсемейства *Aconitoideae* Raf.. При этом род *Nigella* включает 3 секции: *Nigella* (*N. arvensis* L., *N. segetalis* Bieb., *N. sativa* L.), *Erobathos* (*N. damascena* L., *N. elata* Boiss.), *Nigellastrum* (*N. orientalis* L., *N. oxypetala* Boiss.). Во всех работах особое внимание уделено чрезвычайной полиморфности вида *N. arvensis* L., в составе которого выделяют таксоны различного ранга: разновидности (Davis, 1965; Zohary, 1983), подвиды (Strid, 1970), связанные промежуточными формами, что очень затрудняет идентификацию.

Так, объект нашего исследования – *N. sativa*, по мнению Zohary, включает две разновидности:

var. *sativa* (*N. cretica* Mill.,

N. indica Roxb. Ex Flemm.,

N. sativa var. *indica*,
N. sativa subsp. *normalis*).

var. *hispidula* Boiss., Ann. Sci. Nat. Bot. ser.

При этом автор рассматривает var. *hispidula*, как дикого предка var. *sativa*, и указывает на необходимость исследования генетической близости этих разновидностей.

По «Конспекту флоры Кавказа» *N. sativa* имеет следующее географическое распространение:

ЗП: Западноставропольский район; ЗК: Бело-Лабинский район; ВК: Кубинский район; ЗЗ: Абхазский район (Гагры-одичавшее), Ингури-Рионский район- Лайлаши; ЮЗ: Нахичеванский район (Бабекский район), Южнокарабахский район (запад.); ВЗ: Алазань-Агричайский район; ЮЗЗ: Месхетский район (Ацкури); ЮЗ: Ереванский, Дарелегисский, Мегри-Зангеланский районы.

Указан для Атл. (Франция), Южн., Юго-Вост., Вост. (зап., юг) Европа; Средиз. (кроме зап.); Юго-Зап. (от Турции и стран Аравийского п-ова до сев. Пакистана), Ср. (горный Туркменистан, Прибалхашье, Тянь-Шань, Памиро-Алай), Центр. (Синьцзян), Южн. (Непал, Индия) Азия; Сев. и Центр. (сев. Сахара, Эфиопия) Африка.

Тип описан из Египта и с Крита. Вид широко культивируется, как декоративное и пряное («черный тмин») растение, дичает и натурализуется. Дикое растение отличается от культурных более ветвистыми стеблями, короткими и плотными долями листьев, сильным опушением, меньшими размерами цветков и листовками с многочисленными бугорками (Татанов, 2012).

Таким образом, за прошедший период научного изучения представителей рода *Nigella* появлялись работы как с описаниями новых видов и разновидностей, так и - их объединяющие, что возможно связано с флористическими исследованиями различных регионов, а также недостаточным изучением биологии и экологии видов *Nigella*, их

изменчивости. При этом, чаще всего наиболее стабильные и важные в таксономическом отношении признаки определялись эмпирически.

1.2.2. Ботаническое описание *Nigella sativa* L.

Чернушка (*Nigella*) – однолетние растения, принадлежащие к семейству лютиковых (*Ranunculaceae*). Чернушка посевная – *Nigella sativa* L. больше известная в народной медицине как «черный тмин», представляет собой травянистое растение, достигающее 20-50 см высотой. Листья дважды-трижды перисто рассеченные на короткие, линейные, расходящиеся дольки, имеют длину 3-4 см. Чашелистики, в количестве 5 штук, продолговатые, 1-1,5 см длиной, на вершине белые притупленные, при основании голубые, суженные в короткую ножку. Лепестки представлены нектарниками, расположенными на короткой ножке, имеющей слабое опушение. Верхняя губа нектарника отличается от нижней сравнительно меньшим размером, она имеет продолговатую форму, сужающуюся в удлиненное линейное окончание. В то же время верхняя губа представлена двумя дольками несущими бугорок, и имеющими мозолистые утолщения на верхушке. Пыльники наверху могут быть как тупыми, так и слегка заостренными. Нектарники труднодоступны и своеобразно устроены - нектарные ямки прикрыты крышечкой. Путь к нектарнику иногда прегражден препятствиями, преодоление которых обязательно влечет за собой прилипание пыльцы к спине или брюшку насекомого. Насекомому приходится протискиваться через узкий зев венчика или делать усилия, чтобы укрепиться на цветке и своими движениями и весом раскрывают щель, через которую можно проникнуть к нектарию. Плоды- листовки вздутые, достигающие 1,5 см в длину, с зернисто-бугристой поверхностью. Листовки почти до вершины срастающиеся, по спинке округлые, с почти равным по длине ребристым закрученным носиком. Семена *N. sativa* имеют характерный черный цвет, откуда и происходит название «чернушка», трехгранную форму, морщинисто-бугорчатую поверхность (Жуковский, 1940, Крашенников, 1937).

1.2.3. Химический состав семян *Nigella sativa* L.

Первые клинические испытания семян *N. sativa* относятся к 1880 г., когда Greenish (1880) указывал на присутствие в семенах 37% масла и 4,1% золы. Химический анализ эфирного масла впервые описан в 1960-1963 гг. в работах Mahfouz и El-Dakhkny (1960) и Canonica (1963). Эти исследования были дополнены более поздними работами, которые выявили в составе семян разнообразные фармакологически активные компоненты. К ним относятся: тимохинон (2-метил-5-изопропил-1,4-бензохинон), содержание которого по некоторым данным составляло 27,8% от эфирного масла; карвакрол; изотимол (5,8-11,6%) и продукт тимохинона - тимогидрохинон вместе с некоторыми эфирами - около 16% (Aboutabl, 1986); п-кумин (15,5- 31,7%) (Burits, 2000); т-анетол (0,25-2,3%) (El Alfy, 1975). При этом значительных различий в химическом составе жирного масла из семян, выращенных в Египте, Судане, Эфиопии, Индии, Турции и Сирии не было обнаружено. Однако, Al-Jassir (1992) отмечает что семена, выросшие в провинции Эль-Касим (Саудовская Аравия), содержали помимо следующих жирных кислот: линолевая (44,7-56%), олеиновая (20,7-24,6%), линоленовая (0,6-1,8%), арахидоновая (2-3%), пальмитолеиновая (3%), эйкозодиеновая (2-2,5%), пальмитиновая (12-14,3%), стеариновая (2,7-3%), миристиновая (0,16%) (Rathee, 1982; Nergiz, 1993; Houghton, 1995) еще две кислоты – лигноцериновую (1%) и тетрадеценую кислоты (0,18%). Последнее представляло большой интерес, поскольку лигноцериновая кислота не обнаруживалась в пищевых растительных маслах.

Позднее, в 1995 году, группа исследователей проверила эффективность экстракта масла *N. sativa* и его главного компонента, тимохинона, в качестве противовоспалительного средства (Houghton et al., 1995). Результаты изучения показали, что подавление воспалительного процесса было выше, чем могло ожидать от действия одного тимохинона. Тогда впервые обратили внимание на комплекс из эйкозодиеновой, эйкозотриеновой и эйкозеновой кислот, которые обеспечивали повышение

противовоспалительной активности. Изучение физико-химических свойств активного компонента семян, обладающего противомикробными свойствами, позволило установить, что это тимогидрохинон.

Известный на сегодня химический состав масла *N. sativa* представлен следующими соединениями:

Монотерпеноиды: β -пинен, лимонен, *n*-цимол, терпениол, 4-терпениол (Enomoto et al., 2001; Aljabre et al., 2005).

Тритерпеновые сапонины: в семенах- 3- O- [β -*D*- ксилопиранозил-(1 \rightarrow 3)- α -*L*-рамнопиранозил-(1 \rightarrow 2) – α -*L*-арабопиранозид] и 3-O- [β -*D*- ксилопиранозил-(1 \rightarrow 3)- α -*L*-рамнопиранозил-(1 \rightarrow 2) - α -*L*-арабопиранозил]-28-O- [α -*L*-рамнопиранозил-(1 \rightarrow 4)- β -*D*- глюкопиранозил-(1 \rightarrow 6)- β -*D*- глюкопиранозид] хедерагенина, α - хедерин (Kumara, Huat, 2001; Singab et al., 1999).

Стероиды: холестерин, кампестерин, стигмастерин, α -спинастерин, β – ситостерин (Salama, 1973).

Гетероциклические соединения: 2Н-6,7-дигидро-9гидрокси-2,2диметил-6оксофуоро [3,2-*g*] хромен-6-он (Dawidar et al., 2001; Joshi et al., 2001).

Фенолы и их производные: тимол, тимохинон, карвакрол; в семенах -2-(2-метоксипропил)-5-метил-1,4-дигидроксибензол (Dawidar et al, 2001; Enomoto et al., 2001; Aljabre et al., 2005).

Флавоноиды: в семенах -3-O -[β -*D*- глюкопиранозил-(1 \rightarrow 2)- O- β -*D*- глюкопиранозил-(1 \rightarrow 2)-глюкозид] кемпферола (Singab et al., 1999).

Высшие жирные кислоты: в семенах - олеиновая, линолевая, миристиновая, пальмитиновая, стеариновая, линоленовая, эйкозодиеновая, петрозелиновая (Kartha, Khan, 1969; Babayan et al., 1978). По данным Денисовой (1956) содержание жирного масла в семенах *N. sativa* достигает 44,2%.

1.3. Ресурсное значение *Nigella sativa* L.

В течение последних двух десятилетий литература насыщена исследованиями фармакологического действия чистого компонента или экстракта семян видов рода *Nigella*. Большинство исследований посвящено изучению эфирного масла и его главных составляющих. В клинике эфирное масло семян *N. sativa* положительно влияет на лечение аллергических состояний (Kalus et al., 2003; El - Tahir, Bakeet, 2006). В эксперименте настой корней замедляет ритм сердечных сокращений (Гинзбург, 1935). Жирное масло семян обладает гепатопротективным и детоксационным свойствами при интоксикации кадмием (Kanter et al., 2003; 2005); водный и метанольный экстракты надземной части – анальгезирующим действием (Al-Naggar et al., 2003); неочищенный и спиртовой экстракты - спазмолитическим и бронхолитическим (Aqel, 1996; Gilani et al., 2001); спиртовой экстракт семян оказывает эстрагеноподобный эффект (Agarwal et al., 1979), тимол и карвакрол ингибирует агрегацию тромбоцитов, снижает коагуляцию крови (Enomoto et al., 2001; Kumara, Huat, 2001). Эфирное масло, полученное из семян, обладает иммуносупрессивным (Swamy, Tan, 2000; Islam et al., 2004), гипогликемическим (Al-Hader et al., 1993) и антигельминтным свойством (Agarwal et al., 1990), повышает внутритрахеальное давление (El Tahir et al., 1993) а также обладает антифунгальным (Aljiabre et al., 2005) и антибактериальным (El-Hissy et al. 1973; Morsi, 2000; Hanafy, Hatem, 1991) действием.

Все эти и ряд других работ установили широкое применение семян *N. sativa* в лечении многих заболеваний. Однако следует указать на отсутствие, каких - либо сведений об особенностях изменения качественного и количественного состава масла и его сопряженности с условиями культивирования. Кроме того, селекция на качество масла, его жирнокислотный состав не проводилась, и в этом плане неизвестно о составе сортовых популяций по этому показателю. На сегодняшний день комплексные системные исследования *N. sativa* не ведутся, многие вопросы

изучены фрагментарно и все еще остаются вне поля зрения исследователей. В связи с этим изучение биологических и экологических особенностей этого вида является крайне актуальным.

ГЛАВА 2. УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Почвенно-климатические условия районов проведения интродукционных исследований

Территория Дагестана, охватывающая десятки тысяч км² плоскости и гор, расположенная между Каспийским морем и Главным Кавказским хребтом, отличается большим разнообразием физико-географических и соответственно почвенно-климатических (от субтропических до арктических) условий. Всему этому соответствует флористическое (до 3500 видов высших растений) и фитоценотическое многообразие, где имеют место и многочисленные виды лекарственных растений.

Как известно, интенсивные коммерческие отношения, применяемые в различных отраслях человеческой деятельности, отразились на ускоренном использовании ресурсов дикорастущих лекарственных растений без учета их сырьевых возможностей.

Имеющиеся сведения о лекарственных растениях Дагестана и их сырьевых запасах относятся к началу шестидесятых и семидесятых годов и явно устарели. В таких условиях особую важность приобретает развитие сырьевой базы интродуцентов. Освоение новых районов заготовок сырья создаст предпосылки для более рационального использования природных ресурсов.

Большое значение при изучении урожайности, ареала и экологии вида имеет высота над уровнем моря. Известно, что при изменении ландшафтных зон в горах характерно постепенное снижение температуры как в высотном, так и в широтном направлении. Однако соотношение тепла и влаги, т.е. климатические показатели зональности в горах изменяются различно по широте и с высотой (Чупахин, 1974). Несмотря на разнообразие условий, климат Дагестана можно отнести к умеренно-теплому, с выраженной континентальностью, характерной для низменности и в горах и определяющейся высокими годовыми амплитудами температуры, резким суточным колебанием, недостаточным увлажнением (Коростелев, 1931; Акаев и др., 1996; Чиликина, Шифферс, 1962). В климатическом отношении внутригорные районы Дагестана являются интразональными. Это влияние отразилось и на формировании растительности, когда на востоке и северо-востоке предгорные Передовые хребты создают "дождевой экран", ограждая их от каспийских и северных воздушных влагоносных течений; а с юга и юго-запада они разделяются отрогами Главного и Бокового хребтов (Коростелев, 1931; Чиликина, Шифферс, 1962). Дагестан характеризуется также достаточно разнообразным почвенным покровом вследствие вертикальной и горизонтальной зональности. Влияние горного рельефа выявляется при переходе от равнинной зоны к нижним предгорьям, где преимущественно аридно-предгорная, гумидно-предгорная зональность (Гюль и др., 1959; Акаев и др., 1996).

С целью изучения экологических и биолого-ресурсных особенностей изменчивости морфологических признаков на экспериментальных базах Горного ботанического сада Дагестанского федерального исследовательского центра РАН проводили интродукционное исследование образцов *N. sativa* в течение трех лет. Экспериментальные участки характеризуются неоднородностью в результате сложного сочетания экологических условий и отражают комплексное влияние высотного градиента. Они охватывают

территории возделывания культурных растений в низменном, горно-долинном, и внутреннегорном поясах (Акаев и др., 1996).

Исследования по теме диссертации проводили в 2009-2011 годах с марта по октябрь включительно. Для сравнительной оценки климатической обстановки конкретного географического пункта в период проведения интродукционных исследований составлены климадиаграммы (рис.1-9) с использованием метода Болла-Тейлора (Ахмедова и др., 2004), по метеоданным метеорологических станций на экспериментальных базах Горного ботанического сада, а также Дагестанской Государственной Гидрометеостанции. Кривая линия климадиаграммы соответствует климатическим особенностям исследуемого года и показывает реальный ход температуры и количества выпавших осадков.

Ленинкентский участок относится к Низменному Дагестану и юго-западной оконечности Прикаспийской низменности, сравнительно большая часть, которой располагается ниже уровня Мирового океана (-26,0 м). Прикаспийская низменность простирается узкой полосой между побережьем Каспийского моря и отрогами Кавказских гор и представлена Терско-Кумской и Терско-Сулакской низменностями.

Почвы района преимущественно каштанового типа: светло-каштановые, лугово-каштановые (Акаев и др., 1996).

Исходя из полученных данных, приводится характеристика погодно-климатических условий в окр. г. Махачкала за 2009-2011 годы. Как показывает климадиаграмма (рис.1) в марте 2009 года количество осадков достигало 4 мм, а температура воздуха при этом увеличивалась незначительно (до 5,7°C).

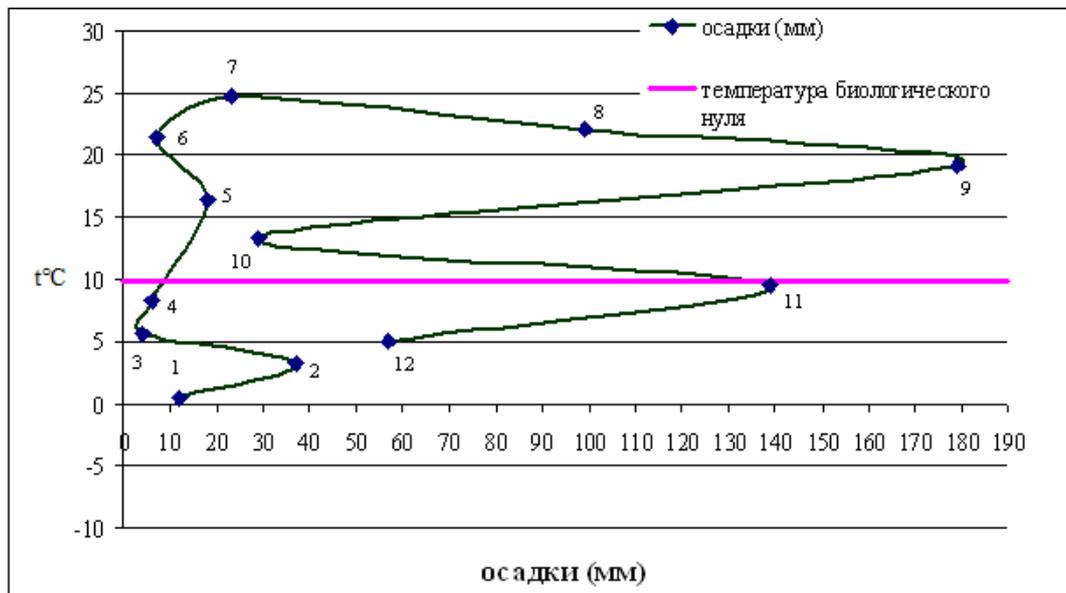


Рис. 1. Климатодиаграмма распределения температуры и осадков в окрестностях г. Махачкала (2009 г.)

Примечание: Здесь и далее в климатодиаграммах цифрами обозначены месяцы.

В апреле наблюдалось повышение температуры воздуха (6°C) и увеличение количества осадков ($8,3$ мм). В мае эта тенденция также сохранялась, при этом количество выпавших осадков составляло 18 мм, температура воздуха при этом достигала $16,4^{\circ}\text{C}$. Однако, в июне количество выпавших осадков снижается до 7 мм, а температура воздуха постепенно возрастает до $21,4^{\circ}\text{C}$ (поворот линии климатодиаграммы в противоположную сторону). В июле количество осадков продолжает повышаться, и зафиксирован абсолютный максимум температуры воздуха ($24,7^{\circ}\text{C}$), в августе отмечены незначительные возрастания среднемесячных показателей температуры и влажности, при этом в сентябре наблюдаются максимального годовые значения количества осадков – 179 мм (растяжение линии климатодиаграммы вправо вдоль оси абсцисс).

Климатодиаграмма за 2010 г. (рис. 2) показывает, что в марте температура воздуха составляла $4,9^{\circ}\text{C}$, а абсолютные показатели количества осадков – 44 мм.

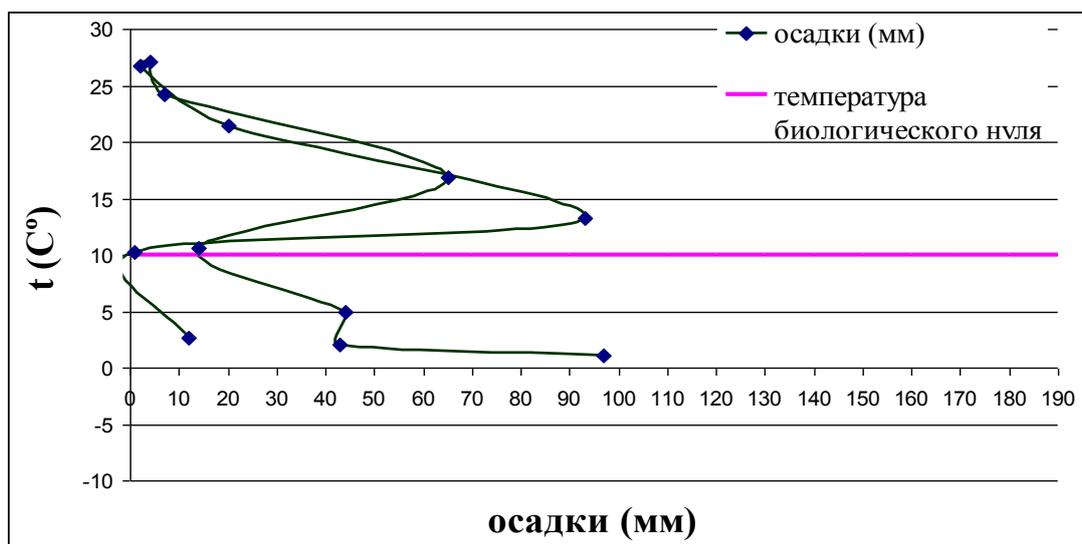


Рис. 2. Климатодиаграмма распределения температуры и осадков в окрестностях г. Махачкала (2010 г.)

В апреле количество выпавших осадков уменьшается, однако в мае возрастает (поворот линии вправо). С июня по август это количество резко сокращается (изгиб графика влево - и растяжение вдоль оси ординат). Максимальная температура отмечена в июле ($27,1^{\circ}\text{C}$). С августа по октябрь характерно снижение температуры воздуха и незначительное увеличение количества осадков (нисходящий изгиб вправо).

В отличие от 2009 и 2010 года, в целом 2011 год оказался более засушливым. В марте температура воздуха в г. Махачкала достигала $3,9^{\circ}\text{C}$, а количество осадков составляло 14 мм. В апреле и мае наблюдается их постепенное увеличение (восходящая кривая). В июне картина меняется - происходит резкое уменьшение количества осадков (18 мм), величина которого в июле достигает 7 мм. Однако температура воздуха в этот период имеет наибольшие значения (растяжение кривой вдоль оси абсцисс). В сентябре опять наблюдается уменьшение температуры и количества осадков (изгиб линии влево) и в последующем оно продолжается до конца года (рис. 3).

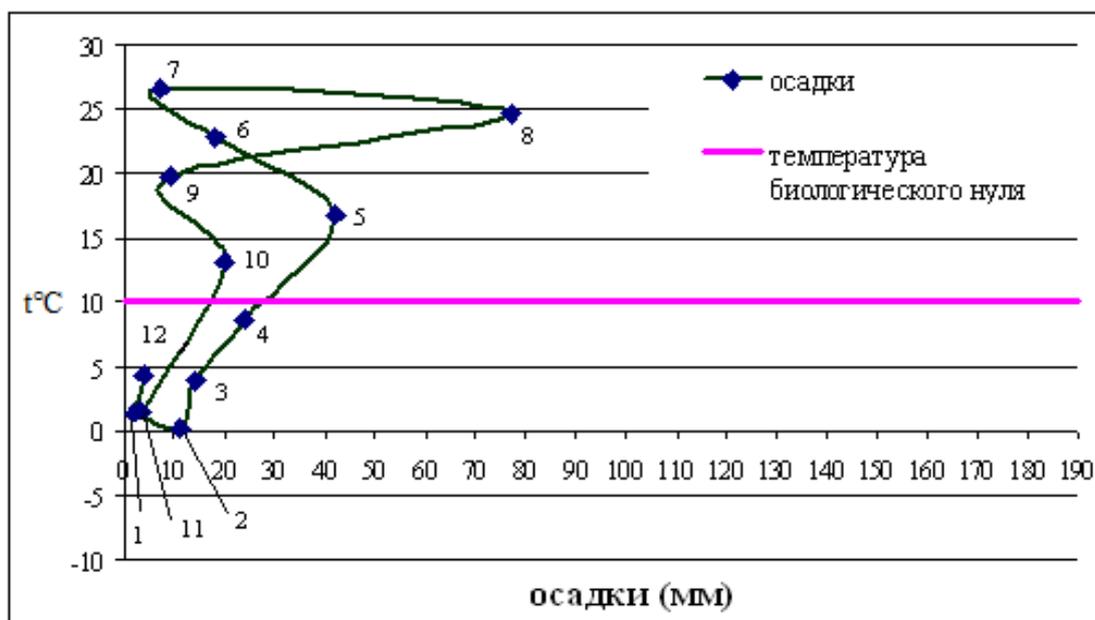


Рис. 3. Климатодиаграмма распределения температуры и осадков в окрестностях г. Махачкала (2011 г.)

Цудахарская экспериментальная база (ЦЭБ) Горного ботанического сада находится на высоте от 1100 до 1300 метров над уровнем моря между $42^{\circ}19'$ северной широты и $47^{\circ}14'$ восточной долготы.. Она находится в горно-долинной зоне, на территории Внутригорного Дагестана, в долине р. Сана, приток р. Казикумухское Койсу. Почвы сухостепные маломощные, каменистые и хрящеватые, формирующие сухостепную и нагорно-ксерофильную растительность в нижней части хребтов.

Климатодиаграмма в с. Леваша за 2009 г. отражает более низкое колебание температуры и меньшее количество осадков, чем для окрестностей г. Махачкала. При этом в марте происходит резкое уменьшение количества осадков (на графике представлены крутым поднятием линии вдоль оси абсцисс влево) (рис. 4).

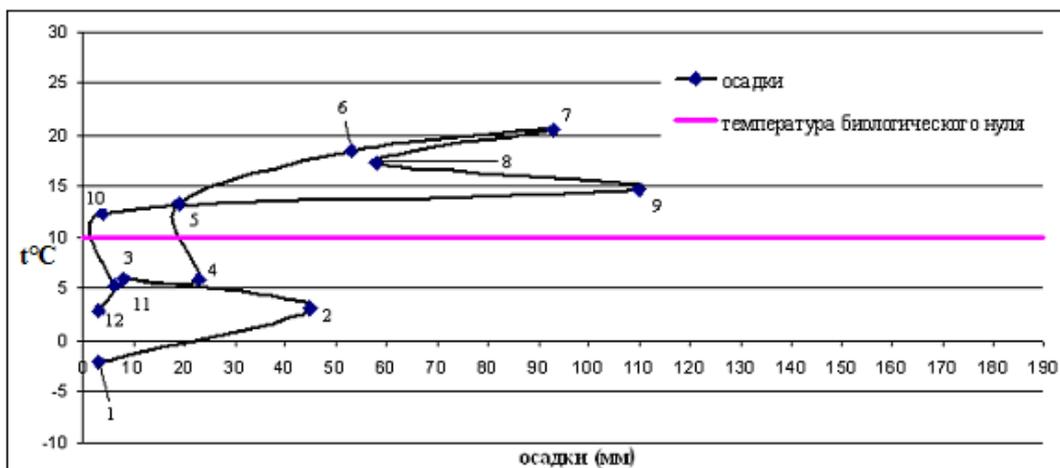


Рис. 4. Климатодиаграмма распределения температуры и осадков с. Леваша (2009 г.)

В апреле количество осадков несколько увеличивается, а температура изменяется незначительно. Увеличение температуры наблюдается в мае (растяжении линии графика вдоль ординат, с небольшим изгибом влево, которое указывает на снижение количества осадков в этот период). В период с мая по июль температура воздуха увеличивается, а количество осадков возрастает - изгиб и растяжение линии графика вдоль оси абсцисс. Однако в августе наблюдалось уменьшение количества осадков (58 мм) и температуры (17,3°C). В сентябре температура воздуха составляла 14,7°C, а количество осадков увеличилось до 110 мм (растяжение графика вправо). С октября по декабрь характерно уменьшение температуры, сопровождающееся снижением количества осадков (нисходящая линия).

Как показывает климатодиаграмма за 2010 год, в марте температура продолжала увеличиваться, в этот период возрастало также количество осадков до 54 мм. С апреля по июнь эта тенденция сохраняется, среднемесячные количество осадков и температура воздуха постепенно возрастают (восходящий изгиб и подъем линии). Максимальные среднемесячные показатели количества осадков и температуры отмечены в июне (89 мм и 22,6°C соответственно) (рис. 5)

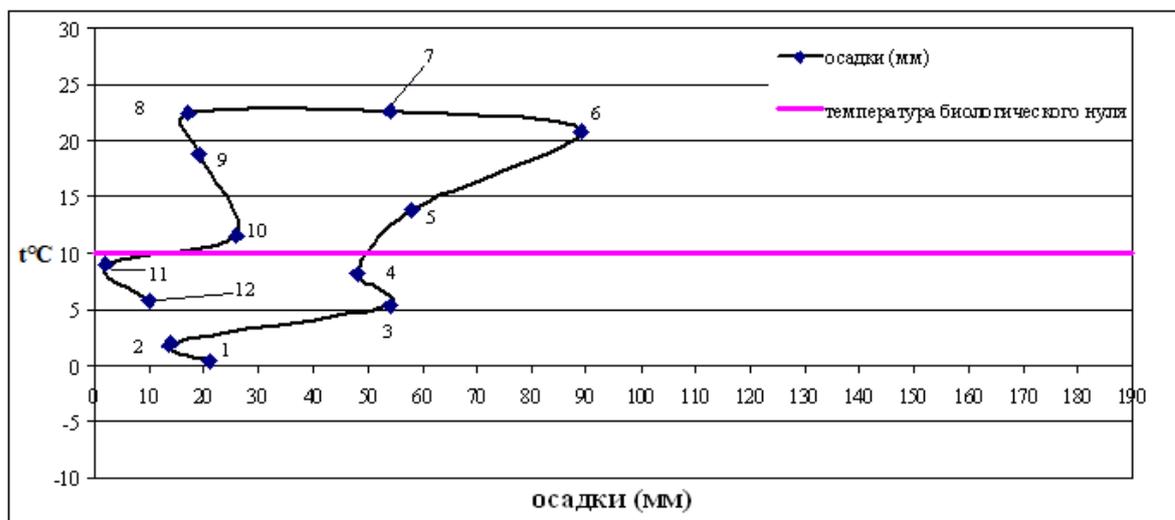


Рис. 5. Климатодиаграмма распределения температуры и осадков с. Леваша (2010 г.)

В августе среднемесячная температура воздуха менялась незначительно, однако количество осадков резко снижалось. В сентябре температура воздуха и количество выпавших осадков продолжают уменьшаться (изгиб линии влево). Однако в октябре количество выпавших осадков несколько увеличивается (26 мм).

Как видно из климатодиаграммы в 2011 г. температура воздуха также как и количество осадков начинают увеличиваться с марта (изгиб линии вправо вдоль оси абсцисс). В апреле и в мае эта тенденция сохранялась (растяжение и изгиб линии вправо). Однако в июне и в июле количество выпавших осадков резко уменьшается до 46 мм и 24 мм соответственно. Это уменьшение продолжается до августа (резкий излом влево и незначительный подъем). В сентябре температура воздуха достигала 14,8°C, а количество осадков составляло 21 мм. (рис. 6).

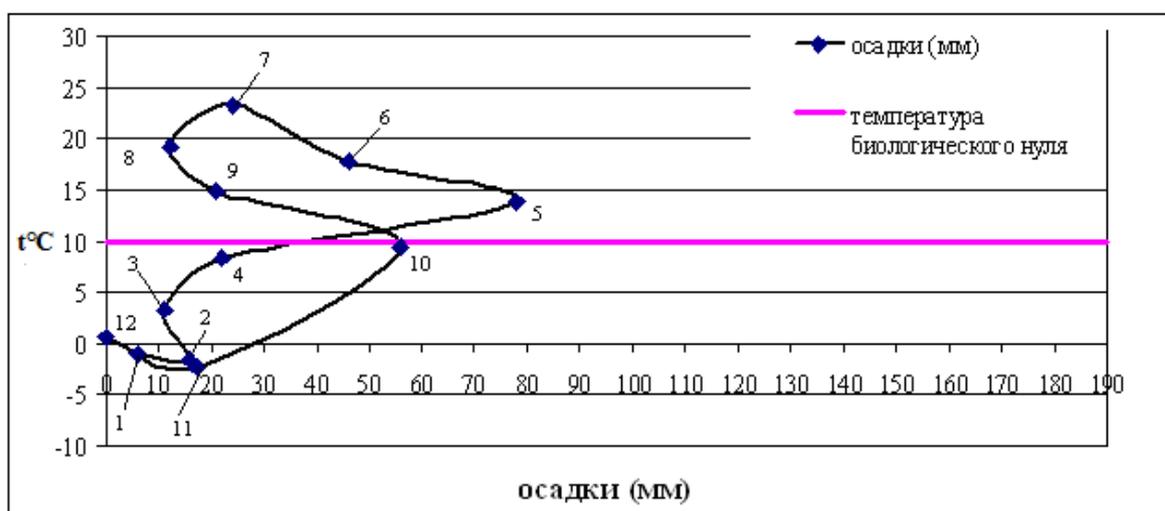


Рис. 6. Климадиаграмма распределения температуры и осадков в с. Леваша (2011 г.)

Гунибская экспериментальная база (ГЭБ) расположена на высоте 1600-1950 метров над уровнем моря между 42°24' северной широты и 46°55' восточной долготы. Она находится на территории Гунибского плато, относящегося к северо-западной известняковой части Внутригорного Дагестана.

Поверхность Гунибского плато имеет сложное геоморфологическое строение, и состоит из известняков нижней части нижнего мела, мощностью от 200 до 500 м. Гунибское плато состоит из двух частей, разделенных речкой Гунибкой. Южная часть плато представлена склонами северных экспозиций, а северная – склонами южных экспозиций. При этом склоны южной экспозиции представлены голым плитняком с элементами петрофитной степной растительности; а на южной части встречаются лесные и послелесные луговые сообщества (примерно до 2000 м над ур. м.), далее сменяющиеся остепненными фрагментами послелесных и субальпийских злаково-разнотравных лугов (Акаев и др., 1996 ; Гюль и др., 1959).

Климадиаграмма с. Гуниб (рис. 7) в 2009 году в отличие от г. Махачкала и с. Леваша отражает более низкий температурный режим, и сравнительно более высокое, чем в с. Леваша количество осадков.

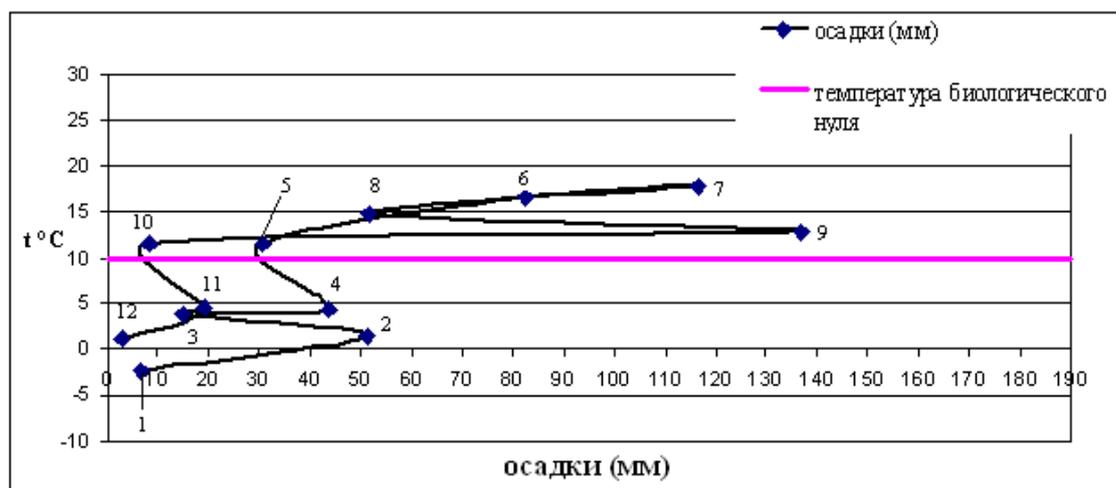


Рис. 7. Климатодиаграмма распределения температуры и осадков в с. Гуниб (2009 г.)

В марте отмечено увеличение температуры ($3,8^{\circ}\text{C}$) и снижение количества осадков (15 мм). В апреле температура воздуха достигает $4,4^{\circ}\text{C}$, а количество осадков 44 мм (на графике поворот линии вправо при незначительном растяжении вдоль оси ординат). В мае количество осадков еще продолжает уменьшаться, хотя при этом температура воздуха возрастает значительно (поворот линии влево и растяжение графика вдоль оси ординат). С мая по июль количество осадков сильно возрастает (31- 117 мм), кроме того в июле отмечены максимальные значения температуры воздуха ($17,8^{\circ}\text{C}$). Однако уже в сентябре выпадает максимальное количество осадков (137 мм), а температура воздуха снижается (на графике линия опускается в левую сторону). В октябре температура продолжает опускаться ($11,6^{\circ}\text{C}$), а количество осадков значительно уменьшается (8 мм) (крутой изгиб влево) и эта тенденция сохраняется до конца года (нисходящая линия).

Как показано на рисунке 8 в 2010 г. температура воздуха и количество осадков в с. Гуниб постепенно увеличиваются до апреля (восходящая кривая). В мае количество осадков продолжает уменьшаться (82 мм). В июне и июле наблюдается общее повышение температуры воздуха, и количества осадков, с максимальными годовыми показателями в июле (106 мм рт. ст.). В

следующем месяце характерно резкое снижение количества осадков (19 мм) (изгиб линии влево).

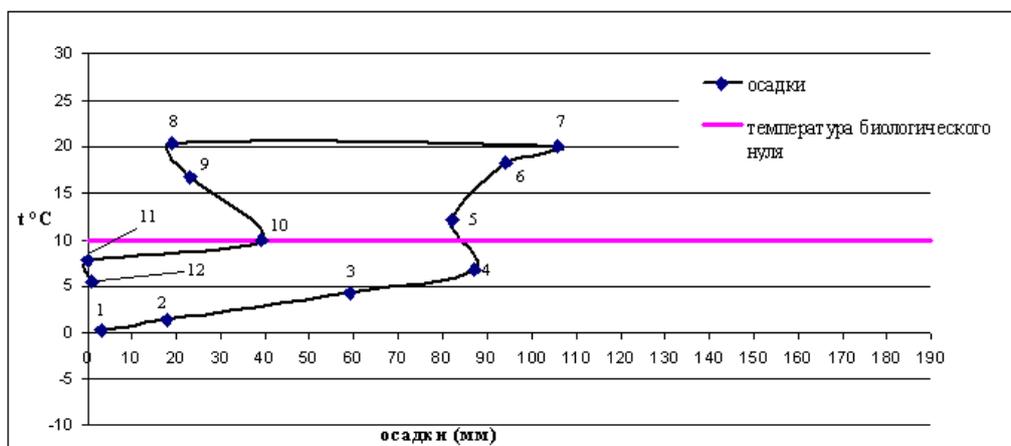


Рис. 8. Климатодиаграмма распределения температуры и осадков с. Гуниб (2010 г.)

Количество осадков возрастает в сентябре и в октябре до 23 и 39 мм соответственно, однако температура воздуха значительно уменьшается (нисходящая кривая изгиб вправо). В ноябре и декабре наблюдалось уменьшение температуры воздуха и количества выпавших осадков (изгиб влево).

Как показывает климатодиаграмма за 2011 г температура воздуха с. Гуниб в марте составила 1,2°C, а количество осадков – 20 мм. Количество выпавших осадков в период с марта по июнь возрастает до 172 мм (восходящая линия по горизонтали) (рис. 9). В июле происходит резкое снижение количества осадков (103 мм), сопровождающееся увеличением температуры воздуха до 25,1°C (восходящий изгиб влево).

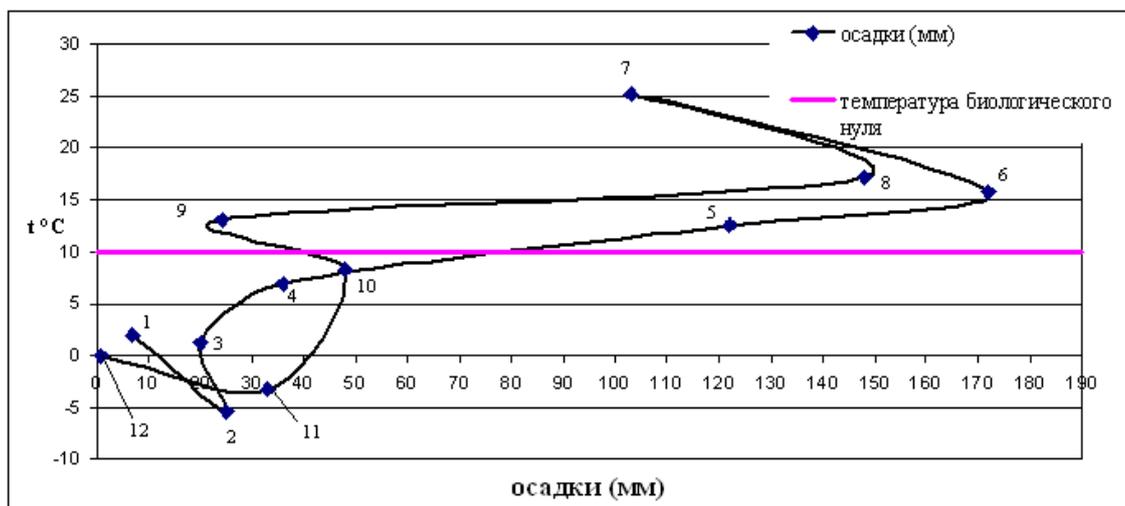


Рис. 9. Климатодиаграмма распределения температуры и осадков с. Гуниб (2011 г.)

Однако уже в августе наблюдалась обратная картина- отмечено уменьшение температуры до 17,2°C, и увеличение количества осадков до 148 мм. В сентябре количество осадков значительно снижается (на графике крутой изгиб линии влево) и эта тенденция сохраняется до конца года (нисходящая линия).

Основными почвообразующими породами Гунибского плато являются широко распространенные верхнемеловые известняки. На северных экспозициях склона выделяют горно-луговые черноземовидные почвы, а на южных – горные лугово-степные (Гурлев, 1972; Акаев и др., 1996).

