

На правах рукописи



ГАБИБУЛЛАЕВА Лейла Ахмедовна

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

Специальность: 1.5.20 – Биологические ресурсы
(биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владикавказ – 2021

Работа выполнена в Лаборатории флоры и растительных ресурсов Горного ботанического сада – обособленного подразделения Дагестанского федерального исследовательского центра Российской академии наук (Гор БС ДФИЦ РАН).

Научный руководитель: **Хабибов Али Джалалудинович**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Горного ботанического сада - обособленного подразделения Дагестанского федерального исследовательского центра РАН, г. Махачкала

Официальные оппоненты: **Ишбирдин Айрат Римович**, доктор биологических наук, профессор, профессор кафедры экологии и безопасности жизнедеятельности ФГБОУ ВО «Башкирский государственный университет», г. Уфа

Маланкина Елена Львовна, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, профессор кафедры овощеводства ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет-МСХА имени К.А. Тимирязева», г. Москва

Ведущая организация: ФГБУН «Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад - Национальный научный центр РАН», г. Ялта

Защита диссертации состоится **24 декабря 2021 г.** в 10 часов на заседании диссертационного совета **35.2.009.01** при ФГБОУ ВО «Горский государственный аграрный университет» по адресу: 362040, г. Владикавказ, ул. Кирова, д.37, Горский ГАУ, зал заседаний Ученого совета.

E-mail: ggaubiores@mail.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке ФГБОУ ВО «Горский государственный аграрный университет» и на официальном сайте www.gorskigau.com.

Текст объявления о защите диссертации и автореферат диссертации отправлены для размещения на сайте Высшей аттестационной комиссии при Минобрнауки России: <http://vak3.ed.gov.ru>, 23 октября 2021 г.

Автореферат разослан « » ноября 2021 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук, доцент

Гревцова Светлана Алексеевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Интерес к лекарственным средствам растительного происхождения возрастает, несмотря на значительные успехи в области синтеза эффективных лекарственных препаратов, расширяется и видовой состав возделываемых лекарственных растений, в том числе жирно-масличных видов. В России под посевами масличных культур занято 10,1% посевных площадей, однако ее доля в мировом производстве масличного сырья составляет лишь 1,5% (Беликина, 2012). В настоящее время наиболее эффективным и устойчивым ресурсным потенциалом обладают масличные растения, которые возделываются в южных регионах России. 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 новых пряных культур. Особенностью природно-климатических условий Дагестана является высота над уровнем моря, которая наряду с другими факторами служит главным критерием определяющим отбор наиболее приспособленных генотипов (Жученко, 1988; Стрижова, Стрижов, 2009; Анатов, 2011). Внедрение в практику достижений науки дает возможность выявить роль отдельных признаков у культивируемых растений в определении уровня и стабильности урожайности, позволяя тем самым создавать модели оптимальных агроэкоотипов, которые в наибольшей степени будут отвечать требованиям современного земледелия и потребуются производству.

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 и задачи исследования. Целью настоящей работы явились комплексный анализ влияния экологических факторов высотного градиента на биологические особенности и оценка ресурсного потенциала *N. sativa* в условиях Дагестана.

Для достижения поставленной цели были сформулированы 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 года выращивания на изменчивость морфологических параметров *N. sativa*.

4. Изучить особенности цветения и опыления *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 *N. sativa* различного эколого-географического происхождения на разных высотных уровнях произрастания (ресурсный аспект).

Научная новизна. 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 жирно-кислотный состав семян у образцов различного происхождения и его зависимость от признаков, определяющих их общую биопродуктивность.

Практическая значимость работы. 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 могут обеспечить возможность прогнозирования стабильного урожая масличного сырья местного производства и подбора мест выращивания. Методические подходы и практические результаты могут быть использованы в учебных заведениях при чтении лекций по ботанике, селекции и семеноводству.

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 проводились лично автором.

Методология и методы исследований. Экспериментальные исследования 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 и достоверны по существу.

Основные научные положения диссертации, 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.

Степень достоверности результатов. Научные положения, результаты и выводы, приведенные в диссертационной работе достоверны, так как базируются на анализе большого экспериментального материала, корректном использовании апробированных методов биологических и химических исследований, а также математической статистики.

Апробация работы. Материалы работы были представлены на семинарах научных сотрудников Лаборатории флоры и растительных ресурсов растений и обсуждались на расширенных заседаниях ученого совета Горного ботанического сада ДФИЦ РАН (2009-2015 гг.). Результаты диссертационной работы были 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 результатов диссертационного исследования. Основные результаты, выводы и положения диссертации опубликованы в 23 печатных работах, в том числе 7 в журналах, рекомендованных ВАК РФ, 1 публикация в издании *Scopus*.

