

Работа выполнена частично в рамках проекта РФФИ № 16-05-00134 «Биогеохимические процессы, определяющие радиохемиоэкологическое и экотоксикологическое состояние соленых озер Крыма и возможности использования их биоресурсов», а также по теме государственного задания № АААА-А18-118020890090-2.

Список литературы

- Батян А. Н., Фрумин Г. Т., Базылев В. Н. Основы общей и экологической токсикологии: учебное пособие. – СПб.: СпецЛит, 2009. – 352 с.
- Геология СССР. Том VIII. Крым. Полезные ископаемые. – М.: Недра, 1974. – 208 с.
- Лапердина Т. Г. Определение ртути в природных водах. – Новосибирск: Наука, 2000. – 222 с.
- Мур Дж. В., Рамамурти С. Тяжелые металлы в природных водах: Контроль и оценка влияния. – М.: Мир, 1987. – 288 с.
- Озеро, его характеристики. – [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.grandars.ru/shkola/geografiya/ozero.html>. (дата обращения: 04.09.2018). Перечень предельно допустимых концентраций и ориентировочно безопасных уровней воздействия вредных веществ для воды рыбохозяйственных водоемов. – М.: Медикор, 1995. – 220 с.
- Поликарпов Г. Г. Радиоэкология морских организмов. – М.: Атомиздат, 1964. – 296 с.
- Руководство по методам химического анализа морских вод / [Под ред. С. Г. Орадовского]. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – 208 с.
- СанПиН 2.1.4.1074-01. Нормативы ПДК примесей в воде хозяйственного, питьевого и бытового назначения использования. – М., 2001. – 99 с.
- Химические показатели качества воды. – [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://studme.org/109737/ekologiya/himicheskie_pokazateli_kachestva_vody. (дата обращения: 04.09.2018).
- Холопов Ю. А. Тяжелые металлы как фактор экологической опасности: Методические указания к самостоятельной работе по экологии для студентов 3 курса дневной формы обучения. – Самара: СамГАСП, 2003. – 16 с.
- Шкала Чеддока. – [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://math.semestr.ru/corel/cheddok.php>. (дата обращения: 04.09.2018).
- Neue Niederlandische Liste // Altlasten Spektrum 3/95.
- Redfield A. C. The biological control of chemical factors in the environment // American Scientist. – 1958. – Vol. 46, N 3. – P. 205–221.

Stetsiuk A. P., Popovichev V. N., Mirzoyeva N. Yu., Rodionova N. Yu., Bogdanova T. A. Mercury in abiotic and biotic components of the ecosystem of the salt lakes of the Crimea // Ekosistemy. 2018. Iss. 16 (46). P. 47–57.

A study on the distribution of mercury concentration in various components of 9 saline lakes in the Crimea, depending on the hydrochemical parameters and the values of the primary production in the water of the studied reservoirs, was carried out. It was determined that mercury was predominantly in a dissolved form in the salt lakes of the Kerchenskaya group, which are in the areas of mud volcanism, while a suspended form of mercury prevailed in the water of the lakes of the Perekopskaya, Tarkhankutskaya and Evpatoriyskaya groups. A weak connection of various forms of mercury with such hydrochemical indicators as pH, S (%) and T (°C) has been noted. An indirect relationship between biogenic elements and the content of mercury in the water of the studied reservoirs was revealed. Mineral forms of phosphorus, nitrogen and silicon caused the development of a suspended matter (zoo- and phytoplankton), which accumulated mercury, subsequently contributing to its elimination into the bottom sediments of the reservoirs. It was obtained that phosphorus was the main nutrient element, which limited the primary production in the summer of 2017 in most lakes of the Crimea. A reliable relationship between the sum of mineral forms of nitrogen (NO_2^- , NO_3^{2-} , NH_4^+) and the coefficient of mercury accumulation by cysts and adults of *Artemia* was determined. The total content of mercury (total dissolved and suspended form) in the water of the reservoirs exceeded the MPC ($500 \text{ ng} \times \text{l}^{-1}$ for water use and drinking water and cultural water use) only in the water of the Tobechnik and Krasnoe lakes. This was due to the use of the Lake Krasnoe by Crimean Soda Plant as an evaporative storage tank, while the concentration of mercury in the Tobechnik lake is associated with the natural factor of its location in the places of mud volcanism.