2.2. Материал исследований

Материал для исследований был получен в 2008 году из стран Ближнего Востока, Северо-Восточной Африки и Закавказья (Саудовская Аравия (СА) (г. Аль-Касим, 570 м над уровнем моря), Эфиопия (г. Аксум, 2106 м над уровнем моря), Сирия (г. Думаир, 672 м над уровнем моря), Египет (г. Гиза, 26 м над уровнем моря), Азербайджан (г. Келлар, 310 м над уровнем моря) и представлял собой местные сортопопуляции.

Экспериментальная работа, посев и наблюдения за развитием растений проводили на экспериментальных участках Гор БС ДФИЦ РАН.

1. экспериментальный участок в Ленинкенте (100 м высоты над уровнем моря, с.ш. 42° 58' 00,4" и в.д. 47° 22' 58,4").
2. экспериментальный участок на Цудахарской экспериментальной базе Левашинского района (1100 м высоты над уровнем моря, с.ш. 42° 19' 29,7" и в.д. 47° 09' 52,2")
3. экспериментальный участок на Гунибской экспериментальной базе (1650 м высоты над уровнем моря, с.ш. 42° 23' 57,0" и в.д. 46° 55' 18,6", 1750 м высоты над уровнем моря, с.ш. 42° 24' 06,5" и в.д. 46° 55' 06,0", 1950 м высоты над уровнем моря, с.ш. 42° 23' 56,8" и в.д. 46° 54' 32,3").

2.3. Методика исследований

Для сохранения чистоты исследования и учитывая особенности опыления, а именно перекрестноопыляемость данного вида, нами был использован одинаковый семенной материал на протяжении трех лет интродукционного испытания. Исходное количество семян в одном ряду составило 100 шт. Повторность каждого образца трехкратная. Посев семян осуществлялся с учетом погодных условий зон выращивания. Для этого на каждом экспериментальном участке представленном метровыми деланками проводили посев семян ручным способом семена, с расстоянием между рядами 20 см и глубиной 3–4 см. Уход за растениями заключался в прополке сорняков. Уборку урожая проводили вручную на стадии полного созревания семян каждого образца. Исследования проводили с использованием общепринятых методов, описанных в соответствующих руководствах (Доспехов, 1979), а также в специальных инструкциях (Abdolrahimi et al., 2012; Tonçerl et al., 2004; Khaled et al, 2007).

Изучение семенной продуктивности

Предварительное исследование пяти образцов *N. sativa* позволило установить, что образец «Эфиопия» отличался сравнительно высокими показателями семенной продуктивности. Материалом для данной работы

служили растения *N. sativa*, прошедшие интродукционное испытание на трех высотных участках выращивания (100, 1100, 1950 м над уровнем моря). Изучение семенной продуктивности проводили с использованием показателей потенциальной и реальной семенной продуктивности (Вайнагий 1973, 1974). Поскольку для изучаемого вида характерен детерминированный рост, который проявляется в закладке верхушечного цветка, определяющего высоту растения, а затем постепенно к цветению переходят следующие за ним ближайшие боковые побеги. Для каждого побега рассчитывали коэффициент продуктивности ($K_{пр}$), по отношению относительной величины реальной семенной продуктивности к потенциальной (Левина, 1982). Показателем потенциальной семенной продуктивности считали число семязачатков в завязи верхушечного цветка. Реальная семенная продуктивность оценивалась по количеству семян в верхушечной многолистовке как при свободном опылении, так и при самоопылении. Количество семязачатков определяли на фиксированном (в 70% этиловом спирте) материале. Для этого использовали временные и постоянные препараты, изготовленные по общепринятым цитологическим методикам (Прозинна, 1960).

Проверка возможности самоопыления

Изучение системы опыления для проверки вероятности самоопыления посредством изоляции соцветий проводили на 30 растениях у образца «Эфиопия» на трех экспериментальных участках выращивания - 100, 1100 и 1950 м над уровнем моря (рис. 10).



Рис. 10. *N. sativa* на экспериментальном участке Цудахарской экспериментальной базы (1100 м)

Для этого каждое растение окружали штативом, изготовленным из изоляционной стальной проволоки. На штативы надевали изоляторы из мелкосеточного фатина, опыт продолжался до окончания периода плодоношения. При проведении антэкологических наблюдений использовали методику А.Н. Пономарева (1960).

Изучение изменчивости морфологических признаков

Как известно, при изучении изменчивости важным является выбор анализируемых признаков. В литературе чаще всего описываются признаки, наиболее доступные для анализа, которые в то же время используются в систематике исследуемого таксона, как достаточно устойчивые к модифицирующему влиянию среды (Магомедмирзаев, 1973, 1975, 1977; Глотов, 1975, 1983; Драгавцев, 2005; Семериков, 1986).

Для изучения изменчивости морфологических признаков в течение трех лет проводили камеральную обработку растений пяти образцов *N. sativa* произраставших на пяти экспериментальных участках (табл. 1).

Таблица 1 – Условные обозначения учтённых признаков *N. sativa* L.

№	Условные обозначения	Наименование признака	
Размерные, мм			
1	ВР	высота	растения
2	ДП	длина	побега
3	ДС		стебля
4	ДВП		верхушечного плода
5	ДВМУ		верхушечного междоузлия
6	ДК		корня
7	ТС	толщина	стебля у основания
8	ТК		корня
весовые, мг			
9	МР	масса	растения
10	МК		корня
11	МП		побега
12	МС		стебля
13	МЛ		листьев
14	МВП		верхушечного плода
15	МСВП		семян верхушечного плода
16	МТС		1000 семян
17	МСП		семян на растении
18	МПП		плодов на растении
числовые, шт.			
19	ЧМУ	число	междоузлий
20	ЧБК		боковых корней
21	ЧЛВП		листочек верхушечного плода
22	ЧСВП		семян верхушечного плода
23	ЧПБП		плодов на боковых ветвях
индексные			
24	ДП/ДК	длина побега/ длина корня	
25	СДМУ	средняя длина междоузлия на растении	
26	МП/МК	масса побега/ масса корня	
27	Re	репродуктивное усилие, определяемое отношением массы плодов к общей массе генеративного побега	

Количество растений в выборке составляло 30 штук. Биометрические измерения у особей проводили путем элементарных измерений по 27 признакам, условно разделенных нами на 4 группы: ростовые (размерные)

(мм), числовые (шт) и весовые (мг) (рис. 11). Дополнительно также были подсчитаны некоторые информативные индексные показатели согласно приведенной таблице 1. Весовые признаки измерялись с точностью до 1 мг на электронных весах “Ohaus”, размерные – с точностью до 1 мм штангенциркулем.

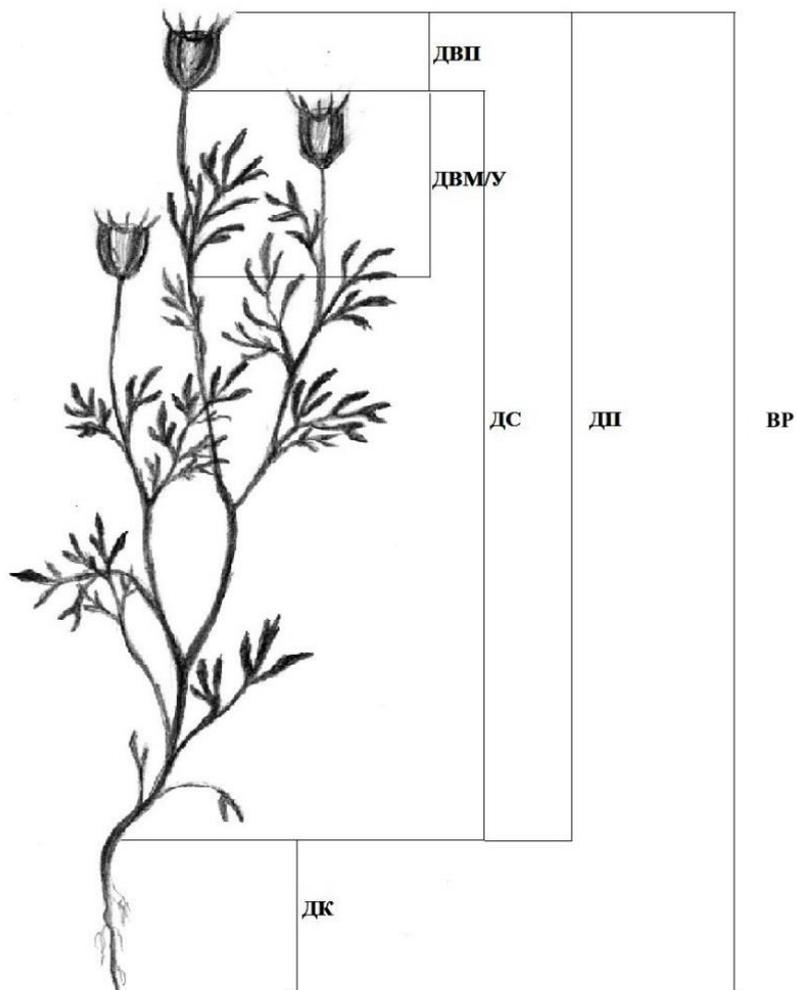


Рис. 11. Общая схема растения *N. sativa*. Условные обозначения см. табл. 1

Общий объем выборки за весь период исследования составил 2 250 растений, на которых было учтено и подвергнуто статистическому анализу 60 750 признаков.

Фенологические наблюдения

Фенологические наблюдения за развитием образцов *N. sativa* проводили по известным методикам (Методические указания по семеноведению интродуцентов, 1980; Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР, 1972; Сацыперова, 1993; Бейдеман, 1954; 1974; Молостов, 1966). В понятие фенологические наблюдения входят изучение периодичности фаз развития и связи их с климатическими факторами (Руденко, 1950; Шульгин, 1978). При этом главным требованием является точное определение даты перехода к фенологической фазе, проявляющихся у растений на этапе появления соответствующих внешних характеристик.

Определение фаз развития проводили глазомерно для каждого образца и на каждой делянке изучаемого варианта. Под межфазными понимали периоды между двумя последующими фазами. Для определения продолжительности жизненного цикла и отдельных периодов развития использовали два образца *N. sativa* различного эколого-географического происхождения - Азербайджан (мелкосемянный) и Сирия (крупносемянный). За начало фазы считали день вступления не менее 10-15% растений, а за полную, когда наступление фазы наблюдалось не менее чем у 75% растений. Нами были выделены следующие межфазные периоды: «посев-всходы», «всходы-цветение», «цветение-созревание».

Методика определения жирнокислотного состава семян

Объектом исследования служили семена *N. sativa*, различного происхождения: Саудовская Аравия, Египет, Эфиопия, Азербайджан, прошедшие интродукцию в условиях Цудахарской экспериментальной базы (1100 м над ур. м.). Семенной материал был высушен при 30°C в вентиляционной сушильной печи и хранился в бумажных пакетах при комнатной температуре. Исследование жирнокислотного состава масел осуществляли методом газо-жидкостной хроматографии до получения метиловых эфиров в соответствии требованиями Государственной фармакопеи

XIV издания в некоторой модификации (Daukšas et al., 2002). СКФ-экстракцию углекислым газом проводили на лабораторной экстракционной системе модель SFE 1000M1 – 2-FMC 50 («Waters Corporation», США). Фракцию измельченных семян *N. sativa* (70 г) загружали в 1000 мл сосуд и экстрагировали при 60°C (температура сушки сырья) потоком углекислого газа 50 кг/с в течение 60 минут при давлениях 250, 350 и 450 атм.

Метилловые эфиры жирных кислот были получены в соответствии с ГОСТ Р 51486-99. Для этого в колбу объемом 100 см³ помещали навеску семян анализируемого образца массой 1 г и добавляли 10 см³ раствора метилата натрия в метаноле (1%). Затем к колбе присоединяли обратный холодильник и через систему пропускали чистый азот в течение 2 минут – для удаления воздуха, находящегося в метанольном растворе, колбе и холодильнике. В дальнейшем систему нагревали до кипения на водяной бане в течение 15 минут, пока раствор не станет прозрачным. После нагревания в колбу добавляли 13 см³ метанольного раствора серной кислоты (5%) и кипятили 20 минут. После охлаждения реакционной смеси добавляли 25 см³ дистиллированной воды. Затем содержимое колбы переносили в делительную воронку вместимостью 100 см³ и дважды экстрагировали гексаном по 10 см³. Полученные экстракты промывали дистиллированной водой по 7 см³ до полного удаления серной кислоты по метиловому оранжевому. В дальнейшем полученный гексановый экстракт метиловых эфиров жирных кислот семян чернушки посевной сушили пропусканием через колонку с безводным сульфатом натрия и анализировали на газовом хроматографе «Маэстро», оснащенный масс-селективным детектором «Agilent Technologies 5975 SeriesMSD».

В результате проведенных исследований были определены условия хроматографирования: капиллярная колонка «Agilent Technologies HP-5MS» длиной 30 м и внутренним диаметром 0,25 мм; начальная температура колонки 150°C, время выдержки 5 мин, скорость подъема температуры колонки 5°/мин, конечная температура колонки 210°C, конечный

изотермический участок 10 мин; температура испарителя 230 °С, температура инжектора 230 °С, температура детектора 230 °С; скорость газа-носителя (гелия) 1 см³/мин, деление потока 1:40.

В автоматическом режиме проводили идентификацию пиков на хроматограммах, соответствующих метиловым эфирам жирных кислот, сравнивая полученные масс-спектры с масс-спектрами в базе данных компьютера, обслуживающего работу прибора.

Статистические методы обработки данных

При проведении математической обработки полученных экспериментальных данных применяли лицензионную систему обработки данных *Statistica v. 5.5* с учетом общепринятых методов статистической обработки (Лакин, 1973; Доспехов, 1979).

Для каждого количественного показателя исследуемого признака рассчитывали среднее арифметическое значение и его ошибку. Оценку вариабельности морфометрических показателей проводили по величине коэффициента изменчивости (CV), используя шкалу уровней изменчивости С.А. Мамаева (1975): CV < 7% – очень низкий уровень, CV = 7-12% – низкий, CV = 13-20% – средний, CV = 21-40% – высокий, CV > 40% – очень высокий.

Характер корреляционных взаимодействий между учтенными признаками оценивали по шкале Чеддока (Сизова, 2005) (табл. 2).

Таблица 2 – Оценки силы корреляционной связи по количественным показателям тесноты связи (*шкала Чеддока*)

Мера тесноты	Характеристика силы
0,1-0,3	Слабая
0,3-0,5	Умеренная
0,5-0,7	Заметная
0,7-0,9	Тесная
0,9-0,99	Сильная

Сравнительная оценка влияния факторов среды, обусловленных условиями выращивания (высотный градиент, экспозиция склона, условия

года) проводили с использованием дисперсионного анализа. В процессе обработки и описания полученных результатов применяли методы корреляционного, регрессионного, дискриминантного, кластерного анализов.

ГЛАВА 3. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ОБРАЗЦОВ *NIGELLA SATIVA* L.

1.2. Всхожесть семян *Nigella sativa* L. в условиях интродукции

Большая часть интродуцируемых растений имеет семена, обладающие выраженным в той или иной мере периодом покоя. Это обуславливает известные затруднения в получении всходов. Семена репродукций интродуцированных растений, полученные в новых условиях, могут сохранить эти особенности, но, чаще, усилить или ослабить их (Попцов, 1971). Поэтому изучение особенностей прорастания семян, разнообразия его форм и проявлений, зависимости от условий внешней среды, представляют одну из неперенных сторон работы, связанной с интродукцией.

В данной главе мы попытались выявить различия по полевой всхожести между образцами *N. sativa* вдоль высотного градиента.

Период развития у *N. sativa* при различном сочетании влажности и температуры отличается разнообразием. Сравнительный анализ относительных показателей всхожести семян за период 2009-2011 гг. показал, что процент всхожих семян варьирует в широких пределах, и различия между образцами на различных высотах носят случайный характер (табл. 3).

Таблица 3 – Всхожесть образцов *N. sativa* L. на разных высотных уровнях за период 2009-2011 гг. (n=18)

Образцы	Участок произрастания, м. над уровнем моря					
	100	1100	1650	1750	1950	Σ
Сирия	49	68	30	34	44	45
Азербайджан	42	51	34	24	29	36
СА	37	44	38	48	53	44
Эфиопия	65	65	36	34	37	47,4
Египет	48	61	49	26	40	44,8
Σ	53	57,8	37,4	33,2	40,6	44,4

Всхожесть семян изменялась в зависимости от места выращивания и от происхождения образца от 24% до 68%. При этом, если сравнивать всхожесть семян на разных участках произрастания между объединенными выборками (100-1950 м), то показатели уменьшались от 57,8 % до 33,2% по мере увеличения высоты на экспериментальном участке. Сравнительно высокие значения выявлены на высоте 1100 м и 100 м. Кроме того выявлены достоверные различия между исследуемыми образцами. Низкие показатели наблюдались у азербайджанского образца (24%), а сравнительно высокие у эфиопского (47,4%). Проведенная оценка полевой всхожести семян первичной и собственной репродукций в 2012 г. выявила, что, в целом произошло увеличение всхожести семян собственной репродукции по сравнению с исходной (табл. 4).

Таблица 4 – Всхожесть семян образцов *N. sativa* L. (%) первичной и собственной репродукции на разных высотных уровнях выращивания за 2012 г.

Высота	Образцы										Σ		t-критерий
	Азербайджан		СА		Сирия		Египет		Эфиопия				
	П	С	П	С	П	С	П	С	П	С	П	С	
1100	41,0	39,0	28,0	56,0	51,5	58,5	44,5	67,5	27,5	67,0	38,5	57,6	3,60**
1650	16,5	16,0	19,5	18,5	23,5	22,5	14,5	22,0	28,5	35,5	20,5	22,9	–
1750	23	53,5	5,5	40,0	48,0	54,0	24,0	39,5	10,5	37,5	22,2	44,9	4,00***
1950	7,5	7,0	37,5	38,7	10,5	11,3	11,0	13,7	27,0	27,5	18,7	19,9	–
Σ	22,0	28,9	22,6	38,3	33,4	36,6	23,5	35,7	25,1	40,1	25,1	36,3	3,19**

Примечание: СА- Саудовская Аравия, П- первичная репродукция; С- собственная репродукция. * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$. Прочерк означает отсутствие существенного влияния.

Причем эти различия усиливаются в благоприятных условиях (1100 и 1750 м). В крайне неблагоприятных условиях выращивания (1950 м) разницы между семенами первичной и собственной репродукции не наблюдается. В целом все образцы увеличили всхожесть семян на 6-15% по сравнению с первичной репродукцией, за исключением образца «Сирия», всхожесть которого незначительно увеличилась относительно первичной. Для лучшей визуализации различий по всхожести семян между образцами и высотными уровнями был проведен кластерный анализ методом Уорда. Для вычисления

сходства и различий между объектами использовалось Манхэттенское расстояние (расстояние городских кварталов – *City-block (Manhattan)*). Кластерный анализ визуально разделил образцы на две группы по всхожести. Наибольшее сходство отмечено между образцами из Сирии и Эфиопии и близко примыкающим к ним образцу семян из Саудовской Аравии (рис 12).

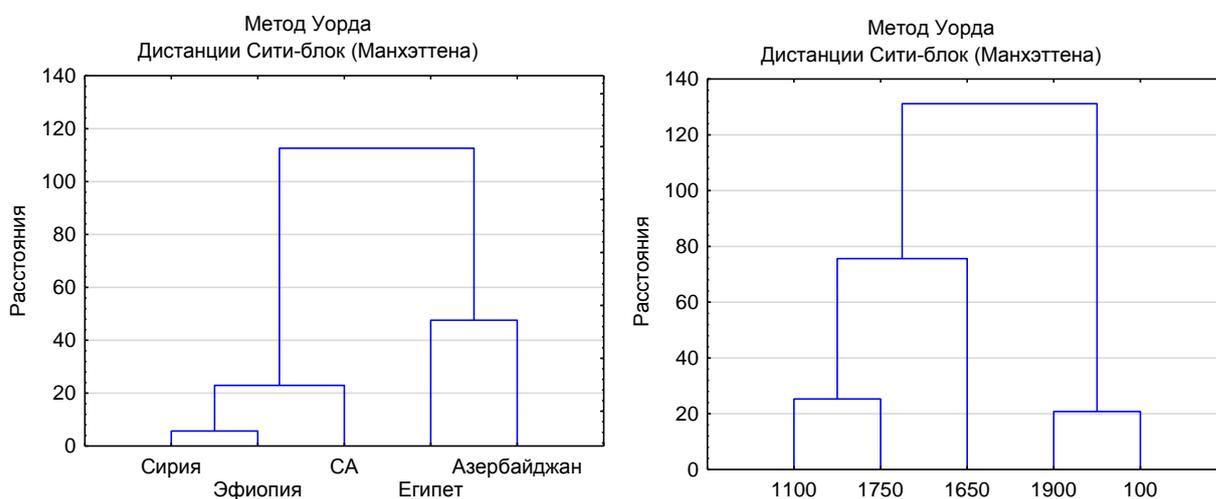


Рис. 12. Диаграмма кластерного анализа сходства и различий образцов и экспериментальных участков по полевой всхожести семян *N. sativa* L.

Второй кластер образовали образцы из Египта и Азербайджана. Поскольку расстояния между группами невелики, установленные различия между образцами незначительны и возможно не связаны с географическим происхождением. Однако, при условном группировании по участкам выращивания выделились три группы. Первая выделившаяся группа – «1950 и 100» объединяла участки, для которых было характерно наиболее лимитирующие условия для прорастания семян. Если на высоте 100 м условия неблагоприятны почвенными и отчасти климатическими воздействиями, то на высоте 1950 м на первое место выходит температура. Вторая группа «1750 и 1650» имела наибольшие сходства, поскольку оба участка располагались на сходных высотах и различались экспозициями. В третью группу отдельно вошел участок на 1100 м, где наблюдалась наибольшая всхожесть и оптимум сочетания факторов для прорастания и роста растений.

Достоверность влияния условий выращивания и эколого-географического происхождения образцов на всхожесть семян было оценено с помощью двухфакторной модели дисперсионного анализа (рис. 13). Различия между участками произрастания по компонентам дисперсии (h^2) статистически достоверны и составляют 30,2% от общей изменчивости признака, тогда как фактор «образцы» оказывают недостоверное влияние.

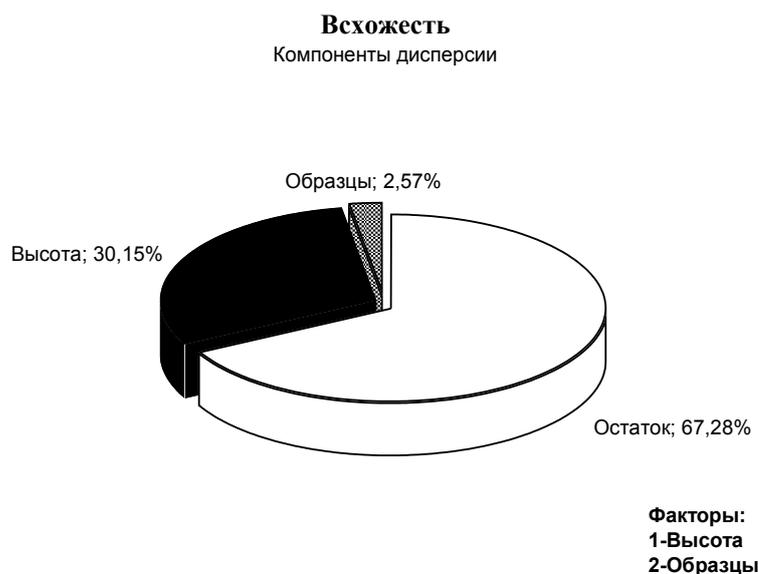


Рис. 13. Диаграмма изменчивости признака «всхожесть семян» по факторам условия выращивания и происхождение образца

Анализ полевой всхожести *N. sativa* показал, что при первичной интродукции в горных условиях Дагестана всхожесть семян невысока и варьирует в среднем от 5,3 до 36,1%. Основным фактором, лимитирующим полевую всхожесть, является высотный уровень произрастания, тогда как происхождение образца не влияет на всхожесть семян. Посев семян собственной репродукции может повысить общую всхожесть семян до 67,5% у некоторых образцов. В целом, посев семян собственной репродукции повышает полевую всхожесть семян в благоприятных условиях до 15%, но она практически не повышается в неблагоприятных. Таким образом, в оптимальных условиях для выращивания *N. sativa* пересев семян поколения F_2 улучшает всхожесть, что немаловажно при возделывании в новых условиях. Для выращивания в условиях приближенных к зоне пессимума,

простым пересевом семян трудно улучшить всхожесть. Выявлено, что условия выращивания диаметрально крайних по высотным уровням (100 и 1950 м), оказывают сходное лимитирующее воздействие на всхожесть семян, несмотря на то, что в основе воздействия лежат различные ингибирующие факторы. Наиболее благоприятные условия для прорастания семян складываются в горно-долинных участках возделывания (1100 м) и на южных экспозициях склона (1750 м).

3.2. Продолжительность вегетационного периода образцов

***Nigella sativa* L.**

Адаптационный потенциал видов и сортов в меняющихся условиях среды определяет возможности расширения ареала культивируемых растений. При этом учет продолжительности фаз развития позволяет выявить адаптивность растений, поскольку характеризует биологическую и семенную продуктивность растений в гетерогенной среде.

В данной главе мы попытались выявить основные закономерности изменчивости продолжительности как фаз развития, так и жизненного цикла вдоль высотного градиента в зависимости от условий года.

В результате проведенного многомерного шкалирования данных по признаку «масса 1000 семян», изученные образцы разделены на три группы: крупно-, средне-, и мелкосемянные (рис. 14, прил. 1, 2).

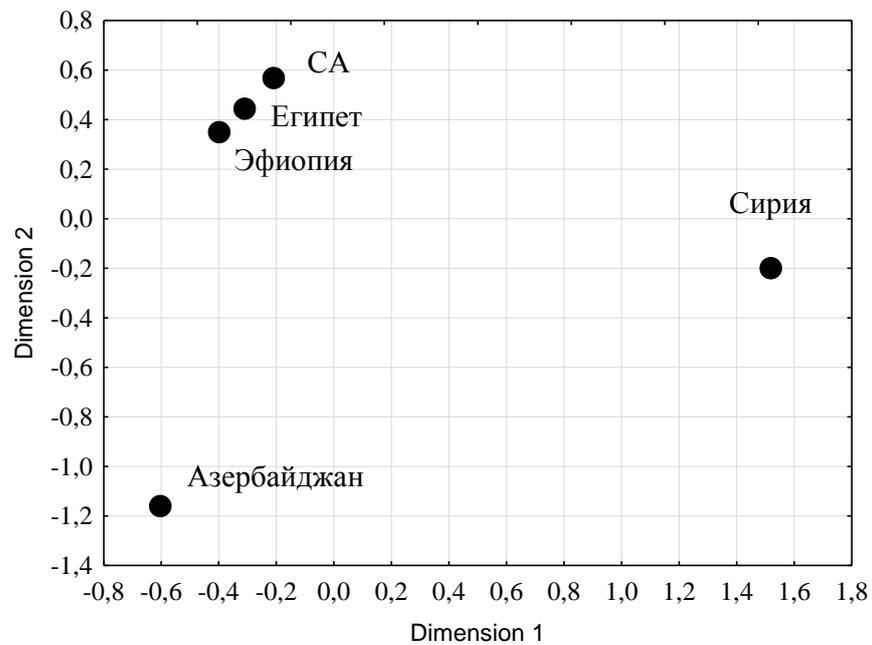


Рис. 14. Результаты многомерного шкалирования образцов *N. sativa* по признаку «масса 1000 семян»

Фенологические наблюдения за развитием образцов *N. sativa*, различающихся по размерам семян, показали достоверные различия в календарных сроках наступления и прохождения межфазных периодов и жизненного цикла на всех участках выращивания (рис. 15).

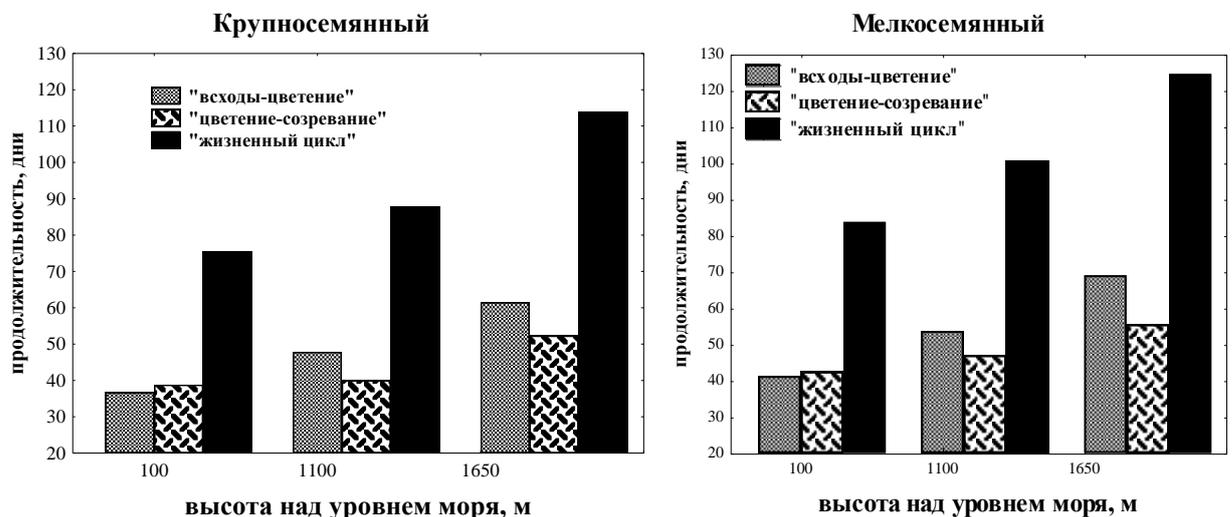


Рис. 15. Диаграмма средних значений по продолжительности межфазных периодов и жизненного цикла у образцов *N. sativa* L. вдоль высотного градиента

При этом сравнительно позднеспелым оказалось развитие у образца «Азербайджан», а скороспелым – у Сирии. В данной главе приводится оценка изменчивости продолжительности фенологических периодов на

примере этих двух образцов. Продолжительность жизненного цикла крупносемянной фракции изменялась от 75 до 114 дней, а у мелкосемянной - от 84 до 125 дней в зависимости от пункта выращивания (прил. 3). Т.е. растения, мелкосемянного образца, оказались сравнительно позднеспелыми, а из крупных семян - скороспелыми.

Общим для образцов оказалось сравнительно быстрое прохождение межфазных периодов и жизненного цикла на низменности (100 м), и более продолжительное - в среднегорье (1650 м). Кроме того на высоте 100 м длительность периода «цветение-созревание» оказалась больше, чем «всходы-цветение», в то время как по мере возрастания участка выращивания наблюдается обратная тенденция. Наблюдающееся изменение в продолжительности вегетационного периода растений, произрастающих на высоте 1650 м обусловлено значительным увеличением сроков прохождения периода «всходы-цветение». Продолжительность последнего, на наш взгляд, главным образом, связана с температурным режимом и определяется неустойчивостью суточных показателей в весенний период, а также влиянием низких ночных температур, опускающихся ниже биологического нуля.

Кроме того выявлено, что на разных участках выращивания продолжительность периода «цветение-созревание» варьирует в широких пределах. При этом независимо от размера семян по мере повышения высоты над уровнем моря участка выращивания наблюдалось увеличение уровня изменчивости с очень низкого до высокого. Однако для изменчивости продолжительности жизненного цикла и периода «всходы-цветение» установлен очень низкий и низкий уровень (прил. 3).

Относительный вклад компонентов дисперсии по факторам условия выращивания и происхождения образцов был оценен с использованием двухфакторного дисперсионного анализа (прил. 4, рис.16).

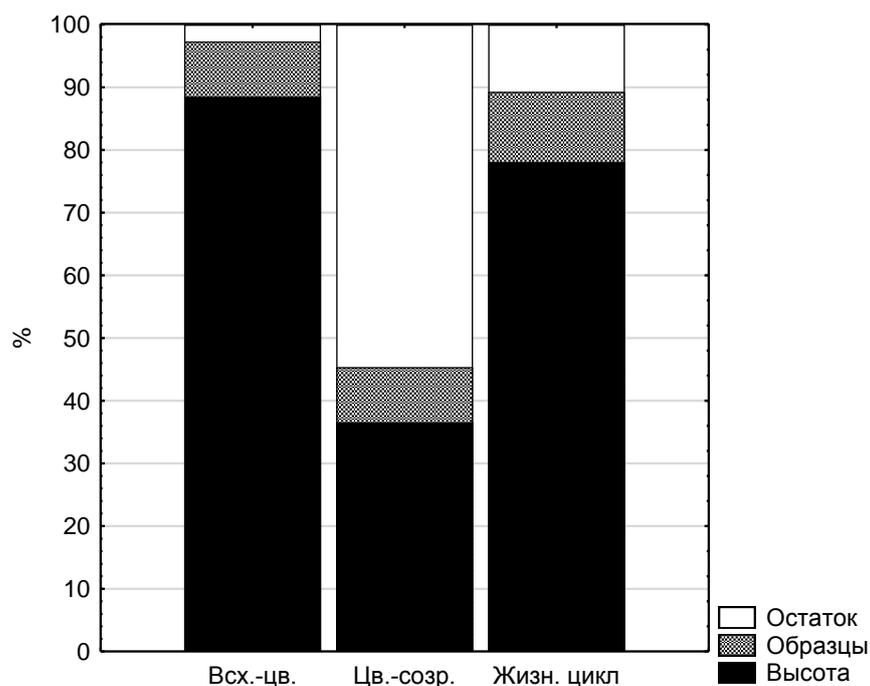


Рис. 16. Относительные компоненты дисперсии (%) продолжительности межфазных периодов и вегетационного периодов по факторам «высота» и «образцы»

Фактор «высота» оказывает сравнительно высокое влияние на продолжительность периода «всходы-цветение» (88,5%), «цветение-созревание» (36,6%) и продолжительность жизненного цикла (78,1%). Относительное влияние фактора «образцы» также достоверно на самом высоком уровне значимости, но его влияние значительно меньше, и составляет: 8%; 8,8% и 11,2% соответственно.

Наряду с этим отдельно для каждого образца было определено влияние факторов, обусловленных высотным уровнем выращивания и многолетностью по результатам двухфакторного дисперсионного анализа (прил. 5). Относительно сильное влияние высотного фактора на продолжительность периода «всходы-цветение» (94,9% и 98,4%) наблюдалось у обоих образцов, независимо от размера семян. Изменчивость продолжительности жизненного цикла и периода «цветение-созревание» была значительно ниже, при этом у крупносемянного образца вклад высотной разницы оказался сравнительно выше.

В отличие от первого фактора, фактор «годы» у обоих образцов оказал более сильное влияние на продолжительность периода «цветение-созревание», а относительный вклад его оказался выше у мелкосемянного образца, не считая влияния разногодичных условий на изменчивость жизненного цикла (17,4%).

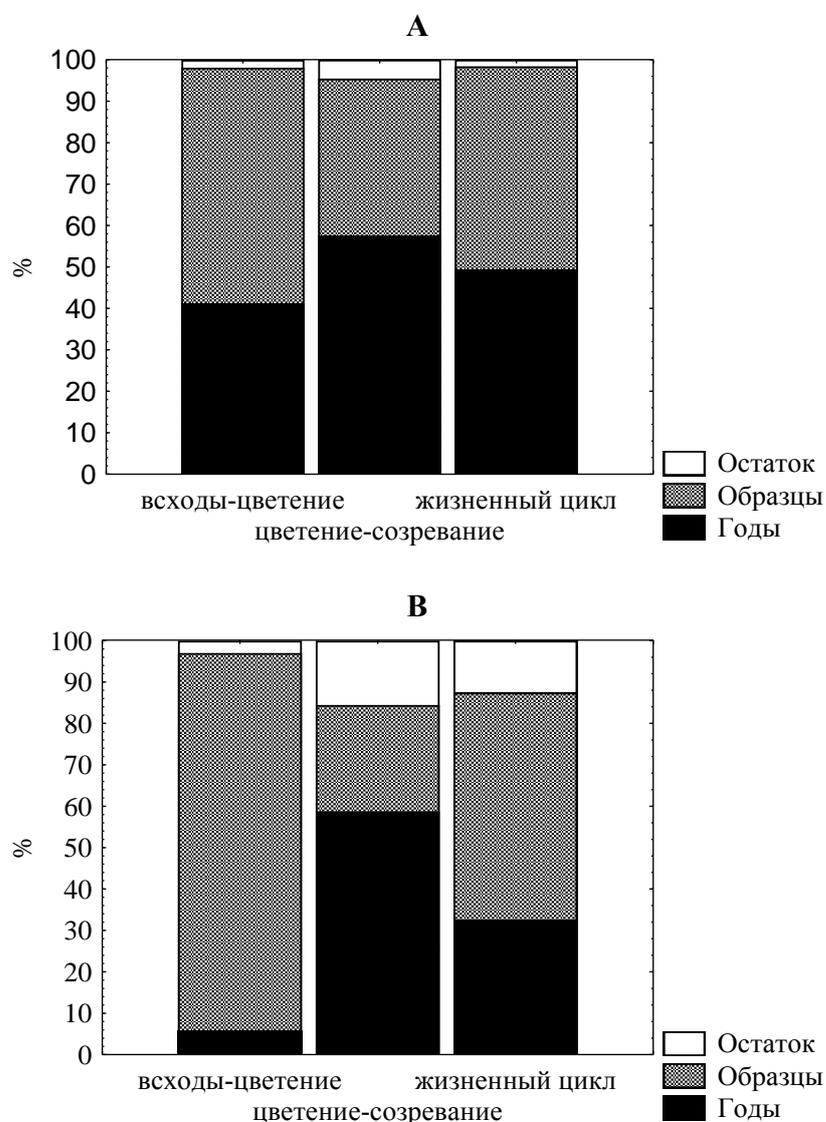
Оценка изменчивости количественных показателей признаков по силе влияния высотного уровня места выращивания проведена по результатам однофакторного дисперсионного и регрессионного анализов (h^2 и r^2), отражающих степень влияния межгрупповых компонент дисперсии по отношению к общей изменчивости признаков (Афифи, Эйзен, 1982). У крупносемянного образца между продолжительностью периода «всходы-цветение» и высотным уровнем выявлена достоверная положительная корреляционная связь (0,94), т.е. с увеличением высотного уровня на участке выращивания наблюдается удлинение продолжительности этого периода. При этом 88,9% от общей изменчивости периода всходы-цветение обусловлено влиянием высотного фактора. И это влияние оказалось более высоким для образца с мелкими семенами (92,8%) (табл. 5). Средняя по силе положительная связь отмечена для периода «цветение-созревание» (0,55). Аналогичные закономерности отмечены и для мелкосемянного образца.

Таблица 5 – Однофакторный дисперсионный (высотный градиент) и регрессионный анализы для крупносемянного и мелкосемянного образцов

Признаки	Крупносемянный				Мелкосемянный			
	$h^2, \%$	$r^2, \%$	$r^2 / h^2 \times 100, \%$	r_{xy}	$h^2, \%$	$r^2, \%$	$r^2 / h^2 \times 100, \%$	r_{xy}
Всходы-цветение (ВЦ)	95,3***	88,9***	93,3	0,94***	98,4***	92,8***	94,3	0,96***
Цветение-созревание (ЦС)	52,1***	30,0***	57,6	0,55***	30,9***	23,2***	75,1	0,48***
Жизненный цикл (ЖЦ)	93,0***	78,7***	84,6	0,89***	83,2***	72,6***	87,3	0,85***

Примечание. h^2 – сила влияния фактора, %; r_{xy} – коэффициент корреляции; r^2 – коэффициент детерминации, %. * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$.

Наряду с этим сравнительный анализ результатов дисперсионного анализа позволил оценить влияние разногодичных условий и происхождение образца на изменчивость продолжительности фенотипических периодов и жизненного цикла на разных участках выращивания. Достоверное высокое относительное влияние фактора «образцы» выявлено на изменчивость периода «всходы-цветение», а фактора «годы» – на «цветение-созревание» (прил. 6) (рис. 17 В).



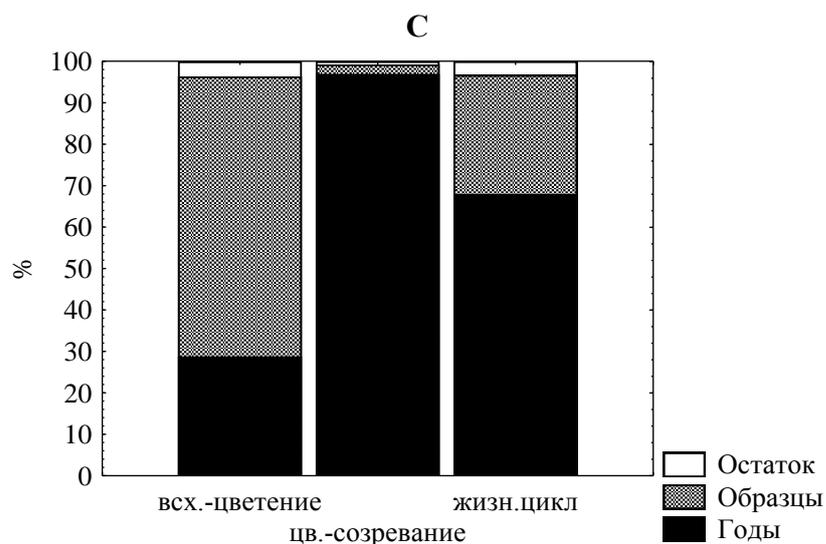


Рис. 17. Относительные компоненты дисперсии (%) продолжительности межфазных периодов и жизненного цикла при интродукции на высоте 100 м (А), 1100 м (В), 1650 м (С)

Отмечено, что по мере возрастания высотного уровня пункта выращивания относительное влияние фактора «образцы» уменьшается, а влияние фактора «годы» увеличивается на изменчивость продолжительности периода «всходы-цветение».