Объем и структура диссертации Диссертационная работа изложена на 162 страницах, содержит 25 таблиц, 33 рисунка, 16 приложений. Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения, приложений. Список литературы включает 191 источник, из них 59 иностранных автора

Благодарности. Автор выражает благодарность научному руководителю к.б.н. Хабибову А.Д. Автор признателен за поддержку и консультации в работе д.б.н., профессору Асадулаеву З.М.; к.б.н. Анатову Д.М.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во введении обоснована актуальность темы диссертации, сформулированы цель и задачи исследований, отражены научная новизна и практическая значимость исследования.

В главе 1 «Биология, экология и ресурсный потенциал рода *Nigella* L. (литературный обзор) приведен анализ научной литературы по изучению изменчивости морфологических признаков растений при интродукции, освещены вопросы в области экологии, биологии, систематики рода *Nigella* L., представлены материалы по морфологической характеристике, ареалу, химическому составу *N. sativa*.

В главе 2. «Условия, материал и методики проведения исследований» приводится общая характеристика почвенно-климатических условий районов проведения исследований (пос. Ленинкент -100 м, сел. Цудахар- 1100 м, Гунибское плато- 1650, 1750 и 1950 м над ур. моря) за период с 2009 по 2011 гг.

Материалом для изучения служили образцы семян *N. sativa*, полученные из стран Ближнего Востока, Северо-Восточной Африки и Закавказья: «Саудовская Аравия» (г. Аль-Касим), «Эфиопия» (г. Аксум), «Сирия» (г. Думайр), «Египет» (г. Гиза), «Азербайджан» (г. Келлар). Предварительный учет и статистический анализ показателей признака «масса 1000 семян» по результатам многомерного шкалирования выявил дифференциацию образцов, по которой исходные образцы были разделены на три группы: крупно-, средне-, и мелкосемянные. К крупным отнесены семена с массой от 2900 до 3600 мг, к мелким - семена с массой от 2000 до 2300 мг, третья группа занимала промежуточное положение, с массой от 2300 до 2900 мг. При этом к «мелкосемянным» отнесен образец из Азербайджана, а к «крупносемянным» – образец из Сирии.

Полевые исследования проводили по общепринятым методам (Доспехов, 1979), а также по специальным руководствам (Tonçerî et al., 2004; Khaled et al., 2007; Abdolrahimi et al., 2012). Фенологические наблюдения проводили по общепринятой для интродуцентов методике (Бейдеман, 1954; 1974; Методические указания по семеноведению интродуцентов, 1980). Для оценки репродуктивных особенностей рассчитывали коэффициент семенификации, отражающий отношение реальной семенной продуктивности к потенциальной (Вайнагий, 1973, 1974). Антэкологические наблюдения проводили по методике А.Н. Пономарева (1960). Биометрические измерения проводили путем анализа 27 признаков у 30 зрелых генеративных особей *N. sativa* каждого варианта. Оценку экологической пластичности образцов *N. sativa* проводили с использованием методов описательной статистики, многомерного шкалирования, дисперсионного, регрессионного, дискриминантного, кластерного, корреляционного анализов с использованием общепринятых методов биометрии (Лакин, 1973) с помощью лицензионной системы обработки данных *Statistica* v. 5.5. Жирнокислотный состав семян *N. sativa* определяли методом газожидкостной хроматографии согласно ГОСТ Р 51486-99 в некоторой модификации (Dauksas et al., 2002).

Глава 3. Биологические особенности и семенная продуктивность *Nigella sativa* различного эколого-географического происхождения

Интродукционное испытание *N. sativa* в горных условиях Дагестана (1100 – 1950 м над уровнем моря) показало, что основным фактором, лимитирующим полевую всхожесть, является высотный уровень произрастания. Посев семян собственной репродукции может повысить общую всхожесть семян до 67,5% у некоторых образцов. В оптимальных условиях выращивания *N. sativa* посев семян собственной репродукции 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) (табл.1).