Key words: mercury, suspended matter, bottom sediments, salt lakes of the Crimea.

Поступила в редакцию 11.09.18

УДК 582.594.2:575.17

Генетический полиморфизм *Orchis militaris* L. и *O. simia* Lam. (Orchidaceae) на Кавказе и в Крыму

Андропова Е. В.¹, Филиппов Е. Г.²

¹Ботанический институт им. В. Л. Комарова Российской академии наук
Санкт-Петербург, Россия
elena.andronova@mail.ru

²Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук
Екатеринбург, Россия
filorch@mail.ru

Изучены полиморфизм и генетическая структура популяций *Orchis militaris* и *O. simia*, произрастающих в Крыму и на Кавказе, с использованием аллозимного анализа 8 генных локусов (*PGI*, *NADHD*, *SKDH*, *GDH*, *PGM*, *DIA*, *ADH*, *IDH*). Процент полиморфных локусов в разных популяциях *O. militaris* варьировал от 12,5 % до 75 %. Наибольшее значение характерно для популяций из Краснодарского края. Процент полиморфных локусов в разных популяциях *O. simia* варьировал от 62 % до 75 %. Выявлены 2 локуса (*ADH* и *NADHD*), которые имеют специфичные аллели, по которым особи *O. militaris* и *O. simia* достоверно различаются. Полиморфизм по определенным аллелям локусов *PGI* и *IDH* в популяциях *O. militaris* и локусов *IDH* и *PGM* в популяциях *O. simia*, по-видимому, связан с межвидовой интрогрессивной гибридизацией, поскольку выявлен только в зоне совместного произрастания особей двух видов. Показатель генетической дифференциации между 4 популяциями *O. militaris* (*Fst*) в среднем составил 0,075, что в соответствии со шкалой оценки Райта (Хедрик, 2003) относится к средним значениям. Генетическая дифференциация между популяциями выражена в высокой степени по аллельному составу локуса *ADH* (*Fst*=0,241). По локусу *GDH* *Fst* составил 0,097, что соответствует среднему значению. Показатель генетической дифференциации между 3 популяциями *O. simia* (*Fst*) составил 0,071, что относится к средним значениям. Анализ генетических дистанций по Nei (1978) свидетельствует о незначительной географической дифференциации популяций *O. militaris* на большей части ареала и об обособлении популяций, произрастающих на Кавказе.

Ключевые слова: генетический полиморфизм, аллозимный анализ, *Orchis militaris*, *Orchis simia*.

ВВЕДЕНИЕ

Orchis militaris L. и *O. simia* Lam. являются редкими видами растений с широкими ареалами. Оба вида включены в Красную книгу РФ (2008). *Orchis militaris* имеет евроазиатский ареал (Вахрамеева и др., 2014). На территории России он охватывает южную часть лесной и лесостепной зон от Европейской части до Забайкалья. К северу и югу от основного ареала в Европейской части и в Якутии имеются также островные местонахождения. Меньшая часть ареала включает Большой Кавказ (Аверьянов, 2008). *Orchis simia* имеет древне-средиземноморский ареал (Вахрамеева и др., 2014). В России вид находится на северо-восточном пределе распространения, встречается только на Кавказе (Аверьянов, Литвинская, 2008) и в Крыму (Крайнюк и др., 2015).

Некоторые ботаники считают, что *O. militaris* L. имеет 2 подвида: *O. militaris* L. ssp. *militaris* и *O. militaris* ssp. *stevenii* (Rchb. f.) B. Baumann, H. Baumann, Lorenz et Peter (Kretzschmar et al., 2007; Куропаткин, Ефимов, 2014; Попкова, Фатерыга, 2015). Последний таксон описан с Кавказа и свое название получил по имени русского ботаника и энтомолога Христиана Стевена (1781–1863) (Kretzschmar et al., 2007).