Вероятней всего, характерная зависимость в распределении учтенных факторов связана с тем, что различия между образцами ослабевают на поздних стадиях развития, и в большей степени определяются прямым воздействием экологических факторов. Как мы уже отметили ранее, с увеличением высоты над уровнем моря наблюдается удлинение продолжительности межфазных периодов и жизненного цикла в целом вследствие усиления влияния экологических условий.

Установленная дифференциация образцов по признаку «масса 1000 семян» проявляется и на сроках прохождения межфазных периодов и жизненного цикла на всех высотных уровнях выращивания. С высотой над уровнем моря дифференциация образцов по продолжительности жизненного цикла усиливается. Наиболее изменчивым является фенотипический период «всходы-цветение».

Таким образом, выявлено, что изменчивость продолжительности фенологических периодов в большей степени определяется воздействием факторов, связанных с экологическими условиями, которые достоверно превосходят факторы «годы» и происхождение образцов. При сравнении этих двух последних факторов отмечены разнонаправленные линейные тренды их влияния на учтенные фенотипы. Основной закономерностью, характерной для данного вида, прошедшего интродукционное испытание на экспериментальных участках, расположенных вдоль высотного градиента было усиление относительного вклада фактора «годы» и уменьшением вклада фактора «образцы» в изменчивость продолжительности периода «цветение-созревание». Последнее, вероятно, указывает на уменьшение генетического контроля и, усилении факторов среды с возрастанием высоты над уровнем моря и от начальных стадий вегетации к поздним.

1.3. Семенная продуктивность *Nigella sativa* L. в зависимости от некоторых элементов технологии выращивания в условиях Низменного Дагестана

Успешное возделывание той или иной культуры определяется комплексом агротехнических приемов, наиболее полно соответствующих биологии культуры в конкретных почвенно-климатических условиях (Гайнуллин, 2011). В общем комплексе агроприемов по выращиванию высоких урожаев различных сельскохозяйственных культур, сроки посева имеют особенное значение (Григоренкова и др., 2012).

В связи с этим данное исследование было направлено на выявление структуры изменчивости признаков генеративных органов *N. sativa* в зависимости от сроков посева направленное на определение степени устойчивости образцов к различным параметрам метеорологических условий прикаспийской низменности.

Полученные результаты выявили, что признаки семенной продуктивности имеют различную амплитуду изменчивости. Анализ признаков генеративных органов показал, что для образца «Сирия» наблюдалось уменьшение средних значений, в то время как у остальных образцов («Египет», «Эфиопия» «СА») происходило увеличение тех же параметров при более поздних датах посева (табл. 6).

Таблица 6 – Характеристика средних значений признаков *N. sativa* (n=30) в зависимости от сроков посева, 2009 г.

Образцы	Признаки	12.03.2009		1.04.2009		21.04.2009	
		$X \pm S_{\bar{x}}$	CV, %	$X \pm S_{\bar{x}}$	CV, %	$X \pm S_{\bar{x}}$	CV, %
СА	Масса семян на растении	0	0	542,5±93,22	94,1	590,0±103,09	95,7
	Масса плодов на растении	0	0	749,4±124,03	90,7	879,7±144,8	90,1
	Число плодов на боковых ветвях	0	0	3,5±0,47	74,1	4,8±0,68	78,2
	Масса семян верхушечного плода	0	0	126,4±11,58	50,2	139,5±12,33	48,4
	Число семян верхушечного плода	0	0	35,2±2,57	40,0	44,5±3,79	46,7
	Масса верхушечного плода	0	0	178,2±14,73	45,3	201,4±15,41	41,9
	Масса 1000 семян	0	0	365,0±14,96	22,4	308,6±12,25	21,7
	Длина верхушечного плода	0	0	17,0±0,58	18,9	16,2±0,78	26,3
	Число листовочек верхушечного плода	0	0	4,6±0,14	16,7	4,7±0,14	16,0
	Re	0	0	0,709±0,008	6,6	0,713±0,015	11,8
Египет	Масса семян на растении	-	-	447,0±58,26	71,4	679,0±88,24	71,2
	Масса плодов на растении	-	-	658,2±82,08	68,3	928,4±121,04	71,4
	Число плодов на боковых ветвях	-	-	3,9±0,45	62,3	4,9±0,53	59,0
	Масса семян верхушечного плода	-	-	144,7±10,42	39,4	147,6±7,90	29,3
	Число семян верхушечного плода	-	-	60,0±3,31	30,2	43,7±2,17	27,2
	Масса верхушечного плода	-	-	205,4±12,97	34,6	193,8±10,29	29,1
	Масса 1000 семян	-	-	241,7±10,82	24,5	341,9±11,72	18,8
	Длина верхушечного плода	-	-	17,3±0,66	20,9	17,7±0,60	18,5

Образцы	Признаки	12.03.2009		1.04.2009		21.04.2009	
		$X \pm S_{\bar{x}}$	CV, %	$X \pm S_{\bar{x}}$	CV, %	$X \pm S_{\bar{x}}$	CV, %
	Число листовочек верхушечного плода	-	-	5,3±0,22	22,7	4,5±0,12	15,2
	Re	-	-	0,610±0,016	14,9	0,732±0,017	12,4
Эфиопия	Масса семян на растении	-	-	482,6±60,59	68,8	526,0±83,12	86,6
	Масса плодов на растении	-	-	706,4±85,81	66,5	785,2±124,13	86,6
	Число плодов на боковых ветвях	-	-	4,2±0,48	62,3	4,2±0,61	80,7
	Масса семян верхушечного плода	-	-	103,2±8,15	43,3	168,1±14,74	48,1
	Число семян верхушечного плода	-	-	32,3±2,35	39,9	56,2±4,37	42,7
	Масса верхушечного плода	-	-	155,4±9,69	34,2	235,2±17,65	41,1
	Масса 1000 семян	-	-	326,3±16,21	27,2	307,8±17,02	30,3
	Длина верхушечного плода	-	-	17,2±0,43	13,6	17,8±0,64	19,7
	Число листовочек верхушечного плода	-	-	4,5±0,10	12,7	5,3±0,11	11,2
	Re	-	-	0,676±0,011	8,9	0,644±0,026	22,2
Сирия	Масса семян на растении	1249,5±136,21	59,7	1001,5±145,79	79,7	688,3±131,13	104,4
	Масса плодов на растении	1744,6±184,47	57,9	1418,2±197,14	76,1	1053,5±186,35	96,9
	Число плодов на боковых ветвях	6,3±0,63	55,4	5,5±0,62	61,5	5,7±0,86	82,9
	Масса семян верхушечного плода	223,9±14,08	34,5	184,6±15,78	46,8	140,5±9,57	37,3
	Число семян верхушечного плода	60,7±3,06	27,6	54,6±3,42	34,3	50,7±2,83	30,6
	Масса верхушечного плода	295,4±15,48	28,7	254,8±17,16	36,9	204,2±12,25	32,9
	Масса 1000 семян	370,7±14,83	21,9	328,2±16,48	27,5	282,8±14,26	27,6
	Длина верхушечного плода	18,8±0,58	16,7	18,0±0,56	17,1	16,8±0,59	19,2
	Число листовочек верхушечного плода	4,8±0,104	11,9	4,7±0,08	9,5	4,8±0,11	12,7
Re	0,718±0,01	9,4	0,664±0,018	14,7	0,735±0,021	16,1	

Примечание. СА- Саудовская Аравия, X -средняя арифметическая значений признаков, $S_{\bar{x}}$ - стандартная ошибка, CV - коэффициент вариации, %; Σ -сумма.

При сравнительном анализе полученных данных для объединенных выборок показано, что средние значения массы семян на растении у образца «Сирия» были выше в 1,7 раза, чем у образца «Эфиопия» и в 1,5 раза выше,

чем у других образцов. Кроме того сравнительно высокие средние значения большинства генеративных признаков: «масса плодов на растении», «число плодов на боковых побегах», «масса семян верхушечного плода», «число семян на верхушечном плоде», «масса верхушечного плода», «длина верхушечного плода» выявлены также у сирийского образца. Однако сравнительно высокие значения массы 1000 семян выявлены у образца из Саудовской Аравии, а у признака «число листовочек верхушечного плода» – у образца «Эфиопия» и «Египет». Репродуктивное усилие выше у образца из Саудовской Аравии.

Степень вариабельности признаков семенной продуктивности образцов изменялась в широких пределах и оценивалась по шкале С.А. Мамаева (1973). У образца из Саудовской Аравии очень высокий уровень изменчивости характерен для признаков: масса плодов на растении, число плодов на боковых ветвях, масса семян на растении, масса семян верхушечного плода, число семян верхушечного плода, масса верхушечного плода (6 признаков); повышенный уровень отмечен для признаков: «масса 1000 семян» и «длина верхушечного плода» (2); средний- «число листовочек верхушечного плода» (1 признак); низкий уровень вариабельности – «репродуктивное усилие» (Амирова Л.А. и др., 2010).

Для египетского образца очень высокий уровень изменчивости установлен для показателей: «масса семян на растении», «масса плодов на растении», «число плодов на боковых ветвях» (3 признака); высокий уровень выявлен у признаков: «масса семян верхушечного плода», «число семян верхушечного плода», «масса верхушечного плода» (3 признака); повышенный уровень отмечен у признаков «масса 1000 семян», «число листовочек верхушечного плода» (2 признака); средний уровень характерен для признаков «длина верхушечного плода», «репродуктивное усилие» (2 признака).

Для образца «Эфиопия» выявлен очень высокий уровень вариабельности у признаков: «масса семян на растении», «масса плодов на

растении», «число плодов на боковых ветвях», «масса семян верхушечного плода», «число семян верхушечного плода», «масса верхушечного плода» (6 признаков); повышенный уровень наблюдался у признака «масса 1000 семян» (1 признак); средний уровень вариабельности отмечен для признаков: «длина верхушечного плода», «репродуктивное усилие», «число листовочек верхушечного плода» (3 признака).

У образца «Сирия» очень высокий уровень изменчивости определен у признаков: «масса семян на растении», «масса плодов на растении», «число плодов на боковых ветвях», «масса семян верхушечного плода» (4 признака); высокий уровень изменчивости характерен для признаков «масса верхушечного плода», «число семян верхушечного плода» (2 признака); повышенный уровень отмечен у признака «масса 1000 семян»; средний выявлен у показателей «длина верхушечного плода» и «репродуктивное усилие» (2 признака); низкий уровень имел признак «число листовочек верхушечного плода».

Сравнительный анализ изменчивости признаков выявил, что «масса семян на растении», «масса плодов на растении», «число плодов на боковых ветвях» оказались высоковариабельными. Уровень изменчивости признаков верхушечного плода «масса верхушечного плода», «масса семян верхушечного плода», «число семян верхушечного плода» оказался ниже. В то же время средний уровень вариабельности признака «длина верхушечного плода» выявлен для большинства образцов, т.е. показатели данного признака оказались более стабильными, по сравнению с весовыми и числовыми признаками. Повышенный уровень изменчивости выявлен у всех образцов по признаку «масса 1000 семян». Низкий уровень вариабельности характерен для признака «репродуктивное усилие» у образца «Саудовская Аравия», в то время как средний уровень изменчивости отмечен образца «Сирия», «Эфиопия», «Египет», низкий уровень – по признаку «число листовочек верхушечного плода» установлен у образца «Сирия», средний - для образца

«Эфиопия» и «Саудовская Аравия», повышенный уровень определен у образца «Египет».

Проведенный анализ изменчивости позволил выявить дифференциацию между образцами, на основании которой нами были определены две группы. К первой группе отнесены образцы («Эфиопия», «Египет», «СА») для которых характерно повышение значений плодов и семян при посеве в поздних сроках. Ко второй группе отнесен образец «Сирия», для которого образование семян наблюдалось при всех трех сроках посева, при этом более эффективным по массе семян оказался посев в ранний срок. Наряду с этим здесь происходило увеличение средних значений признаков семенной продуктивности

У всех образцов установлено наличие очень высокого уровня изменчивости по признакам массы плодов и семян на растении, а также числа плодов на боковых ветвях, в то время как низкий уровень вариабельности определен по признаку «число листовочек верхушечного плода».

Климатические условия зоны выращивания, во многом отличаются от условий естественного произрастания данного вида. Погодные условия в прикаспийской низменности характеризуются частыми колебаниями температуры воздуха в апреле и в мае, низким количеством осадков в начале лета и оптимальной увлажненностью в последующем. По некоторым данным посев семян в Сирии проводят в январе, при температуре 11°С днем и -1°С ночью. В условиях прикаспийской низменности это соответствует периоду между апрелем 8,3 °С (вторая и третья декада апреля) и маем 16,4°С (первая декада). Однако у образца «Саудовская Аравия» повышение влажности отразилось на росте и развитии семян, и, несмотря на оптимальные температурные условия, оказалась лимитирующим. Согласно метеорологическим данным в июне количество осадков (7,2 мм) было сравнительно невысоким, и для образца «Саудовская Аравия» проявилось период формирования генеративных органов цветка при посеве в ранний

срок. Однако образец «Сирия», в отличие от большинства исследуемых образцов, дал жизнеспособный семенной материал при трех сроках посева. Таким образом, между семенной продуктивностью и устойчивостью образца к среде интродукции выявлены линейные зависимости.

Известно, что для определения условий ограничивающих рост и развитие растений важным является установление связи фенологических и метеорологических явлений. В ходе исследования выявлено, что при посеве в поздние сроки, наблюдалось сокращение периода от посева до всходов. Так, длительность межфазного периода «посев-всходы» при позднем сроке посева составила 17 дней, при среднем сроке – 30 дней, а при раннем – 37 дней. Показатели полевой всхожести составили – 10,2%; 8,1%; 12,7% соответственно. Продолжительность вегетационного периода также уменьшалась от 126 дней – при раннем посеве, 113 дней – при среднем и 93 дня – при позднем сроке посева, главным образом за счет укорочения периодов цветения и плодоношения.

Сроки посева во многом определяют и структуру урожая *N. sativa*. Выявление взаимосвязи между признаками *N. sativa* проводили с применением математических методов в эксперименте, который выявил наличие достоверной положительной корреляционной связи у признаков семенной продуктивности. Исключение составил признак «число листовочек верхушечного плода», у которого существенной связи с остальными признаками не было обнаружено. Наряду с этим, результаты дисперсионного анализа выявили отсутствие достоверного влияния исследуемых факторов на этот признак. Вероятно, что низкий уровень изменчивости указывает на генетическую детерминированность этого признака, которое проявляется в отсутствии связей как со сроками посева семян, так и с разнообразием образцов. Наличие достоверного влияния генетической гетерогенности образцов на изменчивость морфологических признаков *N. sativa* установлено по результатам дисперсионного анализа. Однако достоверного вклада

учтенных нами факторов в изменчивость признаков: «длина верхушечного плода», «число листовочек верхушечного плода» не обнаружено (табл. 7).

Таблица 7 – Двухфакторный дисперсионный анализ *N. sativa* L. по признакам семенной продуктивности

Признаки	Факторы изменчивости			
	А (3)		В (1)	
	F	h ² ,%	F	h ² ,%
Длина верхушечного плода	-	-	-	-
Масса семян верхушечного плода	2,4610*	2,4*	-	-
Масса верхушечного плода	2,9518*	3,1*	-	-
Масса плодов на растении	5,3080**	6,7**	-	-
Масса семян на растении	4,6050**	5,7**	-	-
Масса 1000 семян	3,0608*	3,3*	-	-
Re	3,4046*	3,6*	10,345**	7,0**
Число листовочек верхушечного плода	-	-	-	-
Число плодов на боковых ветвях	2,6191*	2,6*	-	-
Число семян верхушечного плода	6,3762***	8,2***	-	-

Примечание. А-образцы, В-сроки посева; F- критерий Фишера, h² – сила влияния фактора, %; В скобках указано число степеней свободы. * - P < 0,05; ** - P < 0,01; *** - P < 0,001. Прочерк означает отсутствие существенного влияния.

Наиболее высокое влияние фактора «образцы», обусловленное генотипическим разнообразием исследуемых образцов, отмечено на признак «число семян верхушечном плоде». Однако существенного вклада фактора «срок посева» в изменчивость большинства признаков семенной продуктивности не выявлено, за исключением признака «репродуктивное усилие». Результаты регрессионного анализа подтвердили наличие достоверной положительной взаимосвязи со сроками посева ($r_{xy} = 0,20$). Величина коэффициента детерминации, показывает, что степень линейного воздействия, обусловленного календарными датами посевов, составила 3,9 % из общей изменчивости признака (7 %); в то время как относительная разница в показателях h² и r² связана с неоднородностью исследуемой выборки растений.

Статистическая обработка полученных данных на примере одного образца «Сирия» с применением однофакторного дисперсионного и регрессионного анализов показала, что для признаков: «число листовочек на верхушечном плоде», «число плодов на боковых ветвях» достоверное влияние фактора «срок посева» не обнаружено. Однако существенное воздействие фактора установлено на признаки: «длина верхушечного плода», «масса» и «число семян верхушечного плода», «масса плодов и семян на растении», «масса 1000 семян». При этом между указанными признаками и сроками посева характерно наличие отрицательной корреляционной связи.

Степень влияния фактора «срок посева» оказалась наибольшей на изменчивость признака «масса семян верхушечного плода». То есть из общей изменчивость признака (100%) различия между календарными датами посевов составляют 51,6%, оставшаяся доля (48,4%). Величина коэффициента детерминации (40,6 %) в регрессионном анализе показывает, что из установленной доли изменчивости (51,6 %) в пределах одного образца, только 40,6 % связано с воздействием данного фактора, а разница между этими показателями определяется различиями внутри общей выборки растений (табл. 8).

Таблица 8 – Однофакторный дисперсионный и регрессионный анализы признаков *N. sativa* («Сирия») в зависимости от сроков посева

Признаки	F(2)	h ²	r ²	r _{xy}
Длина верхушечного плода	-	-	-	-
Масса семян верхушечного плода	32,92669***	51,6***	40,6***	-0,64***
Масса верхушечного плода	3,037563*	6,4*	-	-
Масса плодов на растении	3,332317*	7,2*	7,1*	-0,27*
Масса семян на растении	4,162841*	9,5*	8,7**	-0,29*
Масса 1000 семян	8,340398***	19,7***	16,1***	-0,40***
Re	4,421446*	10,2*	-	-
Число листовочек верхушечного плода	-	-	-	-
Число плодов на боковых ветвях	-	-	-	-
Число семян верхушечного плода	-	-	-	-

Примечание. F- критерий Фишера, h^2 – сила влияния фактора, %; В скобках указано число степеней свободы. r_{xy} – коэффициент корреляции между сроками посева и признаком; r^2 – коэффициент детерминации, %; * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$. Прочерк означает отсутствие существенного влияния.

Проведенный анализ развития образцов *N. sativa* различного эколого-географического происхождения, свидетельствует о фенологических изменениях, проявляющихся в увеличении продолжительности вегетационного периода при посеве семян в более ранние календарные сроки. Эти изменения в процессе онтогенеза представляют собой ответные реакции растений на недостаток вещественно-энергетических ресурсов. Оптимальные условия развития и формирования урожайности выявлены у образцов «Саудовская Аравия», «Египет», «Эфиопия» при посеве семян в третьей декаде апреля, когда температурный режим сходен с условиями естественного произрастания *N. sativa*. Однако для образца «Сирия» более эффективен посев семян в ранний срок, который соответствует началу II декады марта в условиях прикаспийской низменности. Средние значения признака «масса семян на растении» оказалось на 20-45% выше остальных календарных дат посева и составило 1249,5 мг. Уровень изменчивости оказался высоким у признаков: «масса плодов на растении», «масса семян на растении», а низким у признаков «число листовочек верхушечного плода» и «репродуктивное усилие». Высокое относительное воздействие фактора «образец» выявлено на признак «число семян верхушечного плода», а фактора «срок посева» – на «репродуктивное усилие». Результаты анализа подтвердили наличие отрицательной взаимосвязи между признаками «масса семян верхушечного плода» и «масса 1000 семян» и фактором «срок посева». В то же время достоверного влияния сроков посева на изменчивость числа листовочек и числа плодов на боковых ветвях не было установлено.

Посев семян *N. sativa* в условиях прикаспийской низменности следует проводить в период с 12 марта («Сирия») по 21 апреля («СА», «Египет», «Эфиопия») с учетом метеоусловий года. Для образца «Сирия» увеличение массы семян и плодов наблюдалось при ранних календарных датах посева, и

является следствием достаточно равномерного и благоприятного для созревания и дозревания семян температурного и гидротермического режима.

ГЛАВА 4. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПЛАСТИЧНОСТИ ОБРАЗЦОВ *NIGELLA SATIVA* L. В ГОРНЫХ УСЛОВИЯХ

4.1. Оценка изменчивости признаков *Nigella sativa* L. на разных высотных уровнях участков выращивания

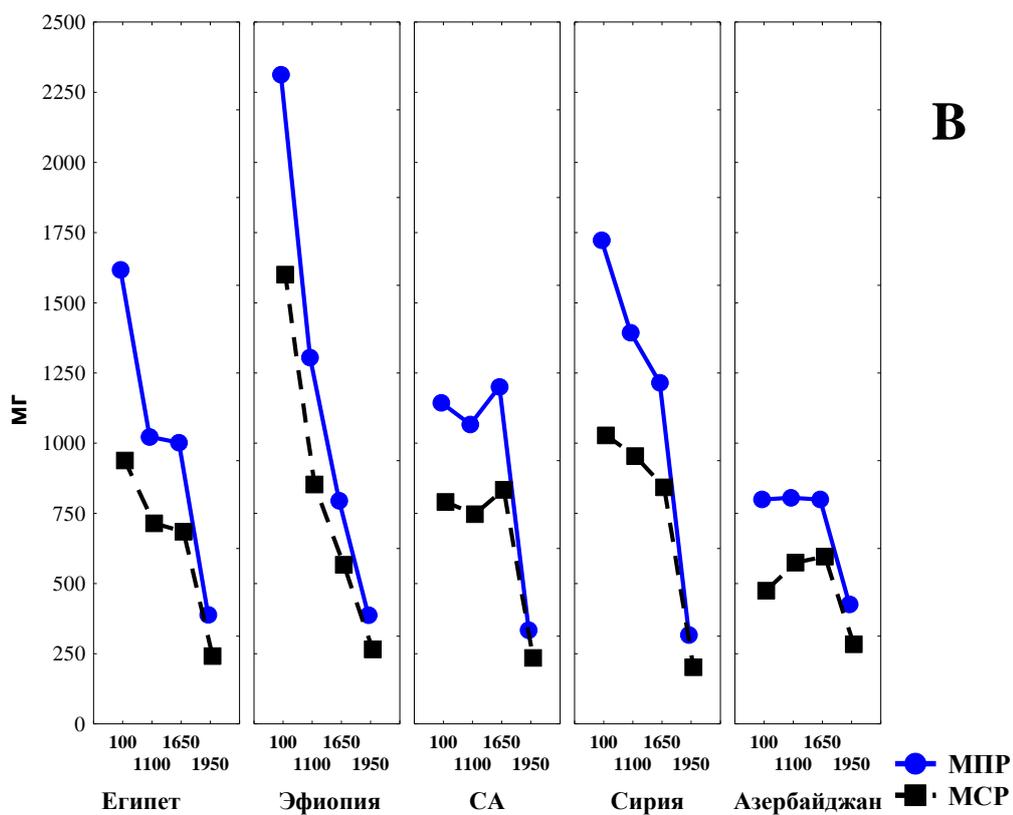
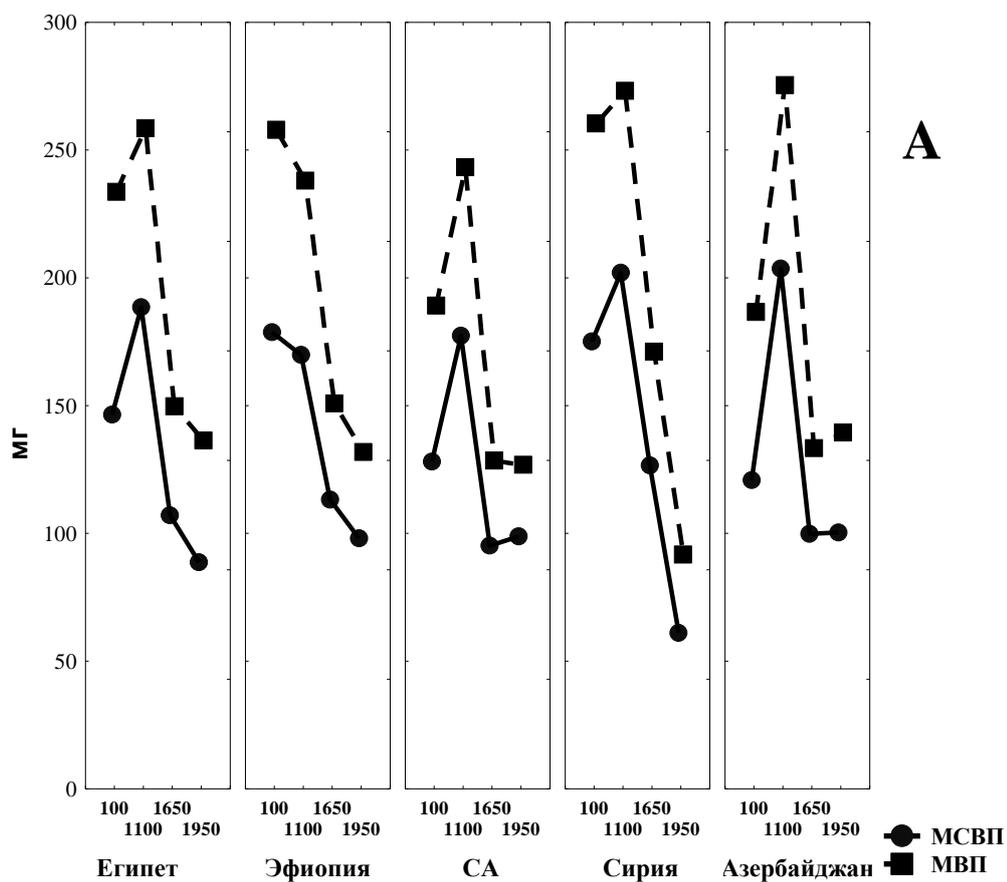
Как известно, успешная интродукционная и селекционная работа зависит от комплексной оценки изменчивости качественных и количественных признаков, особенно важных на начальном этапе интродукции, когда проводится отбор.

Для оценки влияния разновысотных условий выращивания на структуру изменчивости исследуемых признаков у образцов *N. sativa* по результатам эколого-географического эксперимента был проведен сравнительный анализ.

Изменчивость признаков генеративных органов N. sativa

Сравнительный анализ средних значений большинства учтенных признаков генеративных органов показал их уменьшение при выращивании *N. sativa* на высокогорных участках, изменяясь более или менее в зависимости от эколого-географического происхождения образца (рис. 18).

Верхушечный плод у *N. sativa*, как у вида с детерминированным ростом, формируется первым. При этом более высокие показатели массы верхушечного плода и семян у большинства образцов отмечены в условиях ЦЭБ (1100 м). Однако сравнительно высокие средние показатели количества и массы плодов на растении установлены в условиях низменности (прил. 7).



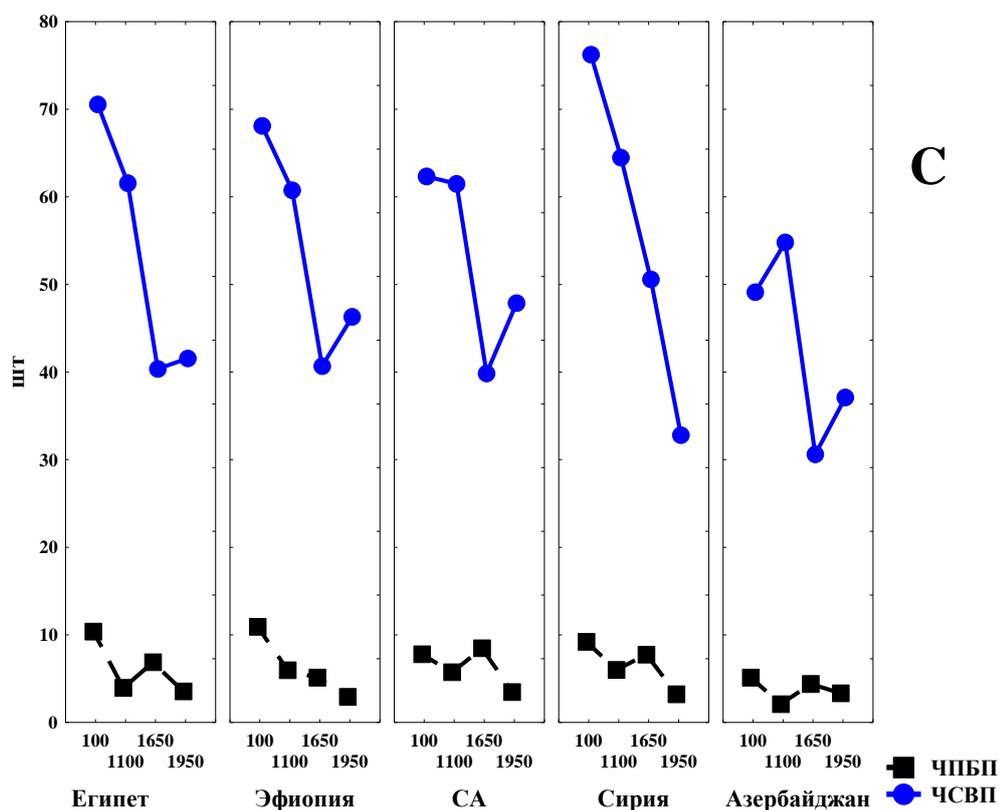


Рис. 18. Сравнительная характеристика признаков семенной продуктивности образцов *N. sativa* вдоль высотного градиента среды

Несмотря на развитие в горно-долинных условиях среднегорья более крупного верхушечного плода, здесь, формировалось меньшее число семян, но более крупного размера. Возможно, подобное связано с абортацией части семязачатков, что способствовало увеличению средней массы одного семени вследствие ослабления конкуренции за доступные ресурсы, что отражалось в увеличении показателей признака «масса 1000 семян».

Это подтверждается результатами корреляционного анализа, где для объединенной выборки *N. sativa* (n=600) между признаками «масса 1000 семян» и «число семян верхушечного плода» достоверной корреляционной связи не установлено (прил. 8). В тоже время «масса 1000 семян» положительно коррелирует с весовыми и размерными признаками верхушечного плода.

У «северного» образца (азербайджанской репродукции) в отличие от «южных» образцов («СА», «Сирия», «Египет», «Эфиопия») отмечено значительно более высокие средние показатели признаков «число семян

верхушечного плода» и «масса 1000 семян». При этом на всех высотных уровнях «масса 1000 семян» у этого образца превосходила средние показатели крупносемянного образца. Экологическая пластичность этого образца оказалась выше, чем у других образцов в горных условиях Дагестана, что можно объяснить географическим происхождением. Отсюда и более полная реализация генетической информации в индивидуальном развитии растений азербайджанского происхождения, особенно, это сильнее всего проявляется с высотой над уровнем моря

Средние значения массы семян и массы плодов на растении также изменялись, как в зависимости от условий выращивания, так и от происхождения образца. У «южных» образцов сравнительно выше оказались значения на низменности, а у «северного» образца - на высоте 1650 м (рис. 19 В). Так, у образца «Эфиопия» с увеличением высотного пункта выращивания эти признаки уменьшались от 1600,9 до 266,4 мг, а количество плодов на растении снизилось с 10,9 до 2,9 шт, при уменьшении количества ветвей 1-го и 2-го порядка, и формировании менее ветвящейся структуры побега (рис. 19).

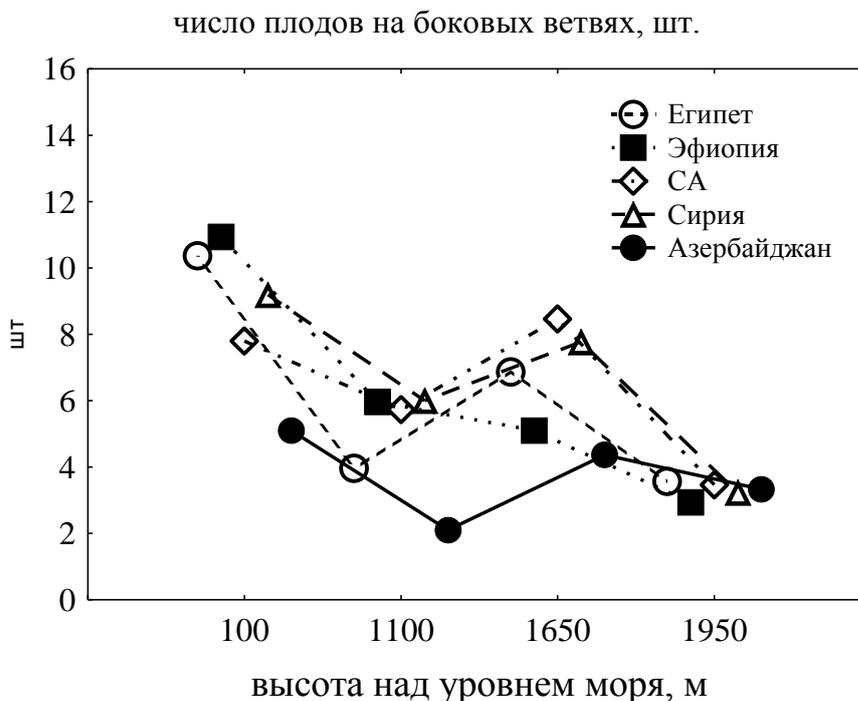


Рис. 19. Характеристика средних значений признаков генеративных органов *N. sativa*

Известно, что важным показателем ориентированности жизнедеятельности растения на процесс размножения является репродуктивное усилие (Злобин, 2000). Для *N. sativa* этот показатель имеет тенденцию к постепенному увеличению с увеличением высоты на экспериментальном участке до определенных высот, а затем экспоненциально уменьшается. Причиной этого является то, что с определенных высот, в нашем случае на высоте 1950 м, растения *N. sativa* не успевают полностью вызреть, в результате чего резко снижается продуктивность генеративной сферы при относительной константности вегетативной сферы.

Сравнительный анализ вариабельности (CV) всех учтенных морфологических признаков показал наибольшую изменчивость весовых параметров генеративных органов («масса плодов и семян»), а также «число плодов боковых побегов» (прил. 7а). Например, у эфиопского образца в условиях 100 м их значения составили 74,9%, 69,3%, 64,2%, и соответствовали очень высокому уровню изменчивости. Сходные максимальные показатели коэффициента вариации выявлены при анализе объединенной выборки для этих же параметров: «масса плодов на растении», «масса семян на растении», а также «число плодов на боковых ветвях». Низкий уровень изменчивости установлен для признаков: «число листовочек верхушечного плода» (12,4%) и «длина верхушечного плода» (11,7%).

Для сравнительной характеристики образцов *N. sativa* по степени изменчивости количественных признаков и специфичности реакции на изменение условий среды оценивали взаимодействие «генотип-среда» в двухфакторной дисперсионной модели.

Как видно из рис. 20 влияние фактора «высота», выраженное через относительные компоненты дисперсии, превосходило таковые для фактора «образцы» по всем признакам генеративных органов.

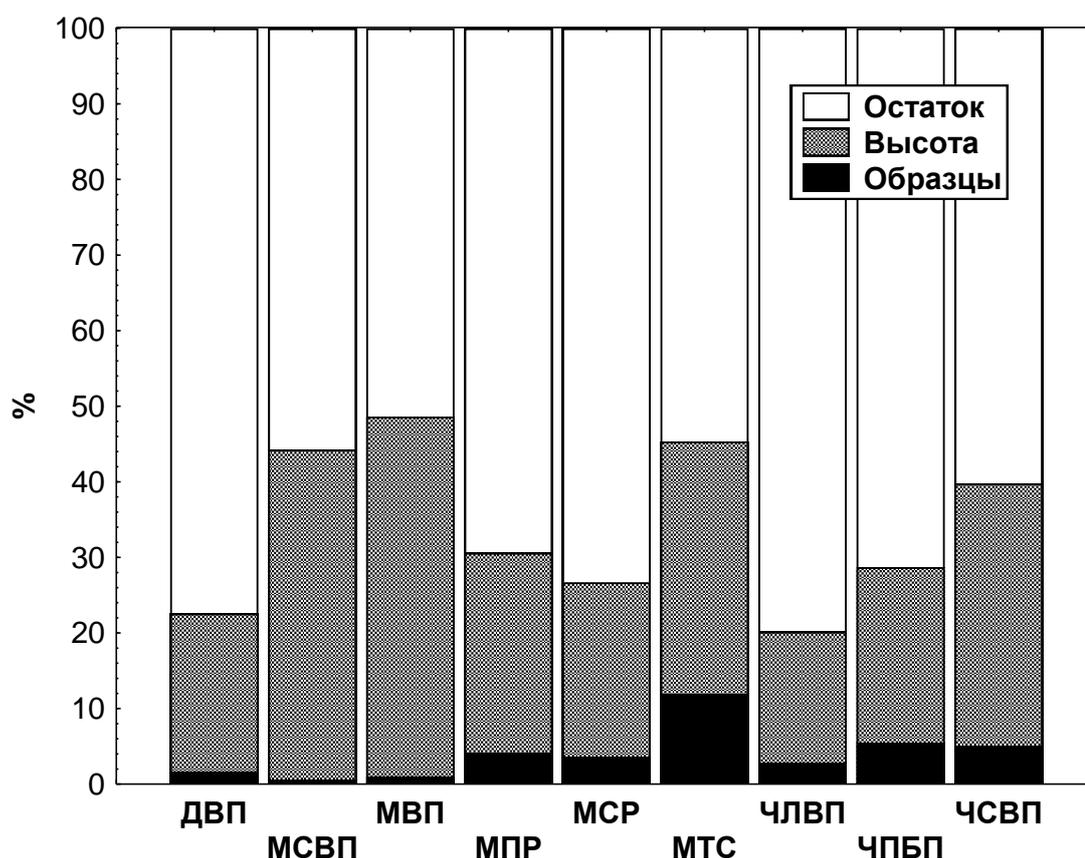


Рис. 20. Компоненты дисперсии по факторам: условия выращивания «высота» и происхождение образца «образец» признаков генеративных органов *N. sativa*

Наибольший относительный вклад условия выращивания вносят в изменчивость параметров: «масса верхушечного плода», «масса семян верхушечного плода», а наименьший - на «число листовочек верхушечного плода» (17,3%), т.е на признаки верхушечного плода (прил. 9). В отличие от фактора «высота», сравнительно высокое влияние фактора «образцы» выявлено по признаку «масса 1000 семян (11,9 %), а низкое - на признаки: «масса семян верхушечного плода», «масса верхушечного плода» - 0,6 % и 1,0 %, соответственно (Хабибов А.Д., 2009).

Полученные в ходе однофакторного дисперсионного и регрессионного анализов статистические данные, показали, что для подавляющего большинства признаков характерны отрицательные корреляционные связи с высотой пункта выращивания. Теснота связи между ними может быть охарактеризована как «умеренная отрицательная», при этом наиболее

высокие отрицательные значения коэффициента корреляции выявлены для числа семян верхушечного плода (-0,49).

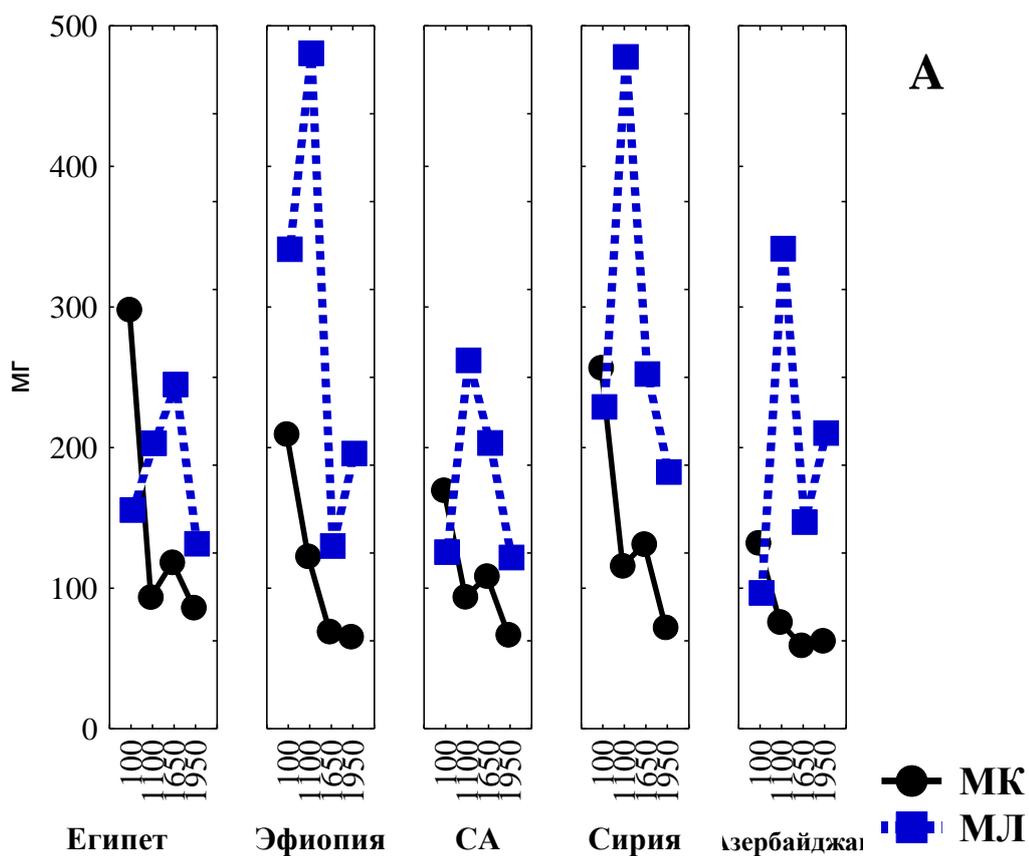
Таким образом, полученные результаты подтвердили что, сравнительно высоким оказалось влияние факторов высотного градиента (r^2) для следующих признаков: «число семян верхушечного плода» (70,0 %), «длина верхушечного плода» (69,0%), «масса плодов на растении» (67,9 %), «масса семян на растении» (60,6 %), где на долю высотного уровня приходится более 60%. В то время как, изменчивость массы семян верхушечного плода обусловлена высотной разницей лишь на 33,9%, а остальная изменчивость связана с нелинейными эффектами не учтенными нами. Таким образом, с увеличением высотного уровня, средние значения морфологических признаков *N. sativa* уменьшаются, и наиболее выражено это уменьшение происходит по весовым признакам генеративных органов. Следует отметить, что достоверное влияние высотного уровня выращивания на изменчивость признака «масса 1000 семян» не было обнаружено.