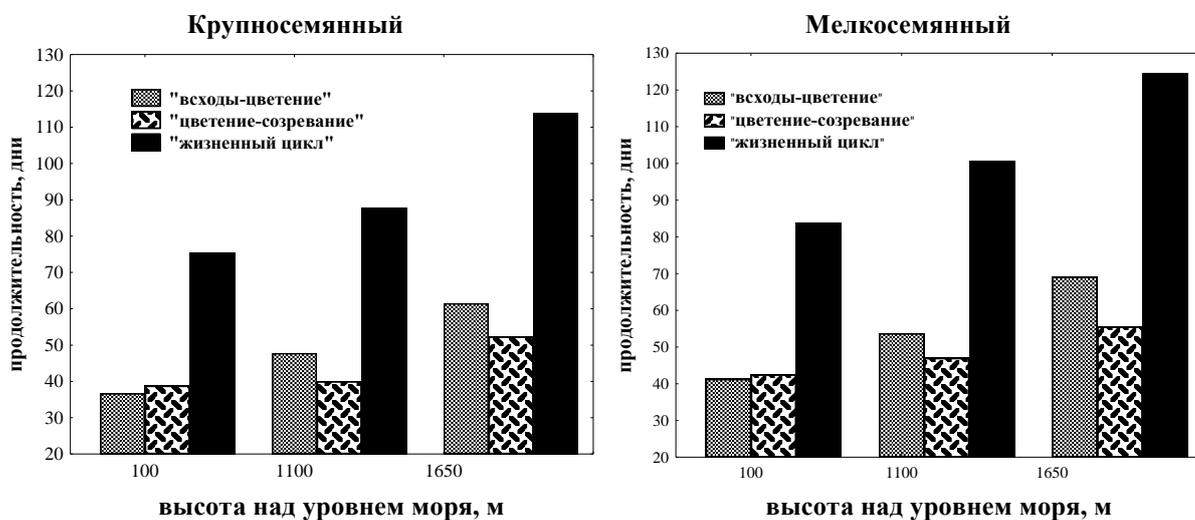
Таблица 1 – Всхожесть семян (%) образцов *N. sativa* первичной и собственной репродукции на разных высотных уровнях (2012 г.)

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: П- первичная репродукция; С- собственная репродукция.

По результатам фенологических исследований между образцами, различающимися по размерам семян, выявлены различия в продолжительности прохождения, как всего жизненного цикла, так и межфазных периодов на всех пунктах выращивания. Продолжительность жизненного цикла *N. sativa* увеличивается по мере возрастания высотного уровня участка возделывания. При этом у крупносемянной фракции она составляла 75, 88 и 114 дней, а у мелкосемянной - 84, 101 и 125 дней при выращивании на участках с высотой 100, 1100 и 1650 м соответственно. Общим для обоих образцов оказалось ускоренное прохождение фенологических фаз на низменности (100 м), и более продолжительное – в среднегорье (1650 м). Увеличение продолжительности жизненного цикла в большей степени определялось значительным удлинением периода «всходы-цветение» (рис. 1).

Рисунок 1 – Диаграмма средних значений по продолжительности межфазных периодов и жизненного цикла у образцов *N. sativa* вдоль высотного градиента



Результаты дисперсионного анализа выявили, что условия выращивания являются главным фактором, определяющим продолжительность межфазного периода «всходы-цветение» (сила влияния фактора 95,3 и 98,4%) и, как результат, всего жизненного цикла (сила влияния 83,2 и 93,0%). Зависимость продолжительности периода «цветение-созревание» была значительно ниже. Отмеченная закономерность подтверждается наличием сильной положительной корреляционной связи между высотой места произрастания и периодом «всходы-цветение» (0,94 и 0,96) в отличие от периода «цветение-созревание» (0,55 и 0,48). При оценке влияния условий года и происхождения образца отдельно на каждом участке произрастания выявлено, что влияние второго фактора сильнее всего проявляется на продолжительность периода «всходы-цветение», а первого фактора – на «цветение-созревание». Вероятней всего, наблюдающийся тренд влияния факторов обусловлен тем, что различия между образцами ослабевают на поздних стадиях развития при усилении влияния экологических факторов с возрастанием высоты над уровнем моря.

Проведенный анализ периодов развития образцов *N. sativa*, относящихся к разным эколого-географическим группам, свидетельствует о фенологических изменениях, связанных увеличением продолжительности жизненного цикла при посеве в более ранний срок. В ходе исследования было установлено, что чем позднее проводили посев, тем короче был период от посева до всходов. Продолжительность периода «посев-всходы» при позднем сроке посева составила 17 дней, при среднем сроке 30 дней, раннем – 37 дней, а полевая всхожесть 30,2%; 28,1%; 32,7% соответственно. Продолжительность вегетационного периода также уменьшалась и составила 126 дней – при раннем посеве, 113 дней - при среднем и 93 дня- при позднем сроке посева, и больше за счет сокращения фаз цветения и плодоношения. Оптимальные условия прохождения начального периода онтогенеза и формирования урожайности

складываются для образцов из Саудовской Аравии, Египта, Эфиопии при посеве в третьей декаде апреля, когда температурный режим соответствует условиям естественного произрастания *N. sativa*. Однако образец сирийского происхождения следует высевать преимущественно в ранний срок – в начале II декады марта. Этот период соответствует сравнительно высоким средним значениям признака «масса семян на растении» 1249,5 мг, превышающим аналогичные показатели на 20-45%. Достоверное влияние сроков посева выявлено на массу семян верхушечного плода, массу плодов и семян на растении, массу 1000 семян. Между этими признаками и сроками посева установлена достоверная отрицательная корреляционная связь.