В настоящее время нет однозначной трактовки статуса таксона *stevenii*. Ряд систематиков рассматривают его не как подвид, а в качестве самостоятельного вида *O. stevenii* Reichenb. fil., близкого к *O. militaris* (Аверьянов, 2006; Vakhrameeva, Torosyan, 2008). По мнению Л. В. Аверьянова (2006), *O. stevenii* занимает промежуточное положение между *O. militaris* и *O. simia* и, по всей вероятности, является их естественным стабилизированным гибридом. По мнению других исследователей, *O. stevenii* – близкий к *O. militaris* вид негибридного происхождения. Существует также мнение, что особи

O. stevenii очень сходны с гибридом *O. × beyrichii* A. Kern. (*O. militaris* × *O. simia*), что существенно затрудняет проблему различия таксонов в зоне их совместного произрастания (Куропаткин, Ефимов, 2014).

Существует несколько точек зрения по поводу распространения таксона *stevenii*. В одних источниках его ареал ограничивается только Кавказским регионом, при этом он представляется как изолированный от ареала типового подвида фрагмент, проходящий по территориям сопредельных с Россией государств и Турции (Kretzschmar et al., 2007). Однако в одной из последних сводок, касающихся рода *Orchis*, на основании анализа большого объема гербарного материала, собранного в России, был сделан вывод о том, что растения таксона *stevenii* встречаются также и в России, и не только на Кавказе, но также и на полуострове Крым (Куропаткин, Ефимов, 2014). Отмечено также, что, как правило, на Кавказе особи *stevenii* произрастают совместно с особями типового подвида (Аверьянов, 2006).

Целью работы являлось изучение полиморфизма популяций *Orchis militaris* и *O. simia*, произрастающих на Кавказе и на полуострове Крым по результатам аллозимного и морфологического анализов, для выявления роли гибридизации в формировании генетического полиморфизма и изучения влияния таксонов друг на друга в зоне их совместного произрастания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растительный материал собирали в естественных условиях произрастания изучаемых представителей рода. Полиморфизм оценивали по изменчивости частот аллелей 8 генных локусов: фосфоглюкоизомеразы (PGI, EC 5.3.1.9), NADH-дегидрогеназа (NADHD, EC 1.6.99.5), шикиматдегидрогеназа (SKDH, EC 1.1.1.25), глутаматдегидрогеназа (GDH, EC 1.4.1.2), фосфоглюкомутаза (PGM, EC 5.4.2.2), диафораза (DIA, EC 1.6.4.3.), алкогольдегидрогеназа (ADH, EC 1.1.1.1), изоцитратдегидрогеназа (IDH, EC 1.1.1.42).

В ходе анализа было изучено 78 особей *O. militaris* из 4 популяций и 53 особи *O. simia* из 3 популяций. Местонахождения *O. militaris*: 1 – окрестности села Перевального, Крым; 2, 3 – окр. села Новомихайловки и села Джугба, Краснодарский край; 4 – окр. Кисловодска, гора Кабан, Ставропольский край. Местонахождения *O. simia*: 1 – окрестности села Скалистого, Крым; 2 – окрестности Абинска и станции Верхнебаканской, Краснодарский край.

Материалом для анализа служили листья генеративных побегов. Их собирали во время полевых исследований с 2010 по 2016 год. Свежие листья замораживали и хранили до анализа при -80 °C. Изоферментный анализ проводили с использованием электрофореза в пластинках полиакриламидного геля в трис-ЭДТА-боратном буфере. Экстракцию белков и электрофорез в полиакриламидном геле проводили согласно Shurkhal et al. (1992). Гистохимическое окрашивание ферментов осуществляли по общепринятым методикам (Murphy et al., 1990).

