

Федеральное государственное бюджетное образовательное  
учреждение высшего профессионального образования  
«Московский Педагогический Государственный Университет»

*На правах рукописи*

Стрючкова Анастасия Владимировна

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ, ПРОСТРАНСТВЕННАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ  
ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ВИДА КОЛЛЕМБОЛ  
*PARISOTOMA NOTABILIS SENSU LATO***

1.5.15 – «экология»

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
доктор биологических наук, доцент  
Кузнецова Наталия Александровна

Москва – 2025

## Оглавление

ВВЕДЕНИЕ .....	5
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ .....	11
1.1 Традиционные виды и молекулярные методы .....	11
1.1.1 Использование молекулярно-биологических методов в изучении почвенных животных .....	11
1.1.2 Проблема криптических видов в почвенной зоологии .....	19
1.1.3 Партеногенетические виды в экологическом аспекте .....	21
1.2 Экологическая специализация генетических линий .....	25
1.2.1 Природа экотипов .....	25
1.2.2 Экотипы почвенных животных .....	26
1.2.3 Использование экотипов в экологическом мониторинге .....	29
1.3 <i>Parisotoma notabilis</i> как модельный объект .....	31
1.3.1 Морфология .....	31
1.3.2 Распространение и экология .....	34
1.3.3 Экофизиология и биология .....	38
1.5.6 Данные по генетике <i>Parisotoma notabilis</i> .....	40
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ .....	44
2.1 Подходы к исследованию .....	44
2.2 Районы исследования .....	44
2.3 Местообитания .....	46
2.4 Сбор материала в природе .....	47
2.4.1 Объем, состав и хранение образцов .....	47
2.4.2 Отбор проб для лабораторных экспериментов .....	47
2.4.3 Схема отбора образцов для выяснения разнообразия линий .....	48
2.4.4 Схема отбора образцов для изучения генетической структуры популяций различных местообитаний .....	48
2.4.5 Пространственно-временные изменения генетической структуры популяции .....	49
2.5 Камеральная обработка .....	49
2.6 Оценка численности популяций и роли в сообществах коллембол <i>Parisotoma notabilis</i> посредством метаанализа .....	50

2.7 Лабораторные эксперименты .....	54
2.7.1 Подготовка оборудования для экспериментов .....	54
2.7.2 Наблюдение за <i>Parisotoma notabilis</i> в лаборатории .....	57
2.7.3 Ведение культур <i>Parisotoma notabilis</i> .....	57
2.7.4 Постановка эксперимента на влияние загрязненного $\text{Cu}^{2+}$ корма .....	58
2.7.5 Постановка эксперимента на влияние загрязненного $\text{Pb}^{2+}$ корма.....	58
2.7.6 Постановка эксперимента на влияние высокой и низкой температур .....	59
2.8 Генотипирование .....	59
2.9 Биоинформатический анализ молекулярных данных .....	60
2.9.1 Метаанализ последовательностей GenBank .....	63
2.10 Математическая обработка результатов .....	64
ГЛАВА 3. РАЗНООБРАЗИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ МОДЕЛЬНОГО ВИДА	66
ГЛАВА 4. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ .....	71
4.1 Встречаемость линий .....	71
4.2 Парапатрия vs симпатрия линий .....	74
4.3 Генетические различия внутри линий .....	78
ГЛАВА 5. БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИНИЙ.....	85
5.1 Местообитания линий .....	85
5.2 Состав генетических линий в градиенте нарушенности .....	87
5.3 Использование генетических линий <i>Parisotoma notabilis</i> в биологическом мониторинге .....	93
ГЛАВА 6. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ .....	95
ГЛАВА 7. БИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ОСОБЕЙ ИЗ ПРИРОДНЫХ И НАРУШЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ: ЛАБОРАТОРНЫЕ ОПЫТЫ.....	98
7.1 Выживаемость в культуре и скорость созревания яиц .....	98
7.2 Влияние повышенной и пониженной температур.....	100
7.3 Влияние тяжелых металлов .....	102
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	108
ВЫВОДЫ .....	111

СПИСОК ТЕРМИНОВ.....	112
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ.....	112
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	113
Приложение 1.....	145
Приложение 3.....	157
Приложение 4.....	158
Приложение 5.....	160
Приложение 6.....	162

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность исследования.** Почвенная фауна остается слабоизученной с точки зрения фундаментальных вопросов, касающихся экологической специфики таксонов, биоразнообразия, видообразования и т. д. Текущий этап развития почвенной зоологии и экологии связан с распространением молекулярно-генетических методов, которые используют для решения этих вопросов. Применение этих методов открыли многочисленные случаи скрытого, криптического, разнообразия, и в значительной мере изменили существующие представления о виде. С одной стороны, встали вопросы о таксономическом статусе форм, и, как следствие, о реальном видовом разнообразии сообществ. С другой стороны, не менее важен вопрос о том, что скрывается за эврибионтностью видов. Показано, что такие виды-генералисты могут состоять из специализированных криптических видов (обзор Bickford et al. 2007). Сегодня эти представления находятся на этапе пересмотра и нуждаются в получении новых данных, в первую очередь о экологическом значении наблюдаемого генетического разнообразия.

Для решения этих задач хорошо подходят мелкие почвенные членистоногие коллемболы, или ногохвостки (*Collembola*). Они относятся к деструкторам органических остатков, питаются преимущественно грибным мицелием и спорами, бактериальными пленками и почвенными водорослями (Стриганова 1980), играют роль в регуляции микробной активности (Filser 2002). Ногохвостки являются пищей для многих почвенных хищников (Hopkin 1997). Биомасса коллембол втрое больше биомассы всех наземных позвоночных, что подчеркивает их важную роль в экосистемах (Potapov et al. 2023).

Распространение молекулярных методов позволило обнаружить большое генетическое разнообразие у коллембол (Porco et al. 2012a). Многие широкораспространенные виды включают несколько генетических линий. Генетические дистанции между такими линиями нередко достигают уровня межвидовых и даже больше (Porco et al. 2014; Sun et al. 2018). В настоящее время

дискутируется возможность придания таким генетическим линиям таксономического статуса самостоятельных видов. Поскольку морфологический критерий во многих случаях не работает, идет поиск других критериев: экологического, географического, биологического. Это могут быть адаптивные различия в экофизиологии и биологии внутривидовых групп, обусловленные генетически. Так, среди почвенных беспозвоночных известно два примера связи генетических линий широкораспространенных видов с местообитанием (Saltzwedel et al. 2014; Zhang et al. 2018). Это можно интерпретировать как дифференциацию экологических ниш линий.

Встает вопрос, что такое вид-космополит с экологической и генетической точки зрения? Какие характеристики позволяют таким видам добиться биологического прогресса, т. е. иметь обширный ареал, высокую численность и внутривидовое генетическое разнообразие, иногда достигающее уровня отдельных видов? Для решения этих вопросов среди коллембол подходящим модельным объектом является один из самых многочисленных в Европе и Северной Америке партеногенетический вид *Parisotoma notabilis* (Schaeffer, 1896) (Potapov 2001). Было обнаружено 5 морфологически сходных генетических линий этого вида, в основном в Западной Европе и Северной Америке (Porco et al. 2012b; Saltzwedel et al. 2017). Вид стали понимать широко как комплекс, возможно, состоящий из нескольких видов, отражая это в названии - *Parisotoma notabilis sensu lato*.

С экологической точки зрения обнаруженное генетическое разнообразие широкораспространенных видов, включая *Parisotoma notabilis*, не интерпретировали. Отсутствовали попытки экспериментально выяснить биологические и экофизиологические особенности различных линий. Не изучали их возможную биотопическую дифференциацию. Одна из причин – существующее представление о парапатрии линий в Западной Европе и Канаде по данным первых работ, где единичные случаи совместных находок линий относили к эпизодам инвазий (Porco et al. 2012b). Очевидно, что при таком подходе явление разнообразия линий следует рассматривать как результат географической дифференциации. Вопрос состава, распространения и совместной встречаемости

линий в других регионах оставался открытым. Наше исследование охватило ранее неизученные районы Восточной Европы и Кавказский регион. Кроме того, мы предположили, что биологический прогресс вида основан не только на географической, но и на экологической дифференцировке его генетических линий.

**Цель работы** - выяснить разнообразие, экологическую специализацию и пространственную дифференцировку генетических линий у широкораспространенного вида коллембол *Parisotoma notabilis*. Для достижения цели решали следующие **задачи**:

- 1) оценить разнообразие и распространение генетических линий модельного вида в Европейской части России и Кавказском регионе, выяснить филогеографические паттерны для самых распространенных линий;
- 2) выявить состав генетических линий в экологических рядах местообитаний с разной антропогенной нарушенностью и выяснить возможность использования линий в экологическом мониторинге;
- 3) выяснить пространственно-временную динамику генетических линий в модельных популяциях;
- 4) сравнить биологические и экофизиологические особенности особей из различных по нарушенности местообитаний.

**Научная новизна.** В работе впервые:

- показана экологическая специализация широкораспространенных генетических линий партеногенетического вида коллембол в природе;
- получены генетические данные о *P. notabilis* из различных природных зон Восточно-Европейской равнины и высотных поясов Кавказа;
- дана общая оценка распространения линий в Европе и Северной Америке;
- показана экологическая специализация широкораспространенных генетических линий модельного вида в различных природных зонах;
- получены данные по пространственно-временному распределению линий в пределах модельных популяций;

- в условиях лабораторного эксперимента показано различное отношение генетических линий к экологическим факторам (температура, загрязнение тяжелыми металлами).

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Получено возможное объяснение биологического прогресса видов с обширным ареалом на основе экологического и генетического подходов. Показана экологическая специализация наиболее широко распространенных генетических линий модельного вида, отражающая их расхождение по разным экологическим нишам. Экофизиологическая специализация и биологические особенности линий могут служить критерием в принятии решения об их таксономическом статусе.

С практической стороны раскрыт биоиндикационный потенциал генетических линий внутри одного вида. Предложен новый метод мониторинга состояния почвенного яруса экосистем по изменению встречаемости линии, свойственной нарушенным местообитаниям. Существенно дополнена генетическая информация о виде в международных базах (GenBank и GBIF).

**Методология и методы исследования.** Работа включала полевые, лабораторные и аналитические методы. В ходе полевого этапа осуществляли сбор материала в природе. В лаборатории проводили экстракцию микроартропод из субстрата и отбор модельного вида. Для определения генетической принадлежности особей осуществляли амплификацию целевых генов путем ПЦР и секвенирование методом Сэнгера. Для исследования биологических и экофизиологических свойств генетических линий их культуры разводили с последующим тестированием. Обработку результатов проводили в специализированном программном обеспечении, а также на языке программирования R.

#### **Положения, выносимые на защиту:**

1. *Parisotoma notabilis* можно рассматривать как политипический вид, находящийся в процессе экологического (преимущественно на равнинах) и географического (преимущественно в горах) формообразования.



2. Обнаружен очаг внутривидового разнообразия *Parisotoma notabilis* в Кавказском регионе и Крыму, где отмечено 10 линий (включая 4 новых) из 12 известных в Голарктике.
3. На примере *Parisotoma notabilis* впервые показана экологическая дифференциация генетических линий у партеногенетических видов коллембол в рядах местообитаний с различной степенью нарушенности.
4. Впервые для коллембол экспериментально показаны экофизиологические и биологические различия генетических линий одного вида из городских и природных местообитаний.

**Апробация работы.** По теме диссертации опубликовано 15 печатных работ, в том числе 4 статьи в изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ. Материалы работы были представлены на VII Полевой школе по почвенной зоологии и экологии (Екатеринбург, 2021); XIX Всероссийском совещании по почвенной зоологии (Улан-Удэ, 2022); на XVI съезде Русского энтомологического общества (Москва, 2022); на Всероссийской конференции молодых ученых “Экология: факты, гипотезы, модели” (Екатеринбург, 2023); на Второй Всероссийской конференции «Зоологические коллекции как источник генетических ресурсов мировой фауны – классические и современные подходы к их изучению, хранению и использованию» (Санкт-Петербург, 2023); на IV международном симпозиуме «Биодиагностика и экологическая оценка окружающей среды: современные технологии, проблемы и решения» (Москва, 2023); на Международном форуме «Агробиотехнологии: достижения и перспективы развития» (Москва, 2023); на Всероссийской научной конференции с международным участием «Актуальные вопросы теории и практики лесного почвоведения» (Петрозаводск, 2023); на XIX международном коллоквиуме по почвенной зоологии и XVI международном коллоквиуме по аптериготам (Кейптаун, 2024); на Всероссийской научной конференции с международным участием «Фундаментальные и прикладные аспекты адаптации живых организмов к изменяющимся условиям окружающей среды Севера: исследования, инновации, перспективы» (Петрозаводск, 2024); на IX Всероссийской конференции с международным участием «Горные экосистемы и

их компоненты» (Нальчик, 2024); на заседаниях кафедры зоологии и экологии ИБХ МПГУ и лаборатории синэкологии ИПЭЭ РАН.

**Благодарности.** Приношу глубокую признательность своему научному руководителю, д.б.н., проф. Кузнецовой Н. А. за всестороннюю помощь в подготовке и осуществлении настоящей работы, а также в.н.с. Потапову М.Б. за организацию молекулярной лаборатории в УНЦ МПГУ и морфологический анализ модельного вида. Выражаю искреннюю признательность своим коллегам Антиповой М. Д. и Семеновой Д.А. за генотипирование части материала. Автор благодарен Боковой А.И., Гончарову А.А., Ефейкину Б.Д., Кременице А.М., Морозовой Н., Паниной К.С., Потапову М.Б., Сараевой А.К и волонтерам за помощь в сборе материала; Малых И.М. и Спиридонову С.Э. за помощь в освоении метода ПЦР, Артамоновой В.С., Петровой Н.В. и Холодовой М.В. за консультации по вопросам молекулярного анализа; Потапову М.Б. за разработку лабораторных экспериментов, Глаголевой М.Д. и Лазаревой С.А. за лабораторные наблюдения; Колобову М.М. за оптимизацию процессов расчета и написание программы, Паниной К.С. и Шарикову А.В. за помощь со скриптами R.

# ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

## 1.1 Традиционные виды и молекулярные методы

### 1.1.1 Использование молекулярно-биологических методов в изучении почвенных животных

*Штрих-кодирование.* Молекулярные открытия дали новый перспективный признак для идентификации видов – последовательность нуклеотидов. В 2003 году в статье “Biological identifications through DNA barcodes” (Hebert et al. 2003) была предложена амбициозная программа по штрих-кодированию всего живого. В идеале штрих-код ДНК вида должен быть определен на основе анализа множества образцов, представляющих всё его эколого-географическое разнообразие. Для животных используют участок митохондриального гена цитохромоксидазы 1 длиной 658 пар оснований. Предполагалось, что на получение ДНК-штрихкодов 10–15 млн потенциально существующих видов животных уйдет 20 лет. В настоящее время заявленные цели далеки от достижения. Однако, методы секвенирования ДНК стремительно развиваются, накоплено много данных о последовательности ДНК различных организмов, при этом обнаружены многочисленные случаи криптического разнообразия видов (Bickford et al. 2007).

*Филогенетическая систематика.* С развитием молекулярных методов классификация организмов стала возможной по принципу эволюционного родства на основе сходства генов. У почвенных животных, как правило, для этого используются митохондриальные гены, или кодирующие рибосомы. Эти гены у разных организмов будут отличаться тем сильнее, чем дальше разошлись таксоны в процессе эволюции. Устанавливаются определенные пороговые значения внутривидовой дивергенции для данного участка генома и для данной таксономической группы, при превышении которых возможно выделение вида (Шнеер 2009). Если группа малоизучена и для нее неизвестен уровень

внутривидовых различий, то выделение видов по такой системе может давать неверные результаты.

*Филогеография.* В ряде экспериментальных работ было показано, что кластеры близких гаплотипов мтДНК у многих видов имеют четкую географическую локализацию. С этого времени оформляется новое направление исследований – внутривидовая филогеография. Этот термин был введен Д. Авайсом и соавторами еще в 1987 году (Avisé 1989). Филогеография изучает пространственное распределение генеалогических групп, объединяя филогенетические деревья и пространственные паттерны. Это позволяет изучать эволюционные процессы, которые могут быть ответственны за географическое распределение генеалогических линий от прошлого до настоящего. Гаплотипы мтДНК, определенные на основании пошаговых мутационных изменений, можно представить как сеть последовательных эволюционных превращений (Templeton 1998). В филогеографических исследованиях беспозвоночных животных наиболее часто используют субъединицу 1 цитохромоксидазы (COI). Достоверность оценки влияния различных процессов и факторов на филогеографическую структуру определяется не только активностью молекулярно-генетических методов и уровнем их статистической обработки, но и зависит от уровня знаний о биологических особенностях вида, его поведения и экологии, от специфики его зависимости от ресурсов и от устойчивости к воздействию меняющихся факторов среды. Так, филогеография находится на стыке дисциплин, изучающих микро- и макроэволюционные процессы, таких как популяционная генетика, экология, этология и палеонтология, историческая география, филогенетика, антропология и др. А молекулярная генетика соединяет воедино столь различные дисциплины (Холодова 2009). Молекулярная филогеография позволяет формально проверить эволюционные гипотезы о распределении видов (Byun et al. 1997; Strange, Burr 1997; Zamudio et al. 1997) и может использоваться в исследованиях послеледниковой колонизации растений и животных (Scott Harrison 2004; Allegrucci et al. 2005).