Глава 4. Сравнительная оценка экологической пластичности образцов *Nigella sativa* в горных условиях

При учете количественных признаков *N. sativa* разного географического происхождения, было установлено, что показатели средних значений уменьшаются по мере возрастания высоты над уровнем моря. Так, у образца из Эфиопии показатели массы семян на растении изменялись от 1600,9 до 266,4 мг, а средние значения признака «число плодов на боковых ветвях» снизилось с 10,9 до 2,9 шт, что является следствием уменьшения количества ветвей 1-го и 2-го порядка и формирования менее ветвящейся структуры побега (рис. 2).

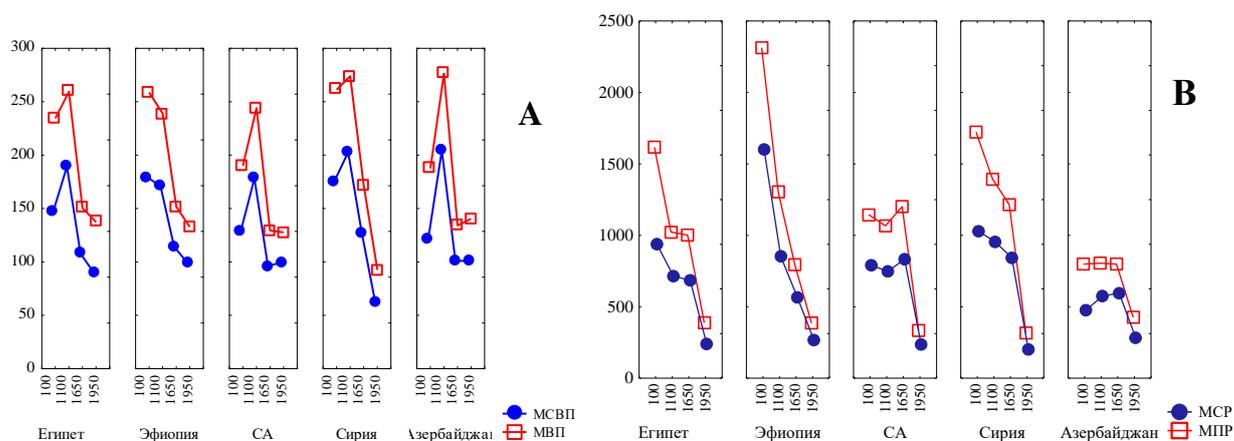


Рисунок 2 – Сравнительная характеристика продуктивности образцов *N. sativa* вдоль высотного градиента.

Примечание. А-признаки верхушечного плода (МСВП - масса семян верхушечного плода, MVP- масса верхушечного плода), В - признаки общей семенной продуктивности (МСП-масса семян на растении, МПП- масса плодов на растении).

Наибольший вклад высотного уровня выявлен на изменчивость весовых признаков верхушечного плода (масса верхушечного плода - 47,6%, масса семян верхушечного плода - 43,7%), а наименьший - на число листовок верхушечного плода (17,3%) (табл. 2). Сравнительно высоким оказалось влияние фактора «образцы» на изменчивость массы 1000 семян (11,9%), а низким, хотя и доказанным, на весовые признаки верхушечного плода (масса

семян верхушечного плода, масса верхушечного плода) - 0,6% и 1,0% соответственно.

Таблица 2 – Двухфакторный дисперсионный и регрессионный анализ признаков генеративных органов *N. sativa*

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

Примечание. А-образцы, В-высота над уровнем 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

Между признаками семенной продуктивности и высотой выращивания выявлены достоверные отрицательные корреляционные связи на самом высоком уровне значимости. При этом более высокая зависимость отмечена для признаков: «число семян» (-0,49) и «масса верхушечного плода» (-0,47). Т.е. с увеличением высотного уровня произрастания, продуктивность *N. sativa* значительно уменьшается и более выражено снижение показателей весовых признаков генеративных органов.

Для оценки влияния фактора «склоны» на изменчивость признаков вегетативных и генеративных органов *N. sativa* было проведено испытание пяти образцов при интродукции в контрастных условиях Гунибского плато (северная и южная экспозиция). Сравнительный анализ изменчивости признаков показал наличие дифференциации образцов, под воздействием фактора «экспозиции склона». На северном склоне растения *N. sativa* формировали более ветвистые побеги, что привело к увеличению числа плодов на растении. При этом у одних образцов средние значения массы семян на растении и массы листьев выше на южном склоне («Египет», «Эфиопия»), у других образцов («СА», «Сирия», «Азербайджан») - на северном склоне. Различие показателей признаков верхушечного плода (число листовок верхушечного плода, масса верхушечного плода и масса семян верхушечного плода, масса 1000 семян, число семян верхушечного плода), а также массы листьев обусловлено влиянием происхождения образца, в то время как для других признаков продуктивности

(масса семян на растении, масса плодов на растении, число плодов боковых побегов, длина верхушечного плода, и др.) - экспозицией склона. У образцов из Саудовской Аравии, Сирии, Азербайджана формируются более ветвистые низкорослые растения с высокой общей продуктивностью на северном склоне, и менее разветвленные с меньшей продуктивностью на южном склоне. Для образцов из Египта и Эфиопии условия южного склона оказались более благоприятными.