Изменчивость признаков вегетативных органов N. sativa

Процессы формирования генеративных органов, биосинтеза жира и белка в течение короткого периода налива семян масличных культур, должны обеспечиваться большим количеством пластических веществ. Основным донором для формирующихся семян, являющихся наиболее активным акцептором этих веществ, являются вегетативные органы (Дьяков, 2006).

В первой половине вегетации, особенно в период быстрого роста растений *N. sativa*, масса листьев возрастает за счет увеличения их числа и размеров. По нашим наблюдениям максимальной величины листовая поверхность достигает к фазе вегетации – началу бутонизации. И затем в период плодоношения листья начинают постепенно отмирать, по-видимому, под влиянием «аттрагирующего воздействия органов плодоношения». К фазе желтой спелости, когда растения теряют ярко-зеленую окраску и подсыхают, *N. sativa* практически полностью лишается зеленых листьев.

Сравнительный анализ средних значений, показал, что наибольшие величины сухой массы листьев *N. sativa* наблюдали в условиях выращивания на высоте 1100 м для всех образцов. Здесь сравнительно высокими оказались также и средние показатели размерных признаков: длины корня и верхушечного междоузлия (рис. 21, прил. 76).



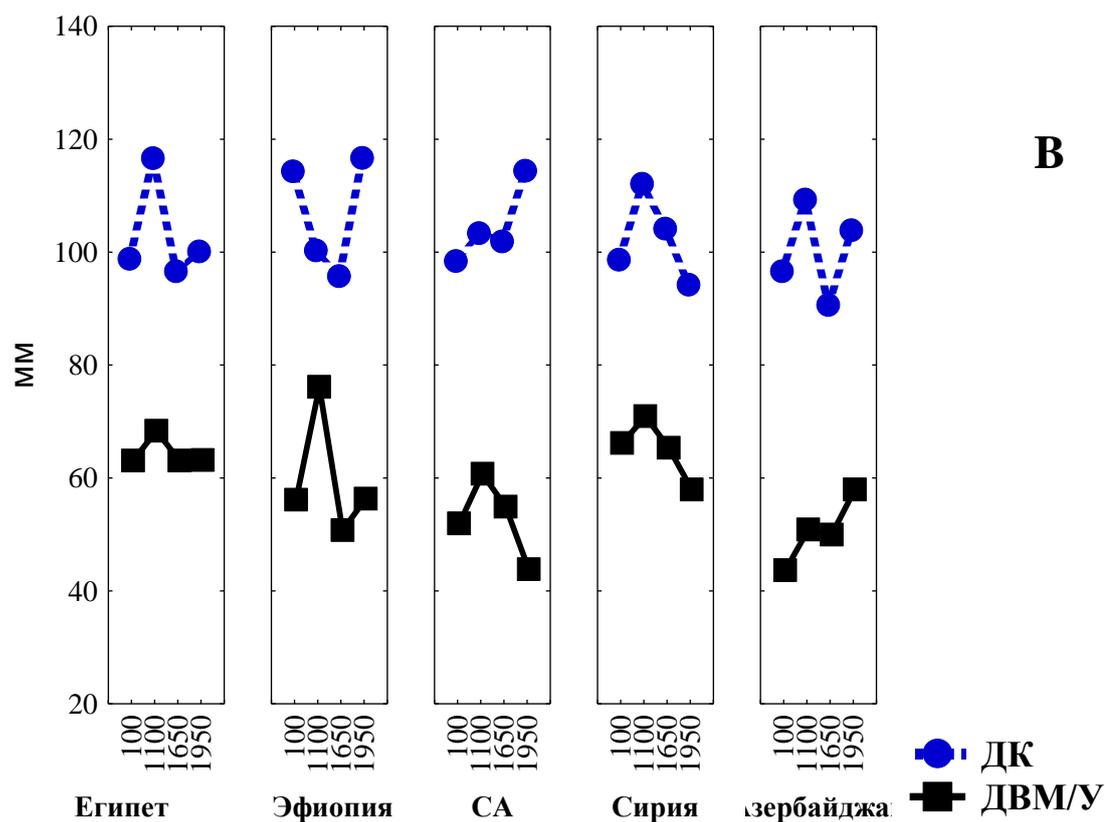


Рис. 21. Характеристика средних значений признаков вегетативных органов *N. sativa*

Увеличение средних значений массы листьев, длины корня и длины верхушечного междоузлия мы связываем с лучшим сочетанием почвенных и экологических факторов в горно-долинной зоне, на высоте 1100 м. Высокие показатели признаков вегетативных органов в период закладки верхушечного цветка и формирования плода в конечном результате приводили к увеличению размеров верхушечного плода.

Однако, большинство признаков вегетативных органов *N. sativa* в условиях интродукции имели максимальные показатели на низменности и с возрастанием высоты уменьшались (рис. 22).

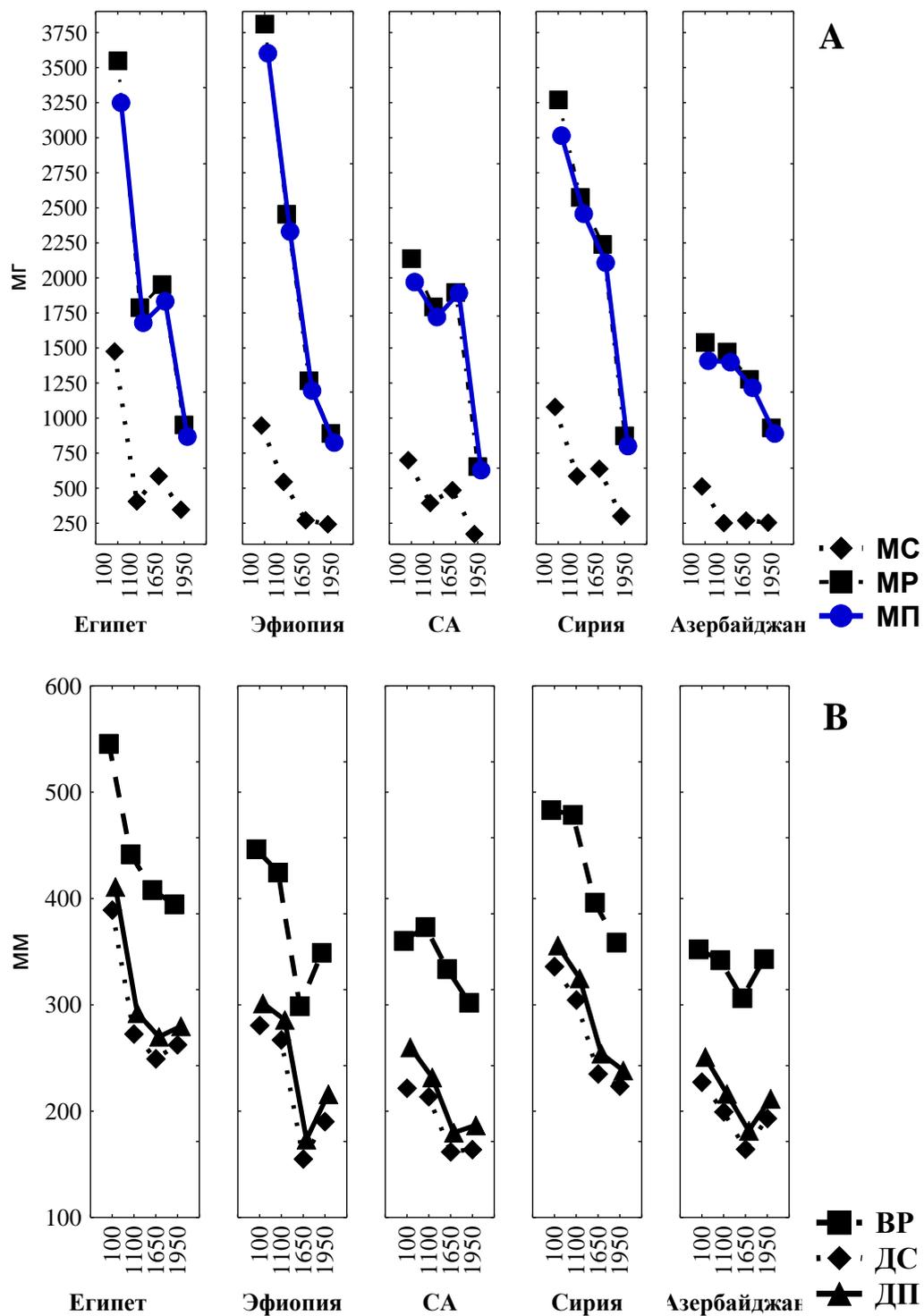


Рис. 22. Характеристика средних значений признаков *N. sativa*

Наиболее крупные растения по признакам средней массы отмечены у образца «Эфиопия» (3811,3 мг) на низменности и по мере возрастания высотной отметки их значения снизились до 890,9 мг в среднегорье (1950 м).

Наименьшие показатели массы растений отмечены у азербайджанского образца (1540,9 - 953,8 мг).

Средние значения массы побега уменьшались от 3601,6 до 825,6 мг, а массы стебля - от 948,1 до 242,9 мг, в то время как масса листьев повышались от 96,6 до 341,4 мг. Иначе говоря, с возрастанием высоты участка выращивания, большинство вегетативных признаков уменьшаются в 3-4 раза, при возрастании показателя массы листьев до 1650 м, после чего значения начинают уменьшаться, что указывает на переход условий среды с благоприятным сочетанием факторов высотного градиента к усилению его лимитирующего действия

Размерные признаки также уменьшались с высотой над уровнем моря пункта выращивания. Наиболее высокорослыми оказались растения египетского происхождения (545,7 мм) на низменности со снижением этого показателя с высотой до 394,6 мм, средние значения длины побега изменялись от 411,1 (100 м) до 270,0 мм (1650 м), а длина стебля от 390,4 до 250,8 мм, соответственно. Сравнительно низкорослыми оказались растения азербайджанского происхождения (352,3 мм). В то же время, у эфиопского образца средняя высота растений в условиях 1650 м оказалась минимальной (298,9 мм), и была ниже, чем на крайних высотных условиях эксперимента (100 и 1950 м). При этом отмечены низкие показатели не только по высоте растения, но и по количеству междоузлий. Такое распределение на наш взгляд объясняется влиянием не только высотного фактора, но и условиями экспозиций склонов, при котором участок на высоте 1950 м имеет открытое расположение, а экспериментальный участок на высоте 1650 м расположен на северном склоне, что, по-видимому, и привело к некоторому снижению ростовой активности растений.

В результате неодинакового влияния факторов на рост осевых органов существенно изменялось и соотношение побега и корня, т.е. надземной и подземной части растения. При низком количестве осадков в сочетании с повышенной температурой (100 м) это соотношение возрастало в сторону

превышения надземной по длине (ДП/ДК), но увеличивается в сторону подземной по массе (МП/МК). И наоборот, это соотношение меняется, значительно снижаясь на фоне нормальной или пониженной температуры (1100, 1650, 1950 м над уровнем моря), свидетельствуя о большей направленности потоков питательных веществ в корень. Лишь на высоте 1950 м, в условиях с крайним лимитирующим воздействием факторов среды, эти закономерности в соотношениях менее выражены в силу подавленного роста надземной части (рис. 23).

Доказательством того, что температурный режим в течение короткого лета - одна из причин низкорослости растений, может служить замечание И. Фигуровского (Фигуровский, 1912 цит. по Е.Н. Синской, 1948) по поводу

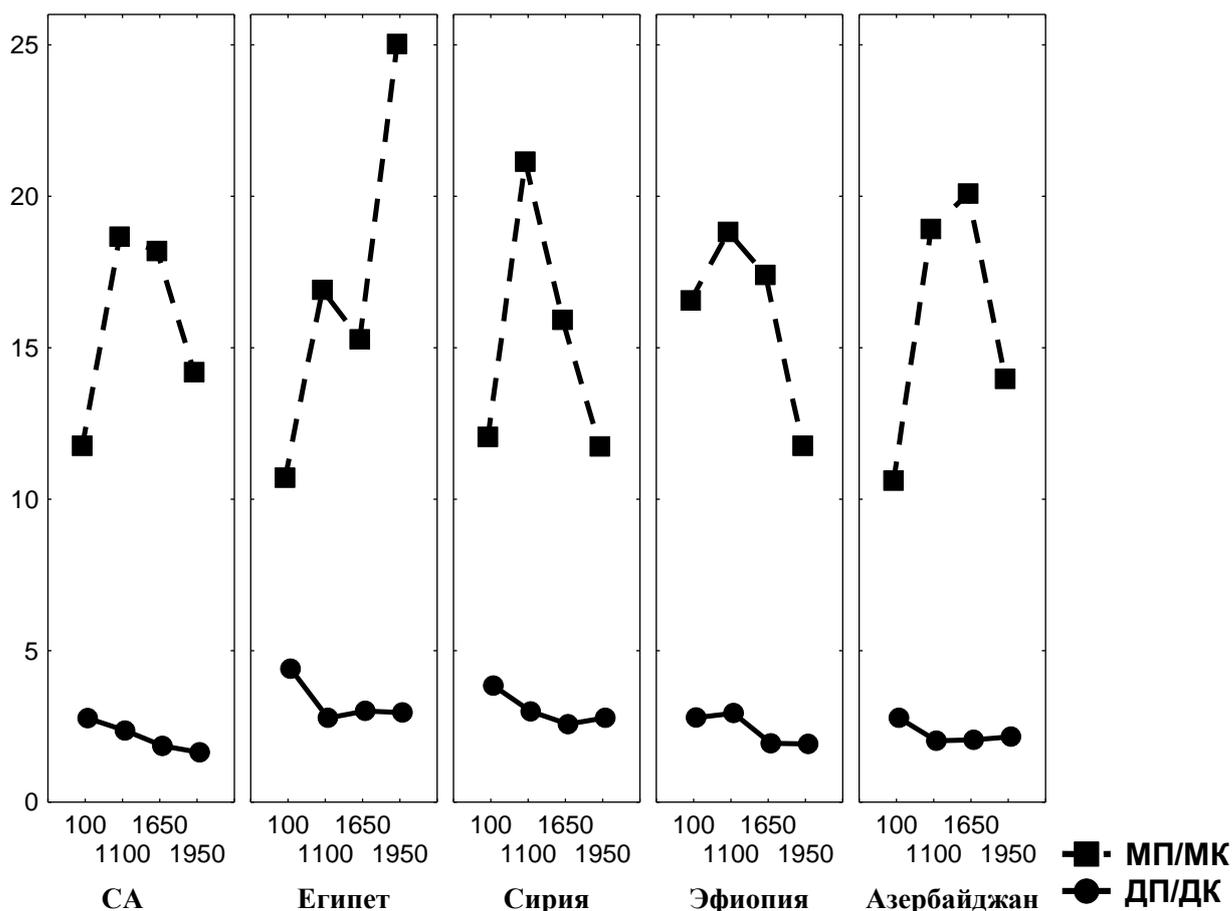


Рис. 23. Характеристика средних значений индексных показателей *N. sativa*

поведения растений альпийского пояса. Он обращал внимание на то обстоятельство, что здесь почва гораздо теплее воздуха и растения стремятся держаться, возможно, ближе к земле, вернее прижиматься к земле. Поскольку условия выращивания растений на высоте 1950 м по своим климатическим показателям во многом сходны с условиями субальпийского пояса, то, вероятно, здесь растения вынуждены приспосабливаться подобным образом.

На это указывают также изменения средних показателей длины междоузлия *N. sativa* в различных условиях выращивания. По мнению некоторых авторов, длина междоузлий в значительной степени зависит от генотипа, прихода солнечной радиации, условий выращивания (Король, 2006; Зеленцов и др., 2008). Как показали результаты интродукционного эксперимента, различия между образцами по данному показателю проявлялись сильнее в более жестких условиях произрастания. Так признак «средняя длина междоузлия» у образцов «Египет» и «Сирия» на низменности имела сходные высокие значения - 28,1 и 28,2 мм, а на высоте 1950 м показатели составили 10,6 и 23,5 мм, соответственно. Средние значения числа междоузлий при этом у образца «Египет» оказалось наибольшим (13,8 шт) на низменности, чем на высоте 1950 м (10,6 шт). Наименьшее их количество наблюдалось у образца «Азербайджан» - 10,4 (100 м) и 8,3 шт (1950 м). Сходным образом для этих образцов ранее отмечено распределение значений признака «высота растения», поскольку высота растения, побега и стебля зависит от числа и размера междоузлий.

Средние значения длины верхушечного междоузлия у большинства образцов в горно-долинных условиях (1100 м) превосходили таковые на низменности (100 м), наибольшее значение отмечено у растений образца эфиопского происхождения (76,1 мм). Сравнительно невысокими были средние показатели этого признака у растений азербайджанского происхождения - 43,6 мм (100 м). Однако в отличие от остальных образцов

средняя длина междоузлия у растений этого образца увеличивалась по мере повышения высотного уровня произрастания и составила 58,0 мм.

Известно, что интенсивность роста надземных частей растения находится в положительной корреляции с мощностью корневой системы. Всякое повреждение и ограничение роста надземных органов вызывает уменьшение массы корней и их ослабление (Зайцев, 1983). В условиях интродукции максимальные средние показатели сухой массы корня отмечены в условиях низменности у образца египетского происхождения (298,1 мг), а минимальные (132,2 мг) - у азербайджанского образца. На высоте 1950 м масса корня уменьшалась у обоих образцов и составила 86,0 и 62,5 мм, соответственно. Наряду с весовым признаком отмечено уменьшение значений размерных признаков корня (длина корня и толщина корня). При этом крайние (минимальные и максимальные) средние значения толщины корня у этих двух образцов выявлены на высоте 100 (3,6 мм и 2,6 мм) и 1950 м (2,0 и 1,8 мм), соответственно. Однако количество боковых корней оказалось наибольшим на низменности у образца из Эфиопии (6,5 шт), а наименьшим - из Азербайджана (3,9 шт).

Как показывают средние показатели признаков для объединенной выборки (n=150), несмотря на уменьшение средней массы корня в 3 раза, доля ее в сухой массе растения, а также доля длины корня, относительно всего растения, были наиболее высокими при выращивании на высоте 1950 м. Кроме того, доля массы листьев здесь также оказалась наибольшей, и почти в 3 раза превосходила таковую на высоте 100 м.

Более жесткие условия на высоте 1950 м, по сравнению с другими высотными пунктами выращивания способствуют снижению надземной массы стебля *N. sativa*, приводя к уменьшению числа боковых ветвей и диаметра стебля, однако листья здесь достигают наибольшего развития. Возможно, это обусловлено более благоприятным сочетанием температуры и влажности в горно-долинных условиях выращивания, что сказалось и на развитии вегетативных органов (массы листьев) и верхушечного плода

(масса плода и масса семян). Однако в целом общая продуктивность генеративных органов, формирующихся на более поздних стадиях онтогенеза, здесь оказалась сравнительно низкой. Таким образом, в различных контрастных условиях интродукции программа развития морфологических структур *N. sativa* может идти в различных направлениях.

Сравнительный анализ показал, что средние показатели весовых признаков вегетативных и генеративных органов по мере возрастания высоты над уровнем моря у всех образцов также уменьшаются. При этом высокие средние значения большинства признаков были отмечены на низменности у растений эфиопского образца, а наименьшие – у азербайджанского. Кроме того, наибольшие средние значения длины корня, массы корня, толщины корня наблюдались у растений египетского происхождения, а наименьшие - у азербайджанского.

Уменьшение средних значений признаков вегетативных органов по мере повышения высоты участка произрастания, подтвердилось также результатами дисперсионного и регрессионного анализов. Наиболее высокими оказались отрицательные значения коэффициента корреляции высотной разницы с массой корня, толщиной корня, а также массой стебля и толщиной стебля (прил. 10). В то же время установлено, более сильное относительное влияние фактора «высота» (фактор В) на следующие признаки: «толщина корня», «толщина стебля», «масса корня», «число междоузлий», «масса стебля», а наименьшее – на изменчивость длины корня и числа боковых корней (рис. 24).

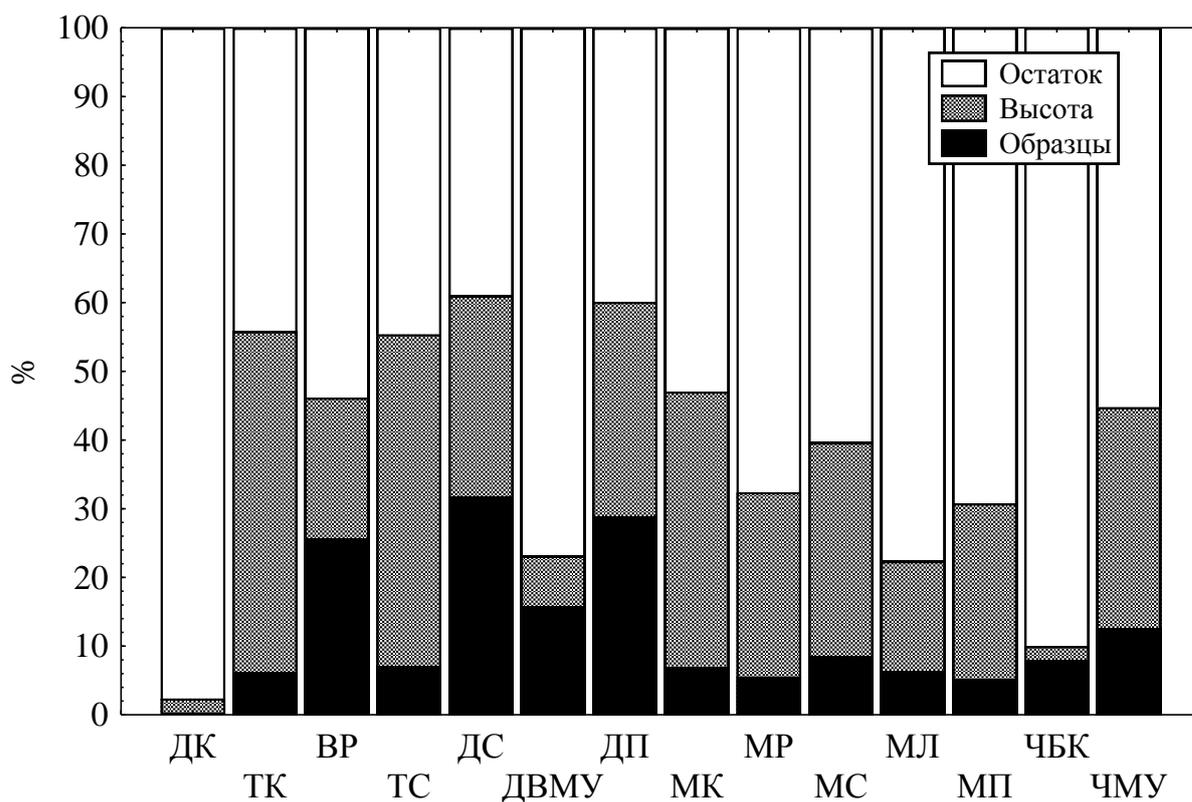


Рис. 24. Относительные компоненты дисперсии (%) признаков вегетативных органов по факторам «образец» и «высота»

Влияние фактора, обусловленное эколого-географическим происхождением образцов, оказалось наибольшим на длину стебля и высоту растения, а наименьшим на длину корня и массу листьев.

Таким образом, установлено, что изменчивость весовых признаков вегетативных органов в большей степени определяется влиянием высотного градиента, а размерных - происхождением образца. При этом линейной зависимости между высотным уровнем выращивания и изменчивостью длины корня, длины верхушечного междоузлия, массы листьев (по значениям коэффициента детерминации) не установлено. В отличие от последних признаки «толщина стебля» (82,0%), «толщина корня» (78,8%) а также «число междоузлий» (80,7%) оказались зависимыми от высоты участка произрастания в большей степени, чем остальные признаки вегетативных органов при наиболее высоком уровне значимости (99,9%).

Сравнительный анализ изменчивости всех учтенных морфологических признаков показал, что из признаков генеративных органов наиболее

изменчивыми. Являются масса плодов и семян на растении, а также число плодов на боковых ветвях. Наиболее генетически детерминированным оказалось число листовочек верхушечного плода. Результаты статистического анализа подтвердили достоверное уменьшение средних значений морфологических признаков *N. sativa* с увеличением высотного уровня выращивания. В то же время показано, что рост и развитие генеративных и вегетативных органов подвержены большему влиянию условий произрастания, и в меньшей степени зависят от генетических различий образцов. Наряду с этим определены морфологические признаки, вариабельность которых обусловлена влиянием происхождения образца: «длина стебля» и «высота растения». Кроме того, выявлено достоверное влияние разнообразия образцов на изменчивость элементов семенной продуктивности. Так, по мере повышения высоты участка произрастания, масса плодов у растений эфиопского образца резко снижается, в отличие от азербайджанского, что говорит о низкой экологической пластичности первого, который по своим характеристикам относится к сортам интенсивного типа. В то время как образец «Азербайджан» характеризуется высокой экологической пластичностью, но относительно низкими показателями продуктивности в различных условиях, что характеризует его как образец экстенсивного типа.

4.2. Влияние экспозиций склона на вариабельность морфологических признаков *N. sativa*

Формы рельефа можно считать одним из главных климатообразующих факторов Горного Дагестана (Акаев, 1996). Исходный общеклиматический фон горной местности очень сильно дифференцируется рельефом поверхности горных склонов. Вариабельность радиационного режима склонов различной экспозиции намного перекрывает таковую по абсолютной высоте местности. В аспекте проблемы дифференциации радиационного

режима здесь важно отметить вывод Н.Н. Выгодской (1981), о том, что в течение теплого периода в горных условиях создаются такие пространственные различия в приходе радиации к растительному покрову на разных склонах одной долины, которые в десятки раз превышают различия для равнинных территорий удаленных друг от друга на аналогичном расстоянии. Вследствие сопряженного влияния перечисленных выше факторов действующих в сочетании с другими геофизическими и геохимическими факторами возникает исключительно широкий спектр изменчивости среды обитания растений, меняются продолжительность вегетации и характер поступления и распределения вещественно-энергетических ресурсов для воспроизводства поколений (Проскураков, 2012; Jolls, 1980).

Для оценки влияния фактора «склоны» на изменчивость вегетативных и генеративных признаков *N. sativa* было проведено испытание пяти образцов при интродукции в контрастных условиях Гунибского плато (северная и южная экспозиция).

Изменчивость признаков генеративных органов *N. sativa*

Сравнительный анализ изменчивости признаков генеративных органов показал наличие дифференциации образцов, под воздействием фактора «экспозиции склона». При этом у одних образцов масса семян возрастает на хорошо прогреваемом южном склоне («Египет», «Эфиопия»), у других образцов («СА», «Сирия», «Азербайджан») - на слабо инсолируемом северном склоне (рис. 25 А).

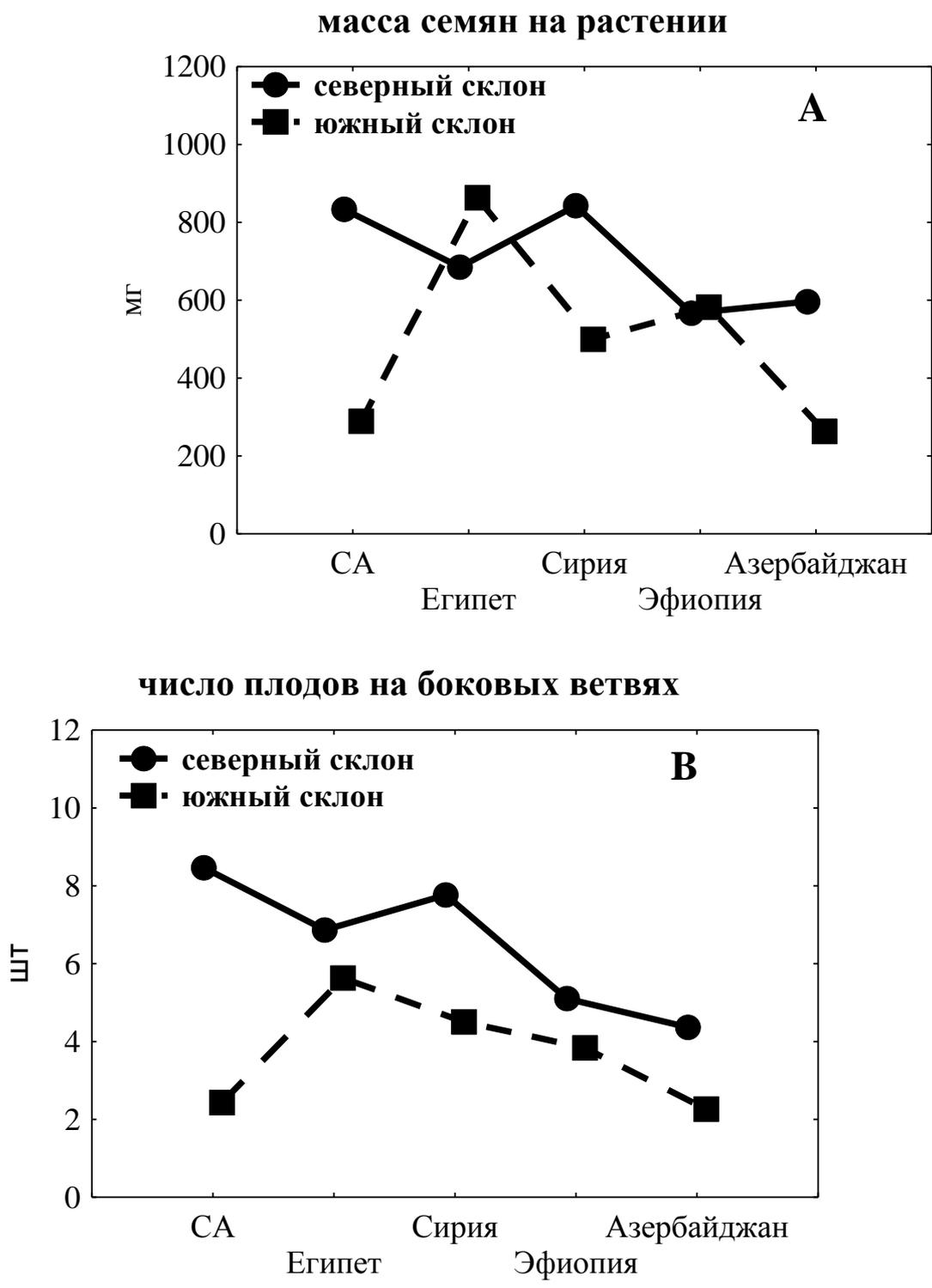


Рис. 25. Характеристика средних значений признаков *N. sativa*

Как видно из рис. 26 на северном склоне у образцов «СА», «Сирия», «Азербайджан» формировались более ветвистые низкорослые растения, что привело к увеличению общей массы семян на растении. Однако на южном склоне наблюдалось повышение размерных параметров, которое проявлялось

в удлинении, как всего растения, так и его составляющих частей, что проявилось также в снижении продуктивности.

В отличие от них у растений образцов египетского и эфиопского происхождения наиболее высокие средние показатели признаков как вегетативных, так и генеративных органов отмечены на южной экспозиции склона.

Результаты корреляционного анализа показали, что на северном склоне отмечено увеличение уровня зависимости общей продуктивности от массы листьев, в то время как на южном склоне усиливается связь массы семян с длиной стебля («Сирия», «СА») и корня («Сирия», «Азербайджан») (прил. 11). Таким образом, увеличение средних значений массы семян вероятно сопряжено с усилением связей данного показателя с признаками вегетативных органов, развитие которых определяется условиями произрастания.

Очевидным является увеличение семенной продуктивности вследствие возрастания массы листьев, при этом созревание семян *N. sativa* сопряжено с высокой потерей массы листьев. Поэтому, на наш взгляд, для обеспечения наибольшего урожая семян и выхода масла для образцов «СА», «Сирия», «Азербайджан» оптимальна более высокая влажность почвы северного склона.

Как показывают результаты статистического анализа (CV,%), вариабельность признаков оказалась сравнительно высокой у массы плодов и семян на растении, а низкой у признака «длина верхушечного плода». Наряду с этим «репродуктивное усилие» также имело низкий и средний уровень изменчивости.

Для установления вклада контрастных условий экспозиций склонов был проведен двухфакторный дисперсионный анализ, который показал, что изменчивость средних значений признаков «число листовочек верхушечного плода», «масса верхушечного плода», «масса семян верхушечного плода», «масса 1000 семян», «число семян верхушечного плода» обусловлена

влиянием фактора «образец» в сравнительно большей степени. Относительное влияние экспозиции склона оказалось наиболее высоким на изменчивость признаков: «масса семян на растении» «масса плодов на растении», «число плодов на боковых ветвях», «длина верхушечного плода» и др. (табл. 9).

Таблица 9 – Двухфакторный дисперсионный анализа признаков генеративных органов *N. sativa* L.

Признаки	Факторы					
	А (4)			В (1)		
	mS	F-критерий	h ² ,%	mS	F-критерий	h ² ,%
Длина верхушечного плода	16,2	2,395	2,1*	115,3	17,034	9,4****
Масса верхушечного плода	31529,0	6,334	7,9****	33899,1	6,810	3,4**
Масса семян верхушечного плода	16264,9	5,508	7,0****	4248,8	1,439	-
Масса 1000 семян	61079,4	18,625	21,2****	47,3	14,428	6,5****
Масса плодов на растении	234317 7,0	5,927	7,1****	5248341,0	13,275	7,0****
Масса семян на растении	999226, 0	5,181	5,9****	3169119,0	16,431	8,8****
Число листовочек верхушечного плода	4,4	5,934	7,5****	2,6	3,507	1,5*
Число семян верхушечного плода	1460,6	4,220	4,9**	2907,8	8,401	4,4**
Число плодов на боковых ветвях	91,4	8,524	8,5****	579,6	54,076	23,9****
Re	1224,7	28,781	23,9****	3078,4	72,344	24,5****

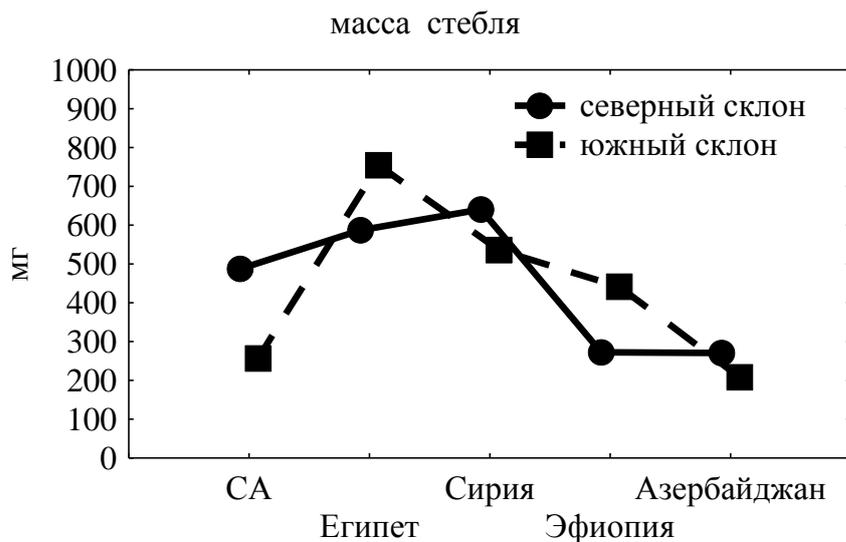
Примечание. А-образцы, В-склон; h² – сила влияния фактора, %; F-критерий – критерий Фишера; mS – средний квадрат фактора; * - P < 0,05; ** - P < 0,01; **** - P < 0,001. Прочерк означает отсутствие существенного влияния фактора. В скобках указано число степеней свободы.

Как показано в таблице 9, высокое влияние фактора экспозиции склона установлено по репродуктивному усилию (24,5%) и количеству плодов на боковых ветвях (23,9%), а наименьшее – на число листовочек верхушечного плода (1,5%). Однако достоверного влияния данного фактора на массу семян верхушечного плода не обнаружено, что указывает на высокую генетическую обусловленность этого признака.

Сходным образом установлено достоверное влияние фактора «образец», значения которого оказались сравнительно выше на репродуктивное усилие (23,9%) и массу 1000 семян (21,2%).

Изменчивость признаков вегетативных органов *Nigella sativa* L.

Размерные признаки вегетативных органов («длина побега», «длина стебля», «длина верхушечного междоузлия»), а также «число междоузлий» и «высота растения» имели более высокие показатели на южном склоне у всех образцов. Однако у весовых признаков вегетативных органов были обнаружены различия между образцами. Так установлено, что образцы «СА», «Сирия», «Азербайджан» имели более высокие показатели на северном склоне, а «Египет» и «Эфиопия»- на южном склоне (рис. 26) (прил. 7 б).



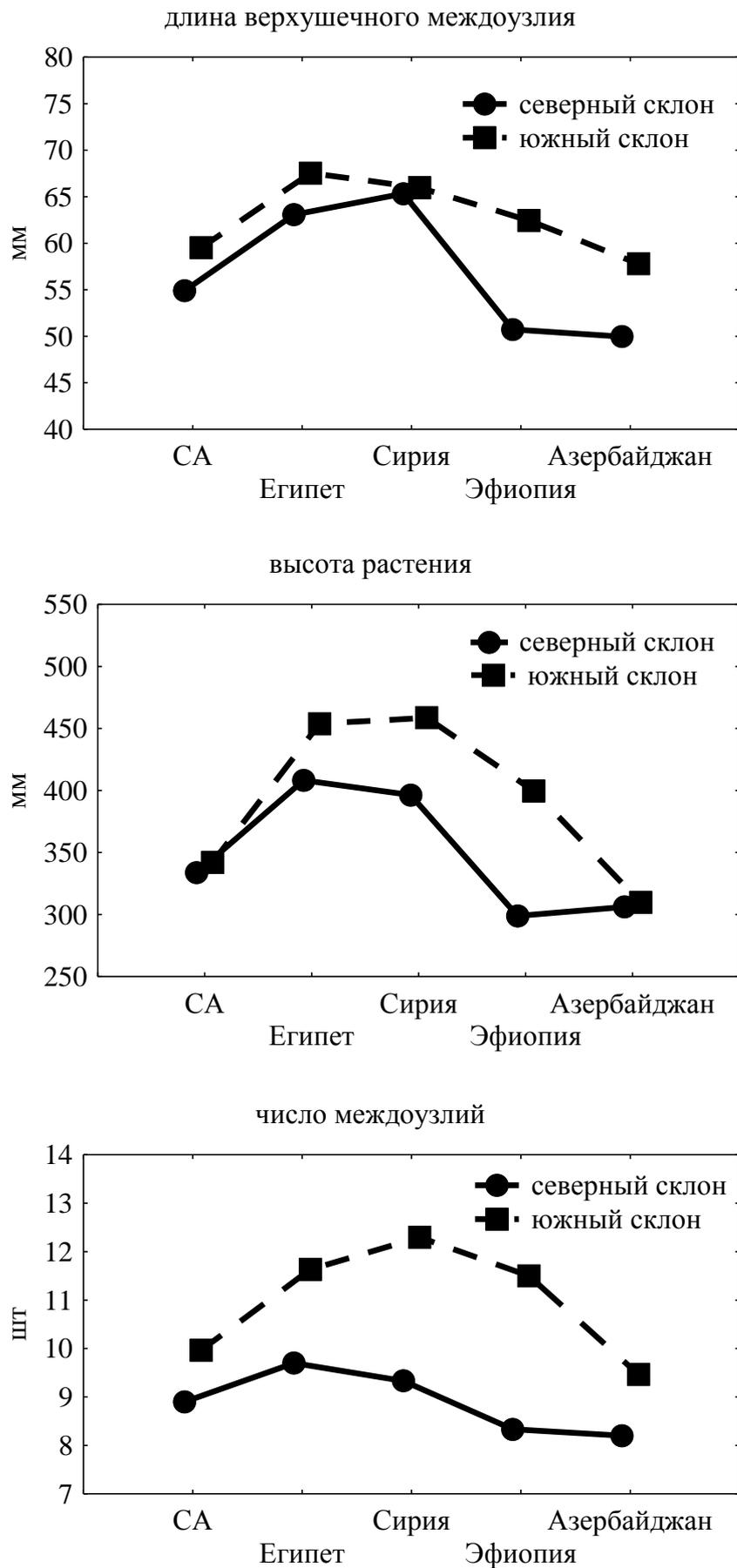


Рис. 26. Характеристика средних значений признаков *N. sativa*

При этом наиболее переменными оказались признаки у растений на южном склоне. Очень высокий уровень изменчивости отмечен для весовых признаков («масса растения», «масса побега», «масса стебля», «масса листьев»), а наиболее устойчивым оказался признак «число междоузлий» ($CV=12,5 - 21,3\%$).