Проведена статистическая обработка данных аллозимного анализа. Статистические показатели полиморфизма – частоты аллелей, наблюдаемую и ожидаемую гетерозиготности, F-коэффициенты (Райта), а также тест χ^2 для проверки равновесия Харди – Вайнберга, попарные сравнения популяций на основании дисперсионного анализа (AMOVA) и расчет генетических расстояний по Nei (1978) проведены с помощью программы GenAlEx, версия 6.4 (Peakall, Smouse, 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфологический анализ. Согласно наиболее полному описанию, имеющемуся в литературе (Kretzschmar et al., 2007), между *O. militaris* и таксоном *stevenii* существуют различия не только в строении соцветия, цветка и его органов (губы), но и в строении розетки листьев и самих листьев, а также считается, что особи последнего таксона более изящные и высокорослые. В проведенном исследовании мы учитывали все вышеуказанные признаки и не ограничивались только некоторыми из них.

Рисунки 1 и 2 демонстрируют высокую изменчивость как формы губы, так и строения соцветия во всех изученных популяциях. Расположение цветков может быть сближенным или разреженным, губа цветка может отходить вниз или вбок под разным углом.



Рис. 1. Общий вид губы цветков особей из разных регионов Краснодарский край: Джугба (а), Новомихаловка (б); Ставропольский край (в); Крым (г); Иркутская область (д). Масштабная линейка 1 см.

Растения из Крыма имели более узкую среднюю часть губы и более узкие доли губы, более рыхлое и длинное соцветие (рис. 1, 2), боковое отхождение губы цветков, то есть признаки, характерные для таксона *stevenii*. Однако все растения в изученной популяции имели большее число листьев в розетке и листья более крупных размеров (рис. 3), то есть признаки, характерные для особей типового варианта. Ни одной особи, которая бы имела сразу все описанные для *stevenii* признаки, выявлено не было.



Рис. 2. Строение соцветий (или их частей) особей из популяций Краснодарского края (1, 2), Ставропольского края (3–5), Ленинградской обл. (6) и Крыма (7, 8)



Рис. 3. Общий вид цветущих растений из Краснодарского края (1, 2), Ставропольского края (3, 4), Крыма (5) и Ленинградской области (6)

Растения из Ставропольского края имели меньшее число листьев в розетке и более мелкие листья, то есть по признакам строения розетки листьев и размерам листьев соответствовали таксону *stevenii* (рис. 3). Однако по строению цветка, строению губы большая часть изученных особей соответствовала типовому варианту. В этой популяции

отмечены также признаки «рыхлое соцветие» и «узкие боковые доли губы», характерные для *stevenii*, но у данных растений не выявлен признак «боковое отхождение губы», губа цветка была всегда повернута вниз (рис. 2). Кроме того, средняя доля губы цветков у всех изученных особей была короткая, как и у типового варианта (рис. 1). Здесь так же, как и в популяции из Крыма, мы не выявили ни одного растения, сочетающего в себе все признаки, описанные для таксона *stevenii*.

В двух популяциях с побережья Краснодарского края также были отмечены признаки, характерные и для типового варианта и для таксона *stevenii*, которые встречались в разных комбинациях у разных особей. В целом, в этих популяциях, в отличие от популяций из Крыма и Ставропольского края, было обнаружено большинство описанных для таксона *stevenii* признаков, но они никогда не встречались у одной особи. Таким образом, если использовать полный набор морфологических признаков, описанных для *stevenii* (Kretzschmar et al., 2007), можно сделать заключение, что все изученные популяции имеют промежуточное положение, они не относятся ни к типовому таксону, ни к таксону *stevenii*. Если же сузить набор признаков и ограничиться только признаками строения соцветия, цветка и его органов (см. Куропаткин, Ефимов, 2014), то популяция из Крыма может быть полностью отнесена к таксону *stevenii*, а популяция из Ставропольского края полностью отнесена к типовому таксону. Две популяции из Краснодарского края, где совместно произрастают растения и типового таксона, и таксона *stevenii*, имеют промежуточное положение.