Молекулярно-генетические исследования ногохвосток начались в конце XX века. Например, различные молекулярные маркеры использовали для разграничения видов *Isotomurus* (Carapelli et al. 1995a; Frati et al. 1995), *Mesaphorura* (Zimdars, Dunger 2000), *Tomocerus* и *Pogonognathellus* (Fanciulli et al. 2000), филогении рода *Orchesella* (Frati et al. 2000a), а также ряда арктических коллембол (Frati et al. 2000b). Впервые обратили внимание на генетику клонов партеногенетических видов – провели молекулярный анализ линий лабораторной *Folsomia candida* (Chenon et al. 2000). Штрих-кодирование коллембол было начато в 2004 году с биологической идентификации образцов из Канады (Hogg, Hebert 2004) и в настоящее время продолжается. Этот метод сейчас широко используется для молекулярно-таксономической переоценки видового разнообразия коллембол (Porco et al. 2014) и выявления возможных новых видов (Chang et al. 2020), в качестве инструмента мониторинга инвазий (Porco et al. 2013), для идентификации микроорганизмов в желудочно-кишечном тракте ногохвосток (Anslan et al. 2016) и др. Последние годы происходит систематическая ревизия различных семейств коллембол на основе молекулярной филогении (Yu et al. 2021; Godeiro et al. 2023).

Текущий этап изучения молекулярно-биологических признаков коллембол (как и многих других таксонов) во многом аналогичен альфа-этапу морфологической систематики. Сегодня также происходит в основном накопление данных и описание разнообразия видов по признаку последовательности нуклеотидов. На этом этапе обычно не уделяют большого внимания подробному описанию сборов. Так, в большинстве работ, нацеленных на филогеографию видов, отсутствуют данные о местообитаниях, где проводили сборы, что в дальнейшем усложняет экологическую интерпретацию результатов. На повестке дня остро стоит вопрос пересмотра критериев вида у коллембол с учетом молекулярно-биологических признаков, т. е. развитие интегративной систематики. В случае криптических видов, когда морфология “не работает”, выработка порогов молекулярно-биологических различий между ними требует поддержки со стороны других критериев, в том числе экологического. Параллельно с попытками уточнить критерии вида у коллембол идет изучение генетики их популяций, охватывающее

в большинстве случаев экзотические виды и районы. Относительно недавно внимание специалистов обратилось на широкораспространенные виды. Была обнаружена их сложная генетическая структура, особенно в случае партеногенетических видов. Для них характерно необычное сочетание древности клонов и явных признаков биологического прогресса.

Таким образом, генетические методы достаточно поздно пришли в почвенную зоологию. С получением новых данных возникла проблема, как соотнести традиционный морфологический вид с генетическим разнообразием. Для ее решения важен анализ различных генетических маркеров, а также использование других критериев вида, например, экологического. Не менее важно понять, что скрывается за таким значительным генетическим полиморфизмом: экологическая специализация отдельных линий или их географическая изоляция?

*Гены, изучаемые у почвенных животных.* В исследованиях используются как ядерные, так и митохондриальные гены и их фрагменты. В зависимости от задач выбирают разные по скорости мутирования маркеры. Например, для близкородственных видов удобно использовать гены с высокой степенью замены нуклеотидов, быстро накапливающие достаточное количество мутаций. Кроме того, при выборе фрагмента гена для анализа той или иной группы важно учитывать накопленные для нее генетические данные, так как это облегчает сравнение результатов и накапливает материал для исследований большего масштаба.

Митохондриальные гены, кодирующие белки, широко используются в молекулярной систематике. Участок первой субъединицы митохондриального гена цитохромоксидазы (COI) – это наиболее часто используемый локус для баркодирования животных (Hebert et al. 2003), в том числе почвенных беспозвоночных (Rougerie et al. 2009; Kreipe et al. 2015; Wesener et al. 2015). Штрих-кодирование ДНК в сочетании с морфологией применяли для разграничения видов в ряде родов Collembola: *Deutonura* (Porco et al. 2010), *Entomobrya* (Katz et al. 2015), *Heteromurus* (Lukić et al. 2015), *Homidia* (Pan et al. 2015), *Lepidocyrtus*, *Pseudosinella* (Soto-Adames 2002), *Protaphorura* (Sun et al. 2017) и др. По данным баз GenBank и

BOLD, последовательность COI получена для 1046 вида (на июнь 2024 года), что составляет около 11% от описанных на сегодня видов ногохвосток (~9000; Bellinger et al. 1996-2024) и менее 2% от ожидаемого числа существующих видов (Potapov et al. 2020). Кроме того, имеется ряд работ, в которых для ногохвосток была проанализирована вторая субъединица гена (COII) (Timmermans et al. 2005; Stevens et al. 2007), последовательности обоих генов (Myburgh 2006) или весь митохондриальный геном (Carapelli et al. 2008; Leo et al. 2019). Реже в работах по почвенным беспозвоночным используют другие митохондриальные, не кодирующие белки, рибосомальные гены 12S и 16S (Hwang et al. 2001; Pérez-Losada et al. 2009; Pfingstl et al. 2021; Wang et al. 2022), и лишь в нескольких работах по коллемболам (Carapelli et al. 2004).

Несколько реже на уровне родов и видов изучают ядерные маркеры, мутирующие с меньшей скоростью (Hwang, Kim 1999). Два ядерных рибосомальных гена 28S и 18S используются в молекулярной систематике червей (Pérez-Losada et al. 2009), многоножек (Gai et al. 2006), клещей (Niedbała et al. 2021) и коллембол (Luan et al. 2005; Tully et al. 2006; Xiong et al. 2008; Porco et al. 2012b; Saltzwedel et al. 2017). Внутренние транскрибируемые спейсерные области ядерных рибосомальных генов (ITS1 и ITS2) находятся под небольшим давлением отбора и могут быстрее накапливать замены. Их используют для червей (Shekhovtsov et al. 2013) и клещей (Niedbała et al. 2021), но лишь в нескольких работах по ногохвосткам (Park 2009; Anslan, Tedersoo 2015). Однако, ITS2 оказался высокоэффективен в различении видов коллембол и, как подытожили авторы (Anslan, Tedersoo 2015), может служить альтернативным штрих-кодом для их идентификации. Тем не менее, использование данного маркера для ногохвосток не получило широкого распространения, вероятно, из-за отсутствия наработанной базы.

Другие гены используются реже, в основном только в дополнении к вышеперечисленным генам, и наименее исследованы для коллембол: фрагмент ядерного гена, кодирующего гистон H3 (Saltzwedel et al. 2017; Katz et al. 2018), кодирующий ядерный белок ген  $\alpha$ -субъединицы фактора элонгации транскрипции

1 (EF1- $\alpha$ ) (Zhang et al. 2018; Zhang 2019; Winkler et al. 2020) и ген 6-ой субъединицы F<sub>1</sub>F<sub>0</sub>-АТФазного комплекса митохондрий (АТР6) (McGaughran et al. 2011).

Интересно отметить, что ранее из-за небольшого размера все тело коллемболы измельчали и полностью использовали для выделения ДНК (Hogg, Hebert 2004). Но в последние годы метод был усовершенствован и появилась возможность оставлять образцы. Например, ДНК извлекают только из одной антенны (Nakamori 2013), или выделяют ДНК из всего тела без разрушения экзоскелета (Porco, Deharveng 2010; Aoyama et al. 2015).

*Базы генетических данных.* Генетические данные депонируются в двух основных базах: BOLD и GenBank. Для коллембол на сайте BOLD, где депонируют только данные штрих-кодов, представлено 254 534 записей («BOLD Systems»; июль 2024). На сайте GenBank имеется 248 759 записей нуклеотидных последовательностей фрагментов генов и 167 геномных сборок («NCBI»; июль 2024). Около 36% нуклеотидных последовательностей относятся к лабораторному модельному виду *Folsomia candida*, используемому в качестве сертифицированного тест-объекта (ISO 11267). Так, этот вид является наиболее изученным генетически (Таблица. 1).

Таблица 1. Наиболее изученные виды коллембол по данным GenBank.

(*P. notabilis* приведен для сравнения)

Таксон	Количество записей	%
<i>Folsomia candida</i>	89798	36,1
<i>Orchesella cincta</i>	37642	15,1
<i>Allacma fusca</i>	31926	12,8
<i>Megaphorura arctica</i>	16380	6,6
<i>Entomobrya nivalis</i>	6347	2,6
<b><i>Parisotoma notabilis</i></b>	<b>1121</b>	<b>0,5</b>
Другие таксоны	65545	26,3
Все коллемболы	248759	100



Другие изученные виды относятся к крупным атмобионтным формам (*Orchesella cincta*, *Allacma fusca*, *Entomobrya nivalis*). Еще один вид, *Megaphorura arctica*, подробно исследован генетически в связи с его необычайной толерантностью к экстремально холодным условиям (Clark et al. 2007).

*Генетические дистанции.* Разные популяции одного и того же вида коллембол могут генетически сильно отличаться (Fрати et al. 1992; Carapelli et al. 1995a; Fanciulli et al. 2000; Stevens et al. 2006; Fanciulli et al. 2009). Генетическое расхождение порой значительно превышает средний уровень, наблюдаемый между популяциями, принадлежащими к одному и тому же виду ногохвосток (Tully et al. 2006; Torricelli et al. 2009; Porco et al. 2012a). В среднем, межвидовая дивергенция по COI для близкородственных видов находится в пределах 16.35% - 24.55%, но бывают и гораздо меньшие показатели: так различия между *Thalassaphorura debilis* и *T.thalassophila* - всего 4.3% (Sun et al. 2018). При этом известно, что у ряда широкораспространенных видов коллембол средние внутривидовые генетические дистанции могут находиться на уровне межвидовых или превышать их (Таблица. 2). Максимальные значения генетических дистанций между линиями в редких случаях могут достигать 26% (*Sminthurides malmgreni*; Porco et al 2014). Некоторые подобные исследования привели к восстановлению вышедших из употребления признаков и названий: *Isotomurus palustris* (Carapelli et al. 1995b; Frati et al. 1995) и *Lepidocyrtus dispar / biphasis* (Soto-Adames 2000).

Таблица 2. Внутривидовые генетические дистанции у коллембол по COI.

Вид	N линий	Средние внутривидовые K2P дистанции, %	Источник
<i>Bilobella aurantiaca</i>	3	11,33	(Porco et al. 2012a)
<i>Ceratophysella denticulata</i>	4	19,51	(Porco et al. 2012a, 2014)
<i>Deutonura monticola</i>	3	17,17	(Porco et al. 2012a)
<i>Entomobrya marginata</i>	2	23,39	(Porco et al. 2014)
<i>Folsomia fimetaria</i>	2	21,39	

<i>Folsomia quadriculata</i>	2	~22	
<i>Heteromurus major</i>	7	21,47	(Porco et al. 2012a)
<i>Isotomurus plumosus</i>	2	22,43	(Porco et al. 2014)
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>	3	23,27	(Zhang et al. 2018)
<i>Parisotoma notabilis</i>	5	16,5	(Porco et al. 2012b; Saltzwedel et al. 2017)
<i>Podura aquatica</i>	2	19,21	(Porco et al. 2012a)
<i>Sminthurides malmgreni</i>	3	25,97	(Porco et al. 2014)
<i>Tomocerus baudoti</i>	2	21,17	(Porco et al. 2012a)

Таким образом, в молекулярных работах по почвенным животным и, в частности, коллемболам в основном используют общепринятый локус митохондриального гена COI, позволяющий разделять виды. В работах также часто используют ядерный рибосомальный ген 28S или ряд других маркеров в качестве подтверждающих. Интересно, что в генетических базах данных большинство записей о нуклеотидных последовательностях относятся не к наиболее распространенным подстилочным и почвенным (геми- и эуэдафические) формам коллембол, а к крупным атмобионтным. В целом генетическая изученность ногохвосток (249 119 записей) сопоставима с другими группами почвенной мезофауны (Oribatida - 208 785 записей, Mesostigmata - 227 529).

Широкораспространенные виды коллембол часто включают линии с генетическими дистанциями видового уровня. Распределение этих линий в популяциях может быть различным. В большинстве работ по филогеографии коллембол генетическую информацию сопровождают географические данные, но не экологические – данные о местообитаниях приводят редко. Генетический материал, собранный без экологических данных редко может репрезентативно отражать популяционную структуру (Животовский 2016). Поэтому в нашей работе мы уделяем этому первостепенное значение.

### 1.1.2 Проблема криптических видов в почвенной зоологии

Применение молекулярно-генетических методов позволило обнаружить многочисленные случаи криптического разнообразия видов (Bickford et al. 2007). Внутривидовые морфологически идентичные, но генетически отличные формы встречаются в тех группах, где морфологические признаки немногочисленны, например, у дождевых червей (Novo et al. 2010), и особенно много — у мелких организмов, например, дафний (Pereboev et al. 2024) микроскопических простейших (Harper et al. 2009). Но даже у более крупных животных криптические виды встречаются гораздо чаще, чем считалось ранее. Они встречаются даже в давно известных и хорошо изученных видах. Их много у беспозвоночных, например, у ракообразных остракод *Eucypris virens* было найдено 35 (Koenders et al. 2012), у рыб *Schindleria praematura* - 14 видов (Kon et al. 2007), у лягушки *Limnonectes kuhlii* — 16 (McLeod 2010), и предполагается, что их много даже в таких лучше других исследованных группах, как млекопитающие. Скрытые генетические различия характерны для разных представителей почвенной фауны: многоножек (Wesener et al. 2015; Bharti et al. 2023), дождевых червей (King et al. 2008; Shekhovtsov et al. 2013), клещей (Schäffer et al. 2019; Pfingstl et al. 2021), коллембол (Porco et al. 2012a, 2014). Некоторые авторы считают, что криптические виды – просто результат несовместимых концепций вида (Heethoff 2018), в то время как другие убеждены, что криптическое разнообразие отражает эволюционные процессы (Struck et al. 2018). В первом случае информация о последовательности ДНК может рассматриваться как основа таксономического описания (Jörger, Schrödl 2013), где генетическая дистанция – измеряемый инструмент для разделения видов (Abramson 2009). Это привело к развитию такого явления, как турбосистематика (также ‘minimalist’ alpha taxonomic, accelerated или “fast-track” taxonomy): экспресс-описание видов на основе генотипирования и фотографий объекта (Butcher et al. 2012; Riedel et al. 2013b, 2013a, 2014; Riedel, Narakusumo 2019; Sharkey et al. 2021). Валидность таких описаний подверглась критике со стороны многих таксономистов (Ahrens et al. 2021; Zamani et al. 2022).

Ряд исследователей выделяют новые виды только по генетическим данным (Schäffer et al. 2019), при поддержке морфометрических характеристик и/или слегка расходящихся недиагностических признаков (Pfungstl et al. 2021). Филогенетическая концепция вида привела в том числе к повышению многих подвидов до видового статуса, что вызвало «таксономическую инфляцию» (Isaac et al. 2004). Однако, высокая степень генетической дивергенции может быть лишь предпосылкой образования новых видов (Ferguson 2002). В других случаях авторы придерживаются интегративного подхода в таксономии и не торопятся описывать новые виды при отсутствии морфологических отличий или других критериев (Porco et al. 2012b), или если считают обнаруженные различия между линиями недостаточно точными (Shekhovtsov et al. 2020, 2021). В редких случаях удается обнаружить значимые морфологические различия, тогда выделение новых видов не вызывает сомнений (Lienhard, Krisper 2021; Cheng et al. 2024).

На данный момент нет общепринятого мнения, какой статус давать генетически сильно различным, но морфологически идентичным группам особей. Часто их называют «генетические линии», «молекулярные операционные таксономические единицы» (MOTU) или просто депонируют в BOLD, где система присваивает им номер индекса штрих-кода (BIN). Это создает немалые трудности для исследователей, которым необходимо опираться на таксономию.

Таким образом, обнаруженные многочисленные случаи скрытого, криптического, разнообразия, в значительной мере изменили существующие представления о виде и видовом разнообразии. Сегодня эти представления находятся на этапе пересмотра и нуждаются в получении новых данных, в первую очередь о экологическом значении наблюдаемого генетического разнообразия. Кроме того, экологический критерий вида, т. е. расхождение по разным экологическим нишам видов, может помочь в принятии решения о таксономическом статусе, так как играет важную роль в процессе экологического видообразования.