Оценку вклада учтенных факторов в изменчивость признаков вегетативных органов проводили по статистическим данным, полученным в ходе дисперсионного анализа. Сравнительно высокое влияние фактора «склоны» обнаружено для длины побега (36,0 %) и длины стебля (34,8%) (табл. 10). Достоверное низкое влияние выявлено на изменчивость средних значений длины корня и числа боковых корней (1,1%).

Таблица 10 – Результаты двухфакторного дисперсионного анализа признаков вегетативных органов *N. sativa*

Признаки	Факторы					
	А (4)			В (1)		
	mS	F- критерий	h ² ,%	mS	F- критерий	h ² ,%
Масса растения	117623,0	10,862	13,8***	5895130,0	5,444	2,4*
Масса побега	10797,0	10,450	13,3***	5631161,0	5,450	2,5*
Масса стебля	1904461,0	21,106	25,1***	11669,0	0,129	-
Масса листьев	195173,8	12,988	16,1***	102638,0	6,830	3,2**
Масса корня	45558,1	17,027	20,6***	13,534,1	5,058	2,1*
Масса побега/ масса корня	15,6	0,601	-	307,9	11,839	6,7***
Толщина корня	4,5	20,184	23,7***	1,2	5,340	2,2*
Толщина стебля	4,7	21,035	23,4***	3,3	14,818	6,5***
Высота растения	184888,7	40,592	35,3***	146125,5	32,081	11,1***
Длина побега	128446,8	46,110	27,5***	415152,0	149,033	36,0***
Длина стебля	128175,6	49,065	29,0***	378998,6	145,078	34,8***
Длина верхушечного междоузлия	1745,5	8,284	10,1***	2575,5	12,222	6,3***
Длина корня	3291,6	5,668	6,7***	7450,1	12,829	6,8***
Длина побега/ длина корня	6,9	8,043	6,4***	92,9	107,302	38,8***
Число боковых корней	42,5	10,239	13,2***	12,0	2,877	1,1*
Число междоузлий	41,7	13,042	10,7***	324,5	101,542	35,9***
Средняя длина междоузлия	480,5	25,149	26,1***	413,9	21,664	9,0***

Примечание. А-образцы, В-склон; h² – сила влияния фактора, %; F– критерий Фишера; mS – средний квадрат фактора; * - P < 0,05; ** - P < 0,01; *** - P < 0,001. Прочерк означает отсутствие существенного влияния фактора. В скобках указано число степеней свободы.

Относительно высокое достоверное влияние фактора «образец» установлено на высоту растения (35,3%), длину стебля (29,0%), длину побега (27,5%), массу стебля (25,1%). Иначе говоря, вариабельность весовых признаков вегетативной сферы обусловлена в большей степени различиями между образцами, а изменчивость размерных признаков определяется условиями склонов.

При анализе проведенных исследований было выявлено неодинаковое влияние экспозиции склона и происхождения образца на изменчивость признаков вегетативных и генеративных органов. При этом изменчивость признаков верхушечного плода обусловлена влиянием экспозиций склона в меньшей степени.

Установлено, достоверное влияние экспозиции склона на семенную продуктивность растений, а также на длину побега, длину стебля, число междоузлий. Исходя из средних показателей признаков выявлено, что у образцов «СА», «Сирия», «Азербайджан» формируются более ветвистые низкорослые растения со сравнительно высокой общей семенной продуктивностью на северном склоне, и менее разветвленные с меньшей семенной продуктивностью на южном склоне. Средние значения массы семян на растении оказались сравнительно выше для образца «Сирия» и составили 842,7 мг. Для двух образцов («Египет» и «Эфиопия») условия южного склона оказались более благоприятными, средние показатели массы семян на растении составили 863,4 мг и 581,9 мг, соответственно. Следует отметить также, что, несмотря на достоверное влияние экспозиции склона на средние значения массы семян на растении, его показатели составили 262,9 мг для образца «Азербайджан», что соответствовало наименьшим значениям по данному признаку. Таким образом, средние показатели массы семян на растении варьировали от 262,9 мг до 863,4 мг в зависимости от экспозиции склона.

4.3. Оценка влияния места и года изучения на изменчивость морфологических признаков *N. sativa*

В данной главе приводятся обобщенные результаты исследования особенностей изменчивости морфологических признаков *N. sativa* с учетом влияния климатических условий выращивания в 2009 - 2011 гг.

Анализ изменчивости морфологических признаков был проведен с помощью трехфакторного дисперсионного анализа по факторам: «годы», «образцы», «высота». Результаты показали, что наибольшее влияние фактор «годы» оказывает на признаки: «длина верхушечного плода» (12,1%), а наименьшее - на «число листовочек верхушечного плода» (2,3%) а также «масса семян верхушечного плода» (2,3%) (табл. 11).

Таблица 11 – Результаты трехфакторного дисперсионного анализа морфологических признаков *N. sativa* L.

Признаки	Факторы (h^2 , %)		
	Годы (2)	Высота (2)	Образцы (4)
Длина верхушечного плода	12,1***	1,1***	1,0**
Масса верхушечного плода	2,7***	20,6***	5,6***
Масса семян верхушечного плода	2,3***	21,0***	5,9***
Масса 1000 семян	4,7***	20,7***	9,7***
Масса плодов на растении	7,5***	11,0***	2,1***
Масса семян на растении	6,0***	10,0***	2,9***
Число листовочек верхушечного плода	2,3***	2,7***	5,6***
Число семян верхушечного плода	9,4***	6,7***	4,0***
Число плодов на боковых ветвях	10,0***	14,6***	2,8***
Re	0,9***	-	0,6*

Примечание. h^2 – сила влияния фактора, %; В скобках указано число степеней свободы. * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$. Прочерк означает отсутствие существенного влияния фактора.

Установлено также сравнительно высокое относительное влияние фактора «образец» на изменчивость признака «масса 1000 семян» (9,7%), а наиболее низкое на длину верхушечного плода (1,0%).

В отличие от первых двух факторов влияние фактора «высота» оказалось наибольшим на изменчивость весовых признаков генеративных органов: «масса семян верхушечного плода» (12,1%), «масса 1000 семян» (20,7%), а наименьшее – на размерные: «длина верхушечного плода» (1,1%).

Сравнительный анализ силы влияния учтенных факторов показал, что изменчивость большинства признаков генеративных органов определялась влиянием высотного градиента. Однако признаки: длина верхушечного плода (12,1%) и количество плодов на боковых ветвях (10,0%) достоверно связаны с фактором «годы», в то время как изменчивость признака «число листовочек верхушечного плода» обусловлена влиянием происхождения образца (5,6%) (рис. 27).

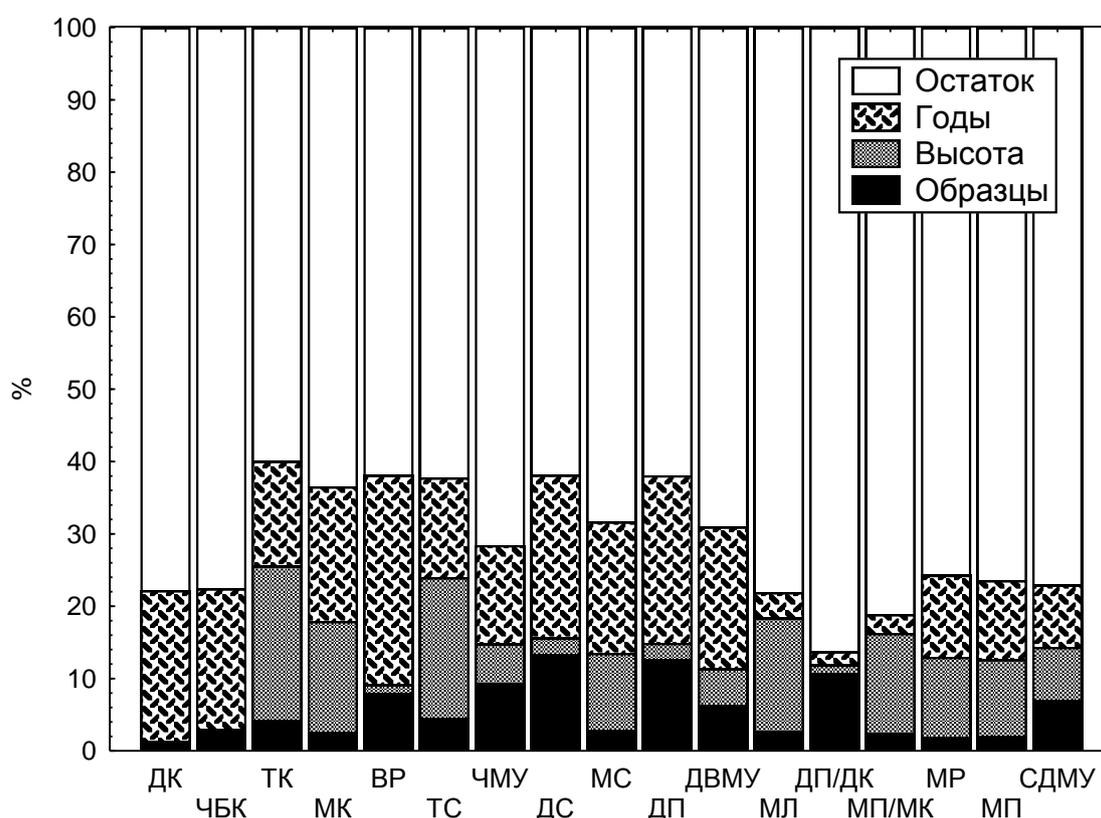


Рис. 27. Относительные компоненты дисперсии в трехфакторной дисперсионной модели

Сходную тенденцию наблюдали и для признаков вегетативных органов - массы листьев, толщины корня и стебля. Установлен высокий вклад факторов «годы» и «высота» на массу растения и побега, в то время как

изменчивость размерных и числовых признаков зависела больше от разногодичных условий (прил. 12).

Как показали результаты двухфакторного дисперсионного анализа влияние фактора «образцы» оказалось более сильным на высоте 1100 м на изменчивость всех признаков генеративных органов, а наименьшее влияние установлено на высоте 100 м. В отличие от него для параметров: «масса семян на растении» и «число плодов на боковых ветвях» относительный вклад фактора «годы» оказался наибольшим на высоте 1650 м, а наименьшим на низменности (табл. 12).

Таблица 12– Результаты двухфакторного дисперсионного анализа признаков генеративных органов *N. sativa*

Признаки	А (4)			В (2)		
	100	1100	1650	100	1100	1650
Длина верхушечного плода	1,5*	10,3***	-	25,4***	8,0***	13,2***
Масса верхушечного плода	2,4*	23,2***	7,8***	2,7**	21,2***	3,5**
Масса семян верхушечного плода	2,6**	25,6***	7,6***	2,0*	16,2***	1,4*
Масса 1000 семян	11,1***	23,6***	21,1***	20,4***	11,0***	12,5***
Масса плодов на растении	1,9*	17,2***	1,2*	9,5***	9,9***	23,2***
Масса семян на растении	3,0**	19,7***	1,3*	7,9***	8,4***	25,4***
Число листовочек верхушечного плода	3,9***	14,7***	3,8***	6,4***	18,9***	3,7**
Число семян верхушечного плода	2,6**	15,9***	1,6*	2,6**	32,3***	7,9***
Число плодов на боковых ветвях	2,6**	19,1***	2,8**	17,5***	6,9***	29,5***
Re	12,5***	-	15,3***	24,5***	9,7***	1,6*

Примечание. А-образцы, В-годы; * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$. Прочерк означает отсутствие существенного влияния фактора. В скобках указано число степеней свободы.

Наряду с этим оценка изменчивости признаков вегетативных органов показала, что влияние происхождения образца, также как и у признаков генеративной сферы, возрастает на высоте 1100 м на изменчивость весовых признаков, а на высоте 1650 м - на размерные признаки. Следует отметить,

что на высоте 100 м наблюдалось сравнительно невысокое влияние фактора «образцы» на изменчивость большинства признаков.

Что касается влияния фактора «годы», то усиление его влияния наблюдалось на высоте 100 м для большинства признаков, однако на массу растения, массу побега, массу листьев высокое влияние отмечено на высоте 1650 м (табл. 13).

Таблица 13 – Результаты двухфакторного дисперсионного анализа признаков вегетативных органов *N. sativa*

Признаки	А (4)			В (2)		
	100	1100	1650	100	1100	1650
Масса растения	-	14,4***	2,7**	17,9***	12,4***	24,4***
Масса побега	-	14,8***	2,6**	16,5***	12,0***	25,6***
Масса стебля	1,9**	11,6***	7,8***	33,7***	14,1***	17,2***
Масса листьев	4,2***	9,5***	2,9***	6,2***	12,2***	35,9***
Масса корня	2,6***	8,9***	6,6***	39,5***	21,0***	11,3***
Масса побега/масса корня	11,6***	9,5***	1,4*	16,4***	-	25,6***
Толщина корня	3,2***	17,5***	11,9***	42,5*	20,3***	7,9***
Толщина стебля	2,7***	17,8***	15,0***	37,8***	24,2***	4,7***
Высота растения	3,0***	15,6***	19,3***	50,3***	36,0***	20,4***
Длина побега	7,5***	15,1***	27,5***	56,2***	33,1***	20,4***
Длина стебля	8,6***	14,8***	28,9***	53,6***	33,9***	20,0***
Длина верхушечного междоузлия	2,0**	9,9***	10,3***	40,5***	24,1***	25,4***
Длина корня	1,0*	9,7***	-	16,1***	31,5***	15,6***
Длина побега/длина корня	11,3***	5,2***	19,2***	22,9***	1,3*	2,8**
Число боковых корней	3,2**	4,3***	6,6***	1,6*	46,6***	18,4***
Число междоузлий	6,7***	5,6***	22,8***	31,8***	41,1***	-
Средняя длина междоузлия	4,4***	20,3***	8,4***	36,1***	3,9***	21,7***

Примечание: А-образцы, В-годы; * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$. Прочерк означает отсутствие существенного влияния фактора. В скобках указано число степеней свободы.

Таким образом, условия интродукции в большей степени влияют на вариабельность весовых признаков, при этом имеются различия между

признаками вегетативной и генеративной сферы. Изменчивость признаков генеративной сферы обусловлена сравнительно высоким относительным влиянием фактора «высота над уровнем моря», а признаков вегетативной сферы - фактором «годы». Исключение составляет признак «число листовочек верхушечного плода», изменчивость которого обусловлена больше происхождением образца, чем влиянием высоты над уровнем моря и условий года первичной интродукции. Влияние условий года на признаки семенной продуктивности (массу семян и плодов на растении) имело различный характер на различных высотах. Так, наибольшее относительное влияние фактора «годы» отмечено на высоте 1650 м- 25,5% и 23,2% соответственно, а наименьшее на низменности (100 м) -7,9% и 9,5%.

ГЛАВА 5. РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ *N. SATIVA*

5.1. Особенности цветения и опыления *N. sativa*

В исследованиях элементов семенной продуктивности сформировалось достаточно устойчивое мнение о противоречии между морфогенетическими ограничениями и адаптивными потребностями популяции, которое хорошо обосновано известным феноменом эволюционной компенсации: уменьшения одних элементов при увеличении других (Stebbins, 1950). Наиболее характерно при этом наличие отрицательной корреляции между числом образующихся семян на растении и размером семени, которое обнаруживается в пределах популяции, сорта, а также в индивидуальном развитии. Подобные корреляции обычно свидетельствуют о конкуренции за метаболический материал и проявляются в виде компенсации развития элементов урожая. Однако такие зависимости возможно характерны лишь для определенных систем размножения со специфическим пыльцевым режимом, поскольку у некоторых видов замена самоопыления перекрестным в экспериментах приводит к формированию более полновесных семян без уменьшения их количества (Galen et al., 1986). У таких видов, как отмечают указанные выше авторы, корреляции между количеством семян и их размером должны определяться наличием равновесия между общим количеством поступающей пыльцы и вероятности аутбридинга.

Поэтому особую важность приобретает вопрос о характере опыления *N. sativa* (само- и перекрестноопыляемости), по-разному рассматриваемый в печати. Например, Lloyd (1979) считает ее в большей степени «самоопыляемой культурой», Zohary (1983) также указывал на способность цветков к «завязыванию семян, не будучи перекрестноопыленными». Другие же авторы считают, что «цветки посещают медоносные пчелы, и растения данного вида являются облигатными перекрестниками». Кроме того, по данным А.В. Лазарева (2010) род *Nigella* отнесен к сорным растениям, при

этом 2 вида встречаются на урбанизированных территориях: *N. arvensis*-сегетально-рудеральное, *N. damascena*- культурно-рудеральное. Согласно литературным сведениям, у сорных растений широко представлено самоопыление в разных вариантах: автогамия, клейстогамия, гейтоногамия (Anderson, 1989; Butterfield et.al., 1989). По мнению указанных авторов, самонесовместимость у таких видов обычно отсутствует, поскольку нарушенные местообитания требуют частой реколонизации. К тому же такие местопроизрастания кратковременны, а размеры популяций весьма невелики (Демьянова, 2012).

В данной главе нами приводится оценка изменчивости количественных признаков *N. sativa* в зависимости от различных способов опыления. Наши наблюдения показали, что пыльца и нектар в цветке привлекает пчел, и они довольно активно посещают растения (рис. 28).



Рис. 28. Опыление *N. sativa*

В то же время, проведенная нами изоляция растений, позволила установить способность данного вида к автогамии. Автогамия в данном случае является контактной и наблюдается при отгибании стилодий к тычинкам внутреннего круга. На ранних этапах цветения контактная автогамия невозможна, поскольку созревание тычинок начинается с наружного круга, а стилодии при этом располагаются вертикально в центре

цветка. Этот механизм цветения допускает наличие, как самоопыления, так и перекрестного опыления, причем усиление роли перекрестного опыления наблюдается при оптимальных условиях и лишь при условии отсутствия лета насекомых в действие вступает механизм самоопыления (рис. 29).

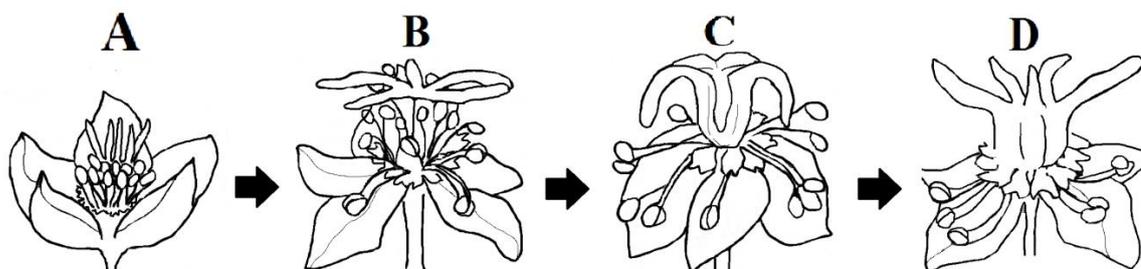


Рис. 29. Последовательные этапы развития элементов структуры цветка *N. sativa*

Примечание. А- начало распускания цветка, В- начало цветения, С- конец цветения, Д- завязавшийся плод.

Известно, что изменения структуры цветка и механизмов опыления растений представляют единую систему адаптивных реакций (Фегри, 1982). Однако зависимость различных этапов репродуктивного процесса от факторов внешней среды может быть разной (Дорогина, 2007). Так, количество семязачатков в завязи верхушечного цветка *N. sativa* уменьшается в зависимости от условий произрастания от 59,4 шт до 44,4 шт, уменьшается также число и масса семян (табл. 14).

Таблица 14 – Потенциальная и реальная семенная продуктивность верхушечного цветка *N. sativa*

Высота над уровнем моря, м	ПСП, шт.	РСП			
		Самоопыление, шт.	К _{пр} , %	Своб.опыление, шт.	К _{пр} , %
100	59,4±2,09	38,7±0,72	65,2	52,7±1,67	88,7
1100	44,4±1,95	27,1±1,24	61,0	36,0±1,73	81,0
1950	54,7±1,81	0	0	19,9±2,88	36,4

Примечание: ПСП- потенциальная семенная продуктивность; РСП- реальная семенная продуктивность; К_{пр}- коэффициент продуктивности

Завязываемость семян *N. sativa* изменялась от 88,7 % на низменности (100 м) до 36,4 % на высоте 1950 м, т.е. семенная продуктивность верхушечного плода при свободном опылении снизилась более чем на 50 %.

В то же время в эксперименте с изоляцией растений завязываемость семян была сравнительно ниже. На высоте 100 м коэффициент продуктивности составил 65,2%, и при увеличении высотного уровня выращивания этот показатель продолжает постепенно уменьшаться, до 61,0%, а на высоте 1950 м вызревшие семена отсутствовали. Т.е. при свободном цветении семенная продуктивность выше, чем при самоопылении на всех высотных уровнях выращивания, с несколько большей продуктивностью растений на высоте 100 м.

При анализе структуры адаптации растений в процессе онтогенеза, а именно в системах потенциальной продуктивности и экологической устойчивости, выделяют «критические» периоды, относительная роль которых на количество и качество урожая оказывается сравнительно высокой. Известно, что наиболее чувствительными к повреждению факторами среды генеративные органы становятся в период цветения (Дорогина, 2007; Жученко, 1988; Малецкий, и др., 1970). О влиянии атмосферных осадков в период цветения на плодозавязываемость у *Polygonum coriarium* Grig. указывает и В.И. Кузьмин (1964). Атмосферные осадки в течение 3-5 дней снижают количество завязавшихся плодов у этого вида почти на 30%. Отмечено, что полноценные семена развиваются преимущественно из цветков, распустившихся в первой половине периода цветения. Схожие данные отмечены для *Fagopyrum esculentum* Moench, у которой во второй половине фазы цветения количество полноценных плодов значительно снижалось (Ясюлевич, 1955). Причину подобного явления авторы видят в недостатке снабжения питательными веществами завязей поздно распустившихся цветков. З.П. Паушева (1961) считает наблюдаемое следствием биологически малоценного опыления, которое преобладает только во второй половине периода цветения.

Для цветения, опыления и развития плодов *N. sativa* наиболее критическими оказались погодные условия на высоте 1950 м. Характерной особенностью на этом участке выращивания являются контрастные погодные условия, а именно более высокая влажность в сочетании с низкими ночными температурами. Поскольку *N. sativa* является теплолюбивой культуры, то причиной нарушения формирования генеративных органов на этой высоте мы считаем лимитирующее воздействие низких ночных температур в сочетании с высокой влажностью. Внешне эти нарушения проявлялись в почернении развивающихся гинецеев с последующим их отмиранием (рис. 30).



Рис. 30. Нарушения развития цветка *N. sativa*

5.2. Изменчивость признаков генеративных органов *N. sativa*

Как указывалось ранее, для изучения механизмов цветения и опыления *N. sativa* проводили два варианта опыта: со свободным опылением и с изоляцией растений. Результаты первого варианта опыта выявили наличие сравнительно высокой семенной продуктивности этого вида в расчете на 1 цветок, что объясняется хорошей посещаемостью насекомыми-опылителями. Эффективность завязывания семян подтверждают и высокие показатели коэффициента продуктивности (88,7 %). В отличие от первого, способность к

самоопылению в опыте с изоляцией побегов (65,2 %) показала невысокие результаты.

Важно учесть, что при изоляции наблюдалось большое число неполноценных («невыполненных») семян. Однако значения коэффициента продуктивности и относительного количества невыполненных семян были примерно одинаковыми на высотах 100 и 1100 м, при этом на высоте 1950 м значения коэффициента продуктивности резко снижались, а количество щуплых семян увеличивалось. Так, коэффициент продуктивности при изоляции на высоте 100 и 1100 м составил 65,2 и 61,0 % соответственно, в то время как при свободном опылении – 88,7 и 81,0 %. На участке с высотным уровнем 1950 м значения коэффициента продуктивности составили 36,4 % при свободном опылении. В такой ситуации можно говорить о видоспецифической особенности *N. sativa* в условиях Внутреннегорного Дагестана, определяющейся внутренними факторами, при которых образование семян зависит от высотного уровня выращивания.

Наряду с изучением особенностей продуктивности верхушечного цветка мы сравнивали также общую семенную продуктивность растения при двух вариантах опыления (Амирова Л.А., 2014). В значительной степени влияние различных высотных уровней произрастания проявляется в период формирования и созревания семян. В ходе анализа выявлено, что при свободном опылении *N. sativa* на высоте 100 м средние значения массы плодов оказались в 4 раза выше (1288,1 мг), чем при изоляции. Сходная картина наблюдалась на высотах 1100 м и 1950 м, где масса плодов на боковых ветвях при изоляции ниже в 8,5 раза, и - в 2,5 раза, соответственно.

Вклад биомассы в развитие плодов и семян (репродуктивное усилие) у *N. sativa* в благоприятных условиях сохраняется на одинаковом уровне. Так, несмотря на уменьшение средних показателей массы плодов и массы побега по мере повышения высоты участка произрастания, отмечены сходные величины репродуктивного усилия при свободном опылении *N. sativa* на высоте 100 и 1100 м имеет (0,658), однако на высоте 1950 м этот показатель

снижается до 0,478. Кроме того, установлено, что на низменности при самоопылении вклад биомассы в формирование плодов и семян возрастает по сравнению с перекрестным опылением, хотя на высотах 1100 и 1950 м выявлена обратная картина (табл. 15).

Таблица 15 – Сравнительная характеристика признаков генеративных органов *N. sativa* (n=30)

Признаки	Способ опыления	Высота над уровнем моря, м					
		100		1100		1950	
		$X \pm S_{\bar{x}}$	CV, %	$X \pm S_{\bar{x}}$	CV, %	$X \pm S_{\bar{x}}$	CV, %
Длина верхушечной многолистовки	СО	18,6±0,42	12,3	18,0±0,63	19,1	15,2±0,34	12,2
	ПО	21,5±0,46	11,6	20,9±0,34	8,9	15,8±0,61	21,2
Число листовочек в верхушечной многолистовке	СО	4,6±0,14	16,7	3,8±0,15	21,2	3,6±0,11	17,6
	ПО	5,0±0,10	11,2	4,8±0,11	12,7	3,8±0,14	20,0
Число плодов на боковых ветвях	СО	1,0±0,16	92,1	0,4±0,11	155,4	0	
	ПО	4,7±0,59	68,2	4,8±0,52	58,8	0	
Масса семян верхушечного плода	СО	128,4±8,98	38,3	62,7±5,24	45,8	25,0±1,92	42,0
	ПО	218,2±9,27	23,3	178,1±7,92	24,3	40,3±6,31	85,8
Масса верхушечной многолистовки	СО	178,4±10,14	31,1	100,9±7,48	40,6	44,6±2,81	34,5
	ПО	292,4±12,17	22,8	252,3±10,27	22,3	60,9±7,31	65,7
Масса плодов на растении	СО	306,4±30,24	54,1	126,0±11,17	48,5	46,5±3,27	38,6
	ПО	1288,1±145,37	61,8	1065,4±110,13	56,6	117,5±14,45	67,3
Масса семян на растении	СО	223,1±24,24	59,5	75,9±7,03	50,7	0	
	ПО	960,8±109,13	62,2	744,5±79,28	58,3	0	
Масса 1000 семян	СО	261,6±10,35	21,7	220,4±14,02	34,8	0	
	ПО	392,3±18,56	25,9	423,7±24,40	31,5	208,8±22,93	60,2
Re	СО	0,685±0,0148	11,9	0,615±0,0194	17,2	0,435±0,0145	18,2
	ПО	0,658±0,0070	5,8	0,658±0,0127	10,6	0,478±0,0231	26,5

Примечание. Здесь и далее в табл.: СО - самоопыление; ПО - перекрестное опыление.

Общим для растений при различных вариантах опыления оказалось, уменьшение репродуктивного усилия с увеличением высоты на экспериментальном участке. Таким образом, выявлена широкая пластичность семенной продуктивности, которая проявляется в адаптивной способности изолированных растений распределять в наиболее благоприятных условиях выращивания энергетические ресурсы надземной части, направляя их на

образования плодов и семян, сходным образом, как и в условиях открытого цветения, при которых отмечены наибольшие показатели общей семенной продуктивности.

Сравнительный анализ показал, что амплитуда изменчивости признаков семенной продуктивности на высотах 100 и 1100 м оказалась выше при самоопылении, чем при свободном опылении. Возможно, эта особенность является следствием отклонений, происходящих при оплодотворении и развитии зародыша, что также указывает на факультативность самоопыления у данного вида. Однако на высоте 1950 м, возрастает изменчивость признаков генеративных органов при свободном опылении не только по сравнению с самоопыленной выборкой, но и по сравнению с другими высотными уровнями. Такая ситуация вероятнее всего объясняется антропоэкологическими особенностями *N. sativa*, коротким периодом активности репродуктивных структур и низкой посещаемостью насекомыми-опылителями на данной высоте.

Высоковариабельными признаками, как и следовало ожидать, оказались весовые и числовые, а наименее – линейные показатели. Верхушечный плод, закладывающийся и формирующийся на ранних этапах индивидуального развития, обладает самыми низкими значениями коэффициента вариации среди признаков генеративных органов. При этом из признаков верхушечного плода более устойчивыми оказались – «длина верхушечного плода» (8,9–21,2%) и «число листовочек верхушечного плода» (11,2–21,2%). Несколько выше оказалась вариабельность массы верхушечного плода (22,3–65,7%), коэффициент вариации, которой в свою очередь уступал таковым для массы семян верхушечного плода при обоих способах опыления (23,3–85,8%). Подобная тенденция отмечена у признаков семенной продуктивности, для которых характерно развитие на более поздних этапах, по сравнению с показателями верхушечного плода.

Кроме того отмечено повышение вариабельности признаков для растений, произрастающих на высоте 1950 м. Увеличение размаха

изменчивости признаков *N. sativa* возможно, обусловлено их недоразвитием в крайних условиях интродукционного эксперимента. В большей степени это характерно для признаков «масса плодов на растении», «масса семян на растении» и «число плодов на растении». При этом варибельность признаков семенной продуктивности возрастает в последовательности их формирования и созревания.

Результаты корреляционного анализа выявили наличие более тесных достоверных положительных корреляционных связей между признаками генеративных органов и массой растения (табл. 18). В то время как для признаков верхушечного плода наблюдалось усиление взаимосвязей с линейными признаками растения. Вероятно, последнее является следствием, того, что крупные верхушечные плоды были отмечены нами у более развитых растений.

При этом на различных высотных уровнях теснота связей признаков оказалась неодинаковой. Так на низменности у более крупных по высоте растений развивались более крупные верхушечные плоды, а также наблюдались более высокие показатели признаков «масса плодов на растении» и «масса семян на растении». В отличие от них на высоте 1100 м сравнительно крупные верхушечные плоды формировались у более мощных по весу растений. Кроме того здесь более тесными чем на других высотных уровнях выращивания оказались связи между признаками продуктивности и размерными признаками. Вероятно, это обусловлено тем, что у растений на высоте 1100 м развивалось больше листьев, способствующее увеличению продуктивности растений.

Наблюдавшееся возрастание показателей семенной продуктивности может быть связано с увеличением размеров верхушечного междуузлия, и определяется наличием консортивных взаимодействий между *N. sativa* и антофильными насекомыми, которые вначале подлетают к верхушечному цветку. А усиление связей между признаками: «длина верхушечного междуузлия» и «масса плодов на растении» при свободном опылении, по

сравнению с самоопыленными растениями подтверждает наши наблюдения (табл. 16).

Таблица 16 – Коэффициенты корреляции признаков *N. sativa* при свободном цветении (n= 28)

Признаки	Высота, м	МВП	МСВП	ЧСВП	МПР	МСР	ЧПР
Высота растения	100	0,78***	0,73***	-	0,62***	0,60***	0,47*
	1100	0,64***	0,63***		0,73***	0,72***	0,69***
	1950	0,58***	0,51**	0,64***	0,62***	-	0,41*
Длина стебля	100	0,65***	0,61***	-	0,42*	0,41*	-
	1100	0,45*	0,43*		0,57**	0,57**	0,54**
	1950	0,64***	0,58***	0,64***	0,63***	-	0,43*
Длина побега	100	0,68***	0,64***	-	0,46*	0,45*	-
	1100	0,49**	0,48**		0,61***	0,60***	0,58***
	1950	0,68***	0,62***	0,69***	0,64***	-	0,38*
Длина верхушечного междоузлия	100				0,69***	0,71***	0,65***
	1100	0,40*	-		0,63***	0,61***	0,59***
	1950				0,65***	-	0,60***
Масса растения	100	0,57**	0,56**	-	0,99***	0,99***	0,93***
	1100	0,70***	0,70***		0,99***	0,98***	0,96***
	1950	0,62***	0,56**	0,62***	0,96***	-	0,73***
Масса стебля	100	0,55**	0,54**	-	0,97***	0,95***	0,93***
	1100	0,67***	0,66***		0,89***	0,87***	0,87***
	1950			-	0,77***	-	0,68***
Масса листьев	100	0,51**	0,51**	-	0,79***	0,79***	0,69***
	1100	0,57**	0,54**		0,89***	0,88***	0,85***
	1950			0,42*		-	
Масса корня	100	0,66***	0,64***	-	0,88***	0,88***	0,83***
	1100	0,68***	0,68***		0,70***	0,68***	0,70***
	1950		0,41*		0,54**	-	0,47*
Толщина корня	100	0,72***	0,71***	-	0,78***	0,77***	0,75***
	1100	0,69***	0,67***		0,80***	0,77***	0,80***
	1950	0,55**	0,56**	0,54**	0,70***	-	0,48**

Примечание. Здесь и далее в табл. 20. * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$. Прочерк означает отсутствие достоверной связи.

Ранее мы рассматривали связи морфологических и хозяйственно-ценных признаков, приводя их корреляции между собой и с общей продуктивностью на примере выборки с наиболее высокими средними показателями семенной продуктивности (ПО, 100 м). В то же время сравнительный анализ двух крайних высотных выборок (100 и 1950 м)

показал, что в неблагоприятных условиях (1950 м) корреляционные связи между большинством признаков уменьшались (табл. 17).

Таблица 17– Коэффициенты корреляции признаков *N. sativa* при самоопылении (n= 28)

Признаки	Высота, м	МВП	МСВП	ЧСВП	МНР	МСР	ЧНР
Высота растения	100	0,47*	0,41*	0,47*			
	1100				0,60***	0,55**	0,57**
	1950	0,43*			0,46*	-	
Длина стебля	100	0,40*	0,37*			-	
	1100	0,37*			0,58***	0,57**	0,37*
	1950					-	
Длина побега	100	0,41*	0,39*			-	
	1100	0,52**	0,47**		0,63***	0,63***	
	1950					-	
Длина верхушечного междоузлия	100	0,40*		0,47*		-	-
	1100				0,42*	0,49**	
	1950		0,40*			-	
Масса растения	100	0,47*	0,51**	0,54**	0,96***	0,95***	0,88***
	1100	0,52**	0,43*		0,97***	0,89***	0,74***
	1950	0,80***	0,69***	0,43*	0,88***	-	
Масса стебля	100				0,69***	0,68***	0,75***
	1100				0,79***	0,65***	0,86***
	1950	0,47*			0,57**	-	0,45*
Масса листьев	100						
	1100						0,43*
	1950					-	
Масса корня	100			0,38*	0,60***	0,59***	0,55**
	1100				0,38*	0,38*	0,42*
	1950					-	
Толщина корня	100	0,48**	0,41*	0,68***	0,39*		
	1100						
	1950					-	

Примечание. Уровни достоверности * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$. Прочерк означает отсутствие достоверной связи.

Произошло не только снижение уровня связей, но и перегруппировка признаков. Так, признаки верхушечного плода сильнее, чем на низменности коррелируют с массой растения, усилилась связь между линейными признаками (длиной стебля, побега) и числом и массой плодов на боковых ветвях. Т.е. уменьшаются корреляции между теми признаками, которые

изначально не имеют между собой функциональной связи, но в благоприятных условиях, когда растения могут обеспечить развитие обоих признаков (органов) связи их усиливаются. В неблагоприятных условиях они начинают конкурировать за ресурсы, и в таком случае развитие идет по направлению к минимизации расходов и сосредоточению их в наиболее важных направлениях, что проявляется в подавлении развития признаков плодов и семян, (как органов, формирующихся на более поздних этапах) и изменении тесноты их связей с признаками вегетативных органов. Известно, что высокая детерминированность связей при относительно незначительном их варьировании характерна для признаков, изменения которых являются ключевыми для организма в целом или отдельного органа (Ростова, 2002).

Для определения вклада учетных факторов в изменчивость признаков плодов и семян был проведен двухфакторный дисперсионный анализ, выявивший достоверное влияние способа опыления и условий выращивания (прил. 13). Влияние высотного уровня на изменчивость репродуктивного усилия (62,0%) обусловлено значительным относительным вкладом условий произрастания (44,2%) в общую изменчивость. Возможно, это связано с нарушениями процессов опыления и оплодотворения на максимальной высоте выращивания. Значения коэффициента вариации показателей этого признака изменялись от очень низкого (5,8%) до высокого (26,5%) уровня, хотя в целом вариабельность репродуктивного усилия ниже, чем других признаков плодов и семян. Это указывает на жесткий генетический контроль вклада биомассы в генеративное потомство *N. sativa* при двух вариантах опыления. Относительное влияние высотного уровня оказалось сравнительно выше в изменчивость признаков верхушечного плода, чем по признакам общей семенной продуктивности. При этом для массы верхушечного плода этот показатель составил 49,3%, а сравнительно низкие величины характерны для массы плодов на растении (21,7%) (рис. 31).

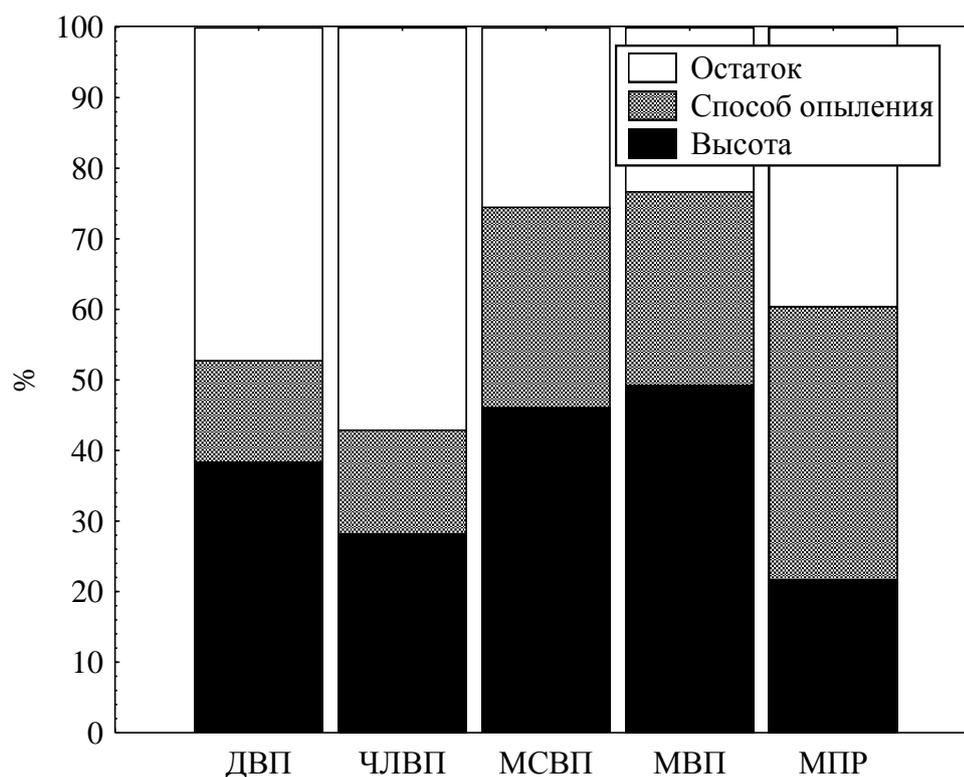


Рис. 31. Компоненты дисперсии признаков генеративных органов

Противоположная картина выявлена при оценке степени влияния фактора «способ опыления» в изменчивость признаков плодов и семян. Достоверное влияние данного фактора на изменчивость репродуктивного усилия не установлена. В то же время установлено достоверное высокое влияние на изменчивость массы плодов на растении, доля которого составила 38,7%. Зависимость признаков «длина верхушечного плода» (14,4%) и «число листовочек верхушечного плода» (14,7%) проявлялась в меньшей степени и была обусловлена воздействием фактора «способ опыления». Таким образом, результаты дисперсионного анализа выявили достоверный вклад способа опыления в изменчивость весовых показателей плодов и семян.

Для установления относительного вклада высотного уровня участка выращивания в изменчивость признаков генеративных органов был проведен однофакторный дисперсионный анализ при различных способах опыления (табл. 18).