В местах совместного произрастания двух видов (местонахождения Краснодарского края и Крыма) встречались гибриды *O. militaris* × *O. simia*, имеющие промежуточные признаки. Особенно многочисленные гибриды были выявлены в окр. села Перевального в Крыму. По-видимому, в данном местонахождении они не являются редкими, так как сведения о них приведены и в работе Кипкаевой и др. (2018).

В месте сбора материала по *O. militaris* в Ставропольском крае особи *O. simia* и гибриды не были обнаружены.

Аллозимный анализ. 7 локусов оказались полиморфными для изученной выборки особей *O. militaris*, 1 локус (*DIA-1*) был гомозиготным. Для *O. simia* полиморфными были 7 локусов, 1 локус (*SKDH*) оказался гомозиготным.

Процент полиморфных локусов в разных популяциях *O. militaris* варьировал от 12,5 % (Крым) до 75 % (Краснодарский край). Процент полиморфных локусов в разных популяциях *O. simia* варьировал от 62 % (Крым и окр. ст. Верхнебаканская) до 75 % (окр. Абинска).

У особей двух видов – *O. militaris* и *O. simia* – в 8 локусах было обнаружено 38 аллелей. Наиболее полиморфным оказался локус *PGM*, в нем были выявлено 8 разных аллелей. В локусах *PGI* и *IDH* обнаружено по 5 аллелей, в *DIA*, *NADHD*, *ADH* и *GDH* по 4 аллеля, в *SKDH* – 3 аллеля.

Выявлено 2 локуса, которые имеют специфичные аллели, по которым особи *O. militaris* и *O. simia* достоверно различаются. В локусе *ADH* обнаружено 4 таксонспецифичных аллеля (по 2 для каждого вида) и в *NADHD* – 2 специфичных аллеля.

Основные аллели в локусах *PGI*, *SKDH* и *DIA* были одинаковые для разных видов, а в остальных 3 локусах они различались. Однако таксонспецифичность аллельной структуры в последней группе локусов не прослеживается.

Аллозимный анализ не выявил в выборках *O. militaris* и *O. simia* из популяций с Кавказа и Крыма ни одного гибрида первого поколения. Это значит, что гибридные особи имеют четкие характерные признаки и мы смогли их отличить от растений изучаемых видов.

Полиморфизм по определенным аллелям 2 локусов (аллель № 3 локуса *PGI*, аллели № 2 и 4 локуса *IDH*), выявленный в популяциях *O. militaris* Краснодарского края, и 2 локусов (аллель № 3 локуса *IDH* и аллель № 4 локуса *PGM*), выявленный в популяциях *O. simia*, по-видимому, связан с межвидовой интрогрессивной гибридизацией между *O. militaris* и *O. simia*, поскольку выявлен только в зоне совместного произрастания особей двух видов. В вышеуказанных локусах имеют место гетерозиготы по специфичным аллелям и для *O. militaris*, и для *O. simia*.

В популяции *O. militaris* из Ставропольского края полиморфизм локусов *PGI*, *SKDH* и *PGM* нельзя объяснить межвидовой гибридизацией. Обнаруженные в полиморфных локусах

аллели или совсем не встречались у *O. simia*, или же не были таксонспецифичными, так как обнаружены не только у особей *O. simia* и *O. militaris* с Кавказа, но и у особей последнего таксона из популяций Иркутской области и европейской части России (Филиппов, Андропова, 2017).

Как показал тест χ^2 , практически все популяции *O. militaris* находятся в равновесном состоянии по Харди – Вайнбергу. Только в одной из популяций (Джугба, Краснодарский край) выявлено неравновесное состояние по двум локусам: *IDH* и *ADH*. По одному из этих локусов (*IDH*) имеется существенный (при $P < 0,001$) избыток гомозигот (индекс фиксации $F = 0,296$). По локусу *ADH* имеет место существенный (при $P < 0,05$) избыток гетерозигот ($F = -0,419$). При анализе генотипов в выборке из данной популяции оказалось, что 2 особи имеют явные признаки интрогрессии со стороны *O. simia*. В локусе *IDH* были выявлены гетерозиготы по аллелям специфичным и для *O. simia* и для *O. militaris*.