### 1.1.3 Партеногенетические виды в экологическом аспекте

Партеногенетические виды считаются более уязвимыми на эволюционной шкале времени, по сравнению с амфимиктическими. Согласно гипотезе “храповик Меллера”, популяции без полового процесса необратимо накапливают вредные мутации, что приводит к вымиранию вида (Смит 1981). Однако, партеногенетические виды демонстрируют признаки биологического прогресса в классическом понимании А.Н. Северцова (1934): рост численности и внутривидового разнообразия, расширение ареала. Партеногенез широко распространен в различных таксонах почвенных животных (Гиляров 1982). По мнению М. С. Гилярова наибольший интерес в экологическом плане представляет один из вариантов партеногенеза - телитокия, при которой самки производят самок без участия самцов. В таком случае новая популяция может произойти от одной особи, попавшей в подходящие условия. Популяция вдвое быстрее амфимиктической наращивает численность, поскольку каждая особь способна дать потомков (Смит 1981). С экологической точки зрения М. С. Гиляров рассматривал происхождение партеногенеза как эволюционную стратегию, обеспечивающую завоевание новых сред и расширение ареала. Так, партеногенез нередко проявляется у популяций, осваивающих новые местообитания, в том числе нарушенные и раннесукцессионные. После остановки рекомбинации самые удачные возникшие клоны могут оказаться способными вытеснить двуполоую форму в рефугиумы, захватить уже освоенный ареал, а иногда и значительно расширить его. Если при изменении условий старые клоны вымирают, источником новых могут стать сохранившиеся двуполые популяции (Гребельный 2008). Среди почвенных беспозвоночных, включая ногохвосток, довольно много партеногенетиков, особенно среди многочисленных и широко распространенных видов (Чернова et al. 2009).

*Гипотезы эколого-географического распространения партеногенетических организмов.* Существует несколько гипотез эколого-географического распространения клонов (линий) (Butlin 2002): 1) клоны могут

дифференцироваться по нишам, и их состав в популяции будет строго соответствовать свойствам окружающей среды (гипотеза FNV); 2) клоны могут быть селективно нейтральными, и различия между популяциями разных регионов будут обусловлены историей расселения; 3) конкурентное превосходство одного или нескольких клонов может привести к тому, что клональный состав будет однородным на большой территории и не будет строго соответствовать экологическим или пространственным свойствам (гипотеза GPG).

Гипотеза «замороженных» ниш (Frozen-Niche-Variation (FNV) hypothesis) предполагает, что широкораспространенные партеногенетические виды состоят из ряда адаптированных к местным условиям генотипов, каждый из которых занимает узкую нишу (Vrijenhoek 1979, 1984a, 1984b; Wetherington et al. 1989). За счет полной передачи генома при партеногенезе, такие генотипы остаются как бы «замороженными». Клональное генетическое разнообразие сохраняется, потому что клоны распределяются, занимая разные ниши. Например, с этой гипотезой соотносятся данные распределения гаплотипов панцирного клеща *Opiella nova* (Saltzwedel et al. 2014). Предполагается, что бесполовая популяция, соответствующая гипотезе «замороженных» ниш 1) неоднократно возникали от половых предков; 2) расселилась достаточно широко, чтобы встретить подходящие места обитания; 3) заняла экологически неоднородный ландшафт. Последующий межклональный отбор в гетерогенном ландшафте должен поддерживать региональную метапопуляцию, которая генетически разнообразна. Клоны на данном участке также должны строго соответствовать местным условиям окружающей среды. Эта гипотеза о происхождении и поддержании генетического разнообразия бесполой популяции похожа на экологические объяснения происхождения и поддержания бета-разнообразия сообщества (Whittaker 1960).

В ином случае клоны могут быть селективно нейтральными (не обладать различной приспособленностью к окружающей среде). Тогда генетические различия между популяциями разных регионов будут зависеть от истории расселения. Виды с низкой способностью или тенденцией к перемещению или рассредоточению, к которым относятся почвенные беспозвоночные, часто

демонстрируют четкие пространственные генетические структуры. Тогда генетическая однородность, обнаруженная в некоторых случаях, может быть объяснена потоком генов, опосредованным ветром и/или животными, а также антропогенным переносом почвы или других материалов. В своих исследованиях Costa и др. (2013) приходят к выводу, что основными факторами ответственными за генетическую структуру, обнаруженную среди популяций коллембол, являются геологические барьеры и исторические события. Биогеографическая история популяций может быть прослежена благодаря работам по филогеографии. Наибольшее количество таких работ для коллембол были проведены в Европе. Так, экстраполяция наборов данных (Saltzweidel et al. 2016) по трем видам (*Ceratophysella denticulata*, *Folsomia quadrioculata* и *Isotomiella minor*) в Европе позволяет предполагать: 1) в раннем и среднем миоцене (23.03–11.6 млн лет назад) произошло отделение крупных клад генетических линий коллембол центральной и северо-восточной Европы от южноевропейских; 2) клады в центральной и северной Европе разделились в течение позднего миоцена (11,6–5,4 млн лет назад); 3) популяции одного региона разошлись в течение плейстоцена (0,011–1,8 млн лет назад).

Еще одна гипотеза, объясняющая эколого-географическое распространение партеногенетических организмов – гипотеза генотипа общего назначения (General-Purpose-Genotype (GPG)). Она предполагает, что эволюционный успех бесполой организмов может быть возможен благодаря универсальным генотипам (генетическим линиям), отобраным из-за их гибких фенотипов, использующих широкие экологические ниши (Baker 1965; Lynch 1984). Такой генотип демонстрирует способность производить различные фенотипы в различных условиях окружающей среды за счет эпигенетической изменчивости (изменение экспрессии генов). Пространственная и временная изменчивость экологических ниш может благоприятствовать эволюции партеногенетических генотипов, адаптированных к широкому диапазону экологических условий. При этом клональный отбор с течением времени должен устранять специализированные генотипы и, таким образом, сокращать генетическую вариативность. Генотипы

общего назначения обнаружены, например, у панцирного клеща *Platynothrus peltifer* (Heethoff et al. 2007) и дождевого червя *Octolasion tyrtaeum* (Jaenike et al. 1980).

Таким образом, один из вариантов партеногенеза - телитокия представляет наибольший интерес в экологическом плане. В таком случае новая популяция может произойти от одной особи, попавшей в подходящие условия. Модельный объект *P. notabilis* является партеногенетическим видом, у которого половой процесс редко, но присутствует. Это не позволяет применять биологическую концепцию вида, в основе которой лежит репродуктивная изоляция, и мы придерживаемся эволюционной концепции в данном случае. Существует несколько гипотез эколого-географического распространения партеногенетических организмов, которые по-разному объясняют клональный состав в популяциях.

*Концепции вида и партеногенез.* На данный момент известно как минимум 26 различных концепций вида (Wilkins 2009). Согласно наиболее общепринятой (биологической) концепции, вид – это группы скрещивающихся естественных популяций, которые репродуктивно изолированы от других таких групп (Майр 1971). Однако, критерий репродуктивной изоляции невозможно применить к партеногенетическим видам даже при условии редкого полового процесса. Поэтому в нашем случае мы опираемся скорее на эволюционную концепцию, где вид представляет собой совокупность популяций и клонов, эволюционирующую независимо от других таких совокупностей, имеющая свои собственные эволюционные тенденции и историческую судьбу (Wiley 1978).

К партеногенетическим видам относится и изучаемый нами *P. notabilis*, у которого, тем не менее, зарегистрированы самцы (Fjellberg 1980, Потапов, личное сообщение). Преобладание партеногенетиков, включая *P. notabilis*, особенно характерно для молодых послеледниковых ландшафтов, например Восточной Европы (Кузнецова и др. 2019а). В сообществах ногохвосток древних экосистем, таких, как дальневосточные хвойно-широколиственные леса, численность партеногенетических видов невелика (Кузнецова и др. 2019b).



## 1.2 Экологическая специализация генетических линий

### 1.2.1 Природа экотипов

*Понятие экотип.* Любая природная популяция гетерогенна, т. е. состоит из особей, различающихся по фенотипическим и/или генотипическим признакам. Внутри популяций иногда можно выделить группы особей, по-разному адаптированных к тому или иному фактору среды. В случае, если такие адаптации закреплены генетически, их называют экотипами (Turesson 1922). Термин «экотип» был впервые использован шведским ботаником Турессоном применительно к растениям. В широком смысле понятие экотип относят как к группе особей внутри популяции, так и к популяции в целом (Turesson 1922), в более узком – только к популяции (Le Moan et al. 2016). Мы используем этот термин в его более широком исходном понимании Турессоном. Кроме того, проблемой является иное употребление этого термина в экологической характеристике в ряде групп организмов, например у дождевых червей «экотипами» неудачно называют жизненные формы (почвенные, подстилочные и норные) (Seric Jelaska, Symondson 2016; Hallam, Hodson 2020; Huang et al. 2021).

К существованию генетически различных экотипов внутри одного вида приводит неоднородность среды обитания в сочетании с естественным отбором (Linhart, Grant 1996), как в случае с промышленным меланизмом березовой пяденицы *Biston betularia* (van't Hof et al. 2011). Турессон рассматривал экотипы как постоянно развивающиеся группы, которые отражают неслучайное разделение генетической изменчивости на континууме видообразования. Согласно «экологическому правилу Шварца» (Петрусевич 1979) «специализированные виды всегда лучше приспособлены, чем специализированные внутривидовые формы». Однако, большинство экотипов никогда не превратятся в отдельные филогенетические линии (Lowry 2012).

*Проблемы концепции экотипа.* Концепция экотипа включает в себя данные по генетике и экологии вида. Несмотря на быстрое развитие генетических методов

и ресурсов для немодельных организмов (Hunter et al. 2018; Segelbacher et al. 2022), для большинства таких таксонов все еще отсутствуют генетические данные, что ограничивает исследования возможного существования адаптивной генетической дифференциации среди популяций, где удалось установить различия по фенотипу, питанию, использованию среды обитания. Экотипы часто выделяют при отсутствии подтвержденных генетических различий, что вызывает некое несоответствие в литературе, тем самым ограничивая более широкое теоретическое развитие и практическое применение. По данным недавнего обзора концепции экотипов (Stronen et al. 2022) только в 53% из 112 проанализированных статей используют генетический или геномный анализ при выделении экотипов. И, напротив, генетические линии внутри одного вида могут быть морфологически неразличимы и не иметь установленных экологических различий (Porco et al. 2012a). Возможно, двойственная природа термина является одной из причин довольно осторожного его применения в литературе.

В целом распространение генетических методов привело к возрождению интереса к концепции экотипов и позволило вернуться к исходному пониманию термина (так как можно опираться и на экологическую, и на генетическую составляющие). Кроме того, изучение экотипов дает возможность прогнозировать выживание различных видов с учетом быстрых изменений окружающей среды, связанных с потеплением климата и деятельностью человека (Urban 2015; Scheffers et al. 2016). Другой актуальный аспект рассмотрения экотипов касается проблемы инвазий, так как интенсивное расширение ареала свойственно не всем, а лишь определенным, лучше адаптированным генетическим вариантам инвазивных видов (Nolte et al. 2005; Guo 2014).

### **1.2.2 Экотипы почвенных животных**

Для почвенных беспозвоночных часто трудно выяснить как экологическую, так и генетическую дифференциацию особей внутри вида. Такая задача обычно и не ставится, поскольку даже таксономическая изученность почвенных животных

не велика. Однако, экологическая специализация линий почвенных беспозвоночных показана в ряде работ (Таблица.3). Такие случаи можно считать экотипами (по обоим критериям: генетическому и экологическому), но данный термин к ним применен не был.

Таблица 3. Примеры экотипов почвенных беспозвоночных.

Вид	Экотипы	Авторы
Дождевые черви		
Lumbricidae	Основанная на полиплоидном генотипе экогенетическая стратегия, направленная на колонизацию новых мест обитания. Полиплоидные формы занимают границы видовых ареалов и являются хорошими колонизаторами.	(Викторов 1989)
<i>Lumbricus rubellus</i>	Две генетические линии проявляют разную степень устойчивости к мышьяку, высокому содержанию органических веществ в почве, толерантность к различным показателям pH	(Spurgeon et al. 2016)
<i>Eisenia nordenskioldi</i>	Генетические линии двух подвидов имеют различную холодоустойчивость	(Берман et al. 2019)
<i>Octolasion tyrtaeum</i>	Одна мелкая и две крупных размерных формы, имеющие взаимосвязь с определёнными генетическими линиями внутри вида, различаются по экологическим условиям местообитания	(Шеховцов et al. 2020)
Клещи		
<i>Oppiella nova</i>	Леса и луга заселены различными генетическими линиями, а переходные	(Saltzwedel et al. 2014)

	местообитания колонизированы линией, характерной как лесов, так и для лугов	
Коллемболы		
<i>Orchesella cincta</i>	Генетически обусловленные различия в устойчивости к низкой температуре разных популяций	(Bahrndorff et al. 2009)
<i>Folsomia manolachei</i>	Лесные популяции более чувствительны к холоду, чем морозостойкая популяция из ледяной пещеры в Словакии, которая показала генетическое отличие по гену COI	(Raschmanová et al. 2017)
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>	Три генетические линии: первая многочисленна и встречается в каждом из трех исследуемых мест обитания (леса, луга, пахотные поля), вторая – только в лесах, третья – только на лугах и пахотных полях	(Zhang et al. 2018)

Для коллембол исследования проводили по адаптации к холоду ( $-7^{\circ}\text{C}$  популяций *Orchesella cincta* из различных географических районов (Bahrndorff et al. 2009). Было получено, что по гену COI особи *O. cincta* из Норвегии и Дании группируются вместе, а особи из Италии отдельно. При сравнении толерантности к холодному шоку между популяциями получено, что выживает около 25% особей из норвежской и датской популяций *O. cincta*, и только 14% особей из итальянской. Однако, генетически близкие популяции из Норвегии и Дании показали различные результаты после закаливания. Уровень выживаемости увеличился в норвежской популяции до 90%, в датской – до 65%, в итальянской – до 45%.

В другой работе провели сравнение устойчивости к холоду популяций *Folsomia manolachei* из типичного местообитания (относительно теплые лесные почвы) и специфического (почвы в пещере вблизи льда с температурой воздуха, колеблющейся около  $0^{\circ}\text{C}$  в течение всего года) (Raschmanová et al. 2017). Получено, что генетические дистанции между лесными популяциями и пещерной находятся

на уровне межвидовых (19,2%). Для популяций из типового местообитания смертность 50% особей наблюдалась при  $-6^{\circ}\text{C}$ , для особей из ледяной пещеры – при  $-7,8\%$ . Авторы предполагают, что популяция из ледниковой карстовой котловины является криптическим видом.

В ряде случаев, чаще для орибатид, когда разделение на генетические линии хорошо коррелируют с экологическими группами, выделяют новые виды без выявления значимых морфологических различий (Schäffer et al. 2019), и тем более при их обнаружении (Lienhard, Krisper 2021). Вероятно, эти виды можно было ранее рассматривать как экотипы – возможные предшественники новых видов.

### **1.2.3 Использование экотипов в экологическом мониторинге**

Экотипы различных организмов, особенно растений, нередко используют в биологическом мониторинге (Шуберт 1988). Такой мониторинг имеет значение для отслеживания, с одной стороны, трендов изменения биоты под влиянием глобальных процессов подобных потеплению климата, с другой – локальных антропогенных воздействий на окружающую среду (Spellerberg 2005). Один из основных показателей “здоровья” среды (Frumkin 2016) – биологическое разнообразие – нередко сложен для оценки из-за слабой таксономической изученности той или иной группы. Это в значительной степени касается почвенных животных, разнообразие которых, по мнению специалистов, описано приблизительно на половину у клещей, менее чем на одну пятую часть – у ногохвосток, на четверть – у дождевых червей и т.д. (Orgiazzi et al. 2016). Это связано не только со слабой изученностью почвенной биоты во многих регионах мира (Phillips et al. 2019; Potapov et al. 2023), но и с криптическим разнообразием даже самых обычных видов ногохвосток (Porco et al. 2012a), клещей (Schäffer et al. 2019; Pfingstl et al. 2021), дождевых червей (Shekhovtsov et al. 2019) и других таксонов.

Едва ли не единственным способом оценить разнообразие почвенной биоты в связи с большим количеством неописанных таксонов и криптических видов на

сегодня является метабаркодинг (Yang et al. 2014; Orgiazzi et al. 2015; Dopheide et al. 2019; Geisen 2021). Этот подход предложено использовать и в целях мониторинга (Deiner et al. 2017; Fernandes et al. 2018), в том числе, разнообразия почвенных животных (Taberlet et al. 2012; Ji et al. 2013). Действительно, метабаркодинг позволяет выяснить число так называемых операционных таксономических единиц (OTU), хотя далеко не все из них удастся соотнести с известными видами из-за неполноты баз генетических данных. И даже если проводить мониторинг разнообразия почвенной биоты по OTU, интерпретация результатов оценки состояния среды далеко не очевидна. Согласно гипотезе промежуточного нарушения, наибольшее разнообразие наблюдается именно при слабых и средних воздействиях нарушающих факторов (Connell 1978), что было отмечено для многих групп организмов, включая почвенных животных (Connell et al. 1997; Кузнецова 2005; McKinney 2008).

Другим подходом к биоиндикации может стать анализ генетического состава популяций широкораспространенных видов, состоящих из различных экотипов. Известны факты сокращения разнообразия экотипов в антропогенно нарушенной среде, например, мака-самосейки (Шуберт 1988). Среди экотипов в различных группах организмов встречаются, адаптированные к засолению (Levinsh 2023) и даже устойчивые к загрязнению тяжелыми металлами (Antonovics et al. 1971). Экотипы рассматривают как жизненно важное внутривидовое биоразнообразие и эволюционный потенциал (Stronen et al. 2022). Спектр экотипов популяции может отражать специфику экосистем, включая степень их нарушенности. Это должно проявляться в выпадении чувствительных экотипов и доминировании - толерантных.