Оценку изменчивости морфологических признаков проводили за 2009-2011 гг. с учетом климатических условий года и условий выращивания (высота над уровнем моря). Более высокое влияние условий года выявлено на изменчивость морфометрических признаков побега: высота растения -28,9%, длина верхушечного междоузлия -19,6%; меньшее - на признаки генеративной сферы: число листовок верхушечного плода -2,3%, масса семян верхушечного плода -2,4%, масса верхушечного плода -2,7%. Таким образом, условия года влияют на проявление морфометрических признаков как вегетативной, так и генеративной сферы. На признаки генеративной сферы наибольшее влияние оказывает фактор «высота над уровнем моря», а на признаки вегетативной сферы – климатические условия года.

Глава 5. Репродуктивные особенности *Nigella sativa*

В главе приводится оценка влияния различных способов опыления на изменчивость количественных показателей семенной продуктивности *N. sativa* вдоль высотного градиента. Визуальными наблюдениями было установлено, что пчелы довольно активно посещают цветки *N. sativa*. В то же время проведенная нами изоляция растений позволила выявить способность данного вида к автогамии. Автогамия при этом является контактной и наблюдается при отгибании стилодий к тычинкам внутреннего круга (рис. 3 С).

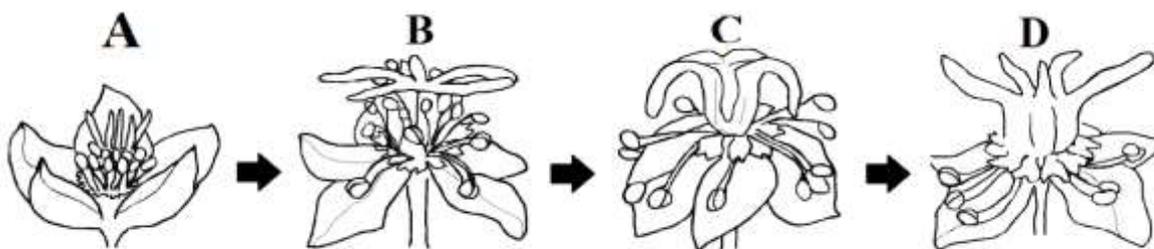


Рисунок 3 – Последовательные этапы развития элементов структуры цветка *N. sativa*: А - начало распускания цветка, В - начало цветения, С- конец цветения, D-завязавшийся плод

На ранних стадиях цветения контактная автогамия невозможна, так как пыление начинается с тычинок наружного круга, а стилодии при этом располагаются вертикально в центре цветка (рис. 3 А, В). После оплодотворения стилодии вновь выпрямляются (рис. 3 D). Этот механизм цветения допускает наличие, как самоопыления, причем усиление роли перекрестного опыления наблюдается при оптимальных условиях и лишь при условии отсутствия лета насекомых в действие вступает механизм

самоопыления. Так, количество семязачатков в завязи верхушечного цветка (ПСП) *N. sativa* в зависимости от условий произрастания уменьшается от 59,4 до 44,4 шт, уменьшается также число и масса семян более чем на 50% (табл. 4). Завязываемость семян при свободном опылении снизилась от 88,7% на низменности (100 м) до 36,4% на высоте 1950 м.

Таблица 4 – Потенциальная и реальная продуктивность верхушечного цветка *N. sativa* при свободном опылении и при изоляции

Высота над уровнем моря, м	ПСП, шт.	РСП			
		Самоопыление, шт.	К, %	Свободное опыление, шт.	К, %
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- процент семенификации.

При свободном цветении семенная продуктивность выше, чем при самоопылении на всех высотных уровнях выращивания, с несколько большей продуктивностью растений на высоте 100 м. Для цветения, опыления и развития плода *N. sativa* критическими оказались погодные условия на высоте 1950 м. В связи с тем, что *N. sativa* относится к теплолюбивым видам растений, нарушение формирования ее генеративных органов на этой высоте мы объясняем лимитирующим действием низких ночных температур в сочетании с высокой влажностью. Внешне эти нарушения проявлялись в почернении развивающихся гинеев с последующим их отмиранием.

Наряду с изучением семенной продуктивности верхушечного цветка мы сравнивали также общую семенную продуктивность растения при различных вариантах опыления. Выявлено, что при свободном опылении *N. sativa* масса плодов всего растения на высоте 100 м в 4 раза выше по сравнению с массой плодов изолированных растений. На высотах 1100 м и 1950 м, масса плодов при свободном опылении растений выше в 8,5 раз, и - в 2,5 раза, соответственно.