Таблица 18 – Однофакторный дисперсионный и регрессионный анализ влияния высотного уровня выращивания на признаки генеративных органов *N. sativa*

Признаки	Способ опыления	$h^2, \%$	r_{xy}	$r^2, \%$	$r^2/h^2 \times 100$
Длина верхушечного плода	СО	30,5***	-0,46	20,8***	68,2
	ПО	57,9***	-0,62	38,8***	67,1
Число листовочек в верхушечной многолисточке	СО	33,6***	-0,50	25,3***	75,3
	ПО	47,8***	-0,57	32,4***	67,8
Масса верхушечного плода	СО	72,8***	-0,81	65,0***	89,3
	ПО	83,2***	-0,81	65,3***	78,5
Масса семян верхушечного плода	СО	70,7***	-0,79	62,1***	87,8
	ПО	82,1***	-0,82	67,0***	81,6
Масса плодов на растении	СО	62,3***	-0,72	52,2***	83,8
	ПО	52,9***	-0,62	37,9***	71,7
Re	СО	67,0***	-0,73	53,7***	80,2
	ПО	58,5***	-0,59	35,3***	60,4

Примечание. СО - самоопыление; ПО - перекрестное опыление; h^2 – сила влияния фактора, %; r_{xy} – коэффициент корреляции между высотным градиентом и признаком; r^2 – коэффициент детерминации, %. * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$. Прочерк означает отсутствие существенного влияния.

По большинству учтенных признаков плодов и семян влияние условий произрастания оказалось более высоким у растений при свободном опылении, за исключением массы плодов на растении (62,3%) и репродуктивного усилия (67%). Наиболее зависимыми от высотного градиента, как при самоопылении, так и при свободном опылении оказались характеристики верхушечного плода (масса плода (72,8 % и 83,2 %), и его семян (70,7% и 82,1%) соответственно). Однако, в ходе регрессионного анализа, установлено, что степень влияния высотного градиента в общей изменчивости большинства признаков оказалась выше у самоопыленных растений. Кроме того, регрессионный анализ подтвердил наличие обратной зависимости между всеми рассматриваемыми признаками и высотным уровнем пункта выращивания. Наиболее выраженными оказались отрицательные связи высотного градиента и массы верхушечного плода (-

0,81), а также его семян (-0,82). Установлена сравнительно более высокая изменчивость массы верхушечного плода и его семян при самоопылении. При этом на долю условий выращивания приходится 89,3% и 87,8% изменчивости, соответственно, остальной вклад вносят не учтенные факторы.

По результатам дискриминантного анализа выявлено, что исследуемые признаки обладают высокой классифицирующей способностью. При этом классификационная матрица выявила наибольшую корректность прогноза (95,0%) на высоте 1950 м, при общей корректности 82,8%. Дискриминантный анализ одноименных признаков с группирующей переменной «способ опыления» также выявил довольно высокую точность, которая составила 93,3% для самоопыленных особей и 82,2% для перекрестноопыленных.

5.3. Изменчивость признаков вегетативных органов *N. sativa*

Известно, что для растений, развивающихся в экстремальных условиях высокогорий характерны следующие биоморфологические особенности: уменьшение роста побегов в длину, продолжительное пребывание в ювенильном состоянии, усиленное образование придаточных корней, сокращение глубины проникновения корневых систем и др. В контрастных условиях интродукционного эксперимента растения *N. sativa* проявляли не только различную семенную продуктивность, но и ростовую активность. С увеличением высоты на экспериментальном участке наблюдалось уменьшение средних показателей высоты растений *N. sativa*, при обоих способах опыления. При этом средние значения у растений со свободным опылением составили 364,9-281,3 мм, а у самоопыленных растений – 277,4-239,7 мм (прил. 14)

При выращивании растений *N. sativa* со свободным опылением на низменности отмечена сравнительно мощная корневая система (средняя длина главного корня - 97,5 мм, наибольшее количество боковых корней 7,0

шт, хотя на высоте 1100 м толщина главного корня и его масса у особей оказались сравнительно выше. На наш взгляд, развитие корневой системы на высоте 100 и 1100 м сопряжено с более высокими средними значениями числа плодов на растении. На низменности, где условия более засушливые, растения приспособились к произрастанию за счет увеличения длины и числа боковых корней, в то время как на высоте 1100 м, где почвы более плодородные увеличивалась толщина корня и масса корня. У изолированных растений средние значения признаков корня на всех высотах оказались сравнительно ниже, чем у растений при свободном опылении, исключение составляют растения на высоте 1950 м. Наблюдающееся здесь компенсаторное развитие боковых корней мы связываем с возможной перестройкой углеводного обмена, вследствие уменьшения общей надземной массы побега при изоляции.

Как показывают средние значения, на низменности высота стебля (228,7 мм) оказалась выше при свободном опылении. Наряду с этим выявлены высокие показатели массы стебля (439,5 мг), длины верхушечного междоузлия (53,8 мм), толщины стебля (2,1 мм). Однако на высоте 1100 м наблюдалось увеличение числа междоузлий и сопряженной с ним сухой массы листьев. В отличие от них для растений, произраставших на высоте 1950 м, характерно развитие неразветвленного стебля с одним терминальным цветком, что, возможно обусловлено влиянием неблагоприятных факторов среды, посредством угнетения формирования боковых ветвей. Подобное чаще встречается в высоких широтах и в горах, где растения, приспособляясь к суровым условиям, в первую очередь сохраняют репродуктивную функцию посредством угнетения вегетативного роста (Зайцев, 1983). Таким образом, согласно выдвинутому Yokoі (1989) «принципу критических порогов», формирование репродуктивных органов у однолетних растений контролируется возрастом растения, а не достижением определенной высоты.

Влияние условий выращивания на параметры признаков *N. sativa* подтверждается и при выявлении вкладов компоненты дисперсии по итогам дисперсионного анализа. Для различных параметров вегетативной сферы вклад условий произрастания (высот) оказался не одинаковым и изменялся от 10,1% до 32,6%. Различным оказалось и влияние высотного градиента на показатели признаков корня. Так, наибольшее относительное влияние условий произрастания выявлено на толщину корня (32,6%). Более низкий вклад высотного уровня установлен в изменчивость массы корня - 25,8%, длины корня - 12,9%, а на число боковых корней достоверного влияния не было обнаружено (рис. 32) (прил. 15).

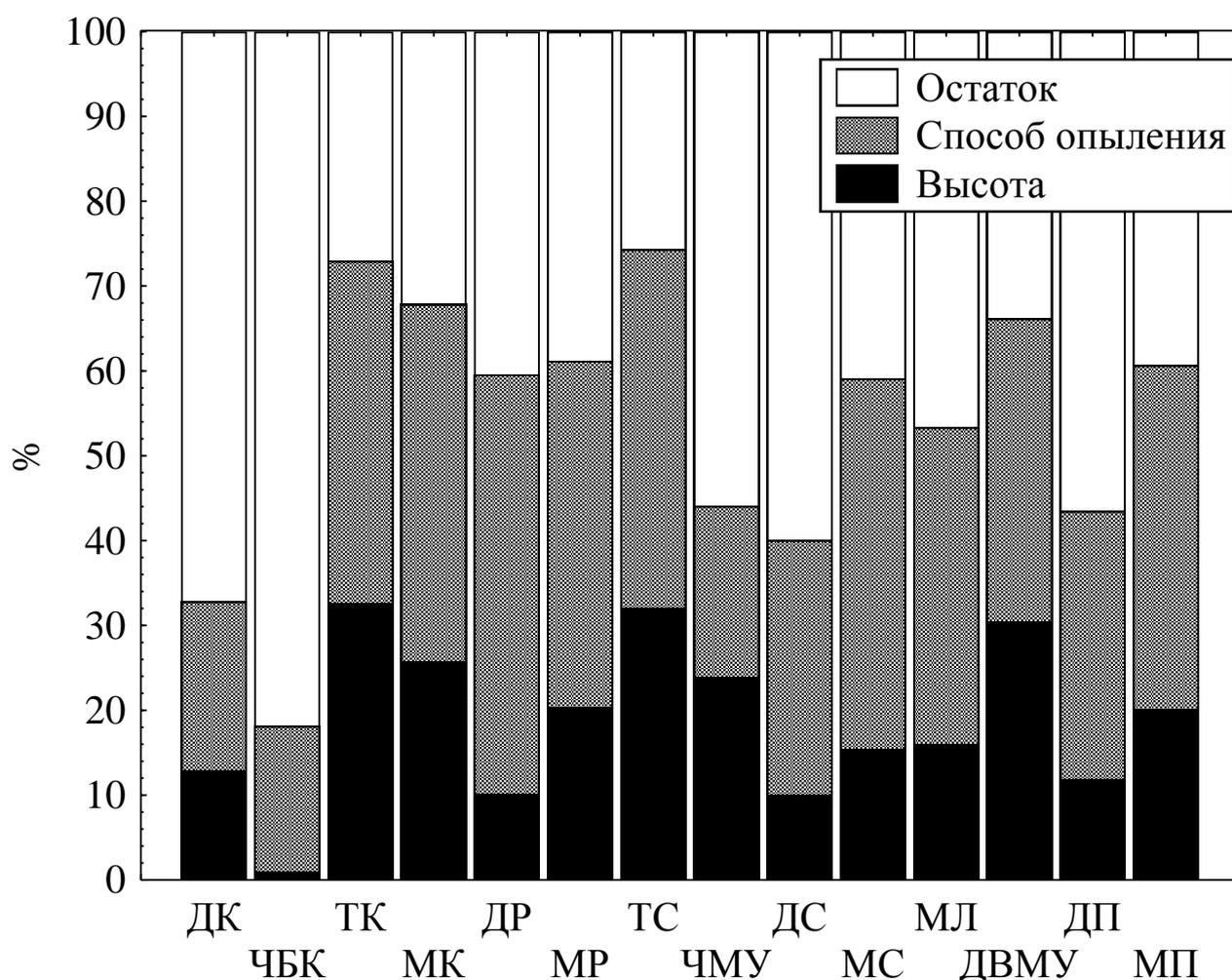


Рис. 32. Относительные компоненты дисперсии признаков вегетативных органов в зависимости от факторов «способ опыления» и «условия выращивания»

При этом, результаты регрессионного анализа показали, что наиболее чувствительным индикатором изменений всего побега при влиянии внешних факторов, связанных с воздействием высотного градиента, оказались толщина корня и стебля. Кроме того установлено достоверное влияние фактора «способ опыления» на признаки корня. Сравнительно высокие показатели установлены на толщину корня – 40,4%, несколько ниже - на число боковых корней (17,2%).

Следует отметить, что влияние фактора «способ опыления» на изменчивость большинства признаков вегетативных органов (кроме числа междоузлий) оказалась выше, чем высотного градиента.

Как показали результаты однофакторного дисперсионного анализа, относительный вклад высотного градиента в изменчивость признаков определялся также способом опыления (табл. 19).

Таблица 19 – Однофакторный дисперсионный и регрессионный анализ

Признаки	Способ опыления	Фактор изменчивости			
		h ² ,%	r _{xy}	r ² ,%	r ² /h ² x100
Масса растения	СО	60,8**	-0,71	50,0***	82,2
	ПО	52,6***	-0,49	24,1***	45,8
Масса побега	СО	59,7***	-0,70	49,0***	82,1
	ПО	51,9***	-0,48	23,4***	45,1
Масса стебля	СО	34,6***	-0,49	23,9***	69,1
	ПО	46,6***	-0,41	17,0***	36,5
Масса листьев	СО	26,8***	-0,46	21,4***	79,8
	ПО	43,4***	-0,50	25,4***	58,5
Масса корня	СО	59,7***	-0,69	47,6***	79,7
	ПО	62,1***	-0,62	38,9***	62,6
Толщина корня	СО	60,6***	-0,65	42,8***	70,6
	ПО	70,9***	-0,71	50,1***	70,7
Толщина стебля	СО	65,4***	-0,69	47,4***	72,5
	ПО	71,9***	-0,70	48,8***	67,9
Высота растения	СО	38,5***	-0,49	23,6***	61,3
	ПО	49,2***	-0,17	-	-
Длина побега	СО	32,4***	-0,40	15,7***	48,5
	ПО	58,5***	-0,12	-	-
Длина стебля	СО	32,0***	-0,37	13,4***	41,9
	ПО	58,3***	-0,08	-	-
Длина верхушечного междоузлия	СО	34,3***	-0,22	4,8*	14,0
	ПО	57,8***	-0,27	7,3*	12,6
Длина корня	СО	19,7***	-0,40	16,0***	81,2

	ПО	17,6**	-0,31	9,4**	53,4
Число боковых корней	СО	-		-	-
	ПО	10,4*	-	-	-
Число междоузлий	СО	47,0***	-0,19	3,6*	7,7
	ПО	16,2**	-0,07	-	-

Примечание: СО - самоопыление; ПО - перекрестное опыление; h^2 – сила влияния фактора, %; r_{xy} – коэффициент корреляции между высотным градиентом и признаком; r^2 – коэффициент детерминации, %. * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$. Прочерк означает отсутствие существенного влияния.

Воздействие фактора «высота» оказалось сравнительно высоким на изменчивость массы растения, массы побега, длины корня, длины стебля и числа междоузлий при самоопылении. А при перекрестном опылении усиливается влияние высотного уровня выращивания на толщину стебля (71,9%), толщину корня (70,9%), массу корня (62,1%). Сила влияния высотного градиента различалась при перекрестном опылении и при самоопылении. Установлено, что при самоопылении влияние высотного уровня оказалось выше на массу растений, массу побега, длину корня, число междоузлий. Зависимость изменчивости остальных признаков вегетативных органов определялась в большей степени высотой произрастания при перекрестном опылении.

Таким образом, характер опыления оказывает достоверное влияние на изменчивость весовых признаков генеративных органов *N. sativa*. Установлено увеличение степени влияния фактора «высота» при самоопылении на изменчивость массы плодов на растении и репродуктивного усилия, а также ряда вегетативных признаков. Однако более высокое влияние условий произрастания при свободном опылении отмечено для признаков верхушечного плода и его семян и некоторых признаков вегетативной сферы.

N. sativa - это энтомофильное растение с дневной ритмикой распускания цветков. Для данного вида характерны дихогамия и протерандрия. Тем не менее, протерандрия допускает совпадение тычиночной и рыльцевой стадии, что способствует самоопылению в пределах цветка и гарантирует высокую семенную продуктивность, как при свободном опылении, так и при изоляции. Подобное положение, возможно,

объясняется экологической приуроченностью представителей рода *Nigella* к рудеральным местообитаниям. Таким образом, для *N. sativa* характерна вполне устойчивая система скрещивания, эффективно сочетающая самоопыление и перекрестное опыление. В то же время полученные результаты изучения семенной продуктивности растений *N. sativa* позволили нам сделать заключение, что самоопыление является дополнительным способом, поддерживающим общую семенную продуктивность на определенном уровне. Наши наблюдения выявили, что, доля самоопыленных особей возрастает в благоприятных условиях, тем самым увеличивая репродуктивный успех данного вида. Тем не менее, в критических условиях выращивания (1950 м) единственным способом, приводящим к образованию семян, является перекрестное опыление. Вероятно, низкая самофертильность особей связана с высокой чувствительностью репродуктивных органов на условия высокогорья и проявляется формированием разнообразных аномалий в структуре цветка и изменений структуры побегообразования. Исходя из этого, с высотой над уровнем моря увеличение влажности при всех прочих факторах не способствовали активному росту растений *N. sativa*. При этом слабый рост растений мы рассматриваем как приспособление к высотным условиям, а именно: к интенсивному освещению в сочетании с более низкой температурой и высокой влажностью.

Сравнительный анализ изменчивости признаков вегетативных и генеративных органов при двух способах опыления выявил сравнительно высокую зависимость признаков общей семенной продуктивности (массы плодов на растении, R_e) от условий выращивания при самоопылении, а у признаков верхушечного плода и вегетативных органов при свободном опылении.

ГЛАВА 6. АНАЛИЗ РЕСУРСНОГО ПОТЕНЦИАЛА ОБРАЗЦОВ *NIGELLA SATIVA* L. ПО СОДЕРЖАНИЮ ЖИРНОГО МАСЛА В СЕМЕНАХ И ПРОДУКТИВНОСТИ

6.1. Жирнокислотный состав семян *N. sativa* различного эколого-географического происхождения

Известно, что химический состав растительных продуктов, получаемых из различных стран и районов, не является одинаковым. Изменчивость химического состава в сочетании с оценкой изменчивости ряда хозяйственно-ценных признаков является залогом гарантированной сырьевой базы растений, культура выращивания которых хорошо развита. Проведенные за последние 50 лет во многих университетах мира исследования *N. sativa* дали научное подтверждение лечебным свойствам растения, отмеченным тысячи лет назад (Орловская, 2011). Экстракты семян, масла и его действующих веществ обладают противовоспалительной, противодиабетической, антиоксидантной, антибактериальной, противораковой активностью. По литературным данным количественное содержание жирного масла колеблется от 13 до 40 % в зависимости от происхождения семян и условий культивирования (D'Antuono et al., 2002). Однако изучение причин и факторов, обуславливающих высокую вариабельность процентного содержания липидной фракции в семенах *N. sativa* ранее не проводилось. В связи этим в данной главе мы приводим сравнительную оценку изменчивости жирнокислотного состава масла четырех образцов *N. sativa* различного эколого-географического происхождения.

Согласно Международной классификации, как промышленное масличное сырье могут рассматриваться растительные объекты, содержание липидной фракции в которых составляет не менее 18%. В ходе проведенного анализа выявлено, что процентное содержание жирного масла семян

изменялось от 22 до 34% в зависимости от происхождения образца (табл. 20). Т.е. семена *N. sativa*, выращенные в условиях Дагестана могут быть отнесены к «масличному» сырью.

Таблица 20 – Сравнительная характеристика процентного содержания жирного масла в различных образцах *N. sativa* в условиях Дагестана

Образец	Содержание жирного масла, %
СА	26
Египет	34
Эфиопия	24
Азербайджан	22

Сравнительно низким оказалось содержание масла в азербайджанском образце (22%), а наиболее высоким – в образце из Египта (34%). Интродукционный анализ и учет морфологических признаков и фенологических дат показал, что у исследуемых образцов наблюдалась дифференциация не только по химическому составу масел, но и по семенной продуктивности («масса семян на растении»), а также по биологическому типу (продолжительность жизненного цикла). Возможно, что в период формирования и созревания семян наиболее благоприятны повышенные среднесуточные температуры. В связи с этим, низкие показатели содержания масла у образца азербайджанского происхождения мы связываем с более поздними календарными сроками (на 8-12 дней) прохождения вегетационного периода по сравнению с остальными образцами.

Компонентный анализ состава жирного масла *N. sativa* выявил в его составе следующие жирные кислоты – насыщенные: пальмитиновую и стеариновую; мононенасыщенную- олеиновую и полиненасыщенную – линолевую. Как показывают средние показатели, более высоким оказалось содержание пальмитиновой кислоты для образца «СА», олеиновой – у «Азербайджан», линолевой и стеариновой - у «Египет».

Полученные экстракты образцов *N. sativa* по содержанию наибольшей из кислот могут быть отнесены к линолевому типу. Для оценки достоверности различий между образцами был рассчитан t-критерий Стьюдента, который выявил достоверную разницу в содержании 3 жирных кислот (табл. 21).

Таблица 21. – Сравнительная характеристика содержания жирных кислот *N. sativa* L.

Жирная Кислота	$X \pm S_{\bar{x}}$					Литературные данные (Kiralan et al., 2014)
	СА	Египет	Эфиопия	Азербайджан	Σ (n=16)	
пальмитиновая (C16:0)	13,0±0,00	12,3±0,15	12,5±0,06	10,0±0,54	11,9±1,27	12,5±0,08
Стеариновая (C18:0)	1,8±0,15	2,7±0,10	2,0±0,03	2,5±0,96	2,0±0,47	2,2±0,01
Олеиновая (C18:1)	24,3±0,10	23,1±0,34	24,7±0,18	29,8±1,85	25,4±3,59	23,2±0,12
Линолевая (C18:2)	61,0±0,10	61,7±0,32	60,8±0,21	57,7±1,36	60,6±2,10	60,7±0,46

Наиболее существенными оказались различия средних значений у образца «Азербайджан». Наряду с этим в пределах каждого образца установлены уровни варьирования жирных кислот (табл. 22).

Таблица 22 – Коэффициент вариации (%) содержания жирных кислот в различных образцах *N. sativa* L.

Жирная кислота	СА	Египет	Эфиопия	Азербайджан	Σ (n=16)
C16:0	1,9	1,0	1,8	13,6	10,6
C18:0	13,2	1,7	4,0	8,8	23,1
C18:1	1,5	1,4	2,9	15,6	14,1
C18:2	0,6	0,6	1,4	5,5	3,5

К сильноизменчивым можно отнести стеариновую кислоту (CV=23,1%); к среднеизменчивым – олеиновую (14,1%) и пальмитиновую

(10,6%); к слабоизменчивым – линолевою (3,5%). Если оценивать вариабельность жирнокислотного состава в зависимости от происхождения образца, то наиболее высоким оно оказалось также у семян азербайджанского происхождения.

Проведенные исследования свидетельствуют о том, что погодные условия в период цветения и интенсивного маслообразования способствовали большему накоплению омега-6 кислоты (C18:2) у группы скороспелых образцов (Саудовская Аравия, Египет, Эфиопия), но сравнительно более низкому содержанию ее у позднеспелого образца (Азербайджан).

При этом различные образцы отличаются не только количественным содержанием жирных кислот, но и характером тесноты связей между ними. Так, у одних образцов (Саудовская Аравия, Эфиопия) линолевая кислота имеет достоверные отрицательные связи с пальмитиновой кислотой, а у других – положительные (Азербайджан). Общими для большинства образцов (Египет, Эфиопия, Азербайджан) оказались установленные отрицательные связи между линолевой и олеиновой кислотами (прил. 16).

Следует отметить также, что полученные результаты процентного содержания олеиновой кислоты у образца азербайджанского происхождения оказались наиболее высокими как среди образцов, прошедших интродукционное испытание в условиях Дагестана, так и по сравнению с имеющимся в литературе данными (Kiralan et al., 2014), что на наш взгляд связано с влиянием условий интродукции. Этот факт указывал в своих работах С.А. Иванов (1946), когда при выращивании растений в северных и высокогорных районах накапливаются жирные кислоты менее насыщенного характера (Щербаков, 1969). Однако возможно, что высокое содержание олеиновой кислоты в масле семян *N. sativa* не зависит от масличности семян. Это было подтверждено результатами корреляционного анализа объединенной выборки, где между олеиновой кислотой и масличностью выявлена достоверная отрицательная связь. Кроме того, обнаружена

достоверная отрицательная корреляция между олеиновой кислотой и семенной продуктивностью *N. sativa* (- 0,62). В отличие от последней, установлены положительные связи между продуктивностью семян и процентным содержанием пальмитиновой (0,71) и линолевой (0,54) кислотами.

Наряду с этим установлены отрицательные корреляционные связи содержания пальмитиновой, стеариновой и линолевой кислот и длительностью вегетации (табл. 23).

Таблица 23. Результаты корреляционного анализа *N. sativa* L. между содержанием жирных кислот и общей масличностью

Жирная кислота	Содержание жирного масла (%)	Масса семян на растении	Продолжительность жизненного цикла
C16:0	-	0,72**	-0,80***
C18:0	0,91***	-	-0,68**
C18:1	-0,56*	-0,62**	0,75**
C18:2	-	0,54*	-0,63**

Примечание: n=16, * - уровень достоверности при - P < 0,05; ** - P < 0,01; *** - P < 0,001.

Анализ зависимости их процентного содержания от продолжительности вегетации свидетельствует о зависимом снижении синтеза жирных кислот при снижении температурных показателей и увеличении влажности. В то время как содержание олеиновой кислоты возрастает с удлинением сроков прохождения вегетационного периода.

Для оценки влияния различного происхождения образцов на содержание жирных кислот был проведен дисперсионный анализ (рис. 33).

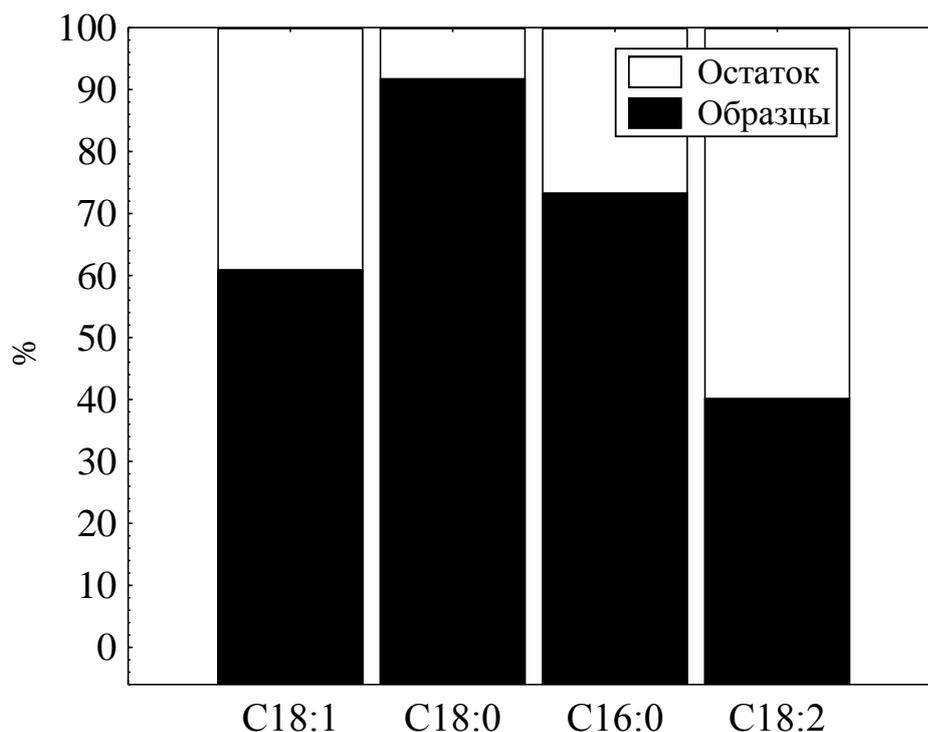


Рис. 33. Относительные компоненты дисперсии

По результатам анализа установлено достоверное влияние разнообразия образцов на содержание всех жирных кислот. Наиболее сильное влияние фактор «образцы» оказывает на изменчивость содержания стеариновой кислоты (91,8%), а наименьшее - на линолевую кислоту (40,3 %).

Таким образом, впервые в горных условиях проведен интродукционный анализ четырех образцов, полученные репродуцированные семена подвергнуты количественному и качественному химическому анализу. Образцы, интродуцированные в условиях среднегорья могут быть отнесены к линолевому типу. Выявлено, что у образца азербайджанского происхождения растения отличались более длительным вегетационным периодом, низкой семенной продуктивностью, а также низкой масличностью. Кроме того, у этого образца полученные данные по компонентному составу жирного масла выявили сравнительно низкие показатели содержания линолевой кислоты, и более высокие - олеиновой. Возможно, это связано с недостаточной селекцией на масличность по сравнению с другими образцами на родине. Установлено, что наибольшее

содержание незаменимой линолевой (омега-6) кислоты, которая важна для нормального функционирования клеточных и субклеточных мембран, имеет масло из семян египетского происхождения, что определяет его потенциальную биологическую ценность.

Статистически установлено наличие положительной взаимозависимости между процентным содержанием незаменимой линолевой (омега-6) кислоты и семенной продуктивностью. Выявлены отрицательные корреляционные связи между содержанием линолевой, пальмитиновой и стеариновой кислот и продолжительностью жизненного цикла, в то время как для олеиновой выявлена обратная картина. Происхождение образцов вносит наибольший вклад в изменчивость процентного содержания стеариновой кислоты, а наименьший в содержание линолевой кислоты.

Специфичность качественного и количественного состава жирных кислот позволяет рекомендовать определение жирнокислотного состава в качестве показателя подлинности лекарственного растительного сырья *N. sativa*.

6.2. Оценка ресурсного потенциала *N. sativa* вдоль высотного градиента

За три года изучения образцов выявлена зависимость семенной продуктивности и качества семян от природно-климатических условий произрастания. Поскольку погодные условия в 2010 году были более благоприятны как по количеству осадков, так и по температурному режиму (рис. 2), то это отразилось на урожайности *N. sativa* на всех участках выращивания. Вариабельность показателей урожайности семян у образцов *N. sativa* как результат их дифференциации на участках, отличающихся комплексом абиотических факторов высотного градиента, позволила определить наиболее перспективные образцы для каждой зоны выращивания.

При этом потенциальная урожайность семян изменялась в широких пределах от 0,32 до 5,20 т/га, и определялась экологическими условиями района выращивания. Высокоурожайным оказался образец «Эфиопия» (5,20 т/га) на низменности. Следует отметить, что большинство образцов в равнинной зоне (100 м) имели высокие значения элементов семенной продуктивности, и условия в большей степени соответствовали биологическим особенностям *N. sativa*. Выращивание же образцов *N. sativa* на высоте 1950 м мы считаем рискованным и затратным. Сравнительно высокие показатели урожайности семян здесь отмечены для образца из Азербайджана, который ранее нами отнесен к мелкосемянным и позднеспелым образцам (табл. 24).

Таблица 24 – Средняя урожайность *N. sativa* (т/га)

Образцы	Высота над уровнем моря, м.					Σ
	100	1100	1650	1750	1950	
Сирия	2,52	3,25	1,26	0,85	0,45	1,66
Азербайджан	1,00	1,47	1,01	0,32	0,41	0,84
СА	1,46	1,64	1,58	0,69	0,62	1,20
Эфиопия	5,20	2,77	1,02	0,99	0,49	2,10
Египет	2,25	2,18	1,68	1,12	0,48	1,54
Σ	2,56	2,22	1,32	0,83	0,50	1,49

Для выращивания в условиях Дагестана определен оптимум выращивания *N. sativa* до 1100 м., выше которого выявлено существенное снижение продуктивности. Наиболее продуктивным оказался образец «Эфиопия», а наименее – «Азербайджан».

В то же время определена потенциальная урожайность образцов *N. sativa* по соотношению семенной продуктивности и количественному содержанию масла в горных условиях. Наиболее продуктивными по выходу масла с учетом семенной продуктивности оказались образцы «Египет» (741,2 кг/га) и «Эфиопия» (664,8 кг/га), наименее – «Азербайджан» (323,4 кг/га). Т.е

при урожайности семян выше 2 тонн с 1 га можно получить более 600 кг масла *N. sativa* (табл. 25).

Таблица 25 – Урожайность семян и сбор масла у образцов *N. sativa* при выращивании на высоте 1100 м над уровнем моря

Образцы	Урожайность, т/га	Сырой жир	
		Содержание, %	Сбор, кг/га
Азербайджан	1,47	22	323,4
СА	1,64	26	426,4
Эфиопия	2,77	24	664,8
Египет	2,18	34	741,2

Низкие показатели отмечены для образца «Азербайджан», ранее отнесенного нами к позднеспелым и мелкосемянным образцам. Таким образом, семенная продуктивность, масличность, состав жирных кислот, лишь опосредованно зависят через продолжительность жизненного цикла от условий произрастания, в частности от температуры. Все выявленные закономерности могут служить не только для создания новых сортов, но и для подбора наилучших мест (условий, в том числе высотных) возделывания *N. sativa*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Показано, что полевая всхожесть семян *N. sativa* при первичной интродукции в горных условиях ниже, чем семян собственной репродукции особенно в благоприятных условиях выращивания. В целом все образцы увеличили всхожесть семян на 6-15% по сравнению с первичной репродукцией, за исключением образца «Сирия». Посев семян собственной репродукции может повысить общую всхожесть семян до 67,5% у некоторых образцов.
2. Выявлено, что продолжительность жизненного цикла *N. sativa* изменяется с 75 до 125 дней. Между продолжительностью межфазного периода «всходы-цветение» и высотным уровнем произрастания установлены сильные положительные корреляционные связи (0,94 и 0,96) на самом высоком уровне достоверности.
3. Установлено, что средние значения массы семян на растении *N. sativa* значительно уменьшаются от 966,9 мг до 246,0 мг по мере возрастания высотного уровня на участке произрастания и в большей степени это выражено у признаков генеративных органов. При этом репродуктивное усилие (Re) у большинства образцов *N. sativa*, имеет тенденцию к увеличению до 1650 м над уровнем моря, изменяясь от 0,567-0,616, однако средние показатели на высоте 1950 м составили 0,456.
5. Обнаружено достоверное влияние условий экспозиций склонов на показатели признаков семенной продуктивности *N. sativa*. Так, на северном склоне некоторые образцы *N. sativa* формируют более ветвистые низкорослые растения со сравнительно большой вегетативной массой. На южном склоне образуются менее разветвленные, но высокорослые растения, с относительно высокой семенной продуктивностью.
6. Установлено, что изменчивость признаков генеративных органов обусловлена влиянием фактора «высота над уровнем моря» (масса семян верхушечного плода – 21 %), а признаков вегетативной сферы - фактором «годы» (длина верхушечного плода – 12,1 %). Исключение составляет

признак «число листовочек верхушечного плода» (5,6 %), изменчивость которого обусловлена больше происхождением образца, чем влиянием высоты над уровнем моря и условий года первичной интродукции.

7. Выявлено наличие разных способов опыления *N. sativa* (самоопыление и перекрестное опыление), соотношение которых может меняться в зависимости от погодных условий и численности насекомых-опылителей. Установлено, что автогамия у *N. sativa* является контактной. Вероятность реализации общей семенной продуктивности *N. sativa* посредством самоопыления увеличивается в благоприятных условиях для произрастания. В критических высокогорных (1950 м) условиях выращивания единственным способом остается перекрестное опыление.
7. Содержание липидной фракции в семенах, выращенных в условиях Дагестана, варьирует в пределах 22–34% в зависимости от происхождения образца. Установлены достоверные отрицательные корреляционные связи между содержанием линолевой (-0,63), пальмитиновой (-0,80) и стеариновой (-0,68) кислот и продолжительностью жизненного цикла, и положительные с общей масличностью и семенной продуктивностью *N. sativa* (0,72).
8. Установлено, что средняя семенная продуктивность может варьировать в широких пределах от 0,32 до 5,20 т/га в зависимости от эколого-географического происхождения образца и природно-климатических условий произрастания. Установлено, что оптимум продуктивности *N. sativa* в условиях Дагестана ограничен высотами до 1100–1300 м, выше которого наблюдается существенное снижение продуктивности.
9. Выделены перспективные образцы по скороспелости «Сирия» и продуктивности образцы «Эфиопия» и «Египет» с потенциальной урожайностью 2,52– 5,20 т/га, масличностью 24% и 34%, и потенциальным сбором масла 664,8 кг/га и 741,2 кг/га.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аврорин, Н.А. Переселение растений на полярный север. Эколого-географический анализ / Н.А. Аврорин. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 286 с.
2. Агаев, М.Г. Экспериментальная эволюция / М.Г. Агаев. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. – 278 с.
3. Акаев, Б.А. Физическая география Дагестана: Учебное пособие ДГПУ /под ред. Б.А. Акаева. – М.: Школа, 1996. – 380 с.
4. Амирова, Л.А. Структура изменчивости размерных признаков *Nigella sativa* L. при интродукции в условиях Дагестана / Л.А. Амирова, А.Д. Хабибов // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. – Махачкала. – 2010. – №3. – С. 36-39.
5. Амирова, Л.А. Изменчивость признаков плодов и семян *Nigella sativa* L. при различных способах опыления / Л.А. Амирова, З.М. Асадулаев // Фундаментальные исследования. – 2014. – №9 (11). – С. 2446-2452.
6. Анатов, Д.М. Изменчивость морфологических признаков продуктивности зерновых злаков вдоль высотного градиента : Автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.02.01; 03.02.08 / Анатов Джалалутдин Магомедович – Астрахань, 2011. – 22 с.
7. Антонюк, Н.Е. О повышении семенной продуктивности методами культуры / Н.Е. Антонюк //Вопросы теории и практики семеноведения интродуцентов: докл. V Всесоюзн. совещ. – Минск. – 1977. – С. 107-108.
8. Афифи, А. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ / А. Афифи, С. Эйзен. – М.: Мир, 1982. – 488 с.
9. Ахмедова, Л.Ш. Практикум по учению об атмосфере / Л.Ш. Ахмедова, Ш.Ш. Гасанов. – Махачкала: Изд-во ДГУ, 2004. – 68 с.
10. Баламирзоев, М.А. Почвы Дагестана. Экологические аспекты их рационального использования / М.А. Баламирзоев, Э. Мирзоев, А.М.,

Аджиев [и др.]. – Махачкала: ГУ «Дагестанское книжное издательство». – 2008. – 336 с.

11. Бейдеман, И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ / И.Н. Бейдеман // XII Тимирязевские чтения. – М.: Изд-во АН СССР. – 1954. – 82 с.

12. Бейдеман, И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Методические указания / И.Н. Бейдеман. – Новосибирск: Сибирское отделение изд-ва «Наука», 1974. – 155 с.

13. Беликина, А.В. Современное состояние производства семян масличных культур в регионе / А.В. Беликина // Вестник волгоградского института бизнеса. – Волгоград. – 2012. – № 2 (19). – С. 46-49.

14. Белолипов, И.В. Краткие итоги первичной интродукции растений природной флоры Средней Азии в Ботанический сад АН УзССР / И.В. Белолипов // Интродукция и акклиматизация растений. – Ташкент: Изд-во «Фан». – 1976. – Вып. 13. – С. 9-58.

15. Берг, Р.Л. Генетика и эволюция. Избранные труды / Р.Л. Берг. – Новосибирск: ВО «Наука», 1993. – 284 с.

16. Берлянд-Кожевников, В.М. Возможности использования коэффициента вариации для анализа количественных признаков у растений / В.М. Берлянд-Кожевников // Труды Ленинградского общества испытателей. Успехи биометрии. – 1975. – № 72(5). – С. 34-45.

17. Вавилов, Н.И. Центры происхождения культурных растений / Н.И. Вавилов // Труды по прикладной ботанике, генетике, селекции. – 1926. – Т. 16(2). – С. 1-248.

18. Вавилов, Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости /под ред. Н.И. Вавилова // Теоретические основы селекции растений. – Т.1: Общая селекция растений. – М.; Л.: Сельхозгиз. – 1935. – С. 75-128.

19. Вавилов, Н.И. Основы интродукции растений для субтропиков СССР / Н.И. Вавилов // Материалы пленума секции Субтропических культур,

вопросы интродукции. Ч. 2. Субтропические культуры. Субтропическое хозяйство и задачи научно-исследовательской работы. – М.: Труды ВАСХНИЛ. – 1936. – Вып. 22. – С. 39-63.

20. Вайнагий, И.В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. / И.В. Вайнагий // Растительные ресурсы. – 1973. – Т. 9 (2). – С. 287-296.

21. Вайнагий, И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений / И.В. Вайнагий // Ботанический журнал. – 1974. – Т.59. №6. – С. 826-831.

22. Виноградова, Ю.К. Процессы микроэволюции у адвентивных и интродуцированных растений: автореф. дисс. ... доктора биол. наук: 03.00.05 / Виноградова Юлия Константиновна.– М., 1992. – 40 с.

23. Выгодская, Н.Н. Радиационный режим и структура горных лесов / Н.Н. Выгодская. – Л.: Гидрометеиздат, 1987. – 261 с.

24. Гайнуллин, Р.М. Продуктивность льна масличного в зависимости от некоторых элементов технологии его возделывания в лесостепи среднего Поволжья / Р.М. Гайнуллин // Материалы VI международной конференции молодых ученых и специалистов ВНИИМК.: Краснодар. – 2011. – С. 51-54.

25. Галушко, А.И. Флора Северного Кавказа. Определитель: в 3 т. / А.И. Галушко. – Ростов-на Дону: Изд-во Ростовского университета, 1978–1980. 1 т. – 273 с.

26. Гинзбург, П.Л. К фармакодинамике *Nigella sativa* / П.Л. Гинзбург // Физиологический журнал СССР. – 1935. – Т.19. (2) – С. 594-597.

27. Глотов, Н.В. Популяция как естественно-историческая структура / Н.В. Глотов // Генетика и эволюция природных популяций растений. – Махачкала: Дагфилиал АН СССР. – 1975. – Вып. 1. – С. 17-25.

28. Глотов, Н.В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки / Н.В. Глотов // Экология. – 1983. – №1. – С. 3-9.

29. Голубев, В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи / В.Н. Голубев. – М.: Наука, 1965. – 287 с.
30. Голубев, Ф.В. Биологические особенности видов рода *Allium* L. при интродукции: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Голубев Федор Вячеславович. – М., 2003. – 19 с.
31. Гонтарь, Э.М. Характеристика ценопопуляций *Primula macrocalyx* (Primulaceae) / Э.М. Гонтарь // Ботанический журнал. – 1988. – Т. 73. №1. – С. 90-97.
32. Государственная фармакопея Российской Федерации – 12-е изд.- М.: Научн. Центр экспертизы средств мед. применения, 2010. – Ч. 2 – 678 с.
33. Григоренкова, Е.Н. Технология возделывания сельскохозяйственных культур / Е.Н. Григоренкова [и др.] // Геология, география, и глобальная энергия. – Астрахань: Изд-во Астраханского государственного университета. – 2012. – Вып. 2 (45). – С. 266-273.
34. Гроссгейм, А.А. Флора Кавказа /под ред. А.А. Федорова. – Баку: АзФАН, 1939. – Т.4. – С. 17-20.
35. Гурлев, И.А. Природные зоны Дагестана / И.А. Гурлев. Махачкала: Дагучпедгиз, 1972 – 212 с.
36. Гурский, А.В. Основные итоги интродукции древесных растений в СССР / А.В. Гурский. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. – 303 с.
37. Гюль, К.К. Физическая география Дагестанской АССР / К.К. Гюль [и др.] - Махачкала: Дагестанское книжное издательство, 1959. – 250 с.
38. Демьянова, Е.И. Особенности антэкологии и семенной продуктивности пустырника сизого и пустырника пятилопастного / Е.И. Демьянова // Вестник Пермского университета. – 2012. – Вып. 1. – С. 4-9.
39. Денисова, Г.А. Жирномасличные растения семейства лютиковых произрастающих в СССР / Г.А. Денисова // Труды Ботанического института АН СССР Сер. 5. Растительное сырье. – 1956. – Вып. 4. – С. 113-170.