Таким образом, генетические линии почвенных беспозвоночных, особенно если удастся показать, что они представляют собой экотипы, могут быть полезны в мониторинге для ранней диагностики внешне не всегда очевидных изменений в почвенной среде.

### 1.3 *Parisotoma notabilis* как модельный объект

При выборе модельного вида мы опирались на ряд критериев:

1. Легко отличим от других коллембол, в том числе от видов рода *Parisotoma*.
2. Широко распространен.
3. Имеет высокую численность в изучаемом регионе.
4. Встречается в различных природных и нарушенных местообитаниях.
5. Включает в себя несколько генетических линий.
6. Лабораторно-культивируемый.

#### 1.3.1 Морфология

*Parisotoma notabilis* (Schäffer, 1896) относится к семейству *Isotomidae*. Описан в XIX веке из типового местонахождения в Германии: Гамбург, цветочный горшок. В настоящее время вид считается хорошо изученным морфологически (Fjellberg 1977; Rusek 1984; Potapov 1991). Общая длина тела взрослой особи находится в пределах 0,7 мм до 1 мм, бледно-серый или серый, реже черноватый цвет, пигмент распределен диффузно по поверхности тела (Рисунок.1).



Рисунок 1. *Parisotoma notabilis* (фото М. Д. Антиповой).

Форма тела стройная, брюшко расширяется к кончику, фурка длинная (Fjellberg 2007). *Parisotoma notabilis* определяется следующей комбинацией признаков: 3-4 глазка, реже от 2+2 до 5+5 глазков, постантеннальный орган широкий, в 3-4 раза длиннее диаметра ближайшего глазка. Нижняя субкокка I ноги без щетинок. Коготь короткий, без зубцов. Вентральная трубка имеет 3+3 хеты на фронтальной стороне, 3+3 хеты на латеральной и 3–5 хет на задней стороне. Зацепка с 4+4 зубцами и 2 щетинками. Манубрий с 2+2 короткими апикальными хетами в осевой группе. Денс характерный для рода, мукро с 3 зубцами. Соотношение манубрий : денс : мукро = 80 : 155 : 7. Хетотаксия: Сенсиллярная формула: 8 (7), 7/6, 6, 6, 7, 7 (s); 1, 1/1, 1, 1 (ms). II и III сегменты груди с 6(5) и 6 асср-s соответственно. IV сегмент брюшка с 1 as и 6 асср сенсиллами с первой асср-сенсиллой на лицевой стороне р-ряда. Макрохетотаксия умеренна, на V сегменте брюшка всего 7-14 макрохет (Potapov 2001).

Помимо *P. notabilis*, на Восточно-Европейской равнине отмечены четыре редких вида рода *Parisotoma*: *P. agrelli* Delamare Deboutteville, 1950, *P. ekmani* Fjellberg, 1977, *P. reducta* Rusek, 1984 и *P. trichaetosa* Martynova, 1977. По внешнему виду их легко отличить от *P. notabilis* по почти белому телу и более мелким глазным пятнам. Прибрежный *P. agrelli* обитает только на берегу Северного Ледовитого океана, азиатский *P. reducta* распространен в самом северо-восточном углу Восточно-Европейской равнины, бореальный *P. ekmani*, вероятно, может заселяться в центральную часть Восточно-Европейской равнины через торфяники, хотя, несмотря на интенсивное изучение региона, он там никогда не отмечался (подробнее его распространение описано в Potapov 1991, 2001). *Parisotoma trichaetosa* официально зарегистрирована в Московской области (Potapov et al. 2021b). Это инвазионный азиатский вид (Potapov, Janion-Scheepers 2019), известен две единичные встречи на исследуемой территории. *P. trichaetosa* отличается внешним видом, четырехзубчатой мукро и многими другими признаками. Дифференциальные признаки *P. notabilis* и упомянутых выше близкородственных видов приведены в таблице 4 (Striuchkova et al. 2022).



Таблица 4. Ключевые дифференцированные морфологические признаки видов рода *Parisotoma*, зарегистрированных на Восточно-Европейской равнине.

Характеристика \ Вид	<i>P. notabilis</i>	<i>P. agrelli</i>	<i>P. ekmani</i>	<i>P. reducta</i>	<i>P. trichaetosa</i>
Количество омматидий	3-4	1	1	1	1
Количество постлабиальных хет	4+4	3+3	4+4	3+3	4+4
Количество латеродистальных хет на вентральной трубке	3+3	3+3	4+4	3+3	3+3
Наличие наружных хет на 2-м субкоксе первой пары ног	-	+	-	+	-
Количество зубцов на мукро	3	3	3	3	4
Число s-хет на тергитах (р – редуцированное, п – полное)	п	п	р	п	р

*Жизненная форма.* Виды рода *Parisotoma* входят в группу гемиэдафических (полупочвенных) жизненных форм (гемиэдафон по Gisin 1943). Внутри гемиэдафона выделяют две жизненные формы: подстильно-почвенная и ниже-подстилочная (Стебаева 1970). Ниже-подстилочная форма (гемиэдафическая форма 1-ой степени редукции глаз) отличается неполным количеством глазков - 6–4 с каждой стороны головы. К этой форме относится *P. notabilis*. Остальные *Parisotoma* (*P. agrelli*, *P. ekmani*, *P. reducta* и *P. trichaetosa*) соответствуют подстильно-почвенной жизненной форме (гемиэдафическая форма 2-ой степени редукции глаз, пигмента и вилки). Для этой формы характерно 0–3 глазков и слабая пигментация.

Таким образом, в исследуемых регионах модельный вид легко отличим как минимум по размеру глазного пятна (3–4 глазка) от других видов рода *Parisotoma*, которые имеют маленькое глазное пятно (1 глазок).

### 1.3.2 Распространение и экология

*P. notabilis* является космополитом, отмечен на пяти континентах (за исключением Антарктиды): по всей территории Северной Америки, в основном на западе и на юге Южной Америки, практически по всей территории Евразии, в западной части Австралии и на крайних северных и южных точках Африки (Рисунок. 2).

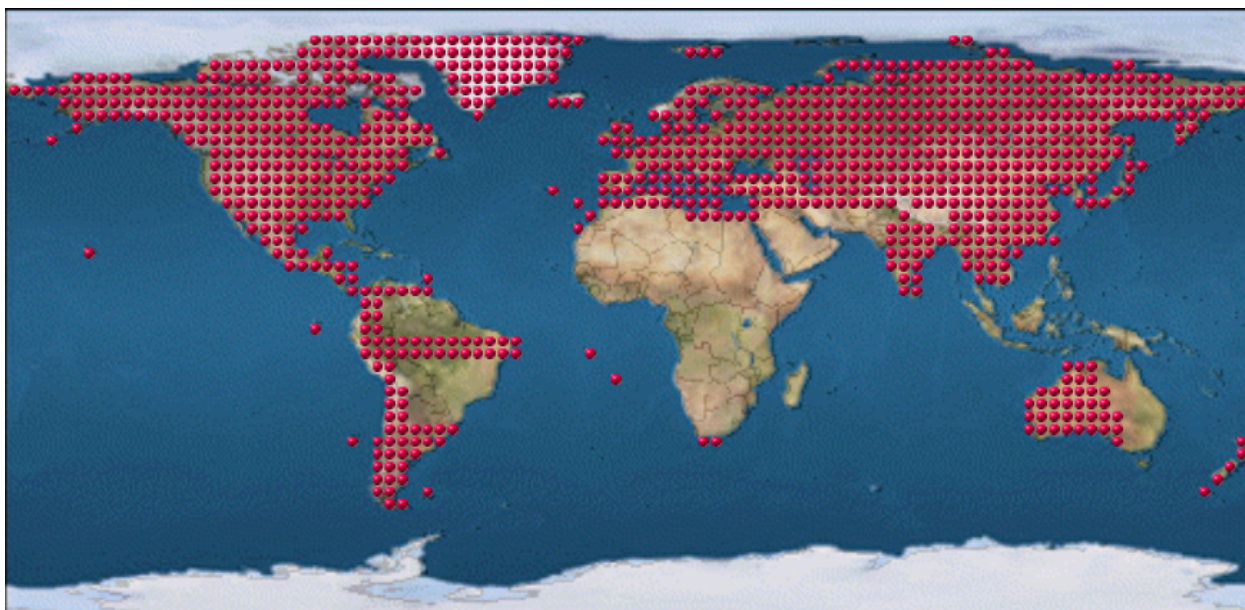


Рисунок 2. Распространение *Parisotoma notabilis* (www.collembola.org).

Встречается во всех природных зонах не только на равнинах, но и в горных районах. Зона оптимума приходится на западный сектор Палеарктики, где этот вид присутствует в каждом биотопе и количественно преобладает в большинстве сообществ коллембол. В зоне пессимума, являясь второстепенным видом, он остается эвритопным (Potapov 2001).

В основном *P. notabilis* является обитателем подстилки, но также встречается во влажной лесной почве, покрытой мхом, на старых пнях, во влажной гумусовой почве и под цветочными горшками в теплицах, в пещерах (Sharma, Kevan 1962), в почвах болот низинного и верхового типа (Заксайте 1991). В опытах Стебаева (1970) 57% особей предпочли сектор с конским навозом, 22% - с парниковой землей, 19% - с растительными остатками и лишь 2% - с песком. На лугу вид

обнаруживает слабую приуроченность к участкам под посаженными деревьями (Кузнецова 2007), предпочитает норы дождевых червей (Tiunov, Kuznetsova 2000).

Этот вид характеризуют как эвритопный (Кузнецова и Никонова 2005), достигает высокой плотности в различных природных и нарушенных местах обитания. Относится к мезофильным видам ногохвосток (Kuznetsova 2003). Доминирует в еловых лесах Восточной Европы (Chernova, Kuznetsova 2000), в частности в ельнике-кисличнике (Кузнецова 2007), ельнике-черничнике, ельнике-брусничнике, сфагновом ельнике, сосняке-черничнике (Kuznetsova 2002a), в естественных липняках (Kuznetsova 1994), на пойменных и суходольных лугах (Smelansky, Kuznetsova 2000; Кузнецова 2007). Относится к группе видов малочувствительных к загрязнению почв тяжелыми металлами (Кузнецова 2009), является доминантом или субдоминантом в городских лесопарках (Sterzynska, Kuznetsova 1997) и ботанических садах (Kuznetsova 1994), у изолированных городских насаждениях (Kuznetsova 1995) и на городских газонах (Sterzynska, Kuznetsova 1997).

По данным восьмилетней динамики популяций коллембол в ельнике-кисличнике и на суходольном лугу (Кузнецова 2007) усредненная численность *P. notabilis* в лесу достигает более чем 10 тыс. экз./м<sup>2</sup>, а на лугу – около 6 тыс. экз./м<sup>2</sup>. Среднегодовые оценки численности вида колеблются в 3–5 раз. Относительная численность в отдельные годы может достигать 52%, в среднем – 29% (Chernova, Kuznetsova 2000). Несмотря на большое количество статей, в которых присутствуют данные по численности вида, обобщающая различные исследования количественная оценка роли этого вида в сообществах коллембол отсутствует.

*P. notabilis* был отмечен как доминирующий колонизатор второго этапа первичной сукцессии (Dunger 1991), одним из колонизаторов первичных сукцессий после отступа ледников (Hågvar 2010).

*Гидротермические условия.* Установлено, что *P. notabilis* реагирует на сезонные изменения гидротермических условий среды. Наблюдается тенденция приуроченности пиков численности *P. notabilis* к летне-осеннему сезону. Нередко на лугу пик численности достигается на месяц раньше, чем в лесу (Кузнецова 2007).

На пахотных участках в летний период при недостаточном количестве влаги (2,8–8,7 %) и повышенной температуре почвы (25°C и выше) происходит значительное снижение численности. Тогда пики будут приходиться на весну и осень, что связано с наличием влаги в почве после выпадения майских и октябрьских дождей (Кременица 2005).

*Кислотность.* *P. notabilis* был классифицирован как слабо ацидофильный вид (van Straalen, Verhoef 1997) с оптимальной плодовитостью при pH 5,2 (Hutson 1978). Так при щелочном карбонатно-кальциевом загрязнении от Назаровской ГРЭС отмечается снижение численности *P. notabilis*. При этом pH почвы в лесах меняется со слабокислого (pH 5,5–6,0) на слабощелочное (pH 7,5–8,0) (Стебаева 2011).

*Анемохория.* Считается, что для *P. notabilis* возможно расселение ветром (Wanner, Dunger 2002).

*Хищники.* Ногохвостками могут питаться позвоночные животные: некоторые амфибии (жабы), рептилии (мелкие ящерицы) и птицы (черный дрозд, зарянка, болотная синица, лазоревка и др.), но большинство ногохвосток становятся жертвами других членистоногих: стафилинид, жуужелиц, хищных клопов, муравьев, псевдоскорпионов и др. (Hopkin 1997). Так, *P. notabilis* является добычей для клещей, например, *Pergamasus crassipes*. Особь этого вида в неволе съедает в среднем 14 *P. notabilis* в день (Sharma, Kevan 1962). В экспериментах с жуужелицей *Bembidion lampros* потребление хищником этого вида ногохвостки было низким, а диета на *P. notabilis* не поддерживала рост популяции жуужелицы – судя по всему, пища оказалась недостаточно питательной, и яйценоскость прекратилась. Однако, коллембола могла быть источником пищи для личинок, которые завершили свое развитие с высоким процентом выживаемости (Bilde et al. 2000).

*Конкуренция.* Разные виды коллембол сосуществуют в пределах локальных сообществ за счет различий в использовании ресурсов и микросреды. Это было показано в том числе детальными исследованиями в природе (Widenfalk et al. 2016). Было обнаружено, что *Isotoma anglicana* и *P. notabilis* могут сосуществовать в

одних и тех же слоях почвы за счет некой специализации питания: *I. anglicana* предпочитает *Fusarium culmorum*, а *P. notabilis* - *C. herbarum* (Jørgensen et al. 2003).

*Антропогенные воздействия* не оказывают выраженного негативного влияния на *P. notabilis*, часто напротив этот вид предпочитает умеренно нарушенные биотопы. *P. notabilis* один из обычных видов при сельскохозяйственном использовании земель. Встречается на виноградниках, где происходит внесение органических (измельченный обрезной материал, компост, сидераты) или неорганических азотно-фосфорно-калийных удобрений (Buchholz et al. 2017), является преобладающим видом на полях озимых пшеницы и ячменя, сахарной свеклы (Heimann-Detlefsen et al. 1994; Smolis, Hurej 2001). Однако, обнаружена достоверно меньшая плотность *P. notabilis* на залежных участках (Axelsen, Kristensen 2000). Остается многочисленным видом после вырубок (Siira-Pietikäinen, Haimi 2009). Большое количество *P. notabilis* также обнаружено на пастбищах (Guðleifsson, Vjarnadóttir 2008). Является одним из доминирующих видов ногохвосток на газонах как совсем недавно созданных, так и 10-тилетней давности (Rochefort et al. 2006), а так же в почвах озелененных крыш (Joimel et al. 2018; Rumble et al. 2018). В экотоксикологическом исследовании на избегание нафталина вид оказался наиболее чувствительным индикатором токсичности почвы, избегая нафталина уже при концентрации 0,03 мг/л (Voitaud et al. 2006).

В местах химического загрязнения среды тяжёлыми металлами также отмечена высокая численность *P. notabilis* (Кузнецова 2018). Например, он доминирует в антропогенных почвах газонов на придорожном склоне, где содержание ряда тяжелых металлов сильно завышено (Eitminaviciute 2006), на пахотных полях и лугах, пораженных красным шламом, в которых Cd, Ni, Cr превышают пороговые значения для почв (Winkler et al. 2018). Является доминантом при хронически сильном загрязнении почвы Pb, Cd и Zn (Russell, Alberti 1998). Устойчив к загрязнению металлами даже в 500 м от плавильных работ. Диапазон концентраций металла при этом был для меди 294–7600 мг/кг, для никеля 77–660 мг/кг, для цинка 95–2800 мг/кг и для железа 2800–32300 мг/кг (Haimi, Siira-Pietikäinen 1996). В лабораторных экспериментах проявлял

толерантность к меди концентрацией до 1000 мг/кг (Pernin et al. 2006). Однако, встречаются противоречивые данные. Так, в работе Tranvik, Bengtsson, и Rundgren (1993) наблюдали низкую плотность *P. notabilis* в загрязненной медно-цинковой зоне. В лабораторных экспериментах показывал высокую чувствительность даже к небольшим концентрациям свинца (Chauvat, Ponge 2002).

*Вытаптывание.* Данный вид был охарактеризован как относительно толерантный к вытаптыванию (Надеждина и Кузнецова 2010).

### 1.3.3 Экофизиология и биология

*Питание.* *P. notabilis* питается в основном микромицетами. При исследовании содержимого кишечника в 8 из 10 особей были обнаружены гифы, в 2 из 10 - споры, а также в небольшом количестве во всех особях присутствовали лигнин или целлюлоза и минеральные частицы (Poole 1959). Согласно лабораторным экспериментам, особое предпочтение в пище вид отдает *Cladosporium herbarum* (Jørgensen et al. 2003). Ферментный анализ показал активность хитиназы и, в меньшей степени, трегалазы, что также предполагает преимущественную микофагию *P. notabilis*, который может питаться отмирающими гифами грибов («пасущийся микофаг») (Berg et al. 2004).