В изученных популяциях *O. simia* из Краснодарского края имело место неравновесное состояние по 1 или 3 локусам. В популяции из окрестностей Абинска наблюдался существенный (при $P < 0,001$) избыток гомозигот ($F = 0,467$), в популяции из Новороссийского района имелось неравновесие по 3 локусам. По *NADHD* наблюдался существенный (при $P < 0,01$) избыток гомозигот ($F = 0,645$), по *PGI* – существенный (при $P < 0,05$) избыток гетерозигот ($F = -0,138$), по *GDH* – существенный (при $P < 0,05$) избыток гомозигот ($F = 0,457$).

Популяция *O. simia* в Крыму находится в равновесии по Харди – Вайнбергу.

Проведена оценка подразделенности популяций с помощью F -коэффициентов Райта (Хедрик, 2003). Показатель генетической дифференциации между 4 популяциями *O. militaris* (F_{st}) в среднем составил 0,075, что в соответствии со шкалой оценки Райта (Хедрик, 2003) относится к средним значениям. По локусу *ADH* F_{st} равнялся 0,241, что свидетельствует о высокой степени генетической дифференциации между популяциями по аллельному составу этого локуса. По локусу *GDH* F_{st} составил 0,097, он относится к средним значениям. По аллельному составу остальных локусов генетическая дифференциация между популяциями выражена слабо.

Показатель генетической дифференциации между 3 популяциями *O. simia* (F_{st}) в среднем составил 0,071, что в соответствии со шкалой оценки Райта (Хедрик, 2003) относится к средним значениям. По локусу *IDH* F_{st} равнялся 0,156, что свидетельствует о высокой степени генетической дифференциации между популяциями по аллельному составу этого локуса. По локусам *GDH* и *PGI* F_{st} относится к средним значениям. Генетическая дифференциация между популяциями по аллельному составу остальных локусов выражена слабо.

Дисперсионный анализ варьирования частот аллелей (AMOVA) у *O. militaris* показал, что наиболее существенные различия имеют место на индивидуальном уровне (73 %, d. f.=78), чем межпопуляционным (15 %, d. f.=3). Дисперсионный анализ варьирования частот генотипов указывает на то, что различия имеют место внутри популяций (77 %, d. f.=74).

Дисперсионный анализ варьирования частот аллелей (AMOVA) у *O. simia* показал, что наиболее существенные различия имеют место на индивидуальном уровне (77 %, d. f.=53), чем на межпопуляционном (11 %, d. f.=2). Дисперсионный анализ варьирования частот генотипов указывает на то, что различия в большей степени отражают внутривнутрипопуляционную изменчивость (82 %, d. f.= 53).

На основании частот аллелей были вычислены генетические дистанции по Nei (1978) для изученных популяций с Кавказа и из Крыма (таблица 1). Результаты показывают, что популяции *O. simia* и *O. militaris* делятся на 2 группы, то есть имеется четко выраженная генетическая дифференциация видов в зоне их совместного произрастания на Кавказе и в Крыму. В группе популяций *O. simia* между популяцией из Крыма и популяциями с Кавказа имеются существенные различия. В случае *O. militaris* наибольшие различия наблюдаются между популяцией из Крыма и популяцией из Ставропольского края. Две популяции из Краснодарского края имеют сходство и с популяцией из Ставропольского края, и с популяцией из Крыма. Таким образом, они занимают промежуточное положение и по данным морфологического исследования, и по результатам аллозимного анализа.