40. Дорогина, О.В. Значение репродуктивных систем в изучении биоразнообразия и адаптации растений / О.В. Дорогина // Сибирский ботанический вестник. – 2007. – Т.2. (1) – С. 91-94.
41. Доспехов, Б.А. Методика полевого опыта: (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б.А. Доспехов. – М.: Колос, 1979. – 416 с.
42. Драгавцев, В.А. Клинальные модели растительных популяций и метод оценки уровней механизма акклиматизации / В.А. Драгавцев, В.М. Острикова // Генетика. – 1966. – Т. 2. (3). – С. 34-47.
43. Драгавцев, В.А. О «пропастях» между генетикой и селекцией растений и путях их преодоления / В.А. Драгавцев // Идентифицированный генофонд растений и селекция. – СПб. – 2005. – С. 13-20.
44. Животовский, Л.А. Популяционная биометрия / Л.А. Животовский. – М.: Наука, 1991. – 271 с.
45. Жуковский, П.М. Ботаника / П.М. Жуковский. – М.: Изд-во «Сельхозгиз», 1940. – 571 с.
46. Жученко, А. А. Адаптивный потенциал культурных растений (эколого-генетические основы) / А.А. Жученко. – Кишинев: Изд-во «Штиинца», 1988. – 767 с.
47. Жученко, А.А. Экологическая генетика культурных растений (адаптация, рекомбиногенез, агробиоценоз) / А.А. Жученко. – Кишинев: Изд-во «Штиинца», 1980. – 588 с.
48. Зайцев, Г.Н. Оптимум и норма в интродукции растений / Г.Н. Зайцев. – М.: Наука, 1983. – 269 с.
49. Зайцева, Н.Л. Урожайность дикорастущих ягодников на вырубках Южной Карелии / Н.Л. Зайцева, Т.В. Белоногова // Ресурсы недревесной продукции лесов Карелии. – Петрозаводск. – 1981. – С. 41-49.
50. Зеленцов, С.В. Использование параметров ярусной изменчивости длины междоузлий для выявления генотипов сои с пониженной реакцией на

- длину дня / С.В. Зеленцов, А.А. Савельев // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень ВНИМК. – 2008. – Вып. 1 (138). – С. 47-52.
51. Зиман, С.Н. Морфология и филогения семейства лютиковых / С.Н. Зиман. – Киев: Наукова думка, 1985. – 248 с.
52. Злобин, Ю.А. Репродуктивное усилие / под ред. Т.Б. Батыгина // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепция в 3 т.: Системы репродукции. 3 т. СПб.: Мир и семья, 2000. – С. 247.
53. Ибрагимов, К.Г. Стахис Зибольда (*Stachys sieboldii* Mig.) – новое для Дагестана овощное и лекарственное растение / К.Г. Ибрагимов // Интродукционные ресурсы горного растениеводства растениеводства. – Махачкала: ДНЦ РАН. – 1996. – С. 50-59.
54. Иванов, С.Л. Маслообразование в растениях /С.Л. Иванов // Успехи современной биологии. – 1946. – Т. 22. – Вып. 2(5). – С. 23-24.
55. Кавеленова, Л.М. Временная неоднородность климатических условий лесостепи и ее значение для биомониторинга и интродукции растений/ Л.М. Кавеленова, С.А. Розно // Вестник Самарского государственного университета. Серия естественные науки. – 2002. – С. 156-165.
56. Камелин, Р.Ф. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии / Р.Ф. Камелин. – Л.: Наука, 1973. – 353 с.
57. Коровин, С.Е. Основные принципы комплектования коллекции в оранжереях Ботанических садов / С.Е. Коровин, А.С. Демидов // Бюл. ГБС АН СССР. – 1982. – Вып. 126. – С. 3-7.
58. Король, В.Г. Особенности роста междоузлий в симподиальных побегах у индетерминантных гибридов томата / В.Г. Король // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – Изд-во Рос. гос. аграрн. ун-та Моск. с/х академия им. Т.А. Тимирязева. – 2006. – №3 – С.74-80.
59. Коростелев, Н.А. Климат Дагестана / Н.А. Коростелев. – М.–Л.: Сельхозиздат, 1931. – 150 с.
60. Крашениников, И.М. Флора СССР / под ред В.Л. Комарова. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1937. – Т. 7. – С. 62-72.

61. Кузьмин, В.И. Биология цветения и плодоношения тарана дубильного (*Polygonum coriaryum* Grig) в условиях Ленинградской области : Автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.00. / Кузьмин В.И; Ботанический институт им. В.Л. Комарова. – Л., 1964. – 16 с.
62. Купцов, А.И. Введение в географию культурных растений / А.И. Купцов. – М.: Наука, 1975. – 296 с.
63. Купцов, А.И. Элементы общей теории селекции / А.И. Купцов. – Новосибирск: Наука, 1971. – 376 с.
64. Лазарев, А.В. Соотношение синантропных элементов в семействе лютиковых (*Ranunculaceae* Juss.) / А.В. Лазарев // Научные ведомости. Серия естественные науки. – 2010. – Вып. 13 (21). – С. 24-27.
65. Лакин, Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1973. – 343 с.
66. Левина, Р.Е. Семенная продуктивность райграса высокого в культуре / Р.Е. Левина // Растительные ресурсы. – 1982. – Вып. 18 (1). – С. 33-40.
67. Львов, П.Л. Растительный покров Дагестана. – Махачкала, 1978. – 51 с.
68. Любищев, А.А. О критерии изменчивости организмов / А.А. Любищев // Изв. биол. науч.-иссл. ин-та при Пермском ун-те. – 1923. – Т.1. – Вып. 7–8. – С. 121-128.
69. Магомедмирзаев, М.М. Анализ структуры изменчивости морфологических признаков высших растений и его использование в решении общих и прикладных задач популяционной биологии (Проблемы фенетики растений) : Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук: 03.00.05 / Магомедмирзаев Магомедмирза Мусаевич. – Махачкала, 1977. – 36 с.
70. Магомедмирзаев, М.М. Генетика и эволюция природных популяций растений (к определению направлений исследований) / М.М. Магомедмирзаев // Генетика и эволюция природных популяций растений. – Махачкала: Изд-во ДагФАН СССР. – 1975. – Вып. 1. – С. 3-17.

71. Магомедмирзаев, М.М. Популяционные методы фенетики количественных признаков растений. 1. Дисперсионный анализ / М.М. Магомедмирзаев // Генетика. – 1973. – Т.9. – №9. – С. 143-152.
72. Магомедмирзаев, М.М. Об адаптивных стратегиях интродуцируемых видов окультуренной люцерны / М.М. Магомедмирзаев, З.А. Гусейнова // Интродукционные ресурсы горного растениеводства. – Махачкала: ДНЦ РАН. – 1996. – С. 120-132.
73. Магомедмирзаев, М.М. Анализ изменчивости некоторых элементов семенной продуктивности у клевера красного / М.М. Магомедмирзаев, А.Д. Хабибов // Продуктивность и флора бобовых и злаковых растений в Дагестане. – Махачкала. – 1990. – С. 71-89.
74. Малецкий, С.И. Получение самоопыленных линий у самонесовместимых растений сахарной свеклы / С.И. Малецкий, Э.В. Денисова, А.Н. Лутков // Генетика. – 1970. – Т.6. – №6. – С. 180-183.
75. Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений / С.А. Мамаев. – М.: Наука, 1973. – 283 с.
76. Мамаев, С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. – Свердловск: УНЦ АН СССР. – 1975. – Вып. 94. – С. 3-14.
77. Мамаев, С.А. Изучение популяционной структуры древесных растений с помощью комплексного метода морфофизиологических маркеров / С.А. Мамаев, А.К. Махнев // Фенетика популяций. – М. – 1982. – С. 140-150.
78. Мамаев, С.А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. II. Амплитуда изменчивости / С.А. Мамаев // Закономерности функционирования и дифференциации вида у древесных растений. – Свердловск: УНЦ АН СССР. – 1969. – С. 3-38.
79. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР: сб. ст./ под ред. П.И. Лапина. – М.: Изд-во Главного ботанического сада АН СССР, 1972. – 135 с.

80. Методические указания по семеноведению интродуцентов / отв. ред. акад. Н.В. Цицин. – М.: Наука, 1980. – 64 с.
81. Мишуров, В.П. Внутривидовая изменчивость горца Вейриха и горца итурупского / отв. ред. К.А. Моисеев. – Л.: Ленинградское отделение. Наука, 1984. – 136 с.
82. Молостов, А.С. Методика полевого опыта / А.С. Молостов. – М.: Колос, 1966. – 239 с.
83. Муртузалиев, Р.А. Конспект флоры Дагестана в 4-х т.: Т. 1. (Lycoperodiaceae – Urticaceae) / отв. ред. Р. В. Камелин. – Махачкала: Издательский дом «Эпоха», 2009. – 252 с.
84. Мусаев, А.М. Закономерности межпопуляционной дифференциации *Trifolium pratense* L. при интродукции в горных условиях / А.М. Мусаев, А.Д. Хабибов, М.Д. Дибиров // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. – Санкт-Петербург. – 2003. – С. 161-162.
85. Некрасов, В.И. Актуальные вопросы развития теории акклиматизации растений / В.И. Некрасов. – М.: Наука, 1980. – 101 с.
86. Орловская, Т.В. Фармакогностическое исследование некоторых культивируемых растений с целью расширения их использования в фармации : Дисс. ... доктора фарм. наук: 14.04.02 / Орловская Татьяна Владиславна. – Пятигорск, 2011. – 421 с.
87. Паушева, З.П. Об отмирании цветков и завязей у гречихи / З.П. Паушева // Известия ТСХА. – М. – 1961. – Вып. 4. – С. 204-208.
88. Пономарев, А.Н. Изучение цветения и опыления растений / А.Н. Пономарев // Полевая геоботаника. – М.–Л.: Изд-во АН СССР. – 1960. – Т. 2. – С. 9-19.
89. Попцов, А.В. Представление о типе нормального (незатрудненного) прорастания и значение его при изучении биологии прорастания семян интродуцентов / А.В. Попцов // Качество семян в связи с условиями их формирования при интродукции. – Новосибирск. – 1971. – С. 96-105.

90. Проскуряков, М.А. Хронобиологический анализ растений при изменении климата / М.А. Проскуряков // Труды Института ботаники и фитоинтродукции. – Алматы. – 2012. – Т. 18 (1). – С. 228
91. Прозина, М.Н. Ботаническая микротехника / М.Н. Прозина. – М.: Высшая школа, 1960. – 202 с.
92. Розанова, М.А. Экспериментальные основы систематики растений / М.А. Розанова. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. – 255 с.
93. Ростова, Н.С. Корреляции: структура и изменчивость / Н.С. Ростова. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2002. – 308 с.
94. Руденко, А.И. Определение фаз развития сельскохозяйственных растений / А.И. Руденко. – М.: МОИП, 1950. – 151 с.
95. Русанов, Ф.Н. Метод родовых комплексов в интродукции растений и его дальнейшее развитие / Ф.Н. Русанов // Бюл. ГБС АН СССР. – 1971. – Вып. 81. – С. 15-20.
96. Сацыперова, И.Ф. Основные аспекты и методы изучения репродуктивной биологии травянистых растений при их интродукции / И.Ф. Сацыперова // Труды Ботанического института. – СПб. – 1993. – Вып. 8. – С. 25-35.
97. Семириков, Л.Ф. Популяционная структура древесных растений (на примере видов дуба европейской части СССР и Кавказа) / Л.Ф. Семириков. – М.: Наука, 1986. – 144 с.
98. Сизова, Т.М. Статистика: Учебное пособие / Т.М. Сизова. – СПб.: СПб ГУИТМО, 2005. – 80 с.
99. Синская, Е.Н. Динамика вида / Е.Н. Синская. – М.–Л.: Сельхозгиз, 1948. – 526 с.
100. Синская, Е.Н. Проблема популяций у высших растений. О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях высших растений / Е.Н. Синская // Труды ВИР. – Л.: Изд-во «Сельхозиздат». – 1963. – Вып. 2. – 124 с.
101. Синская, Е.Н. Учение о виде и таксонах (конспект лекций). – Л.: Изд-во ВИР, 1961. – 46 с.

102. Ситников, А.П. Вариабельность строения цветка в популяциях некоторых видов рода горец (*Polygonum* L.) / А.П. Ситников // Структура и организация популяций. – Казань. – 1985. – С. 82-95.
103. Скворцов, А.К. Внутривидовая изменчивость и новые подходы к интродукции растений / А.К. Скворцов // Бюл. ГБС АН СССР. – 1986. – Вып. 140. – С. 18-25.
104. Скворцов, А.К. Микроэволюция и пути видообразования / А.К. Скворцов. – М.: Знание, 1982. – 64 с.
105. Соболевская, К.А. Исчезающие растения Сибири в интродукции / К.А. Соболевская; отв. ред. С.С. Харкевич. – Новосибирск: Сибирское отделение АН СССР «Наука», 1984. – 219 с.
106. Станкевич, А.К. Опыт изучения популяций вики посевной по гербариям и наблюдениям в природе / А.К. Станкевич // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1964. – Т. 36. – Вып.2. – С. 251-265.
107. Таршис, Г.И. Подземные органы травянистых многолетников, их структура и изменчивость: Автореф. дис. ... доктора биол. наук: 03.00.05 / Таршис Галина Ильинична; СГПИ. – Свердловск, 1980. – 50 с.
108. Таршис, Г.И. Разнообразие проявления внутривидовой изменчивости у вегетативных и генеративных органов растений / Г.И. Таршис // Флора и внутривидовая изменчивость растений Урала. – Свердловск. – 1985. – С. 8-17.
109. Таршис, Г.И. Особенности роста и внутривидовой изменчивости ряда видов сем. *Rurolaseae* Dum. на Среднем Урале / Г.И. Таршис // Онтогенез травянистых поликарпических растений. Труды уральского государственного университета. – Свердловск. – 1986. – С. 140-149.
110. Конспект флоры Кавказа / отв. ред. А.Л. Тахтаджян. – СПб–М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – Т. 3(2). – С. 83-87.

111. Тахтаджян, А.Л. Некоторые вопросы теории вида в систематике современных и ископаемых растений / А.Л. Тахтаджян // Ботанический журнал. – 1955. – Т.40. – №6. – С. 789-796.
112. Тахтаджян, А.Л. Теоретическое значение систематики растений и пути ее развития / А.Л. Тахтаджян // Журнал общей биологии. – 1985. – Т. 26. – Вып. 4. – С. 385-396.
113. Тахтаджян, А.Л. Флора Армении / А.Л. Тахтаджян. – Ереван, 1954. – Т. 1. – С. 128-134.
114. Тимофеев-Ресовский, Н.В. Микроэволюция. Элементарные явления, Материал и факторы микроэволюционного процесса / Н.В. Тимофеев-Ресовский // Ботанический журнал. – 1958. – Т. 43(3). – С. 317-336.
115. Тихонова, В.Л. Стратегия мобилизации и сохранения генофонда редких и исчезающих видов растений / В.Л. Тихонова. – Пущино: Изд-во НЦБИ АН СССР, 1985. – 34 с.
116. Томилова, Л.И. К биологическим особенностям семян разных половых форм интродуцированных эндемичных гвоздик Урала / Л.И. Томилова, Г.И. Таршис // Теоретические и методические вопросы изучения семян интродуцированных растений. – Баку. – 1981. – С. 92-93.
117. Трулевич, Н.В. Эколого-фитоценотические основы интродукции растений. / Н.В. Трулевич. – М.: Наука, 1991. – 215 с.
118. Тумаджанов, И.И. Ботанико-географические особенности высокогорного Дагестана в связи с палеогеографией плейстоцена и голоцена / И.И. Тумаджанов // Ботанический журнал. – 1971. – Т. 56(9). – С. 1239-1250.
119. Тюрина, Е.В. Интродукция Зонтичных в Сибири / Е.В. Тюрина. – Новосибирск: Наука, 1978. – 240 с.
120. Фегри, К. Основы экологии опыления / К. Фегри, Л. ван дер Пейл. – М.: Мир, 1982. – 381 с.
121. Хабибов, А.Д. Структура изменчивости признаков продуктивности *Nigella sativa* L. вдоль высотного градиента в условиях Внутреннегорного Дагестана / А.Д. Хабибов, Л.А. Амирова // Материалы Международной

научной конференции «Проблемы эволюции и систематики культурных растений». – Санкт-Петербург: ВИР. – 2009. – С. 137 - 142.

122. Цицин, Н.В. Отдаленная гибридизация как фактор эволюции и важнейший метод создания новых видов, форм и сортов растений / Н.В. Цицин // Генетические основы селекции растений. – М.: Наука. – 1971. – С. 89-111.

123. Черепанов, С.К. Сосудистые растения СССР / С.К. Черепанов. – Л.: Наука, 1981. – 510 с.

124. Чиликина, Л.Н. Карта растительности Дагестанской АССР/ Л.Н. Чиликина, Е.В. Шифферс. – М.–Л.: Изд. АН СССР, 1962. – 96 с.

125. Чупахин, В.М. Физическая география Северного Кавказа / В.М. Чупахин. – Ростов-н/Д.: Изд. Ростовского ун-та, 1974. – 198 с.

126. Шульгин, А.М. Агрометеорология и агроклиматология/ А.М. Шульгин. – Л.: Гидрометеоздат, 1978. – 200 с.

127. Щербаков, В.Г. Биохимия и товароведение масличного сырья / В.Г. Щербаков. – М.: Пищевая промышленность, 1969. – 454 с.

128. Юл, Э. Дж. Теория статистики: пер. с англ. Ф.Д. Лифшица / Э.Дж. Юл, М. Кендел; под ред. В.С. Немчинова. – М.: Госстатиздат, 1960. – 780 с.

129. Яблоков, А.В. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций / А.В. Яблоков, Н.И. Ларина. – М.: Высшая школа, 1985. – 160 с.

130. Яблоков, А.В. Популяционная биология / А.В. Яблоков. – М.: Высшая школа, 1987. – 303 с.

131. Ясюлевич, О.С. Биология цветения и плодообразования гречихи в разных условиях выращивания: автореф. дис. ... канд. с-х. наук: 03.00.00 / Ясюлевич Ольга Симоновна // . – Киев. – 1955. – 20 с.

132. Abdolrahimi, B. The effect of harvest index, yield and yield components of three varieties of black seed (*Nigella sativa*) in different planting densities / B. Abdolrahimi, P. Mehdikhani, G.T.A. Hasanzadeh // Int. J. of AgriScience. – 2012. – Vol. 2. – № 1. – P. 93-101.

133. Aboutabl, E.A. Aroma volatile of *Nigella sativa* seeds / E.A. Aboutabl, A.A. El- Azzouny, F.J. Hammerschmidt // Prog. Essent. Oil Res., Proc Int. Symp. Essent. Oils. – 1986. – Vol. 16. – P. 49-55.
134. Agarwal, R. Antimicrobial and anthelmentic activities of the essential oil of *Nigella sativa* Linn./ R. Agarwal, M.A. Kharya, R. Shrivastava // Indian Journal of Experimental Biology. – 1979. – Vol. 17. – P. 1264-1265.
135. Agarwal, Ch. Effect of seeds of «kalauji» (*Nigella sativa* L.) on the fertility and sialic acid component of the reproductive organs of the male rat / Ch. Agarwal, A. Narula., D.N. Vyas, D. Jacob // Geobios. – 1990. – Vol. 17. – №. 5–6. – P. 269-272.
136. Akash, M.S.H. Alternate therapy of Type 2 diabetes mellitus (T2DM) with *Nigella* (Ranunculaceae) / M.S.H. Akash, K. Rehman, F. Rasool, A. Sethi, M.A. Abrar, A. Irshad, A Abid., G. Murtaza // Journal of Medical Plants Research. – 2011. – Vol. 5. – №31. – P. 6885-6889.
137. Al-Jassir, M.S. Chemical composition and microflora of black cumin (*Nigella sativa*) seeds growing in Saudi Arabia / M.S. Al- Jassir // Food Chemistry. – 1992. – Vol. 45. – P. 239-242.
138. Al-Hader, A.A. Hypoglycemic effects of the volatile oil of *Nigella sativa* seeds / A.A. Al-Hader, M.B. Aqel, Z.A. Hasan // Int. J. of Pharmacognosy. – 1993. – Vol. 31. – №2. – P. 96-100.
139. Aljabre, S.H. Antidermatophyte activity of ether extract of *Nigella sativa* and its active principle, thymoquinone / S.H. Aljabre, M.A. Randhawa // J. of Ethnopharmacology. – 2005. – Vol. 101. – №1–3. – P. 116-119.
140. Al-Naggar, T.B. Neuropharmacological activity of *Nigella sativa* L. extracts / T.B. Al-Naggar, M.P. Gomez-Serranillos, M.E. Cerretero, A.M. Villar // J. of Ethnopharmacology. – 2003. – Vol. 88. – №1. – P. 63-68.
141. Andersson, S. Genetic constraints on phenotypic evolution in *Nigella* (Ranunculaceae) / S. Andersson // Biological Journal of the Linnean Society. – 1997. – Vol. 62. – P. 519-532.

142. Aqel, M. Effects of the volatile oil of *Nigella sativa* seeds on the uterine smooth muscle of rat and guinea-pig / M. Aqel, R. Shaheen // J. of Ethnopharmacology. – 1996. – Vol. 52. – P. 23-26.
143. Babayan, V.K. Proximate analysis fatty acid and amino acid composition of *Nigella sativa* L. seeds / V.K. Babayan, D. Kootungal, G.A. Halaby // J. Food Sci. – 1978. – Vol. 43. – №4. – P. 1314-1319.
144. Balakrishnan, T. Pharmacognostical and physicochemical evaluation of seeds of *Nigella sativa* Linn. with special references to evaluation of seed oil / T. Balakrishnan, P. Gupta // International Journal of Drug Discovery and herbal Res. (IJDDHR). – 2011. – Vol. 1. – №3. – P. 153-156.
145. Burits, M. Antioxidant activity of *Nigella sativa* oil / M. Burits, F. Bucar // Phytother Res. – 2000. – Vol. 14. – P. 323-328.
146. Butterfield, B. Evidence for predominant autogamy in *Youngia japonica* (Asteraceae) / B. Butterfield, W.E. Meshaka, S.E. Trauth // Southwest. Natur. – 1989. – Vol. 34. – №4. – P. 557-579.
147. Canonica, L. The pharmacologically active principle in *Nigella sativa* / L. Canonica, G. Jommi, C. Scolastico, A. Bonati // Gazz. Chim. Ital. – 1963. – Vol. 93. – P. 1404-1407.
148. D'Antuono, L.F. Seed yield and yield components, oil content and essential oil content and composition of *Nigella sativa* L. and *Nigella damascene* L. / L.F. D'Antuono, A. Moretti, A.F.S. Lovato // Indian Crops and Prod. – 2002. – Vol. 15. – P. 59-69.
149. Daukšas, E. Comparison of oil from *Nigella damascena* seed recovered by pressing, conventional solvent extraction and carbon dioxide extraction / E. Daukšas, P.R. Venskutonis, B. Sivik // Journal of food science. – 2002. – Vol. 67. – № 3. – P. 1021-1024.
150. Davis, P.H. Flora of Turkey and the East Aegean Islands: *Nigella*. / P.H. Davis. – Edinburgh: Univ. Press. – 1965. – Vol. 1. – P. 98-105.

151. Dawidar, A.M. New p-hydroxyacetophenone from *Nigella sativa* L. / A.M. Dawidar, S.T. Ezmirly, M. Abdel- Mogib, N. Hashem, T. Kasem // J. Saudi Chem. Soc. – 2001. – Vol. 5. – № 2. – P. 189-192; Chem. Abstrs. Vol. 136. № 131554.
152. El-Alfy, T.S. Isolation and structure assignment of an antimicrobial principle from the volatile of *Nigella sativa* L. seeds / T.S. El-Alfy, H.M. El-Fatari, M.A. Toama // Pharmazie. – 1975. – Vol. 30. – P. 109-111.
153. El- Hissy, F.T. The nature of antibacterial substances in some higher plants / F.T. El- Hissy, A.M. Ahmech // Egypt. Journal of Botany. – 1973. – Vol. 16. – № 1–3. – P. 353-356.
154. El- Tahir, K.E.H. The respiratory effects of the volatile oil the black seed (*Nigella sativa*) in guinea-pigs; elucidation of the mechanism of action / K.E.H. El-Tahir, M.M. Ashour, M.M. Al-Harbi // General Pharmacology. – 1993. – Vol. 24. – P. 1115-1122.
155. El- Tahir, K.E.D. The black seed *Nigella sativa* Linnaeus—a mine for multi cures: a plea for urgent clinical evaluation of its volatile oil / K.E.D. El- Tahir, D.M. Bakeet // Journal of Taibah University Medical Sciences. – 2006. – Vol. 1. – № 1. – P. 1-19.
156. Enomoto, S. Hematological studies of black cumin oil from the seeds of *Nigella sativa* L. / S. Enomoto, R. Assano, Y. Iwahori, T. Narui, Y. Okada, A.N. Singab, T. Okuyama // Biol. Pharm. Bull. – 2001. – Vol. 24. – № 3. – P. 307-310.
157. Galen, C. Re- evaluating the significance of correlations between seed number and size: evidence from a natural populations of the lily, *Clintonia borealis* / C. Galen, H.G. Weger // Am. J. Bot. – 1986. – Vol. 72. – 1544-1552.
158. Gilani, A.H. Bronchodilator, spasmolytic and calcium antagonistic activities of *Nigella sativa* (Kalenji): a traditional herbal product with multiple medicinal uses / A.H. Gilani, N. Aziz, I.M. Khurram, K.S. Chaudhery // Journal of the Pakistan Medical Association. – 2001. – Vol. 51. – № 3. – P. 115-120.
159. Grawford, T.J. Variation in the color of the keel petals in *Lotus corniculatus* L. Morphological distribution in the British Isles / T.J. Grawford, D.A. Jones // Heredity. – 1988. – Vol. 61. – № 2. – P. 175-188.

160. Greenish, H.G. Contribution to the Chemistry of *Nigella sativa* / H.G. Greenish // Pharmacy J. Trans. – 1880. – Vol. 10. – P. 909-911.
161. Haldane, J.B.S. The measurements of variation / J.B.S. Haldane // Evolution. – 1955. – Vol. 9. – № 4. – P. 484-486.
162. Hanafy, M.S.M. Studies on the antimicrobial activity of *Nigella sativa* seed (black cumin) / M.S.M. Hanafy, M.E. Hatem // Journal of Ethnopharmacology. – 1991. – Vol. 34. Issues 2–3. – P. 275-278.
163. Harper, J.L. Population biology of plants / J.L. Harper. L.: Acad. Press, 1977. – 982 p.
164. Houghton, P.J. Fixed oil of *Nigella sativa* and derived thymoquinone inhibit eicosanoid generation in leukocytes and membrane lipid peroxidation / P.J. Houghton, H.P.D. Zaka, J.R.S. Houghton // Planta Medica. – 1995. – Vol. 61. – P. 33-36.
165. Islam, S.N. Immunosuppressive and cytotoxic properties of *Nigella sativa* / S.N. Islam, P. Begum, T. Ahsan, S. Huque, M. Ahsan // Phytotherapy Research. – 2004. – Vol. 18. – № 5. – P. 395-398.
166. 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 / C.L. Jolls // Bull. Torrey Bot. club. – 1980. – Vol. 107. – №1. – P. 65-70.
167. Joshi, B.S. Structure of a new isobenzofuranone derivative from *Nigella sativa* Linn. / B.S. Joshi, K.L. Singh, R. Roy // Magn. Reson. Chem. – 2001. – Vol. 39. – № 12. – P. 771-772.
168. Kalus, U. Effect of *Nigella sativa* (black seed) on subjective feeling in patients with allergic disease / U. Kalus, A. Pruss, J. Bystron, M. Jurecka // Phytother. Res. – 2003. – Vol. 17. – P. 1209-1214.
169. Kanter, M. Partial regeneration/proliferation of the β - cells in the islets of Langerhans by *Nigella sativa* L. in Streptozotocin-induced diabetic rats / M. Kanter, I. Meral, Z. Yener, H. Ozbek, H. Demir // Tohoku J. Exp. Med. – 2003. – Vol. 201. – P. 213-219.

170. Kanter, M. Gastroprotective activity of *Nigella sativa* L. oil and its constituent, thymoquinone against acute alcohol-induced gastric mucosal injury in rats / M. Kanter, H. Demir, C. Karakaya, H. Ozbek // World J. of Gastroenterol. – 2005. – Vol. 11. – P. 6662-6666.
171. Kartha, A.R.S. Proportions of $\Delta^7,8$ - octadecanoic acids in seed fats from Umbelliferae species / A.R.S. Kartha, R.A. Khan // Chem. Ind. – 1969. – №52. – P. 1869-1870.
172. Khaled, A. Effect of some agricultural practices on the productivity of black cummin (*Nigella sativa* L.) grown under rainfed semi-arid conditions / A. Khaled, Talafih, N.I. Haddad, B.I. Hattar, K. Kharallah // Jordan Journal of Agricultural Sciences. – 2007. – Vol. 3. – № 4. – P. 385-397.
173. Kiralan, M. Physicochemical properties and stability of black cummin (*Nigella sativa*) seed oil as affected by different extraction methods / M. Kiralan, G. Özkan, A. Bayrak, M.F. Ramadan // Industrial Crops and Products. – 2014. – Vol. 57. – P. 52 - 58.
174. Kumara, S.S. Extraction, isolation and characterization of antitumor principle, alphahederin, from the seeds of *Nigella sativa* L. / S.S. Kumara, B.T. Huat // Planta Med. – 2001. – Vol. 67. – №1. – P. 29-32.
175. Lee, H.K. Temporal variation of flower and fruit size in *Chelidonium majus* (Pap.) / H.K. Lee, R.B. Primack / Amer. J. Bot. – 1989. – Vol. 76. – №6. – Suppl. P. 113.
176. Lloyd, D.G. Some reproductive factors affecting the selection of self fertilization in plants / Lloyd D.G. // American Naturalist. – 1979. – Vol. 113. – P. 67-79.
177. Ludwig, J.A. Locating discontinuities along ecological gradients / J.A. Ludwig, J.M. Cornelius // Ecology. – 1987. – Vol. 68. – P. 448-450.
178. Mahfouz, M. The isolation of a crystalline active principle from *Nigella sativa* seeds / M. Mahfouz, M.J. El-Dakhakhny // Pharm. Sci. UAR. – 1960. – Vol. 1. – P. 9-19.

179. Morsi, N.M. Antimicrobial effect of crude extracts of *Nigella sativa* on multiple antibiotics- resistant bacteria / N.M. Morsi // Acta Microbiologia Polonica. – 2000. – Vol. 49. – №1. – P. 63-74.
180. Nergiz, C. Chemical composition of *Nigella sativa* seeds / C. Nergiz, S. Otles // Food chemistry. – 1993. – P. 259-261
181. Rathee, P.S. Antimicrobial activity of essential oil, fixed oil and unsaponifiable matter of *Nigella sativa* / P.S. Rathee, S.H. Mishra, R. Kaushal // Indian Journal Pharm. Sci. – 1982. – Vol. 44. – №1. – P. 8-10.
182. Salama, R.B. Sterols in the seed of *Nigella sativa* L. / R.B. Salama // Planta Med. Jahrg. – 1973. – Vol. 24. – № 4. – P. 375-377.
183. Singab, A.B. Saponin and flavonoid glucosides from *Nigella sativa* L. / A.B. Singab, T.I. Khalifa, T. Okayama, S. Fushiya // J. Pharm. Sci. – 1999. – Vol. 24. – P. 1-9.
184. Stebbins, G.L. Variation and evolution in plants/ G.L. Stebbins. - New York : Columbia University Press, 1950. – 643 p.
185. Strid, A. Studies in the Aegean Flora XVI. Biosystematics of the *Nigella arvensis* complex with special problem of non-adaptive radiation / A. Strid // Opera Botanica Lund. – 1970. – Vol. 28. – P. 1-169.
186. Swamy, S.M.K. Cytotoxic and immunopotentiating effects of ethanolic extract of *Nigella sativa* L. seeds / S.M.K. Swamy, B.K.H. Tan // Journal Ethnopharmacology. – 2000. – Vol. 70. – P. 1-7.
187. Tanis, H. Antimicrobial activity of four *Nigella* sp. species grown in southern Turkey / H. Tanis, A. Aygan, M. Digrak / International Journal of Agriculture and Biology. – 2009. – Vol. 11. – №6. – P. 771-774.
188. Tonçer1, Ö. Effect of seed rate on agronomic and technological characters of *Nigella sativa* L. / Ö. Tonçer1, S. Kizil // International Journal of Agriculture & Biology. – 2004. – №6 (3). – P. 529-532.
189. Yokoi, Y. An analysis of age and size dependent flowering: a critical production model / Y. Yokoi / Ecol. Res. – 1989. – Vol. 4. – №3. – P. 387-397.

190. Zohary, M. The genus *Nigella* (Ranunculaceae) – a taxonomic revision / M. Zohary // *Plant Systematics and Evolution*. – 1983. – Vol. 142. – №.1–2. – P. 71-107.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1

Достоверность различий по t-критерию Стьюдента образцов *N. sativa* по признаку масса 1000 семян исходной репродукции (n=52)

Образцы	Азербайджан	СА	Эфиопия	Египет
СА	30,15***			
Эфиопия	17,09***	10,2***		
Египет	20,89***	9,72***	1,56-	
Сирия	50,216***	28,16***	34,44***	35,45***

Приложение 2

Характеристика средних значений признака «масса 1000 семян» (мг) до и после выращивания в условиях Дагестана (n=30)

Образцы	Исходная МТС (мг)	Собственная репродукция			
		100 м	1100 м	1650 м	Σ
СА	2560,1±13,60	2064,9±87,03	2870,2±70,73	2381,2±86,39	2439,1±58,41
Египет	2428,0±13,51	2176,7±151,06	3038,3±58,62	2730,4±126,29	2648,2±77,54
Сирия	3074,6±16,45	2336,7±125,01	3139,7±60,17	2509,5±70,48	2662,0±63,06
Эфиопия	2412,1±15,31	2628,9±85,14	2811,9±97,94	2793,6±62,80	2744,3±48,31
Азербайджан	2146,3±18,36	2476,9±92,80	3740,2±73,75	3240,5±14,08	3153,4±81,29
Σ	2524,1±25,82	2337,2±51,83	3120,3±42,43	2731,4±51,16	2729,4±31,48

Продолжительность фаз развития (сутки) образцов *N. sativa* на разных высотных уровнях (n=18)

Высота над ур.м., м	ВЦ		ЦС		ЖЦ	
	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	CV, %	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	CV, %	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	CV, %
Крупносемянная «Сирия»						
100	36,7±2,47	6,7	38,8±1,92	4,9	75,5±4,37	5,8
1100	47,8±1,04	2,2	40,0±4,99	12,5	87,8±4,08	4,6
1650	61,5±3,93	6,4	52,3±10,8	20,7	113,8±7,08	6,2
Мелкосемянная «Азербайджан»						
100	41,3±2,14	5,2	42,5±3,33	7,8	83,8±5,26	6,3
1100	53,7±1,19	2,2	47,0±8,60	18,3	100,7±9,10	9,0
1650	69,1±1,83	2,6	55,5±13,32	24,0	124,6±11,87	9,5

Примечание: ВЦ - всходы-цветение, ЦС - цветение-созревание, ЖЦ- жизненный цикл

Относительные компоненты дисперсии ($h^2, \%$) по факторам «условия произрастания» (высота) и «условия года»

Факторы	ВЦ	ЦС	ЖЦ
Образцы (df=1)	8,8***	8,8**	11,2***
Высота (df=2)	88,5***	36,6***	78,1***

Примечание: ВЦ-всходы-цветение, ЦС-цветение-созревание, ЖЦ- жизненный цикл; h^2 —сила влияния фактора, * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$.

Приложение 5

Относительные компоненты дисперсии ($h^2, \%$) крупносемянного («Сирия») и мелкосемянного («Азербайджан») образцов по факторам условия произрастания (высота) и разногодичные условия (годы)

Факторы	Сирия			Азербайджан		
	ВЦ	ЦС	ЖЦ	ВЦ	ЦС	ЖЦ
Годы (df=2)	1,3***	34,3***	7,7***	-	53,8***	17,4***
Высота (df=2)	94,9***	46,4***	90,5***	98,4***	26,4***	78,2***

Примечание: ВЦ-всходы-цветение, ЦС- цветение-созревание, ЖЦ- жизненный цикл; h^2 – сила влияния фактора, * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$. Прочерк означает отсутствие существенного влияния.

Приложение 6

Компоненты дисперсии ($h^2, \%$) в зависимости от факторов «образцы» и «годы»

Периоды	Высота над уровнем моря, м	Факторы	
		А (1)	В (2)
всходы-цветение	100	56,9***	41,2***
	1100	91,2***	5,8***
	1650	67,5***	28,8***
цветение-созревание	100	37,8***	57,6***
	1100	25,7***	58,8***
	1650	2,3***	96,9***
жизненный цикл	100	49,0***	49,4***
	1100	54,9***	32,5***
	1650	28,8***	67,9***

Примечание: А- образцы, В- годы; * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$.