Последние годы для выявления диеты почвенных животных успешно применяют изотопный анализ, особенно азота и углерода. Данные о соотношении стабильных изотопов показали, что *P. notabilis* относится к трофической гильдии подстилочных микробофагов (Potarov, Tiunov 2016) и предпочтительно питается микромицетами (Ferlian et al. 2015). Этот вид имеет высокие значения  $\Delta^{13}\text{C}$  (Potarov et al. 2021a), что указывает на потребление органического материала на поздних стадиях разложения, (Potarov et al. 2019) потенциально также включая фекалии беспозвоночных. При этом тип питания у особей из буковых лесов смещен в сторону растительных ресурсов (Pollierer, Scheu 2021). Значения  $\Delta^{15}\text{N}$  варьируют в зависимости от видового богатства растений (Strecker et al. 2021), а также положительно коррелируют с нарушенностью местообитания: рост

вариабельности  $\Delta^{15}\text{N}$  показывает расширение изотопной ниши *P. notabilis* на пастбищах и городских газонах (Короткевич 2021). В лаборатории традиционно культивируется на дрожжах, образуя процветающие колонии, может питаться органическими остатками (Sharma, Kevan 1962).

*Жизненный цикл.* Огромная часть ареала этого вида заселена партеногенетическими формами (Чернова и др. 2009). Эпизодически встречается амфимиктический процесс, поскольку самцы были зарегистрированы в немногих популяциях (Fjellberg 1980, Потапов, личные сообщения).

Жизненный цикл был подробно изучен канадскими исследователями Шармой и Кеваном (Sharma, Kevan 1962) в лабораторных условиях. При температуре 17-14°C может быть завершен за 24–32 дня соответственно, при температуре 11°C – в среднем за 52,2 дня, при 8–6 °C потребуется от 78 до 103 дней, а при 4 °C – 171,7 дня. Откладка яиц происходит после четвертой линьки. При температуре 17°C среднее количество яиц, отложенных при первой откладке – около семи, максимальное количество (17) характерно для третьей яйцекладки. Всего наблюдается четыре откладки яиц с интервалом примерно в шесть дней. При понижении температуры с 17 до 4°C снижается общее количество отложенных яиц и количество кладок, а также процент вылупившихся яиц падает с 87% до 49%, а среднее количество дней, за которое яйца вылупятся, увеличивается с 7,4 до 53,6 дней. Молодые особи могут выживать более месяца при 0°C, но не откладывают яйца. Thibaud (1977) отнес *P. notabilis* к видам с довольно коротким циклом между линьками, для которых свойственны повышенные (30°–34°C) летальные температуры.

О жизненном цикле в природе, отчасти, можно судить по динамике размерной структуры популяций. Процесс размножения *P. notabilis* охватывает большую часть года, внутренняя синхронизация этого процесса отсутствует. Размерная структура вида слабо зависит от условий местообитания (лес и луг). В целом, в природных местообитаниях около четверти популяции доживает до половозрелости, повторную кладку осуществляет не более 5% особей (Кузнецова 2007).

Таким образом, *P. notabilis* питается в основном микромицетами. В нарушенных местообитаниях изотопная ниша вида расширяется. Это может быть связано с преобладанием разных генетических линий, если предположить, что они осваивают различные пищевые ресурсы. *P. notabilis* – лабораторно-культивируемый вид. Оптимальная температура – около 17°C, летальная – 30°-34°C. Однако, несмотря на подробно изученный жизненный цикл при разных температурах, нет данных о том, к какой генетической линии относились исследованные особи. В этом смысле важно, что вид партеногенетический, поскольку это позволяет вывести культуру из одной особи, а значит – одной генетической линии.

### 1.5.6 Данные по генетике *Parisotoma notabilis*

Несмотря на то, что *P. notabilis* широкораспространенный модельный вид, данных по его генетике не так много, они представлены в таблице 5 в хронологическом порядке.

Таблица 5. Генетические данные по *Parisotoma notabilis*, опубликованные в статьях

Район	Биотоп	Ген	Праймеры	N	Источник
Европа (в том числе Москва) и юг Сибири	н/д	COI	Прямой: LCO1490 Обратный: HCO2198	45	(Chahartaghi 2007)
Северная Америка и Европа	н/д	COI, 28S (D2)	Прямые: LCO1490 или LepF1-MLepR1 / D2coll Обратные: HCO2198 или MLepF1-LepR1 / C2coll	252	(Porco et al. 2012b)



остров Тенерифе	леса	COI	Прямой: ColFol-for Обратный: ColFol-rev	12	(Ramirez- Gonzalez et al. 2013)
Эстония	леса и лесопар к	COI, 28S, (ITS2)	Прямые: LCO1490, CTB6/ C1', C2', C2'coll, ITS5 Обратные: HCO2198, TW13/D2coll, ITS4/5.8SF	9	(Anslan, Tedersoo 2015)
Европа (в том числе Карелия и МО)	леса	COI, 28S (D3- D5), H3	Прямые: LCO1490 / 28Sa / H3F1 Обратные: HCO2198 / 28Sbout / H3R1	120	(Saltzwedel et al. 2017)
Иран (Гирканский лес)	лес	COI	н/д	1	(Yoosefi Lafooraki et al. 2022)

Как и для большинства коллембол, в исследованиях *Parisotoma notabilis* были проанализированы последовательности первой субъединицы гена цитохром оксидазы (COI) мтДНК, кроме того, фрагменты D2 и D3-D5 гена 28S рРНК и ген гистона H3, который обеспечивает промежуточное разрешение для 28S и COI. Два гена, кодирующих белок, и один рибосомный ген с разной частотой мутаций позволяют выявить недавние и более древние диверсификации, независимые эволюционные единицы и модели колонизации Collembola (Saltzwedel et al. 2017). За исключением данных, депонированных в рамках этой работы, на сайте NCBI имеется 1 121 записей о последовательности нуклеотидов *P. notabilis*, из них 748 по COI, 250 – по 28S, 123 – по H3 (июль 2024; «NCBI»). На сайте BOLD Systems – 770 записей с последовательностями из 24 стран (июль 2024; «BOLD Systems»). На этом этапе изучения редко вдаются в детали. В основном указаны только регионы

взятия проб, в большинстве работ отсутствует информация о биотопах и местообитаниях. Это усложняет экологическую интерпретацию результатов.

*P. notabilis* s. l. генетически изучен в основном в Европе, в том числе взято несколько проб в Европейской части России: Карелия и Московский регион (Saltzwedel et al. 2017). Также имеются данные с Северной Америки (Porco et al. 2012b), Ирана (Yoosefi Lafooraki et al. 2022) и с южной части Сибири: Новосибирск, республика Алтай, республика Тыва и Западный Саян (Chahartaghi 2007). Суммарно с территории России проанализировано особей: Московский регион - 7, Карелия - 5, Новосибирск – 4, Алтай - 2, Западный Саян - 2, Тыва - 1.

*Скрытое разнообразие.* В литературе описано семь генетических линий *P. notabilis* sensu lato: L0, L1, L2, L3, L4-Hebert, L4-Saltzwedel, L-Hyrcan. Изучение особей из Гамбурга (Германия) показало, что все они относятся к одной линии, названной L0, которую можно считать *P. notabilis* sensu stricto (Porco et al. 2012b). Средние генетические *p*-дистанции между обнаруженными линиями очень высокие: от 15% до 18% для гена COI, от 5% до 11% для H3 и от 0,5% до 1,9% для 28S (Saltzwedel et al. 2017). Линии *P. notabilis*, согласно теории молекулярных часов, являются древними, предполагается, в позднем миоцене произошло разделение широкораспространенных линий L0-L2 (11,5 млн лет назад) и затем расхождение на пять линий L0-L3, L4-Saltzwedel (9–7,4 млн лет назад). Намного позже в плейстоцене произошло разделение линии L1 на две подлинии (0,65 млн лет назад) (Saltzwedel et al. 2017). Авторы работы предполагают, что эти события совпадают с климатическими и биотическими изменениями в Европе. *P. notabilis* смог значительно расширить ареал в позднем миоцене, так как более холодные климатические условия способствовали изменению в растительности от пастбищ до лесов. Самыми широкораспространенными линиями в Европе являются L1 и L2. Линия L1 распространена в основном на юге Европы, отмечена в Германии и Дании, а также в Африке (Алжир). Линия L2 широко распространена по всей Западной Европе (Франция, Дания, Норвегия, Гренландия, запад Шотландии), в Пиренеях и Карпатских горах. Линия L0 имеет довольно непрерывный ареал от пролива Ла-Манш и вдоль побережья Северного и Балтийского морей. Линия L3

встречалась только в Париже и Греции, L4-Saltzwedel – в Хорватии (Porco et al. 2012b; Saltzwedel et al. 2017), L4-Hebert – в Эстонии (Anslan, Tedersoo 2015), L-Nurcan – в Гирканских лесах Ирана (Yoosefi Lafooraki et al. 2022). На территории Русской равнины до наших исследований были известны линии только из двух локалитетов – Карелия (L2 – 5 экз.) и Подмосковье (L1– 5 экз.) (Saltzwedel et al. 2017). Имеющиеся данные показывают четкое географическое распределение линий, которое является преимущественно парапатрическим в Западной Европе (Porco et al. 2012b; Saltzwedel et al. 2017). Симпатрия обнаружена в одном из районов Восточной Канады, где одновременно присутствуют три линии (Porco et al. 2012b). Сведения по другим районам малочисленны.

Таким образом, *P. notabilis* – широкораспространенный вид с высокой численностью в различных природных и нарушенных местах обитания, что позволяет использовать его как модельный объект. Однако, в некоторых случаях можно столкнуться с определенными трудностями, связанными с особенностями *P. notabilis*: сложность подсчета особей в некоторых экотоксикологических тестах из-за их мелкого размера, высокая изменчивость времени яйцекладки, определяющая вылупление в разное время, и низкая численность потомства из одной кладки могут ограничивать использование данного вида (Davoli 2018). Обобщающая количественная оценка роли этого вида в сообществах коллембол отсутствует.

Вид представлен различными генетическими линиями, для которых не обнаружено значительных морфологических различий. Так, многочисленные данные по экологии вида из природных сборов и результаты различных лабораторных экспериментов основаны на генетически разнородном материале, т. е. неизвестно, какой именно линии или их совокупности они касаются. Это может объяснять некоторые противоречивые результаты и неопределенность экологических характеристик вида (эвритопный и среднетолерантный), так как разные линии могут по-разному реагировать на те или иные факторы среды.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### 2.1 Подходы к исследованию

Для решения задач исследования в качестве модельного объекта нужно было выбрать широкораспространенный, многочисленный и генетически неоднородный вид. Эти условиям удовлетворяет *Parisotoma notabilis* (Schäffer, 1896) (Collembola: Isotomidae) – космополит особенно многочисленный в природных и антропогенных местообитаниях умеренных регионов Западной Палеарктики (Potapov 2001). При внешнем сходстве этот вид является генетически политипическим, поскольку включает в себя различные генетические линии (Chahartaghi 2007; Porco et al. 2012b; Saltzwedel et al. 2017).

Данное исследование основано на полевых, лабораторных и аналитических методах различных биологических наук. Экологические методы использованы для выяснения отношения различных внутривидовых групп к экологическим факторам, для изучения распределения этих групп в градиентах нарушенности местообитаний, а также пространственно-временной динамики в пределах одного биотопа. Почвенно-зоологические методы применены для сбора и таксономического определения материала, выяснения некоторых характеристик жизненного цикла внутривидовых групп. Молекулярно-биологические методы использованы для идентификации этих групп, а именно, генетических линий.

### 2.2 Районы исследования

Обзор литературы показал, что данные о разнообразии и распространении генетических линий *P. notabilis* основаны на сборах преимущественно в Западной Европе, в то время как в Восточной Европе, в частности в Европейской части России, проанализировано лишь небольшое количество локалитетов. Поэтому нами было решено в первую очередь восполнить пробел данных в Восточно-Европейской равнине, а также исследовать Крымский полуостров и Кавказский регион как ‘hotspot’ разнообразия многих таксонов, где можно было ожидать

дивергенцию линий исследуемого вида (Таблица. 6). При этом мы руководствовались как интенсивным, так и экстенсивным подходами. Интенсивный подход, то есть сбор большого числа проб на ограниченной территории, применяли в центре Европейской части России, преимущественно в Москве и Московской области, для лучшего понимания генетической структуры популяций модельного вида. Под генетической структурой популяции в данной работе мы понимаем состав и соотношение генетических линий в популяциях. Экстенсивный подход применяли для других районов Восточно-Европейской равнины и Кавказского региона.

Таблица 6. Районы исследования.

Природная зона	Районы исследования
Восточно-Европейская равнина	
Бореальные леса	Карелия
Смешанные леса	Калининградская обл., Республика Беларусь, Тверская обл., Москва и Московская обл., Рязанская обл., Владимирская обл., Нижний Новгород и Казань
Лесостепь	Воронежская обл.
Полупустыня	Астраханская обл.
Полуостров Крым	
Сухие субтропики	Крым
Кавказский регион	
Степь	Ростовская обл., Ставропольский край и Дагестан
Субтропики	Краснодарский край
Горные леса	Грузия, Северная Осетия, Армения и Азербайджан, Кабардино-Балкария

Для получения сравнительного материала по линиям, распространенным в средиземноморском регионе, которые можно было ожидать на черноморских

побережьях Крыма и Кавказа, были взяты пробы в Греции (Афины). Пробы с координатами приведены в Приложении 1. Сборами были охвачены природные зоны от тайги до полупустынь в пределах 62,49–37,97 градусов северной широты и от 20,55 до 49,15 градусов восточной долготы.

### 2.3 Местообитания

Для выявления связи генетических линий с экологическими параметрами среды сборы охватывали разнообразные природные местообитания. Практически во всех районах брали пробы в лесах. В умеренном поясе это были сосновые, еловые, елово-пихтовые, смешанные, пойменные леса; в южном регионе – буковый лес, субтропический лес, горный широколиственный лес. Кроме того, брали пробы на суходольных лугах в Московском регионе. В Крыму и на Кавказе сборы проводили также в иных доступных местообитаниях: прибрежный травостой, кустарники, участки в альпийском и нивальном поясе гор.

*P. notabilis* относится к группе видов со средней толерантностью к нарушениям и встречается в местах с антропогенной нагрузкой (Kuznetsova 2002b). Мы предположили, что толерантность вида связана с какой-то генетической линией. Для проверки этого предположения материал собирали не только в природных лесах, но и в городских зеленых насаждениях: лесопарках и на газонах. Когда первые результаты оказались положительными, нарушенные местообитания стали изучать наряду с природными в других зонах: тайги (Карелия) и степей (Ставропольский край).

Для выяснения географического распространения генетических линий проводили сборы в городских зеленых насаждениях (Нижний Новгород, Воронеж, Казань и Греция), поскольку предварительные данные показали, что лесопарки позволяют обнаружить, как «природные», так и «городские», линии. Дифференциацию линий в связи с нарушенностью местообитаний поверили еще на одном профиле: поля – залежи – луга. Местообитания указаны для каждой пробы в Приложении 1.

## **2.4 Сбор материала в природе**

### **2.4.1 Объем, состав и хранение образцов**

Основным методом исследования коллембол, как представителей почвенной мезофауны, является эклекторная выгонка из почвенных образцов. Во всех случаях отбирали смешанные пробы объемом 1–2 л, захватывая по возможности органический горизонт (подстилку) и верхнюю часть (примерно 3–5 см глубиной) органоминерального слоя. Для хранения и транспортировки проб использовали пластиковые контейнеры с двумя боковыми отверстиями с сеткой для аэрации, избегали перегрева и иссушения проб. Если не было необходимости в продолжительной транспортировке, пробы помещали в полиэтиленовые пакеты при условии, что они не будут спрессовываться. Количество проб из местообитания и схема отбора повторностей зависели от задачи.

### **2.4.2 Отбор проб для лабораторных экспериментов**

Материал был собран в ноябре 2023 года и весной 2024 года в городе Москва и Московской области. Для эксперимента брали особей из природных и антропогенно нарушенных мест обитания:

- смешанный елово-березовый лес г. о. Шаховская, Московская область (ЛШ);
- смешанный дубово-еловый лес, Хлебниковский лесопарк г. о. Мытищи (ЛМ);
- газон с бульвара на улице Кибальчича, северо-восток Москвы (ГК);
- газон у ТЦ «Клен», северо-восток Москвы, район Бабушкинский (ГБ);
- газон в г. Красногорск Московской области (ГКр).

В каждой локации отбирали мешок смешанной пробы подстилки и/или дернины и верхнего слоя почвы объемом 5 л. Пробы хранили в лаборатории, где поддерживали оптимальную увлажненность субстрата.

### **2.4.3 Схема отбора образцов для выяснения разнообразия линий**

Для исследования географического распространения линий в исследованных районах (п.2.2) брали по одной смешанной пробе в каждом из изученных местообитаний (п.2.3).