Влияние условий выращивания на параметры признаков *N. sativa* подтверждается и при выявлении вкладов компоненты дисперсии по итогам дисперсионного анализа. При этом установлено более высокое относительное влияние условий произрастания на изменчивость признаков генеративных органов при свободном опылении, за исключением массы плодов на растении и репродуктивного усилия. Наиболее зависимыми от высотного градиента оказались признаки верхушечного плода (масса верхушечного плода, масса семян верхушечного плода). Регрессионный анализ подтвердил достоверную отрицательную корреляционную связь между всеми признаками и условиями выращивания. Наиболее выраженными оказались отрицательные связи

высотного пункта выращивания и массы верхушечного плода (-0,79), а также его семян (-0,81).

В целом *N. sativa* - энтомофильное растение с дневной ритмикой распускания цветков, для которого характерны дихогамия и протандрия. При этом в некоторых случаях наблюдается совмещение тычиночной и рыльцевой стадии, что способствует самоопылению в пределах цветка и обеспечивает 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 самоопыление является дополнительным способом, поддерживающим общую семенную продуктивность *N. sativa*. Вероятность самоопыления увеличивается в благоприятных условиях, тем самым повышая репродуктивный успех данного вида. Однако в критических условиях выращивания (1950 м) единственным способом обеспечивающим образование семян остается перекрестное опыление. Низкая самофертильность особей связана с высокой чувствительностью репродуктивных органов на условия высокогорья и проявляется в формировании разнообразных аномалий в структуре цветка, где также отмечены изменения структуры побегообразования. При этом слабый рост растений мы рассматриваем как приспособление к высотным условиям, а именно: к интенсивному освещению в сочетании с более низкой ночной температурой и высокой влажностью.

Глава 6. Анализ ресурсного потенциала образцов *Nigella sativa* по содержанию жирного масла в семенах и продуктивности

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, которую в настоящее время, могут обеспечить растения, культура выращивания которых, хорошо развита. Согласно Международной классификации, как промышленное масличное сырье могут рассматриваться растительные объекты, содержание липидной фракции в которых составляет не менее 18%. Результаты исследования показали, что процентное содержание жирного масла изменялось от 22 до 34% в зависимости от происхождения образца. Т.е. семена *N. sativa*, выращенные в условиях Дагестана могут быть отнесены к «масличному» сырью. При этом более низким оказалось содержание масла в семенах азербайджанского образца (22%), а высоким – в семенах египетского образца (34%).

В ходе изучения компонентного состава жирного масла семян 4 образцов *N. sativa* выявлены следующие основные жирные кислоты: пальмитиновая и стеариновая (насыщенные); олеиновая (мононенасыщенная) и линолевая (полиненасыщенная) (табл. 5).

Таблица 5 – Компонентный состав жирного масла в семенах *N. sativa*

Содержание жирных кислот (%)	Собственная репродукция семян различных образцов (n=4)								Литературные данные (Kiralan et al., 2014)
	СА		Египет		Эфиопия		Азербайджан		
	$X \pm S_{\bar{x}}$	Cv, %	$X \pm S_{\bar{x}}$	Cv, %	$X \pm S_{\bar{x}}$	Cv, %	$X \pm S_{\bar{x}}$	Cv, %	
Пальмитиновая (C16:0)	13,0±0,01	1,9	12,3±0,15	1,0	12,5±0,06	1,8	10,0±0,54	13,6	12,5±0,08
Стеариновая (C18:0)	1,8±0,15	13,2	2,7±0,10	1,7	2,0±0,03	4,0	2,5±0,96	8,8	2,2±0,01
Олеиновая (C18:1)	24,3±0,10	1,5	23,1±0,34	1,4	24,7±0,18	2,9	29,8±1,85	15,6	23,2±0,12
Линолевая (C18:2)	61,0±0,10	0,6	61,7±0,32	0,6	60,8±0,21	1,4	57,7±1,36	5,5	60,7±0,46

По содержанию наибольшей из кислот, полученные экстракты *N. sativa* могут быть отнесены к линолевому типу. Однако между образцами выявлены различия. Более высокое процентное содержание пальмитиновой кислоты выявлено для образца из Саудовской Аравии, олеиновой кислоты – для азербайджанского образца, линолевой и стеариновой – для египетского. Процентное содержание исследуемых жирных кислот, за исключением олеиновой, оказалось сопоставимым с данными, имеющимися в литературе (Kiralan et al., 2014).