Средние значения признаков генеративных органов *N.sativa* (n=30)

Признаки	Образцы	100 м		1100 м		1650 м		1750 м		1950 м		Σ	
		X±S \bar{x}	CV, %										
ДВП	СА	20,0±0,71	19,3	19,4±0,49	14,0	18,4±0,57	16,9	19,6±0,41	11,4	16,2±0,68	22,9	18,7±0,28	18,3
	Египет	20,7±0,42	11,2	20,2±0,41	11,1	19,2±0,45	12,9	21,1±0,53	13,8	18,6±0,58	17,2	19,9±0,23	13,9
	Сирия	21,8±0,52	13,0	20,1±0,52	14,2	19,2±0,37	10,6	19,2±0,56	16,0	14,6±0,66	24,7	19,0±0,31	19,8
	Эфиопия	21,4±0,46	11,7	19,6±0,51	14,3	18,8±0,42	12,3	20,2±0,50	13,6	17,5±0,66	20,6	19,5±0,25	15,8
	Азербайджан	19,2±0,43	12,3	19,3±0,28	8,1	17,9±0,51	15,6	19,7±0,37	10,4	17,8±0,69	21,1	18,8±0,22	14,3
	Σ	20,6±0,24	14,4	19,7±0,20	12,5	18,7±0,21	13,8	19,9±0,22	13,4	17,0±0,31	22,5	19,2±0,12	16,7
ЧЛВП	СА	5,0±0,13	14,3	5,1±0,06	6,7	4,4±0,16	19,4	4,5±0,11	14,0	4,6±0,11	13,3	4,7±0,06	15,0
	Египет	5,3±0,10	10,3	5,1±0,10	10,7	4,6±0,16	18,8	5,0±0,13	14,5	4,8±0,11	13,1	4,9±0,06	14,4
	Сирия	5,4±0,13	13,4	5,2±0,13	13,9	4,9±0,18	20,7	5,0±0,18	19,2	4,6±0,13	15,5	5,0±0,07	17,3
	Эфиопия	4,9±0,11	12,4	5,0±0,09	9,7	4,3±0,17	21,3	4,4±0,22	27,1	4,9±0,07	8,2	4,7±0,07	17,4
	Азербайджан	5,1±0,15	16,6	4,9±0,07	7,4	4,2±0,12	16,0	4,4±0,12	15,3	4,4±0,13	16,5	4,6±0,06	16,2
	Σ	5,2±0,06	13,9	5,1±0,04	10,2	4,5±0,07	19,8	4,7±0,07	19,2	4,7±0,05	13,7	4,8±0,03	16,4
ЧСВП	СА	62,3±2,70	23,7	61,5±1,95	17,4	39,9±2,87	39,4	41,8±2,96	38,8	47,9±2,85	32,7	50,7±1,42	34,4
	Египет	70,6±3,25	25,2	61,6±2,50	22,3	40,4±3,20	43,4	53,3±5,00	51,3	41,6±4,15	54,7	53,5±1,90	43,4
	Сирия	76,2±3,71	26,7	64,5±2,85	24,2	50,6±3,41	37,0	50,1±3,32	36,4	32,8±2,91	48,5	54,8±1,87	41,9
	Эфиопия	68,1±2,90	23,3	60,8±2,35	21,2	40,7±2,48	33,4	42,4±4,0	51,5	46,3±3,67	43,4	51,6±1,65	39,1
	Азербайджан	49,1±3,21	35,8	54,8±2,17	21,7	30,6±2,34	42,0	45,7±3,30	39,6	37,1±3,68	54,3	43,5±1,50	42,3
	Σ	65,3±1,59	29,9	60,6±1,08	21,9	40,4±1,38	41,7	46,6±1,71	44,9	41,1±1,61	47,8	50,8±0,76	41,1
МВП	СА	189,2±11,42	33,1	243,2±12,33	27,8	128,5±9,45	40,3	135,2±8,31	33,7	126,8±7,81	33,7	164,6±5,79	43,1
	Египет	233,6±10,41	24,4	258,5±10,90	23,1	149,7±11,38	41,6	233,8±21,60	50,6	136,4±16,93	68,0	202,4±7,72	46,7
	Сирия	257,8±11,51	24,5	238,0±9,73	22,4	171,1±12,00	38,4	162,8±11,36	38,2	131,9±12,48	51,8	191,8±7,55	48,2
	Эфиопия	260,3±13,97	29,4	273,1±11,62	23,3	150,8±9,54	34,6	143,9±14,25	54,2	91,7±9,08	54,2	184,5±6,70	44,5
	Азербайджан	186,6±12,19	35,8	275,3±11,16	22,2	133,3±11,12	45,7	164,0±11,63	38,8	139,5±12,19	47,9	179,7±6,65	45,3
	Σ	225,5±5,90	32,0	257,6±5,09	24,2	146,7±4,90	40,9	167,9±6,87	50,1	125,2±5,53	54,1	184,6±3,12	46,3
МСВП	СА	128,1±7,19	30,8	177,3±7,13	22,0	95,2±7,61	43,8	92,7±6,16	36,4	98,8±6,71	37,2	118,4±4,05	41,9
	Египет	146,5±7,90	29,6	188,4±8,39	24,4	107,1±9,05	46,3	168,6±16,13	52,4	88,7±11,11	68,6	139,9±5,71	50,0
	Сирия	178,7±9,40	28,8	169,8±7,81	25,2	126,6±9,12	39,4	105,8±7,24	37,5	98,0±9,41	52,6	134,1±5,66	51,7
	Эфиопия	175,0±11,51	36,0	201,9±9,34	25,3	113,3±7,23	35,0	95,1±10,79	62,1	61,1±6,07	54,4	131,0±4,95	46,3
	Азербайджан	120,9±8,80	39,9	203,6±8,39	22,6	99,8±9,41	51,6	117,3±9,40	43,9	100,3±10,18	55,6	128,4±5,16	49,2
	Σ	149,8±4,45	36,4	188,2±3,80	24,7	108,4±3,87	43,7	115,9±5,18	54,7	89,4±4,11	56,4	130,3±2,31	48,5
МТС	СА	2064,9±87,03	23,1	2870,2±70,73	13,5	2381,2±86,39	19,9	2328,8±100,09	23,7	2062,1±72,25	19,2	2341,4±44,32	23,2

	Египет	2176,7±151,06	38,0	3038,3±58,62	10,6	2730,4±126,29	25,3	3244,6±92,76	15,7	2192,9±123,52	30,9	2676,6±61,92	28,3
	Сирия	2336,6±125,01	29,3	3139,7±60,17	10,5	2509,5±70,48	15,4	2148,3±82,92	21,1	1889,2±72,86	21,1	2404,7±51,07	26,0
	Эфиопия	2628,9±85,14	17,7	2811,9±97,94	19,1	2792,6±62,80	12,3	2089,7±82,97	21,7	2063,8±72,42	19,2	2477,4±45,02	22,3
	Азербайджан	2476,9±92,80	20,5	3740,2±73,75	10,8	3240,5±140,77	23,8	2586,9±93,99	19,9	2629,9±109,72	22,8	2934,9±60,79	25,4
	∑	23376,8±51,80	27,1	3120,1±42,33	16,6	2730,8±51,12	22,9	2479,7±52,86	26,1	2167,6±45,80	25,9	2567,0±24,99	26,7
МІР	СА	1144,6±185,45	88,7	1067,0±99,68	51,2	1201,4±159,35	72,6	423,4±76,02	98,4	334,1±31,07	50,9	834,1±62,62	92,0
	Египет	1617,3±177,15	60,0	1023,0±138,97	74,4	1002,0±123,92	67,7	1253,1±128,45	56,1	388,5±39,98	56,4	1056,8±65,99	76,5
	Сирия	1723,6±181,56	57,7	1393,8±162,42	63,8	1215,6±131,20	59,1	751,3±92,78	67,6	317,5±37,26	64,3	1080,3±70,76	80,2
	Эфиопия	2312,5±292,54	69,3	1305,5±139,54	58,5	794,6±95,21	65,6	857,8±118,00	75,3	386,9±65,87	93,2	1131,5±89,79	97,2
	Азербайджан	799,4±85,49	58,6	805,6±87,23	59,3	799,4±82,05	56,2	404,8±55,40	75,0	425,9±42,89	55,2	647,0±35,70	67,6
∑	1519,5±96,21	77,6	1119,0±59,29	64,9	1002,6±55,67	68,0	738,1±50,21	83,3	370,6±20,12	66,5	949,9±30,73	88,6	
МСР	СА	790,4±130,61	90,5	747,3±68,04	49,9	833,5±109,87	72,2	289,1±52,59	99,6	235,5±23,06	53,6	579,2±43,57	92,1
	Египет	938,7±118,33	69,0	715,0±96,98	74,3	685,4±89,14	71,2	863,4±89,71	56,9	241,8±29,77	67,4	688,9±44,30	78,8
	Сирия	1028,7±129,29	68,8	954,5±107,09	61,5	842,7±91,73	59,6	499,9±63,10	69,1	202,4±21,78	58,9	705,6±47,36	82,2
	Эфиопия	1600,9±218,88	74,9	853,3±94,87	60,9	566,7±68,62	66,3	581,9±81,40	76,6	266,4±43,80	90,1	773,9±64,11	101,5
	Азербайджан	475,5±48,16	55,5	574,7±56,92	54,2	596,6±59,34	54,5	262,9±33,61	70,0	283,9±29,63	57,2	438,7±23,78	66,4
∑	966,9±68,75	87,1	769,0±39,75	63,3	705,0±38,94	67,7	499,4±34,63	84,9	246,0±13,70	68,2	637,2±21,15	90,9	
ЧПБП	СА	7,8±1,04	72,9	5,7±0,59	56,1	8,5±0,86	55,5	2,4±0,43	98,1	3,5±0,25	39,2	5,6±0,36	79,5
	Египет	10,4±1,13	59,8	4,0±0,48	66,4	6,9±0,77	61,5	5,6±0,39	38,3	3,6±0,31	47,5	6,1±0,36	73,2
	Сирия	9,2±1,03	61,4	6,0±0,81	74,1	7,8±0,69	48,8	4,5±0,56	68,0	3,2±0,20	33,2	6,1±0,36	72,1
	Эфиопия	10,9±1,28	64,2	6,0±0,73	67,4	5,1±0,57	61,7	3,8±0,45	64,3	2,9±0,37	69,9	5,8±0,40	86,0
	Азербайджан	5,1±0,68	73,6	2,1±0,29	76,4	4,4±0,42	53,3	2,3±0,40	98,3	3,3±0,37	60,2	3,4±0,22	79,3
∑	8,7±0,49	69,8	4,8±0,30	76,5	6,5±0,33	61,4	3,7±0,23	73,9	3,3±0,14	50,5	5,4±0,16	81,0	
Re	СА	0,557±0,0195	19,2	0,619±0,0095	8,5	0,620±0,0157	13,9	0,549±0,010	10,0	0,527±0,0178	18,5	0,574±0,0074	15,7
	Египет	0,493±0,0150	16,7	0,615±0,0103	9,2	0,546±0,0127	12,7	0,537±0,012	12,7	0,439±0,0222	27,7	0,526±0,0082	19,1
	Сирия	0,578±0,0187	17,8	0,564±0,0101	9,8	0,573±0,0131	12,5	0,496±0,012	13,1	0,395±0,0224	31,0	0,521±0,0090	21,3
	Эфиопия	0,630±0,0122	10,6	0,561±0,0119	11,6	0,669±0,0109	8,9	0,578±0,011	10,5	0,432±0,0189	24,0	0,574±0,0089	18,9
	Азербайджан	0,576±0,0146	14,0	0,572±0,0159	15,2	0,669±0,0078	6,4	0,597±0,010	8,8	0,487±0,0179	20,1	0,580±0,0077	16,3
∑	0,567±0,080	17,4	0,586±0,0056	11,7	0,616±0,0068	13,5	0,552±0,0057	12,6	0,456±0,0096	25,7	0,555±0,0038	18,8	

Средние значения признаков вегетативных органов *N. sativa* (n=30)

Признаки	Образцы	100 м		1100 м		1650 м		1750 м		1950 м		Σ	
		X±S \bar{x}	CV, %										
MP	СА	2140,2±314,18	80,5	1816,7±166,60	50,9	2000,5±223,77	64,7	815,6±131,08	88,0	697,4±62,27	52,0	1459,4±100,69	84,5
	Египет	3547,4±332,40	51,3	1726,7±236,08	72,3	1952,2±217,18	60,9	2416,9±203,18	46,0	954,0±67,91	39,0	2131,6±122,31	70,3
	Сирия	3290,5±333,72	55,9	2574,5±285,10	60,7	2239,5±228,11	55,8	1553,4±174,67	61,6	873,3±77,59	48,7	2102,3±124,64	72,6
	Эфиопия	3811,3±457,86	65,8	2454,3±248,77	55,5	1266,1±147,90	64,0	1525,9±202,60	72,7	890,9±126,37	77,8	1989,4±144,92	89,2
	Азербайджан	1540,9±171,35	61,0	1474,7±159,93	59,5	1275,9±136,51	58,6	915,6±132,54	79,3	953,8±96,31	56,7	1226,7±66,11	66,0
	Σ	2861,4±164,01	70,2	2016,3±105,03	63,8	1725,9±91,68	65,1	1434,8±89,14	76,1	860,4±40,29	57,4	1781,9±52,99	81,4
МП	СА	1970,7±294,38	81,8	1722,9±156,68	49,8	1892,0±222,92	64,5	765,5±125,57	89,8	630,5±52,76	45,8	1396,1±96,03	84,2
	Египет	3249,3±310,38	52,3	1633,1±229,99	75,0	1833,9±208,25	62,2	2279,1±194,27	46,7	868,0±65,17	41,1	1982,0±115,00	71,1
	Сирия	3033,7±309,03	56,2	2458,7±275,85	61,4	2108,1±219,94	57,1	1466,0±166,82	62,3	801,3±74,72	51,1	1969,6±117,67	73,2
	Эфиопия	3601,6±443,50	67,4	2331,7±239,0	56,2	1197,0±163,54	83,4	1442,4±193,83	73,6	825,6±120,12	79,7	1855,1±140,76	92,9
	Азербайджан	1408,7±161,14	62,7	1398,8±152,13	59,6	1216,7±141,29	64,7	802,0±116,35	79,5	891,3±91,96	56,5	1143,4±62,23	66,7
	Σ	2648,8±155,15	71,7	1918,2±101,06	64,5	1649,5±88,82	65,9	1351,0±84,88	77,0	803,2±37,93	57,8	1669,2±50,39	82,7
МС	СА	700,5±107,88	84,3	393,8±37,46	52,1	487,3±54,57	61,3	256,3±42,66	91,2	174,8±15,42	48,3	402,5±30,51	92,8
	Египет	1476,3±140,62	52,2	407,2±51,71	69,6	587,1±67,32	62,8	754,6±58,00	42,1	348,1±28,50	44,8	714,7±48,19	82,6
	Сирия	1081,2±136,87	69,3	586,8±61,83	57,7	640,2±73,28	62,7	535,4±60,79	62,2	301,3±30,17	54,8	629,0±41,22	80,3
	Эфиопия	948,1±106,30	61,4	545,8±58,76	59,0	272,4±34,86	70,1	441,2±56,66	70,3	242,9±33,11	74,7	490,1±34,98	87,4
	Азербайджан	512,7±75,69	80,9	251,8±29,49	64,1	270,5±33,03	66,9	207,6±32,83	86,6	255,1±29,37	63,1	299,5±21,31	87,1
	Σ	943,8±57,88	75,1	437,1±23,91	67,0	451,5±27,43	74,4	439,0±27,85	77,7	264,4±13,24	61,3	507,2±17,14	92,6
МЛ	СА	125,6±15,86	69,1	262,1±28,32	59,2	203,3±22,17	59,7	85,9±12,64	80,7	121,6±12,34	55,6	159,7±9,99	76,6
	Египет	155,7±22,09	77,7	202,9±35,34	95,4	244,8±26,55	59,4	271,4±29,47	59,5	131,4±11,16	46,5	201,3±12,34	75,1
	Сирия	228,9±28,68	68,6	478,0±62,87	72,1	252,3±27,26	59,2	179,3±19,29	58,9	182,5±19,59	58,8	264,2±18,06	83,7
	Эфиопия	341,0±56,5	90,8	480,3±59,96	65,0	130,0±16,04	67,6	143,4±21,65	82,7	195,8±24,28	67,9	258,1±20,55	97,5
	Азербайджан	96,6±10,19	57,8	341,4±42,59	68,3	146,8±19,31	72,0	112,3±19,80	96,5	210,3±27,48	71,6	181,5±13,67	92,3
	Σ	189,6±15,51	100,2	352,9±22,69	78,7	195,4±10,80	67,7	158,4±10,77	83,2	168,3±9,30	67,7	212,9±7,04	90,5
МК	СА	169,5±21,21	68,5	93,8±7,69	44,9	108,5±11,88	60,0	50,1±5,91	64,7	66,9±5,08	41,6	97,7±6,25	78,4
	Египет	298,1±23,94	44,0	93,6±8,39	49,1	118,3±10,51	48,7	137,8±9,61	38,2	86,0±5,39	34,3	146,8±8,65	72,2
	Сирия	256,8±26,10	55,7	115,9±10,73	50,7	131,4±10,47	43,7	87,4±8,68	54,4	72,0±5,53	42,1	132,7±8,26	76,2
	Эфиопия	209,7±17,46	45,6	122,7±11,00	49,1	69,1±7,31	58,0	83,8±9,14	59,8	65,3±6,62	55,5	110,1±6,56	73,0
	Азербайджан	132,2±11,83	49,0	75,9±8,04	58,1	59,2±5,56	51,4	60,3±9,25	84,0	62,5±5,13	44,9	78,0±4,32	67,9
	Σ	213,3±10,36	59,5	100,4±4,32	52,7	97,3±4,76	60,0	83,9±4,55	66,4	70,5±2,55	44,3	113,1±3,24	78,5
ТК	СА	2,8±0,13	26,1	2,1±0,07	17,9	2,1±0,08	20,9	1,7±0,08	25,1	1,8±0,06	20,3	2,1±0,05	29,6

Признаки	Образцы	100 м		1100 м		1650 м		1750 м		1950 м		Σ	
		X±S \bar{x}	CV, %	X±S \bar{x}	CV, %	X±S \bar{x}	CV, %	X±S \bar{x}	CV, %	X±S \bar{x}	CV, %	X±S \bar{x}	CV, %
	Египет	3,6±0,13	44,0	2,0±0,07	18,7	2,3±0,08	19,2	2,6±0,09	18,1	2,0±0,06	15,6	2,5±0,06	31,0
	Сирия	3,5±0,16	25,7	2,2±0,08	20,2	2,2±0,07	17,8	2,2±0,10	24,8	1,9±0,06	18,5	2,4±0,06	32,7
	Эфиопия	2,9±0,10	19,2	2,2±0,10	24,2	1,7±0,08	25,1	2,2±0,09	21,1	1,8±0,08	24,7	2,2±0,05	30,0
	Азербайджан	2,6±0,13	28,2	1,8±0,08	23,2	1,6±0,07	22,4	1,8±0,10	30,2	1,8±0,08	24,0	1,9±0,05	31,7
	Σ	3,1±0,07	26,7	2,0±0,04	22,0	2,0±0,04	24,3	2,1±0,05	27,6	1,9±0,03	21,0	2,2±0,03	32,4
	ТС	СА	2,6±0,13	27,1	2,0±0,06	16,1	1,8±0,07	22,3	1,6±0,08	26,6	1,6±0,06	20,2	1,9±0,05
	Египет	3,3±0,12	20,2	1,9±0,07	20,3	2,1±0,07	19,3	2,5±0,10	22,1	1,8±0,05	13,9	2,3±0,06	31,2
	Сирия	3,2±0,15	26,3	2,1±0,08	21,1	2,1±0,07	19,6	2,1±0,08	19,9	1,8±0,07	22,1	2,3±0,06	31,8
	Эфиопия	2,8±0,12	23,7	2,1±0,08	21,7	1,6±0,07	24,6	2,1±0,09	23,5	1,6±0,08	26,2	2,1±0,05	32,3
	Азербайджан	2,3±0,13	29,6	1,7±0,06	19,1	1,5±0,06	21,2	1,7±0,11	36,3	1,7±0,07	23,3	1,8±0,05	31,6
	Σ	2,9±0,07	28,0	2,0±0,03	21,2	1,8±0,04	24,9	2,0±0,05	29,8	1,7±0,03	21,7	2,1±0,03	33,1
	ВР	СА	360,3±12,73	19,3	373,3±7,79	11,4	333,7±11,53	18,9	342,2±15,01	24,0	301,9±9,49	17,2	342,3±5,49
	Египет	545,7±19,26	19,3	441,6±9,84	12,2	408,2±12,95	17,4	453,8±7,19	8,7	394,6±10,77	14,9	448,8±7,08	19,3
	Сирия	483,3±23,81	27,0	478,7±11,22	12,8	396,4±10,38	14,3	458,6±15,45	18,5	358,7±10,54	16,1	435,1±7,81	
	Эфиопия	446,4±10,81	13,3	424,6±11,22	14,5	298,9±12,61	23,1	399,6±9,41	12,9	349,0±13,00	20,4	383,7±6,69	21,4
	Азербайджан	352,3±11,39	17,7	342,1±9,55	15,3	306,2±10,56	18,9	309,9±12,02	21,2	342,9±8,77	14,0	330,7±4,89	18,1
	Σ	437,6±9,42	26,4	412,0±5,95	17,7	348,7±6,35	22,3	392,8±7,26	22,6	349,4±5,28	18,5	388,1±3,37	23,8
	ДП	СА	260,2±10,84	22,8	232,0±4,60	10,9	179,7±5,20	15,8	261,6±12,97	27,2	186,8±7,69	22,5	224,0±4,85
	Египет	411,1±15,16	20,2	292,4±7,29	13,7	270,0±10,33	21,0	321,6±8,07	13,7	279,9±8,96	17,5	315,0±6,19	24,1
	Сирия	335,9±17,01	26,2	325,1±8,76	14,8	254,2±9,89	21,3	349,8±13,78	21,6	238,3±8,91	20,5	304,7±6,68	26,9
	Эфиопия	301,6±8,04	14,6	285,9±7,63	14,6	173,4±6,59	20,8	273,1±6,73	13,5	216,2±7,06	17,9	250,0±5,06	24,8
	Азербайджан	250,8±7,31	16,0	216,5±4,86	12,3	181,6±8,92	26,9	224,9±8,52	20,8	211,8±6,99	18,1	217,1±3,76	21,2
	Σ	315,9±7,34	28,4	270,4±4,47	20,2	211,8±5,03	29,1	286,2±5,85	25,1	226,6±4,35	23,5	262,2±2,83	29,6
	ДС	СА	240,2±9,78	24,1	212,6±4,46	11,4	161,3±4,71	15,9	243,2±13,82	31,1	170,6±6,95	23,2	200,9±4,66
	Египет	390,4±15,04	21,2	272,2±7,10	14,3	249,3±9,61	21,1	300,0±7,35	13,4	261,3±8,90	18,6	294,8±6,03	25,1
	Сирия	314,1±16,75	27,3	305,0±8,29	14,9	235,0±9,46	22,0	328,4±12,97	21,6	223,7±8,56	21,0	285,6±6,44	27,6
	Эфиопия	280,2±8,04	15,7	266,3±6,98	14,3	155,3±6,33	22,3	252,5±6,59	14,3	198,7±6,15	17,7	229,2±4,97	26,6
	Азербайджан	231,6±7,68	18,5	197,2±4,08	11,2	164,2±8,40	28,0	197,0±7,53	20,9	194,0±6,82	19,3	196,2±3,52	22,0
	Σ	291,1±7,48	31,5	251,5±4,27	20,8	193,1±4,82	30,6	264,2±5,84	27,1	206,8±4,33	25,6	241,3±2,78	31,6
	ДВМУ	СА	51,9±2,59	27,4	60,7±1,60	14,5	54,9±1,86	18,5	59,5±2,51	23,1	43,8±1,66	20,8	54,2±1,05
	Египет	63,1±2,87	24,9	68,4±2,32	18,6	63,1±2,45	21,2	67,5±3,10	25,2	63,2±1,79	15,5	65,0±1,14	21,5
	Сирия	66,2±3,39	28,0	70,9±2,30	17,8	65,3±2,86	24,0	66,0±3,34	27,8	57,9±3,56	33,6	65,3±1,42	26,7
	Эфиопия	56,1±2,31	22,5	76,1±2,10	15,1	50,7±2,30	24,8	62,5±2,74	24,0	56,3±2,44	23,7	60,4±1,27	25,8
	Азербайджан	43,6±2,30	28,9	50,9±2,57	27,7	50,0±2,40	26,3	57,8±2,59	24,6	58,0±3,18	30,0	52,1±1,24	29,2

Признаки	Образцы	100 м		1100 м		1650 м		1750 м		1950 м		Σ	
		$X \pm S \bar{x}$	CV, %										
	Σ	56,2±1,37	29,9	65,4±1,21	22,7	56,8±1,18	25,4	62,7±1,30	25,5	55,8±1,28	28,0	59,4±0,58	26,9
ДК	СА	98,4±4,32	24,0	103,3±4,66	24,7	101,9±5,21	28,0	70,9±2,95	22,8	114,4±3,48	16,6	97,8±2,20	27,6
	Египет	98,8±4,86	26,9	116,6±6,05	28,4	96,6±5,16	29,3	106,0±3,22	16,6	100,1±4,27	23,3	103,6±2,20	26,0
	Сирия	98,7±5,51	30,6	112,1±4,69	22,9	104,1±3,48	18,3	89,5±4,01	24,6	94,2±5,22	30,3	99,7±2,15	26,4
	Эфиопия	114,3±5,51	26,4	100,3±3,68	20,1	95,8±5,38	30,8	95,9±4,12	23,5	116,7±5,32	25,0	104,6±2,27	26,6
	Азербайджан	96,6±4,98	28,2	109,3±4,24	21,2	90,7±3,76	22,7	76,9±4,32	30,8	103,9±4,99	26,3	95,5±2,18	28,0
	Σ	101,4±2,29	27,7	108,3±2,14	24,2	97,8±2,10	26,2	87,8±1,96	27,3	105,9±2,19	25,3	100,2±0,99	27,0
ЧБК	СА	6,0±0,34	30,9	6,5±0,49	41,4	6,5±0,43	36,1	4,8±0,33	37,3	4,8±0,27	30,3	5,7±0,18	38,2
	Египет	6,0±0,48	43,8	6,4±0,48	41,0	5,1±0,32	33,9	7,4±0,41	30,6	5,3±,25	26,2	6,0±0,19	38,1
	Сирия	5,1±0,36	38,9	5,6±0,50	48,6	6,6±0,34	27,8	6,4±0,39	33,7	5,1±0,30	32,7	5,8±0,18	37,7
	Эфиопия	6,5±0,36	30,5	5,7±0,47	45,5	5,2±0,32	33,7	5,5±0,34	34,2	5,1±0,45	47,9	5,6±0,18	39,0
	Азербайджан	3,9±0,27	38,3	5,1±,41	44,6	3,7±0,25	36,8	5,1±0,36	39,5	4,5±0,29	35,4	4,4±0,15	41,4
	Σ	5,5±0,18	39,9	5,9±0,21	44,5	5,4±0,17	39,0	5,8±0,18	37,9	5,0±0,14	35,3	5,5±0,08	40,0
ЧМУ	СА	10,7±0,50	25,8	10,2±0,19	10,4	8,9±0,29	17,8	10,0±0,39	21,3	8,6±0,23	14,5	9,7±0,16	20,7
	Египет	13,8±0,47	18,4	10,6±0,20	10,3	9,7±0,36	20,5	11,6±0,26	12,5	10,6±0,35	18,4	11,3±0,19	20,7
	Сирия	11,8±0,36	16,6	11,4±0,33	15,7	9,3±0,26	15,2	12,3±0,38	17,0	9,6±0,28	16,0	10,9±0,17	19,5
	Эфиопия	12,2±0,36	15,9	10,4±0,23	12,0	8,3±0,31	20,3	11,5±0,31	14,8	8,4±0,29	19,0	10,2±0,19	22,4
	Азербайджан	10,4±0,31	16,3	9,1±0,21	12,7	8,2±0,24	16,1	9,5±0,34	20,0	8,3±0,24	16,2	9,1±0,14	18,7
	Σ	11,8±0,20	21,2	10,4±0,12	14,4	8,9±0,14	19,1	11,0±0,17	19,4	9,1±0,14	19,5	10,2±0,08	21,9
МП/МК	СА	11,8±0,75	34,8	18,7±0,70	20,6	18,2±1,47	44,4	13,9±0,84	33,0	10,1±0,59	32,1	14,5±0,49	41,8
	Египет	10,7±0,37	18,7	16,9±1,03	33,5	15,3±0,90	32,4	16,3±0,57	19,1	10,2±0,55	29,7	13,9±0,40	35,0
	Сирия	12,1±0,48	21,7	21,1±0,89	23,2	15,9±0,88	30,3	16,5±0,84	28,1	11,7±0,85	39,8	15,5±0,45	35,9
	Эфиопия	16,6±1,09	36,1	18,8±0,81	23,5	17,4±0,80	25,1	16,5±0,73	24,1	11,8±0,66	30,6	16,2±0,41	31,3
	Азербайджан	10,6±0,69	35,6	18,9±0,79	22,9	20,1±0,89	24,2	13,5±0,77	31,2	14,0±0,77	30,0	15,4±0,45	35,8
	Σ	12,3±0,36	36,2	18,9±0,39	25,4	17,4±0,47	33,2	15,3±0,35	28,0	15,3±0,55	44,3	15,9±0,21	36,2
ДП/ДК	СА	2,8±0,16	32,1	2,4±0,12	28,5	1,9±0,08	24,5	3,8±0,25	36,3	1,6±0,06	20,0	2,5±0,09	45,5
	Египет	4,4±0,24	30,4	2,8±0,19	36,7	3,0±0,19	34,5	3,1±0,10	17,5	3,0±0,17	31,3	3,2±0,09	35,6
	Сирия	3,8±0,25	35,0	3,0±0,11	20,5	2,6±0,20	41,6	4,0±0,17	23,3	2,8±0,21	40,9	3,2±0,10	36,6
	Эфиопия	2,8±0,14	28,1	2,9±0,12	22,3	1,9±0,11	32,5	3,0±0,17	31,5	1,9±0,08	23,0	2,5±0,07	34,0
	Азербайджан	2,8±0,15	29,1	2,0±0,07	19,9	2,1±0,12	32,2	3,0±0,13	22,7	2,2±0,12	31,4	2,4±0,06	32,1
	Σ	3,3±0,10	37,8	2,6±0,06	30,0	2,3±0,07	39,8	3,4±0,08	30,3	2,3±0,07	39,5	2,8±0,04	39,5
СДМУ	СА	21,1±0,77	19,9	21,1±0,42	10,8	18,6±0,63	18,5	24,4±1,01	22,4	19,3±0,81	23,2	20,9±0,37	21,7
	Египет	28,1±0,56	10,9	25,6±0,45	9,6	26,0±0,72	15,3	26,1±0,83	17,4	25,0±0,54	11,8	26,2±0,29	13,7
	Сирия	28,2±0,97	18,8	26,8±0,54	11,1	25,3±0,80	17,4	26,8±0,79	16,1	23,5±0,90	21,1	26,1±0,38	18,0

Признаки	Образцы	100 м		1100 м		1650 м		1750 м		1950 м		Σ	
		$X \pm S_{\bar{x}}$	CV, %										
	Эфиопия	23,1±0,46	10,9	25,8±0,59	12,5	19,0±0,74	21,4	22,2±0,60	14,7	23,4±0,62	14,6	22,7±0,32	17,5
	Азербайджан	22,0±0,61	15,3	22,1±0,51	12,6	20,0±0,81	22,2	21,2±0,82	21,2	23,7±0,86	19,8	21,8±0,34	19,0
	Σ	24,5±0,40	19,8	24,3±0,29	14,6	21,8±0,42	23,6	24,2±0,40	20,4	19,2±0,56	36,0	22,8±0,20	24,4

Результаты корреляционного анализа между массой 1000 семян и генеративными признаками *N. sativa* (n=600)

Признаки	r_{xy}
Масса 1000 семян и Длина верхушечного плода	0,19*
Масса 1000 семян и Масса семян верхушечного плода	0,51*
Масса 1000 семян и Масса верхушечного плода	0,43*
Масса 1000 семян и Масса плодов на растении	0,19*
Масса 1000 семян и Масса семян на растении	0,23*
Масса 1000 семян и Число листовочек верхушечного плода	-
Масса 1000 семян и Число плодов на боковых ветвях	-
Масса 1000 семян и Число семян верхушечного плода	-

Примечание. r_{xy} – коэффициент корреляции между высотным градиентом и учтенным признаком; * - $P < 0,05$. Прочерк означает отсутствие достоверного влияния

Двухфакторный дисперсионный и регрессионный анализ признаков генеративных органов *N. sativa*

Признаки	A(4)	B(3)			
	$h^2, \%$	$h^2, \%$	$r^2, \%$	r_{xy}	$r^2/h^2 \times 100\%$
Длина верхушечного плода	1,5**	21,0***	14,5***	-0,38	69,0
Число листовочек верхушечного плода	2,8***	17,3***	9,8***	-0,31	56,6
Число семян верхушечного плода	5,0***	34,7***	24,3***	-0,49	70,0
Число плодов боковых побегов	5,5***	23,2***	12,7***	-0,36	54,7
Масса верхушечного плода	1,0**	47,6***	22,5***	-0,47	47,3
Масса семян верхушечного плода	0,6*	43,7***	14,8***	-0,38	33,9
Масса 1000 семян	11,9***	33,4***	-	-	-
Масса плодов на растении	4,1***	26,5***	18,0***	-0,42	67,9
Масса семян на растении	3,6***	23,1***	14,0***	-0,37	60,6

Примечание. А-образцы, В-высота над уровнем моря; h^2 – сила влияния фактора, %; r_{xy} – коэффициент корреляции между высотным градиентом и учтенным признаком; r^2 – коэффициент детерминации, %. В скобках указано число степеней свободы. * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$. Прочерк означает отсутствие существенного влияния

Двухфакторный дисперсионный и регрессионный анализы признаков
вегетативных органов *N. sativa*

Признаки	A(4)	B(3)			
	$h^2, \%$	$h^2, \%$	r_{xy}	$r^2, \%$	$r^2 / h^2 \times 100\%$
Масса растения	5,5***	26,8***	-0,45	20,4***	76,1
Масса побега	5,2***	25,6***	-0,44	18,9***	74,0
Масса стебля	8,5***	31,2***	-0,49	23,8***	76,4
Масса листьев	6,3***	16,1***	-	-	-
Масса корня	7,0***	40,1***	-0,56	31,3**	78,1
Толщина корня	6,2***	49,6***	-0,63	39,1**	78,8
Толщина стебля	7,1***	48,3***	-0,63	39,6**	82,0
Высота растения	25,7**	20,5**	-0,39	15,6***	75,9
Длина побега	28,9**	31,2**	-0,50	24,9***	79,7
Длина стебля	31,8**	29,2**	-0,48	23,1***	79,1
Длина верхушечного междоузлия	15,7***	7,4***	-	-	-
Длина корня	-	2,3**	-	-	-
Число боковых корней	8,0***	2,0**	-0,08	0,6*	29,7
Число междоузлий	12,5***	32,2***	-0,51	26,0***	80,7

Примечание. А- образцы, В- высота над уровнем моря; h^2 – сила влияния фактора, %; r_{xy} – коэффициент корреляции между высотной разницей и признаком; r^2 – коэффициент детерминации, %; В скобках указано число степеней свободы. * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$. Прочерк означает отсутствие существенного влияния фактора.

Коэффициент корреляции между массой семян на растении и некоторыми признаками (df=28)

Признаки	Экспозиция склона	Образцы					Σ (df=148)
		СА	Сирия	Египет	Эфиопия	Азербайджан	
Масса растения	С	0,88***	0,97***	0,96***	0,98***	0,97***	0,93***
	Ю	0,98***	0,94***	0,95***	0,99***	0,55**	0,94***
Масса верхушечного плода	С	0,45**	0,62***	-	0,51**	-	0,41***
	Ю	0,69***	-	-	-	0,66***	0,39***
Масса листьев	С	0,89***	0,73***	0,86***	0,82***	0,84***	0,80***
	Ю	0,68***	0,70***	0,59***	0,92***	-	0,73***
Масса корня	С	0,80***	0,71***	0,76***	0,84**	0,86***	0,76***
	Ю	0,87***	0,85***	0,86***	0,95***	0,48**	0,85***
Длина стебля	С	-	0,53***	-	0,80***	0,64***	0,36***
	Ю	0,46*	0,64***	-	0,62***	0,48**	0,50***
Длина корня	С	0,47**	-	0,38*	0,37*	-	0,34***
	Ю	-	0,47*	-	-	0,55**	0,44***
Длина верхушечного плода	С	-	0,62***	-	-	0,47**	0,30***
	Ю	-	0,34*	-	-	0,39*	0,26**
Число плодов боковых побегов	С	0,95***	0,88***	0,90***	0,91***	0,86***	0,90***
	Ю	0,86***	0,89***	0,75***	0,92***	0,65***	0,82***
Толщина корня	С	0,69***	0,46***	0,61***	0,68***	0,75***	0,60***
	Ю	0,71***	0,74***	0,74***	0,85***	0,59***	0,78***

Примечание: С- северная экспозиция склона * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$.

Прочерк означает отсутствие существенного влияния фактора.

Результаты трехфакторного дисперсионного анализа вегетативных признаков
N. sativa

Признаки	Факторы (h^2 , %)		
	Годы (2)	Высота (2)	Образцы (4)
Масса растения	11,3***	11,1***	1,9***
Масса побега	10,9***	10,7***	2,0***
Масса стебля	18,2***	10,6***	2,9***
Масса листьев	3,5***	15,7***	2,7***
Масса корня	18,6***	15,3***	2,7***
Масса побега/масса корня	2,6***	13,8***	2,5***
Толщина корня	14,5***	21,4***	4,2***
Толщина стебля	13,8***	19,4***	4,5***
Высота растения	28,9***	1,2***	8,0***
Длина побега	23,2***	2,2***	12,7***
Длина стебля	22,5***	2,3***	13,4***
Длина верхушечного междоузлия	19,6***	4,8***	6,3***
Длина корня	20,8***	0,3*	1,1***
Длина побега/длина корня	1,8***	1,2***	10,8***
Число боковых корней	19,5***	-	2,9***
Число междоузлий	13,6***	5,5***	9,3***
Средняя длина междоузлия	8,6***	7,4***	7,0***

Примечание. h^2 – сила влияния фактора, %; В скобках указано число степеней свободы. * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$. Прочерк означает отсутствие существенного влияния фактора.

Двухфакторный дисперсионный анализ признаков плодов и семян
N. sativa

Признаки	A (1)	B (2)			
	$h^2, \%$	$h^2, \%$	r_{xy}	$r^2, \%$	$r^2 / h^2 \times 100\%$
Длина верхушечного плода	14,4***	38,5***	-0,48	23,4***	60,8
Число листовочек верхушечного плода	14,7***	28,3***	-0,47	21,9***	77,4
Масса верхушечного плода	27,4***	49,3***	-0,62	38,0***	77,1
Масса семян верхушечного плода	28,4***	46,2***	-0,59	35,0***	75,7
Масса плодов на растении	38,7***	21,7***	-0,37	13,9***	64,0
Re	-	62,0***	-0,67	44,2***	71,3

Примечание. А-способ опыления, В-высота над уровне моря; h^2 – сила влияния фактора, %; r_{xy} – коэффициент корреляции между высотным градиентом и признаком; r^2 – коэффициент детерминации, %. В скобках указано число степеней свободы. * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$. Прочерк означает отсутствие существенного влияния фактора

Характеристика средних значений признаков вегетативных органов
N. sativa в зависимости от способа опыления (n=30)

Признаки	Способ опыления	100 м. над ур. м.		1100 м. над ур. м.		1950 м. над ур. м.	
		$X \pm S_{\bar{x}}$	CV, %	$X \pm S_{\bar{x}}$	CV, %	$X \pm S_{\bar{x}}$	CV, %
Масса растения	с/о	474,7±42,89	49,5	216,6±16,15	40,8	118,4±5,92	27,4
	п/о	2042,4±222,33	59,6	1723,3±174,52	55,5	245,2±23,71	53,0
Масса побега	с/о	439,0±40,84	51,0	199,1±15,65	43,1	106,1±6,00	31,0
	п/о	1944,9±215,04	60,6	1626,9±168,33	56,7	227,0±22,76	54,9
Масса стебля	с/о	103,4±12,85	68,0	49,3±4,29	47,6	43,7±3,15	39,5
	п/о	439,5±47,85	59,6	342,2±34,55	55,3	91,3±8,83	53,0
Масса листьев	с/о	30,3±2,84	51,3	23,8±1,87	43,1	15,9±1,16	39,9
	п/о	217,3±28,13	70,9	219,2±29,19	72,9	19,6±1,83	51,0
Масса корня	с/о	35,7±2,77	42,5	17,5±1,12	35,0	12,3±1,05	46,9
	п/о	97,5±7,94	44,6	99,4±7,89	43,5	18,3±1,74	52,3
Толщина корня	с/о	1,6±0,06	22,6	1,0±0,03	15,5	1,0±0,04	19,3
	п/о	2,1±0,08	19,8	2,3±0,08	20,1	1,2±0,04	19,6
Толщина стебля	с/о	1,5±0,05	18,1	1,0±0,03	19,3	0,9±0,04	21,8
	п/о	2,1±0,07	18,4	2,1±0,09	22,0	1,1±0,04	18,9
Высота растения	с/о	277,4±5,07	10,0	239,7±4,46	10,2	241,3±4,84	11,0
	п/о	364,9±8,60	12,9	307,4±8,18	14,6	281,3±6,45	12,6
Длина побега	с/о	197,4±4,07	11,3	168,1±3,07	10,0	174,4±4,53	14,2
	п/о	249,5±5,29	11,6	200,8±4,60	12,5	186,5±5,13	15,1
Длина стебля	с/о	179,3±3,98	12,2	149,9±3,01	11,0	158,5±4,51	15,6
	п/о	228,7±5,11	12,2	179,5±4,48	13,7	169,5±4,89	15,8
Длина верхушечного междоузлия	с/о	28,4±1,47	28,4	35,0±1,69	26,5	22,8±1,28	30,7
	п/о	53,8±2,32	23,7	40,9±1,42	19,0	31,3±1,27	22,2
Длина корня	с/о	81,1±2,88	19,5	71,9±2,54	19,3	66,0±2,48	20,6
	п/о	97,5±4,94	27,7	95,9±5,11	29,2	74,8±3,80	27,8
Число боковых корней	с/о	4,7±0,29	33,9	4,7±0,29	33,5	5,3±0,35	36,3
	п/о	7,0±0,44	33,9	5,8±0,32	30,4	5,6±0,34	33,7
Число междоузлий	с/о	10,3±0,17	8,9	8,5±0,18	11,5	9,8±0,20	11,4
	п/о	9,8±0,24	13,1	11,1±0,26	13,0	10,9±0,28	14,1

Двухфакторный дисперсионный и регрессионный анализы по весовым, размерным и числовым признакам *N. sativa*

Признаки	A(1)	B(2)		
	$h^2, \%$	$h^2, \%$	r_{xy}	$r^2, \%$
Масса растения	40,8***	20,4***	-0,36	13,2***
Масса побега	40,6***	20,1***	-0,36	12,8***
Масса стебля	43,6***	15,5***	-0,30	8,9**
Масса листьев	37,4***	16,0***	-0,33	10,9***
Масса корня	42,1***	25,8***	-0,46	21,4***
Толщина корня	40,4***	32,6***	-0,56	31,1***
Толщина стебля	42,4***	32,0***	-0,55	30,4***
Высота растения	49,5***	10,1***	-0,22	4,8**
Длина побега	31,6***	11,9***	-0,21	4,5**
Длина стебля	30,0***	10,0***	-0,17	2,9*
Длина верхушечного междоузлия	35,8***	30,4***	-0,21	4,5**
Длина корня	19,9***	12,9***	-0,31	9,5***
Число боковых корней	17,2***	-	-0,05	-
Число междоузлий	20,2***	23,9***	-0,12	-

Примечание. А-способ опыления, В- высотный градиент; h^2 – сила влияния фактора, %; r_{xy} – коэффициент корреляции между высотным градиентом и признаком; r^2 – коэффициент детерминации, %. В скобках указано число степеней свободы. * - $P < 0,05$; ** - $P < 0,01$; *** - $P < 0,001$. Прочерк означает отсутствие существенного влияния.

Результаты корреляционного анализа по признаку содержание
жирных кислот (в %)

Жирная кислота	Образцы	C16:0	C18:0	C18:1	C18:2
Пальмитиновая	СА		-	0,97	-0,98
	Египет		-	-	-
	Эфиопия		-0,99	0,99	-0,99
	Азербайджан		-	-0,99	0,99
Стеариновая	СА	-		-0,96	-
	Египет	-		-	-
	Эфиопия	-0,99		-0,99	0,99
	Азербайджан	-		-	-
Олеиновая	СА	0,97	-0,96		-
	Египет	-	-		-0,97
	Эфиопия	0,99	-0,99		-0,99
	Азербайджан	-0,99	-		
Линолевая	СА	-0,98	-		
	Египет	-		-0,97	
	Эфиопия	-0,99	0,99	-0,99	
	Азербайджан	0,98	-	-0,99	

Примечание: $p < 0,05$