### **2.4.4 Схема отбора образцов для изучения генетической структуры популяций различных местообитаний**

Состав генетических линий в популяциях в ряду местообитаний с различной степенью нарушения изучали на примере урбанизации и, дополнительно, в местообитаниях открытого типа в связи с агроценозами.

*Урбанизация.* Исследования проводили на севере Европейской части России в зоне бореальных лесов Карелии, в смешанных лесах Московского региона и на юге в зоне степей Ставропольского края. В каждой природной зоне выбрали по два набора местообитаний: газоны внутри городской застройки, лесопарки и естественные леса. В Карелии пробы были взяты в зеленомошных сосняках, в Московском регионе в смешанных лесах. В степной зоне природный буковый лес находился на территории природного заказника на горе Стрижамент. Лесопарки в черте города находятся в условиях повышенного загрязнения промышленностью и автотранспортом, а также бытовым мусором, отличаются от природных лесов наличием асфальтовых дорожек и троп, мест для отдыха. Газоны – полуискусственные местообитания на урбаноземах, для которых характерны завоз грунтов, посев газонных трав, их кошение, обычно засоление от антигололедных реагентов. В каждом местообитании взята одна смешанная проба с участка 5x5 м.

*Распашка земель.* Сборы проводили в центре Европейской части России (Московская и Рязанская обл.) в местообитаниях открытого типа разной степени нарушенности: косимые луга, залежи (10 и 30 лет) и поля (овес и озимый ячмень). В каждом местообитании на расстоянии 100 м отбирали по три смешанных пробы



верхнего слоя почвы с дерниной. Из-за небольшой численности *P. notabilis* по три пробы с местообитания для анализа были в итоге объединены.

#### **2.4.5 Пространственно-временные изменения генетической структуры популяции**

Для исследования сезонной динамики генетической структуры популяций было выбрано 2 периода: неблагоприятный с депрессией численности после зимы, вызванной талыми водами (март-апрель), и благоприятный, обычно приходящийся на влажную осень (начало октября). *P. notabilis* относится к видам с летне-осенним пиком численности (Кузнецова 2007), но так как летом может вмешаться временный фактор засухи, в качестве благоприятного периода была выбрана именно мягкая осень. Сбор материала проводили в каждый из этих сезонов в течение двух лет 2023–2024 на территории двух лесопарков Москвы (Битцевском на юге и Сокольниках на северо-востоке), где совместно в одной пробе обнаруживаются по три генетические линии. В каждой локации выбирали по три участка произвольной формы размером примерно 1 м<sup>2</sup> на расстоянии около 100 м. Их положение строго фиксировали. С каждого участка брали одну смешанную пробу. Кроме выявления сезонных изменений в популяции, выбранная схема учета позволяет выяснить варьирование состава генетических линий в пространстве местообитания.

#### **2.5 Камеральная обработка**

Коллембол извлекали из образцов подстилки и почвы стандартным методом с использованием воронок Туллгрена. Для генетического и морфологического анализа из пробы объемом 1–2 л материал экстрагировали в 96% спирт в среднем в течение недели, в зависимости от скорости подсыхания субстрата. Для лабораторных экспериментов ногохвосток гнали поэтапно на воду из небольших

порций субстрата в течение суток. На пленке поверхностного натяжения воды собирали живых представителей почвенной фауны.

Модельный вид отбирали препаровальной иглой или тонкой кистью (для живых особей) с чашек Петри под бинокулярным микроскопом (МБС-2 или Leica). Для видовой идентификации использовали ключи (Potapov 2001; Fjellberg 2007).

## **2.6 Оценка численности популяций и роли в сообществах коллембол**

### ***Parisotoma notabilis* посредством метаанализа**

Метаанализ — это синтез первичных данных, предварительно строго упорядоченный, в целях получения суммарных статистических показателей. Подобный анализ является довольно трудоемким процессом. Для метаанализа выбирают набор ключевых переменных и формируют шаблон базы данных. Материал из различных источников необходимо привести к одному формату, стандартизировать и преобразовать в соответствии с принятым шаблоном. Полученные данные должны быть признаны «надежными» для последующего анализа.

Такая работа была проведена международным коллективом специалистов #GlobalCollembola. В результате была создана глобальная пространственно-точная база о сообществах коллембол. Автор принимал участие в формировании базы, проверяя вручную предоставленный из отдельных архивов авторов набор данных. Все данные были стандартизированы и внесены в общий шаблон Excel. Был собран следующий минимальный набор переменных: сборщики, метод сбора, метод экстракции, точность идентификации и использованный ключ, дата сбора, широта и долгота, тип растительности (луга, кустарники, леса, сельское хозяйство и др.). Отдельной позицией учитывали нарушенность местообитания (загрязнение, вырубка, пожары, выпас скота и др.). Важно было избежать излишней подробности в классификациях. Каждый предоставленный набор данных прошел экспертную оценку на основе трех критериев: 1) оценка плотности, 2) оценка видового богатства и 3) оценка точности идентификации видов. Наборы данных, которые

были признаны «ненадежными» в процессе оценки, все равно были включены в базу с соответствующей отметкой. Всего в базу вошли данные по 44999 образцам из 2990 участков (Potapov et al. 2024).

Эта база создавалась, в первую очередь, для оценки разнообразия и численности сообществ коллембол в различных местообитаниях природных зон. Нами же была предпринята первая попытка оценки численности, встречаемости и доли отдельного вида в таких сообществах. Был проведен метаанализ данных этой базы для *P. notabilis* s.l. в сообществах ногохвосток лесной зоны Европы (кроме наиболее южных районов).

Для метаанализа использовали прошедшие экспертную оценку данные из Европы: Австрии, Бельгии, Венгрии, Германии, Испании, Латвии, Литвы, Нидерландов, Польши, Румынии, Словакии, Франции, Чехии, Швейцарии и Европейской части России (Архангельская обл., Вологодская обл., Воронежская обл., Карелия, Краснодарский край, Ленинградская обл., Липецкая обл., Мордовия, Москва и область, Мурманская обл., Пензенская обл., Свердловская обл., Смоленская обл., Тверская обл.). Наборы данных, вошедшие в анализ, указаны в Приложении 2.

Был проведен анализ встречаемости и численности *P. notabilis*, а также относительного обилия этого вида в сообществах коллембол по данным 14868 образцов, касающихся интересующего нас региона. Все расчеты проводили на уровне отдельных проб (пробы по слоям были объединены). Пробы были взяты на глубину обитаемого слоя подстилки и почвы различного объема или с площади 5, 8, 10, 25, 100 см<sup>2</sup> и т. д., поэтому в наши задачи входила унификация этих данных путем пересчета на 1 м<sup>2</sup>. Относительное обилие вида оценивали в %% от общей численности коллембол в сообществах. Встречаемость рассчитывали в %% от общего числа проб. Этот показатель не точен из-за различия в размере проб, тем не менее, он дает представление о пространственном распределении вида, мы используем его как ориентировочный. Средние значения этих трех показателей и их стандартную ошибку ( $M \pm SE$ ) рассчитывали для различных местообитаний (Таблица. 7).

Таблица 7. Местообитания и количество проанализированных проб.

Местообитание	Количество проб
Леса	10461
Нарушенный леса	1129
Луга	2160
Нарушенный луга	147
Агроценозы	492
Болота	232
Гольй грунт	129
Всего	14750

В результате анализа были получены строгие оценки анализируемых показателей (Приложение 3). Вид многочислен в лесах, где средняя численность составляет 3 тыс. экз., агроценозах – 1,3 тыс. экз. и на лугах – 1 тыс. экз., относительно хорошо выдерживает антропогенную нагрузку, достигая в таких местообитаниях средней численности до 1 тыс. экз. Вид доминирует в агроценозах и лесах, где относительная численность 18,8% и 14,3% соответственно, в нарушенных местообитаниях остается субдоминантом (6,4–6,6%). *P. notabilis* встречается в каждой 2-3 пробе, особенно, в агроценозах (встречаемость 60,2%). Реже на лугах (18%) и в болотах (4,7%).

Более подробный анализ был проведен для лесов, в том числе нарушенных. Данные рассчитывали для следующих наборов проб: 1) все данные по лесам, 2) по широте (43–47, 48–52, 53–57, 58–62, 63–69 град. с. ш.), 3) по долготе (1–10, 11–20, 21–30, 31–40, 41–50, 61–70 град. в. д.), 4) по группам лесов (хвойные, лиственные, пойменные), 4) по нарушенности (фон, загрязнение, пожар, вырубка) (Приложение 4).

*Географические тренды изменения популяций по широте.* В пределах лесного пояса от широколиственных лесов к северотаежным абсолютная численность вида падает почти на порядок (с 8,9 до 0,8 тыс.), а встречаемость – примерно вдвое (с 76,5 до 32,6%). Другими словами, вид становится

малочисленным, но остается обычным. Относительная численность вида в сообществе максимальна в диапазоне широт 53–57 и составляет там 19,3%, минимальна в северных широтах – 1,7%.

*Географические тренды изменения популяций по долготе.* Средняя абсолютная численность *P. notabilis* в пределах 1–70° долготы относительно стабильна – 2,4–3,1 тыс. экз./м<sup>2</sup>. При этом относительная численность достигает своего максимума (21,8%) на территории Польши, Латвии и Литвы в диапазоне 21–30°, а в крайних точках (Франция, Бельгия и Свердловская область России) практически в три раза меньше (6,9–8,4%). Встречаемость, напротив, выше в крайних точках, чем в диапазоне 11–40° (70,2 и 43% соответственно).

*Распределение по группам лесов.* Всего в сборах было 2598 проб из лиственного леса, 8288 из хвойного, из пойменного на порядок меньше – 337. Численность *P. notabilis* в хвойных и пойменных — 2,9 и 3,6 тыс. экз./м<sup>2</sup> (Рисунок 8), вид обычно доминирует (относительное обилие 15,9 и 11,5% соответственно). В лиственных лесах численность составляет 2,2 тыс. экз./м<sup>2</sup>, вид чаще субдоминант (средняя доля 6,6%). Встречаемость достигает почти половины проб во всех типах лесов, наибольшее значение в пойменных лесах (55,8%), наименьшее – в лиственных (40,2%).

*Реакция на нарушенность местообитаний.* Всего была проанализирована 10461 проба из ненарушенных природных лесов, 967 проб из загрязненных лесов. Дополнительно были изучены данные 100 проб из лесов после пожара, 62 – после вырубki. *P. notabilis* предпочитает незагрязненные природные леса, хотя его популяции, по сравнению со многими другими видами ногохвосток, относительно хорошо выдерживают загрязнение. Численность падает почти в 4 раза (с 3,0 до 0,8 тыс. экз./м<sup>2</sup>), а доля в сообществе только в 2,5 раза (с 14,2 до 5,7%) и встречаемость — в 2 раза (с 48 до 24,1%). На вырубке средняя численность вида составляет 0,6 тыс. экз./м<sup>2</sup>, а средняя доля — 3,3%, что ниже в 5 и 4 раза соответственно, чем в нетронutom природном лесу. При этом доля проб с *P. notabilis* падает незначительно (с 48 до 35,5%). После пожара, напротив, абсолютная и относительная численность несколько выше – 3,8 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 15,3%

соответственно, а встречаемость достигает 68%. Эти данные подтверждают отнесение *P. notabilis* к группе видов со средней толерантностью к нарушениям среды (Кузнецова 2002).

Таким образом, с помощью метаанализа нами впервые получены обобщенные количественные характеристики популяций *Parisotoma notabilis* s.l. для экосистем лесной зоны Европы. Средняя численность в лесах 3 тыс. экз. на м<sup>2</sup>, в нарушенных лесах, лугах и агроценозах - около 1 тыс. экз. на м<sup>2</sup>. Вид входит в число доминантов в лесах и агроценозах, и субдоминантов в большинстве остальных сообществ. Встречается в каждой 2–3 пробе, за исключением лугов и болот, где этот показатель ниже. Так, нами подтвержден значительный вклад этого вида в сообщества коллембол природных и нарушенных экосистем. *P. notabilis* можно рассматривать в качестве одного из лучших модельных видов для решения поставленных задач.

## **2.7 Лабораторные эксперименты**

Для исследования биологических свойств трех легкодоступных и различных по предпочтительным местообитаниям генетических линий их разводили в лаборатории с последующим тестированием. Лабораторные эксперименты включали в себя:

- 1) наблюдение за особями из различных по нарушенности местообитаний;
- 2) ведение культур особей;
- 3) эксперименты на выживаемость при добавлении в корм ионов тяжелых металлов (ТМ);
- 4) эксперименты на выживаемость при различных температурах.

### **2.7.1 Подготовка оборудования для экспериментов**

*Садки для коллембол.* Для содержания коллембол использовали стеклянные флаконы: пенициллинки с диаметром дна 2 см и высотой 5,5 см для

индивидуального наблюдения и большие сосуды с диаметром 3,5 см и высотой 5 см для экспериментов над группой особей и культур (размеры указаны по внутреннему краю). Пенициллинки закрывали пластиковыми крышками, а большие стеклянные сосуды – часовыми стеклами. В качестве субстрата выступала смесь медицинского гипса и активированного угля в пропорции 9:1. Хорошо измельченные ингредиенты разводили дистиллированной водой до консистенции жидкой сметаны и заливали в сосуды на 1/3 высоты. Для избавления от пузырьков воздуха дно флакона постукивали о твердую ровную поверхность. Садки оставляли до полного высыхания минимум на сутки. После затвердевания такой субстрат после смачивания способен поддерживать во флаконе 100% влажность. На этапе ведения культур особей *P. notabilis* и в ходе экспериментов жизнедеятельность поддерживалъ за счет просматривания пенициллиновых флаконов каждые 2–3 дня, увлажнения и очистки субстрата по мере необходимости, кормления.

*Кормовой материал.* Культуры особей *P. notabilis* разводили на корме из пекарских дрожжей, что обеспечивает длительное содержание и быстрое наращивание численности (Варшав и Давыдова 2014). Для экспериментов в качестве корма использовали суспензию промышленных сине-зеленых водорослей рода *Arthrospira* (спирулина). Основные компоненты спирулины включают белок (60–70%), жир, витамины, хлорофилл и минералы (Wang et al. 2023). Спирулину в качестве корма, а не дрожжи, для опытов выбрали потому, что она очень быстро и эффективно адсорбирует ионы свинца (Chen, Pan 2005) и двухвалентной меди (Al-Nomaidan et al. 2014) из водных растворов, что делает ее удачным кормом в экспериментах на влияние этих тяжелых металлов через пищу. Кроме того, за счет насыщенного цвета сине-зеленой водоросли, ее хорошо видно в кишечнике *P. notabilis* через покровы, что позволяет оценить, особи поедают загрязненный корм или избегают.

Для экспериментов были приготовлены несколько вариантов суспензий:

1. чистый корм – 1 г сухого порошка спирулины смешивали с 1 мл дистиллированной воды;

2. загрязненный ионами меди ( $\text{Cu}^{2+}$  5000 мг/кг сухого вещества) – 1 г сухого порошка спирулины смешивали с 1 мл раствора сульфата меди с концентрацией  $\text{Cu}^{2+}$  5 г/л;
3. загрязненный ионами меди ( $\text{Cu}^{2+}$  50000 мг/кг сухого вещества) – 1 г сухого порошка спирулины смешивали с 1 мл раствора сульфата меди с концентрацией  $\text{Cu}^{2+}$  50 г/л;
4. загрязненный ионами свинца ( $\text{Pb}^{2+}$  5000 мг/кг сухого вещества) – 1 г сухого порошка спирулины смешивали с 1 мл раствора ацетата свинца с концентрацией  $\text{Pb}^{2+}$  5 г/л.

В качестве ориентировочной концентрации ионов тяжелых металлов рассматривали работу Педерсона с соавторами (Pedersen et al. 2000), где концентрация меди в корме достигала 6400 мг/кг в экспериментах на *Folsomia candida* и *F. fimetaria*. Во избежание перегруженной нулями записи в дальнейшем концентрации будут представлены в мг/г.

*Установка для поддержания высокой температуры.* На дно пластикового контейнера с крышкой помещали приклеенный на стеклянную подставку термоковрик (Repti-Zoo Superior Heat Mats (SHM05), 5 Вт, 14×15 см). Для поддержания необходимой температуры подключение термоковрика к сети производили через терморегулятор (DigTOP TP-1), который проводил контроль температуры около садков через специальный датчик. В настройку терморегулятора входит три параметра: поддерживаемая температура, гистерезис и режим работы (нагрев или охлаждение). По достижении заданной температуры, терморегулятор отключает нагревательный элемент, пока объект не остынет на установленное значение гистерезиса (в нашем случае 2°C), а затем снова включается нагрев. Таким образом происходит нагрев всего контейнера до нужной температуры, которая периодически колеблется, что приближено к природным условиям (28-30°C). Для теплоизоляции контейнер накрывали коробкой.

*Установка для поддержания низкой температуры.* Пенициллиновые флаконы с особями помещали в дорожный холодильник Waeco, в котором



поддерживалась температура 1°C. Контроль температуры проводили ртутным градусником.

### **2.7.2 Наблюдение за *Parisotoma notabilis* в лаборатории**

В пенициллиновые флаконы с гипсом были рассажены по одиночке 74 особей модельного вида из природных и нарушенных местообитаний:

- 35 особей из елово-березового леса г. о. Шаховская (ЛШ);
- 18 особей из дубово-елового леса г. о. Мытищи (ЛМ);
- 7 особей с газона на улице Кибальчича в Москве (ГК);
- 5 особей с газона района Бабушкинский в Москве (ГБ);
- 8 особей с газона в г. Красногорск (ГКр).