Кроме того выявлено изменение компонентного состава масла в зависимости от продолжительности жизненного цикла образцов: большее накопление омега-6 кислоты (линолевой кислоты) у раносозревающих образцов («Саудовская Аравия», «Египет», «Эфиопия»), и сравнительно низкое содержание у поздносозревающего образца («Азербайджан»). В отличие от олеиновой кислоты, содержание стеариновой, пальмитиновой и линолевой кислот уменьшается при возрастании продолжительности жизненного цикла. Проведенный корреляционный анализ между масличностью и содержанием олеиновой кислоты выявил достоверную отрицательную связь ($r=-0,56$), а со стеариновой – положительную ($r=0,91$). Между масличностью и продолжительностью жизненного цикла (ПЖЦ) установлена отрицательная взаимосвязь ($r=-0,58$). Статистически установлено наличие положительной взаимозависимости между процентным содержанием незаменимой линолевой (омега-6) кислоты и семенной продуктивностью. Наибольшее содержание незаменимой омега-6 кислоты, которая важна для нормального функционирования клеточных и субклеточных мембран имеет масло из семян египетского происхождения, что определяет его потенциальную биологическую ценность.

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 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. 6).

Таблица 6 – Средняя урожайность *N. sativa* (т/га)

Образцы	Высота над уровнем моря, м.					
	100	1100	1650	1750	1950	Σ
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*. 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 являются важными не только для создания новых сортов, но и для подбора наилучших мест (условий, в том числе высотных) возделывания *N. sativa*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. 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. Продолжительность жизненного цикла *N. sativa* изменяется с 75 до 125 дней. Между продолжительностью периода «всходы-цветение» и высотным уровнем произрастания установлены сильные положительные корреляционные связи (0,94 и 0,96).

3. По мере возрастания высоты над уровнем моря участков произрастания растений, средние значения массы семян *N. sativa*, значительно уменьшаются - от 966,9 мг до 246,0 мг. Другие признаки генеративных органов меняются сходным образом.

4. 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.

5. Установлено, что изменчивость признаков генеративных органов обусловлена влиянием фактора «высота над уровнем моря», а признаков вегетативной сферы - фактором «годы». Исключение составляет признак «число листовок верхушечного плода» (5,6 %), изменчивость которого обусловлена больше происхождением образца, чем влиянием высоты над уровнем моря и условий года первичной интродукции.

6. Система опыления *N. sativa* включает автогамию и аллогамию, 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 и 741,2 кг/га.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

Статьи, опубликованные в журналах, входящих в реферативную базу

Scopus:

1. **Габибуллаева Л.А.** Продолжительность фаз развития и вегетационного периода *Nigella sativa* L. вдоль высотного градиента (на примере Дагестана) //Юг России: экология, развитие. – 2021. – Т. 16. – №1. – С. 17 – 25.

Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК:

2. **Амирова Л.А. (Габибуллаева Л.А.), Хабибов А.Д.** Структура изменчивости размерных признаков *Nigella sativa* L. при интродукции в условиях Дагестана //Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. – 2010. – №3. – С. 36 – 39.

3. **Амирова Л.А. (Габибуллаева Л.А.), Хабибов А.Д.** Влияние сроков посева на изменчивость признаков продуктивности *Nigella sativa* L. в условиях Низменного Дагестана //Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. – 2011. – №3. – С. 34 – 39.

4. **Амирова Л.А. (Габибуллаева Л.А.), Асадулаев З.М.** Изменчивость признаков плодов и семян *Nigella sativa* L. при различных способах опыления //Фундаментальные исследования. – 2014. – №9. Часть 11. – С. 2446 – 2452.

5. **Амирова Л.А. (Габибуллаева Л.А.), Гаджиев М.И., Хабибов А.Д.** Сравнительный анализ структуры изменчивости весовых признаков *Nigella sativa* L. при интродукции в контрастных условиях Дагестана //Вестник Дагестанского научного центра РАН. – 2014. – №55. – С. 48 – 55.

6. **Амирова Л.А. (Габибуллаева Л.А.), Хабибов А.Д., Гаджиев М.И.** Сравнительный анализ структуры изменчивости морфологических признаков *Nigella sativa* L. в условиях Дагестана //Вестник Дагестанского государственного университета. Серия 1: Естественные науки. – 2017. – Т. 32. – №4. – С. 91 – 99.

7. **Габибуллаева Л.А.** Влияние экспозиции склона на семенную продуктивность *Nigella sativa* L. в условиях Дагестана //Известия Горского

государственного аграрного университета. – 2021. – №58. – Вып. 1. – С. 125 – 131.

8. **Габибуллаева Л.А.** Сравнительная оценка экологической пластичности образцов *Nigella sativa* L. в горных условиях //Известия Горского государственного аграрного университета. – 2021. – №58. – Вып. 1. – С. 132 – 138.

Тезисы и материалы совещаний и конференций

9. Хабибов А.Д., **Амирова Л.А. (Габибуллаева Л.А.)**, Хумаева У.Х., Шахбанова С.Ш. Интродукционный анализ *Nigella sativa* L. по массе ста семян в условиях Дагестана //Материалы международной научной конференции «Биологические и гуманитарные ресурсы развития горных регионов». – Махачкала: «ИП Овчинников», 2009. – С. 187 –190.