Таблица 1

Несмещаемые генетические дистанции по Nei (1978) между изученными популяциями
Orchis militaris и *O. simia*

<i>O. simia</i> Скалистое, Крым	<i>O. simia</i> Абинск	<i>O. simia</i> Верхнебаканская	<i>O. militaris</i> Джугба	<i>O. militaris</i> Новомихайловка	<i>O. militaris</i> Перевальное, Крым	<i>O. militaris</i> гора Кабан	
0,000							<i>O. simia</i> Скалистое, Крым
0,086	0,000						<i>O. simia</i> Абинск, Краснодарский край
0,049	0,018	0,000					<i>O. simia</i> Верхнебаканская, Краснодарский край
0,814	0,677	0,765	0,000				<i>O. militaris</i> Джугба, Краснодарский край
0,888	0,754	0,820	0,000	0,000			<i>O. militaris</i> Новомихайловка, Краснодарский край
0,900	0,775	0,858	0,016	0,022	0,000		<i>O. militaris</i> Перевальное, Крым
0,958	0,828	0,915	0,013	0,006	0,041	0,000	<i>O. militaris</i> Гора Кабан, Ставропольский край

Кластерный анализ на основании генетических дистанций по Nei (1978) с включением всех 15 изученных к настоящему времени популяций *O. militaris* показал, что популяции с Кавказа отделяются от всех остальных и образуют отдельную группу. Популяция из Крыма объединяется вместе с популяциями из Башкортостана и входит в группу популяций из основной некавказской части ареала (рис. 4). Данные аллозимного анализа 15 популяций *O. militaris* свидетельствуют о географической дифференциации популяций, в основном по различию аллельного состава локуса *ADH*. Если в выборке из 4 популяций из Крыма и с Кавказа генетическая дифференциация популяций по аллельному составу данного локуса составляла 24 %, то есть была высокой, то в случае анализа выборок из 15 популяций она достигает 63 %, то есть приобретает очень высокое значение (Филиппов, Андропова, неопубл.). Это связано с тем, что в выборке присутствуют популяции, дифференцированные по разным аллелям локуса *ADH*. В основной части ареала большая часть популяций оказалась дифференцирована по одному аллелю, а популяция из Ставропольского края – по другому аллелю этого локуса (рис. 5).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходя из результатов проведенного исследования, можно сделать заключение о высоком внутривидовом полиморфизме и о существовании географической дифференциации локальных популяций *O. militaris* на территории России. Морфологические отличия растений с Кавказа и из Крыма нельзя считать достаточными для отнесения их к самостоятельному таксону видового ранга.

Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН № 41 «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России». Авторы признательны Шильникову Д. С. и Назарову В. В. за помощь при проведении полевых исследований на полуострове Крым и в Ставропольском крае.