Коллембол содержали на суспензии из чистой спирулины в качестве корма при 100% влажности и средней температуре 17°C (15-19°C). Каждая особь имела уникальный код, состоящий из аббревиатуры места взятия пробы и индивидуального порядкового номера (например, ЛШ-1). При регулярном просматривании для каждой особи в таблице отмечали отсутствие изменений, появление кладки/ювенилов или смерть. На основе этих данных была оценена выживаемость и скорость созревания яиц особей из природных лесов и с газонов. Из ряда особей были получены монокультуры, впоследствии генотипированные для установления линии.

### **2.7.3 Ведение культур *Parisotoma notabilis***

Монокультуры особей одной линии, полученные в пенициллиновых сосудах во время наблюдений за особями с газона (п. 2.7.2), были перемещены в большие стеклянные сосуды. Так как для особей из леса не было получено монокультур отдельных линий, в большие стеклянные сосуды с гипсом после выгонки высаживали группы особей из природного леса. Все культуры содержали при 100% влажности и средней температуре 17°C (15-19°C). Эта температура оптимальна для

показателей жизненного цикла вида (Sharma, Kevan 1962). В качестве корма стандартно использовали пекарские дрожжи. Такое групповое содержание особей из леса позволяло не проводить выгонку каждый раз при их необходимости, а также сровнять условия содержания всех особей перед последующими экспериментами. Таким образом, для последующих экспериментов использовали особей с газона (монокультуры) и особей из леса (группы особей, содержащихся в лаборатории).

#### **2.7.4 Постановка эксперимента на влияние загрязненного $\text{Cu}^{2+}$ корма**

Провели 2 эксперимента с загрязненным ионами меди кормом: суспензия с концентрацией  $\text{Cu}^{2+}$  5 мг/г и 50 мг/г сухой спирулины. Контрольной группе предлагали чистый корм без добавления ионов металла. Особей помещали в одиночные камеры (пенициллинки). В одной повторности каждого из экспериментов было 20 флаконов: 5 особей из культуры из леса на загрязненном корме, 5 особей из культуры с газона на загрязненном корме и по 5 особей с каждого местообитания в качестве контрольной группы. Для эксперимента с концентрацией ионов меди 5 мг/г проведено 2 повторности, для повышенной концентрации – одна. Наблюдения проводили каждые 2–3 дня в течение 38 суток, фиксировали окраску кишечника в зеленый цвет и гибель особей. Умерших ногохвосток хранили в 96% спирте при температуре +4°C.

#### **2.7.5 Постановка эксперимента на влияние загрязненного $\text{Pb}^{2+}$ корма**

Для опытов с загрязненным ионами свинца кормом использовали суспензию спирулины с  $\text{Pb}^{2+}$  5 мг/г. Контрольной группе предлагали чистую спирулину с дистиллированной водой. Особей помещали в стеклянные сосуды с гипсом по 5 штук. В одной повторности участвовало 10 особей из культуры из леса и 10 из культуры с газона, из них 5 - контрольная группа и 5 - экспериментальная. Всего проведено 3 повторности. Наблюдения проводили каждые 2–3 дня. Окраска

кишечника в зеленый цвет позволяла убедиться, что особи употребляют корм. Умерших особей хранили в 96% спирте при +4°C.

### **2.7.6 Постановка эксперимента на влияние высокой и низкой температур**

Для определения выживаемости при высоких температурах сначала с помощью терморегулятора и термоковрика нагревали контейнер до 30°C. Затем на термоковрик помещали алюминиевые бьюксы с 10 индивидуальными пенициллинками: 5 с особями из культуры из природного леса, 5 с особями из монокультуры с газона. Через 6 часов фиксировали количество погибших особей из каждого местообитания, затем наблюдения проводили каждые два дня. Исследование влияния повышенной температуры проводили при 100% влажности и с использованием незагрязненной суспензии спирулины в качестве корма, температура колебалась в диапазоне 28–30°C. Всего провели 4 серии таких опытов.

Для определения выживаемости при низких температурах 10 пенициллинок с *P. notabilis* (по 5 особей с каждого типа местообитания), помещали в холодильник при 1°C. Каждые два дня фиксировали количество живых особей. Всего провели 2 серии таких опытов. После смерти особей их помещали в индивидуальную микропробирку типа эппендорф с 96% этанолом и хранили в холодильнике при температуре 4°C для последующего генотипирования.

## **2.8 Генотипирование**

*Экстракция ДНК.* Выделение ДНК осуществляли с помощью набора для выделения ДНК и постановки ПЦР Phire tissue direct PCR master mix от Thermo Scientific (США). ДНК экстрагировали из целых образцов в 20 мкл DNA Dilution Buffer и 0,5 мкл DNARelease Additive и инкубировали при 98°C в течение 2 минут в соответствии с протоколом Dilution & Storage производителя. Данная методика позволяет выделять ДНК при сравнительно малом повреждении исходного материала, поэтому после выделения образцы извлекали и сохраняли в 96% спирте.

*Постановка ПЦР.* Полимеразную цепную реакцию проводили в амплификаторах BioRad (США). Все реакции ПЦР для секвенирования проводили в объемах 20 мкл, содержащих 10 мкл Phire Tissue Direct PCR Master Mix (Thermo Scientific, США) с 1 мкл каждого праймера (4 пМ), 1 мкл матричной ДНК и 7 мкл воды свободной от нуклеаз. Фрагмент митохондриального гена COI (617–682 п.н.) амплифицировали с использованием праймеров ColFol-for 5'-TTT CAA CAA ATC ATA ARG AYA TYG G-3' и ColFol-rev 5'-TAA ACT TCN GGR TGN CCA AAA AAT CA-3' (Ramirez-Gonzalez et al. 2013). D3-D5 регион 28S рДНК (573 п.н.) - с использованием праймеров 28Sa 5'-GAC CCG TCT TGA AGC ACG-3' и 28Sbout 5'-CCC ACA GCG CCA GTT CTG CTT ACC-3' (Whiting 2002; Prendini et al. 2005). Амплификация состояла из одной начальной стадии активации при 98°C в течение 5 мин, затем 30 циклов амплификации: денатурация при 98°C в течение 5с, отжиг праймеров при 52°C (COI) или 57°C (28S) в течение 5с, элонгация при 72°C в течение 20с и заключительный этап элонгации при 72°C в течение 1 минуты. Анализ продуктов ПЦР проводили с помощью гель-электрофореза с бромистым этидием (1% агароза в буфере TAE, 3 мкл продукта ПЦР на дорожку) параллельно с маркером длин ДНК.

*Очистка и высушивание ПЦР-продукта.* ПЦР-продукты очищали с помощью смеси ферментов 0,5 мкл экзонуклеазы I (Eco I) и 1 мкл рекомбинантной щелочной фосфатазы (rSAP) на 5 мкл продукта ПЦР согласно протоколу очистки перед секвенированием (Thermo Scientific, США): 37°C в течение 15 мин и 80°C в течение 15 мин. После оценки количества ДНК по яркости свечения полос при повторном проведении электрофореза, 1–2 мкл образца высушивали с 1 мкл соответствующего прямого или обратного праймера (3,2 пМ) и отдавали на секвенирование по Сэнгеру в научно-производственную компанию Синтол.

## **2.9 Биоинформатический анализ молекулярных данных**

*Редактирование хроматограмм* выполняли в программе Chromas Lite (версия 2.6.6) (<http://technelysium.com.au>). Выравнивание последовательностей

проводили в программе BioEdit (версия 7.2) (Hall et al. 2011) с помощью функции ClustalW Multiple alignment.

*Построение филогенетических деревьев.* Для построения филогенетических деревьев использовали алгоритмы максимального правдоподобия (Maximum Likelihood). Подбор модели нуклеотидных замен и анализ максимального правдоподобия выполняли в программе MEGA-11 (версия 11) (Tamura et al. 2021) и с использованием алгоритма RAxML HPC2 на сервере XSEDE на сайте CIPRES (<https://www.phylo.org/>). Для гена COI применяли трехпараметрическую модель Тамура с гамма-распределением и долей инвариантных сайтов (T92 + G + I), для гена 28S – параметрическая модель Джукса – Кантора с гамма-распределением (JC + G). Поддержку отдельных ветвей на деревьях оценивали по значению bootstrap value. Визуализацию филогенетических деревьев с сайта проводили в программе FigTree (версия 1.4.4) (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>).

*Расчет средних генетических расстояний* (попарная дистанция p-distance и двухпараметрическая дистанция Кимуры K2P) внутри и между линиями осуществляли с помощью программы MEGA-11 (Tamura et al. 2021). Для автоматического разбиения набора данных на генетические линии проводили анализ автоматического обнаружения пробелов в штрих-коде (ABGD) (Puillandre et al. 2012) и многоуровневый анализ процессов дерева Пуассона (PTP) (Kapli et al. 2017). ABGD проводили онлайн на сайте <https://bioinfo.mnhn.fr/abi/public/abgd/> с тремя метриками генетических расстояния (Jukes-Cantor, K2P, p-distance) и минимальным порогом генетической дивергенции 8% на основе предыдущих исследований (Porco et al. 2012a). Модель PTP была рассчитана на сайте <https://species.h-its.org/ptp/>. Число поколений MCMC составило 300 000. Для всех остальных параметров использовали значения по умолчанию. В обоих случаях в качестве входных данных было использовано полученное с использованием алгоритма RAxML HPC2 дерево максимального правдоподобия.

*Построение сетей гаплотипов.* Сети гаплотипов строили для четырех линий: трех наиболее распространенных в Европе (L0, L1 и L2) и широко распространенной именно в Восточной Европе L4-Hebert. Для анализа

использовали COI-последовательности по Восточной Европе, полученные в ходе этой работы, и данные из базы GenBank для Западной Европы. Построение сетей проводили по основанному на вероятностном методе статистической парсимонии алгоритму TCS, который позволяет определять вероятность связи между всеми гаплотипами и число мутаций, по которым они различаются. Анализ проводили в программе PopART (версия 1.7) (<https://popart.maths.otago.ac.nz>) с предварительным переводом секвенограмм в формат 'nexus' в программе DnaSP (версия 6) (<http://www.ub.edu/dnasp/>). Кроме того, в DnaSP рассчитывали число полиморфных сайтов (S), среднее число нуклеотидных различий (K), гаплотипическое (Hd) и нуклеотидное разнообразие ( $\pi$ ), ошибки средних арифметических ( $\pm$ SEM). Для оценки значимости генетического полиморфизма, а также выяснения его природы использовали тест на нейтральность Таджимы (Tajima 1989), позволяющего оценить отклонения выявленного полиморфизма в исследуемой популяции от ожидаемых эволюционно нейтральных генетических изменений. Интерпретация критерия Таджимы представлена в таблице 8 (Щербаков и Харченко 2018). Анализ провели для двух линий – L1 и L2, представленных наибольшим количеством секвенограмм.

Таблица 8. Интерпретация критерия Таджимы.

Значение D	Вывод 1	Вывод 2
D = 0	Наблюдаемое генетическое разнообразие равно ожидаемому	Популяция имеет постоянный размер, нет свидетельств давления отбора
D > 0	Дефицит редких аллелей (синглетов)	Популяция подверглась сильному вымиранию или оказалась под действием балансирующего отбора
D < 0	Избыток синглетов	Увеличение численности популяции, последствия фиксации выигрышного аллеля

*Визуализация распространения линий.* Для визуализации распространения линий применяли программу QGIS (версия 3.30.0) (<https://qgis.org/ru/site/>). Каждая генетическая линия представляла собой отдельный слой - csv файл с координатами каждой особи. Это позволяло как одновременно видеть распространение всех линий, так и отдельно той или иной линии, при отключении других слоев.

*Депонирование данных в GenBank.* Последовательности, собранные из двух перекрывающихся считываний, депонировали в базу GenBank. Кроме данных, необходимых для загрузки, прилагали всю возможную дополнительную информацию: страну, координаты, ресурс, из которого получен образец, дату сборов, сборщика, идентификатора, нуклеотидную последовательность и название каждого праймера. Всего были депонированы: 141 секвенограмма фрагмента митохондриального гена COI (16% от 889 имеющихся к настоящему времени записей); 273 секвенограммы D3-D5 региона 28S рДНК (69% от 394 записей).

*Депонирование данных в GBIF.* В Глобальный информационный фонд по биоразнообразию (GBIF) вносили данные по встречаемости генетических линий на Восточно-Европейской равнине (на данный момент 85 записей) в формате 'sampling event dataset' (<https://doi.org/10.15468/5rm9kz>).

### **2.9.1 Метаанализ последовательностей GenBank**

Метаанализ депонированных в GenBank последовательностей разных авторов позволяет исследовать ареалы генетических линий более широко. Из базы данных GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) были скачены все имеющиеся нуклеотидные последовательности фрагмента гена COI (716 образцов) для *Parisotoma notabilis* в формате GenBank (full), который содержит в том числе полную информацию о каждом образце. С помощью парсера (программа для сбора и систематизации информации) ([https://github.com/avstru/Genbank\\_Parser](https://github.com/avstru/Genbank_Parser)), написанной специально для этой цели, из полученного массива данных в таблицу Excel была выведена следующая информация по каждой последовательности: уникальный код в GenBank, этикетка пробы с кодом особи, а также страна, локация

и координаты (данная информация отсутствовала для 12 последовательностей). Принадлежность к генетической линии была установлена путем построения филогенетического дерева максимального правдоподобия в программе MEGA-11 для всего массива данных. Затем распространение линий для 704 образцов, имеющих информацию о координатах, нанесено на карту с использованием программы QGIS. Учитывая этикетки и координаты, последовательности были сгруппированы по пробам для последующего анализа симпатрии/парапатрии линий.

## 2.10 Математическая обработка результатов

*Точный критерий Фишера.* В рамках данной работы сравнивали распределение генетических линий в популяциях в разные сезоны и по трем локальным участкам внутри одного местообитания. Для расчета достоверности различий таких данных мог подойти хи-квадрат Пирсона. Однако, набрать достаточную по размеру выборку генетических данных для этого критерия крайне трудоемко и дорого. Поэтому нами был выбран аналогичный критерий, обладающий более высокой мощностью при сравнении малых выборок – точный критерий Фишера (Fisher's exact test). Расчет проводили в программе RStudio (версия 4.2.1.) (<https://www.r-project.org/>).

*Анализ избыточности.* Взаимосвязь между генетическими линиями и местообитаниями разной степени нарушенности была визуализирована с помощью анализа избыточности (Redundancy analysis, RDA) в пакете “packfor” в среде R (<https://www.r-project.org/>).

*t-критерий независимых выборок.* Для проверки значимости различий в скорости созревания яиц особей из природных и нарушенных мест обитания использовали непарный t-критерий (Unpaired t-test). Анализ и визуализацию проводили в программе GraphPad Prism (версия 10.2.3) (<https://www.graphpad.com>).

*Оценка Каплана-Майера.* Для вычисления выживаемости особей в лабораторных экспериментах с течением времени использовали оценку Каплана-



Майера (Kaplan–Meier estimator). Это непараметрический метод, позволяющий оценить функцию выживания при наличии цензурированных наблюдений. В момент времени 0 выживаемость составляет 100%, затем постепенно снижается, достигая 0% в момент гибели последней особи в эксперименте. Цензурирование в данном случае – это вариант развития событий, когда особь была исключена из эксперимента (например, погибла из-за плесени или была случайно убита во время уборки садка), или эксперимент был завершен до того, как особь погибла. Анализ и визуализацию функции выживаемости проводили в программе GraphPad Prism.

*Логранговый критерий.* Достоверность различий двух кривых выживания оценивали при помощи непараметрического логрангового критерия (logrank test). Расчет данного критерия был автоматически включен в оценку выживаемости Каплана-Майера в программе GraphPad Prism.

### ГЛАВА 3. РАЗНООБРАЗИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ МОДЕЛЬНОГО ВИДА

Широко распространенная коллембола *P. notabilis* – генетически политипический вид, при этом морфологические различия генетических линий практически не показаны. К началу этого исследования было известно пять генетических линий: L0, L1, L2, L3, L4. Проведенный автором анализ литературы и базы GenBank позволил обнаружить информацию об еще одной линии из Гирканских лесов Ирана, которую мы назвали L-Нурсан. В базе BOLD была найдена запись о линии L5 из Молдовы, однако, нуклеотидная последовательность этой линии нигде не представлена, что делает невозможным включение ее в анализ для сравнения. Также выяснилось, что одним и тем же именем ‘L4’ в 2014 и 2017 гг. были обозначены две разные генетические линии *P. notabilis*. Эта накладка объясняется тем, что данные линии L4, помещенные Hebert в GenBank, не были опубликованы в статьях. В итоге эта линия осталась незамеченной последующими авторами, нашедшими очередную новую линию, которая получила то же обозначение L4. Для исправления ситуации мы предложили использовать названия L4-Salzwedel и L4-Hebert по именам авторов, впервые описавших эти линии. Таким образом, количество линий достигло семи.