10. Хабибов А.Д., **Амирова Л.А. (Габибуллаева Л.А.)** Сравнительный анализ изменчивости всхожести семян *Nigella sativa* L. в условиях Дагестана //Материалы XI международной научной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа». – Назрань: «Пилигрим», 2009. – С. 150 – 154.

11. Хабибов А.Д., **Амирова Л.А. (Габибуллаева Л.А.)** Структура изменчивости признаков продуктивности *Nigella sativa* L. вдоль высотного градиента в условиях Внутреннегорного Дагестана //Материалы Международной научной конференции «Генетические ресурсы культурных растений. Проблемы эволюции и систематики культурных растений». – Санкт-Петербург: ВИР, 2009. – С. 137 – 142.

12. **Амирова Л.А. (Габибуллаева Л.А.)**, Хабибов А.Д. Структура изменчивости размерных и весовых признаков плодов *Nigella sativa* L. при интродукции в условиях Дагестана //Материалы XII Международной научной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа». – Махачкала: Институт прикладной экологии, 2010. – С. 119 – 121.

13. **Амирова Л.А. (Габибуллаева Л.А.)**, Хабибов А.Д. Структура изменчивости весовых признаков *Nigella sativa* L. при интродукции в условиях Дагестана //Материалы Всероссийской конференции «Закономерности распространения, воспроизведения и адаптации растений и животных». – Махачкала: ИПЦ ДГУ, 2010. – С. 144 – 149.

14. **Амирова Л.А. (Габибуллаева Л.А.)** Семенная продуктивность *Nigella sativa* L. при различных типах опыления //Материалы докладов региональной научно-практической конференции «Биологическое разнообразие флоры и фауны Дагестана». – Махачкала: «АЛЕФ», 2012. – С. 25 – 26.

15. **Амирова Л.А. (Габибуллаева Л.А.)**, Хабибов А.Д. Оценка изменчивости признаков продуктивности *Nigella damascena* L. и *Nigella sativa* L. в условиях Дагестана //Материалы всероссийской научно-практической конференции «Репродуктивная биология, экология и география растений и сообществ Среднего Поволжья». – Ульяновск: «УлГПУ им. И.Н. Ульянова», 2012. – С.23 – 26.

16. **Амирова Л.А. (Габибуллаева Л.А.)** Семенная продуктивность *Nigella sativa* L. при интродукции в условиях Дагестана // П(Х) Международная ботаническая конференция молодых ученых. – Санкт-Петербург: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2012. – С. 75.
17. **Амирова Л.А. (Габибуллаева Л.А.)** Полевая всхожесть семян *Nigella sativa* L. в условиях интродукции // Материалы всероссийской научной конференции «Роль ботанических садов в изучении и сохранении генетических ресурсов природной и культурной флоры». Махачкала: Изд-во «Наука-Дагестан», 2013. – С. 28 – 30
18. **Амирова Л.А. (Габибуллаева Л.А.)** Интродукционный анализ некоторых видов рода *Nigella* L. в условиях Дагестана // Материалы XI международной научно-методической конференции «Интродукция, сохранение и использование биологического разнообразия культурных растений. – Махачкала, 2014. – С. 10 – 12.
19. **Амирова Л.А. (Габибуллаева Л.А.),** Гаджиев М.И., Хабибов А.Д. Интродукционный анализ *Nigella sativa* L. в условиях Дагестана // Сборник статей по материалам научно-практической конференции «Почвы аридных территорий и проблемы охраны их биологического разнообразия. Труды Института геологии ДНЦ РАН». – Махачкала, 2014. – С. 126 – 129.
20. **Амирова Л.А. (Габибуллаева Л.А.),** Гаджиев М.И., Хабибов А.Д. О структуре вариабельности размерных признаков *Nigella sativa* L. при интродукции в условиях Дагестана // Сборник матер. международной научной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа и юга России». – Нальчик, 2015. – С. 116 – 120.
21. **Амирова Л.А. (Габибуллаева Л.А.),** Хабибов А. Д., Гаджиев М.И. Оценка структуры изменчивости размерных признаков *Nigella sativa* L. в условиях интродукции вдоль высотного уровня Дагестана // Вестник Дагестанского научного центра РАН, 2018. – №70. – С. 6 – 19.
22. Хабибов А.Д., **Амирова Л.А.,** Гаджиев М.И. Морфологические характеристики чернушки посевной (*Nigella sativa* L.) интродуцированной в условиях Дагестана // Сборник научных трудов Международной научной конференции «Перспективы лекарственного растениеводства», посвящённого 100-летию со дня рождения профессора А.И. Шретера. – М: «ВИЛАР», 2018. – С. 602 – 607.
23. **Амирова Л.А. (Габибуллаева Л.А.),** Хабибов А. Д., Гаджиев М.И. Об изменчивости размерных признаков *Nigella sativa* L. при интродукции в условиях горного ботанического сада ДНЦ РАН // Новости науки в АПК, 2019. – №1 – 1(12). – С. 144 – 149.