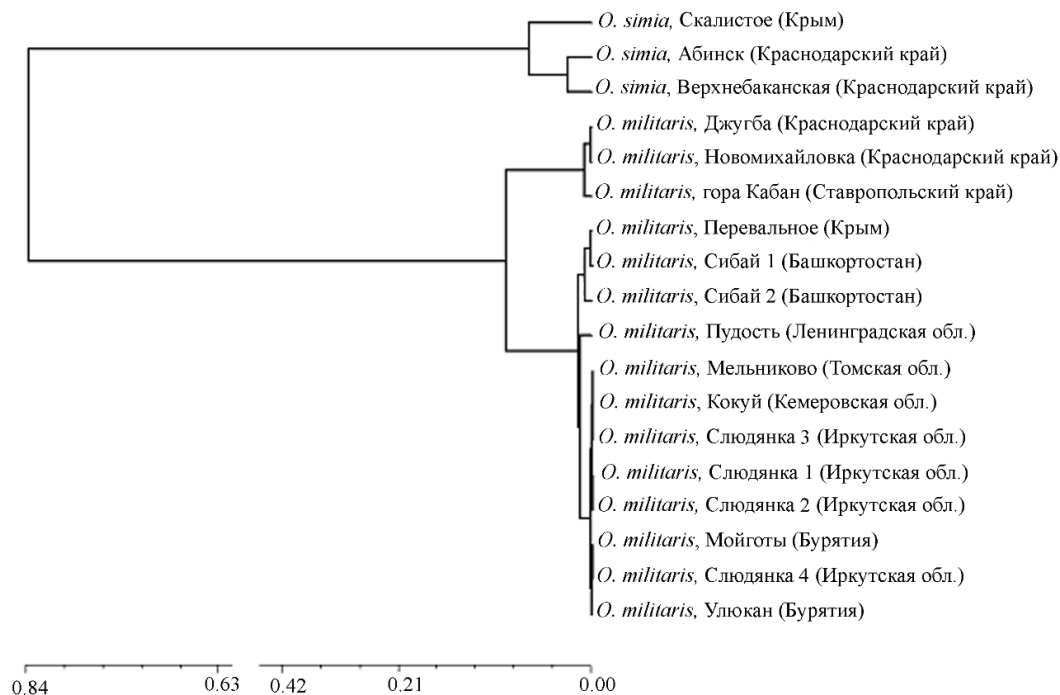


Рис. 4. UPGMA дендрограмма на основании генетических расстояний D (Nei, 1978) по данным частот аллелей 8 генных локусов для изученных популяций *Orchis militaris* и *O. simia* (по Филиппов, Андропова, 2017)

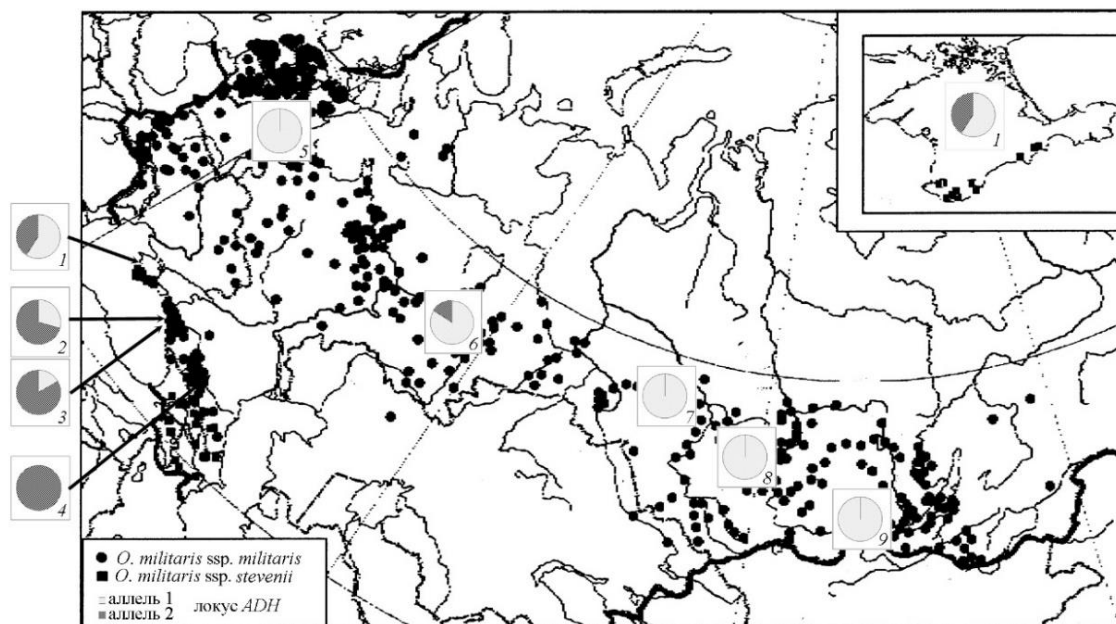


Рис. 5. Доля разных аллелей в локусе ADH в выборках *Orchis militaris* из различных местонахождений

1 – окр. села Перевального, Крым; 2 – окр. села Джугба, Краснодарский край; 3 – окр. села Новомихайловки, Краснодарский край; 4 – окр. Кисловодска, гора Кабан, Ставропольский край; 5 – Пудость, Ленинградская обл.; 6 – Сибай, Башкортостан; 7 – Мельниково, Томская обл.; 8 – Кокуй, Кемеровская обл.; 9 – Слюдянка, Иркутская обл. Точечная карта местонахождений по: Куропаткин, Ефимов (2014).