Мы получили генетические данные из 21 локации Восточной Европы и Кавказского региона для 141 особи *P. notabilis* s.l.: для всех по фрагменту митохондриального гена COI (617–682 п.н.) и для 51 из них по D3–D5 региону гена 28S (573 п.н.) в качестве подтверждения. Были впервые обнаружены 4 новые генетические линии, названные нами: L-Crimea, L-Cheget, L-Georgia и L-Khosta. Таким образом, количество линий модельного вида стало равно 11 (12, если учитывать Молдавскую L5). В наших данных обнаружено 10 линий *P. notabilis*, поэтому для последующего анализа была использована последовательность недостающей линии L4-Salzwedel из GenBank (KJ792230).

Средние внутрилинейные К2Р дистанции по гену COI варьируют в пределах 0,20–4,09%, р-дистанции – 0,20–3,83%, межлинейные – 15,77–23,35% и 14,18–19,82% соответственно (Таблица. 9).

Таблица 9. Средние внутрилинейные и межлинейные генетические расстояния (%) по гену COI. Значения ниже диагонали обозначают К2Р дистанции, выше диагонали — р-дистанции.

Линия	Внутрилинейные		Межлинейные										
	К2Р	Р-дистанции	L0	L1	L2	L3	L4-Hebert	L4-Saltzwedel	L-Hyrcan	L-Crimea	L-Cheget	L-Georgia	L-Khosta
<b>L0</b>	1,29	1,26	–	17,12	17,90	19,62	17,66	18,69	17,52	18,26	16,94	18,57	17,94
<b>L1</b>	1,73	1,68	19,66	–	17,20	18,84	18,37	18,95	16,24	18,74	17,72	19,09	19,82
<b>L2</b>	1,62	1,59	20,86	19,73	–	17,69	15,99	16,05	17,89	16,64	14,18	19,11	18,34
<b>L3</b>	4,09	3,83	23,03	21,90	20,44	–	17,56	17,79	17,74	17,76	16,66	18,17	18,68
<b>L4-Hebeert</b>	2,13	2,07	20,36	21,30	18,17	20,11	–	16,86	17,32	17,19	14,62	19,75	18,17
<b>L4- Saltzwedel</b>	–	–	21,80	22,10	18,25	20,47	19,25	–	15,84	18,50	15,61	17,64	16,40
<b>L-Hyrcan</b>	0,20	0,20	20,27	18,49	20,67	20,33	19,84	17,94	–	17,67	16,33	18,19	19,22
<b>L-Crimea</b>	0,55	0,55	21,12	21,84	18,89	20,49	19,78	21,53	20,36	–	15,63	18,37	17,77
<b>L-Cheget</b>	0,42	0,42	19,37	20,47	15,77	19,02	16,37	17,59	18,57	17,69	–	17,70	17,49
<b>L-Georgia</b>	1,17	1,14	21,60	22,25	22,28	21,94	23,16	20,30	21,00	21,28	19,43	–	19,47
<b>L-Khosta</b>	0,21	0,21	20,96	23,35	21,30	21,60	21,15	18,67	22,65	20,52	20,11	22,79	–

На филогенетическом дереве по фрагменту гена COI, построенном методом максимального правдоподобия, каждая из 11 линий была выделена в отдельную кладу (Рисунок. 10). Анализ автоматического обнаружения пробелов в штрих-коде (ABGD) также выделил 11 групп, а многоуровневый анализ процессов дерева Пуассона (PTP) – 12. Группы, полученные с использованием моделей ABGD и PTP,

были одинаковыми и соответствовали линиям, за исключением линии L3, которую модель РТР предлагала разделить на две (Рисунок. 3).

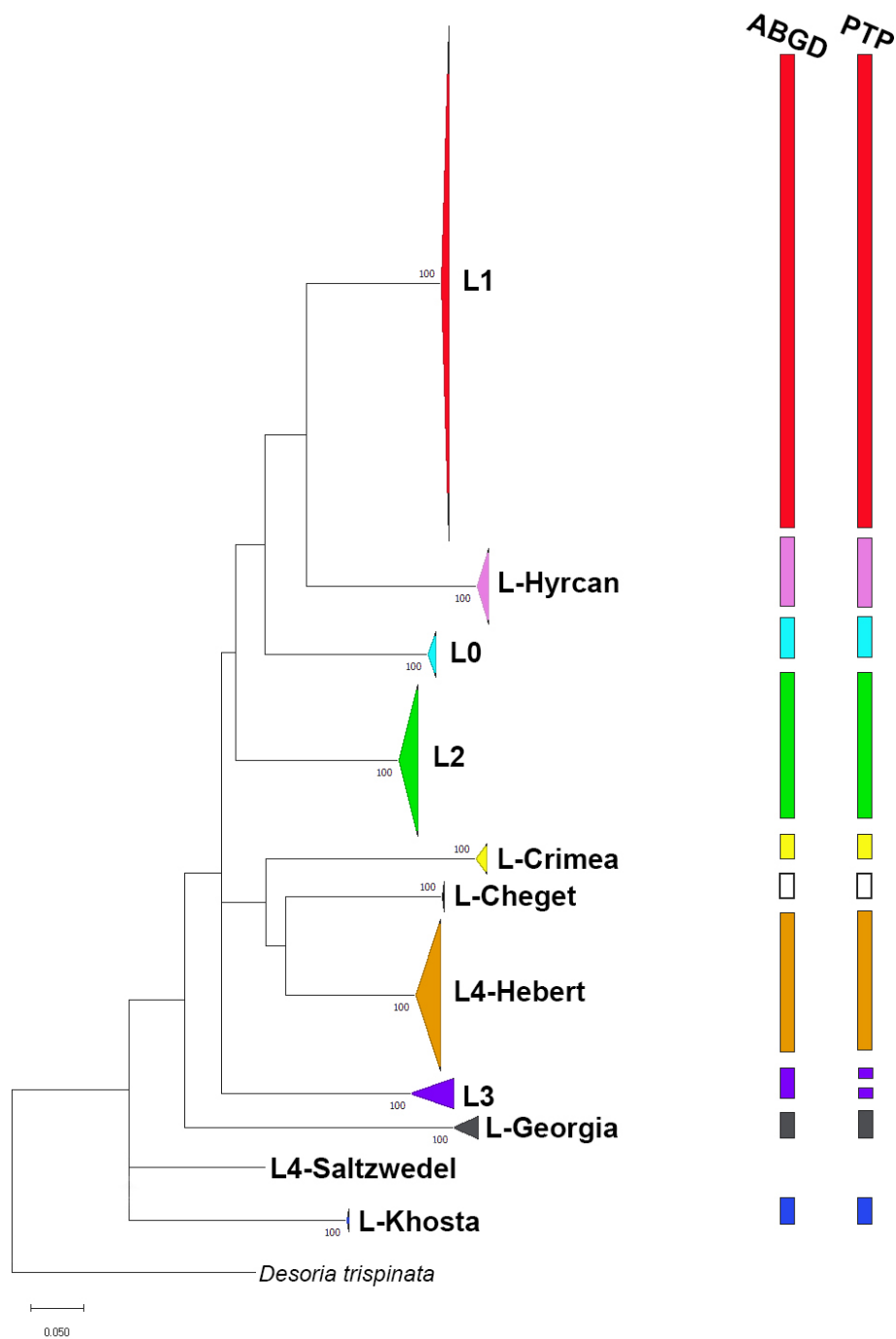


Рисунок 3. Филогенетическое дерево максимального правдоподобия для *P. notabilis* s. l. по фрагменту гена COI (682 п.н.).

Разделение линий проводили также по D3–D5 региону 28S, за исключением линии L-Cheget, для которой не было получено нуклеотидной последовательности

рибосомального гена. На полученном дереве по гену 28S линия L-Нурган вошла в состав линии L1 (Рисунок. 4). В остальном деревья по двум генам согласуются.

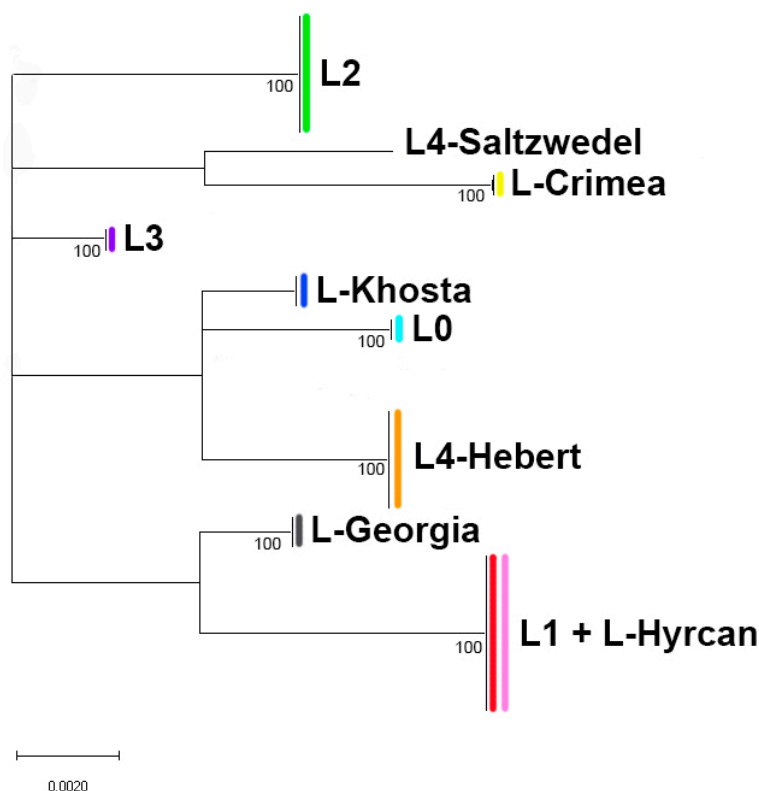


Рисунок 4. Филогенетическое дерево максимального правдоподобия для *P. notabilis* s. l. по D3-D5 региону гена 28S (573 п.н.).

*Обсуждение.* В наших выборках были обнаружены шесть ранее известных генетических линий *P. notabilis* (L0-L3, L4-Hebert, L-Нурган, кроме L4- Saltzwedel) и четыре новых (L-Crimea, L-Cheget, L-Georgia и L-Khosta). Генетические дистанции между линиями по митохондриальному гену близки к дистанциям между близкородственными видами (16,35–24,55%; Sun et al., 2018). Такой высокий уровень внутривидовых генетических различий, сопоставимый с межвидовой дивергенцией, обнаружен также у ряда других широкораспространенных видов коллембол (Таблица. 2), достигая в среднем 21,5%. Интересно, что другой вид этого рода, *P. ekmani*, имеет меньший уровень (13%) внутривидовой дивергенции линий (Porco et al. 2012b). В Европе *P. ekmani* является редким видом и встречается преимущественно во влажных

местообитаниях (сфагновые болота) и холодных участках гор (Потапов, 2001). Мы предполагаем, что меньшая дивергенция линий *P. ektani* объясняется сужением его экологической ниши.

Автоматическое разбиение набора данных с помощью моделей ABGD и PTP подтвердило разделение клад на отдельные молекулярные линии. Однако, модель PTP, в отличие от ABGD, выделяет 4 экз. из Греции и Крыма в две отдельные клады внутри линии L3. Действительно, линия L3 имеет большие значения внутрилинейных K2P дистанции (4,09%) и p-дистанции (3,83%) по сравнению с другими линиями, где этот показатель не превышает 2,13 и 2,07%, составляя в среднем 1,04 и 1,01% соответственно. Тем не менее, мы пока не выделяем эти сублинии как линии из-за небольшого количества материала и несоответствия результатов примененных моделей. Интересно, что линии L1 и L-Nyrca на основе гена 28S вошли в одну кладу, хотя согласно основному анализу гена COI они принадлежали к разнымкладам. Таким образом, участок D3-D5 гена 28S не всегда может правильно определить генетическую линию *P. notabilis*.

Такое количество (более 10) генетических линий внутри одного вида коллембол является на данный момент редким явлением. По литературным данным (Таблица. 2) для широкораспространенных видов ногохвосток обычно наличие 2-3 линий, для *Ceratophysella denticulata* их известно 4 (Porco et al. 2013), для *Heteromurus major* – 7 (Porco et al. 2012a). Для *Folsomia candida* (Tully, Lambert 2011) известно как минимум 11 генетических линий, однако, это в значительной степени культуральный вид. Исключением является *Tomocerus minor*, для которого пока не известны генетические линии, несмотря на широкий ареал. Можно предположить, что расширение ареала исследования генетического разнообразия этих видов-космополитов, как и в случае с *P. notabilis*, позволит обнаружить новые линии, приуроченные к различным регионам.

## ГЛАВА 4. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ

### 4.1 Встречаемость линий

Выяснено распространение различных генетических линий модельного вида на территории Восточной Европы и Кавказского региона (Рисунок. 5, 6). В обоих исследованных регионах наиболее распространенной линией оказалась L1. Вероятно, она занимает всю территорию Восточной Европы и Кавказа. Обнаружена на равнине от самого севера (Карелия) до южных территорий (Крым, Астраханская область). Встречается повсеместно и в Кавказском регионе: в предгорьях (Ростовская область, Ставропольский край), на северных и южных макросклонах Главного Кавказского хребта, на побережье Черного моря и в Закавказье (Армения, Азербайджан).

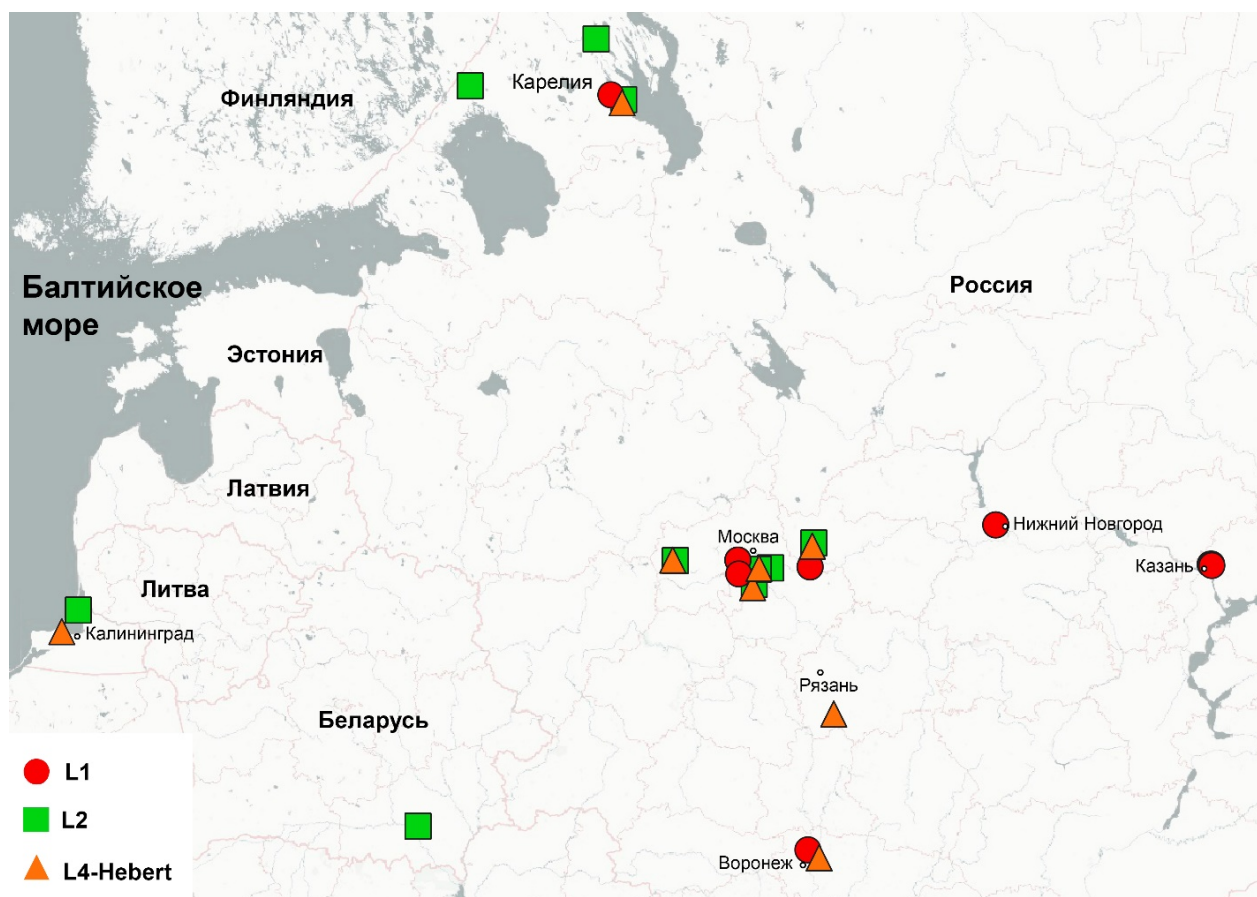


Рисунок 5. Распространение генетических линий *P. notabilis* в Восточной Европе.

Линия L2 распространена в центральной и северной части Восточной Европы. Линия L4-Hebert отмечена в лесной зоне Восточной Европы от Карелии до г. Воронежа, а также в предгорьях Кавказа (Ставропольский край) и на северном макросклоне Главного Кавказского хребта (Кабардино-Балкария).

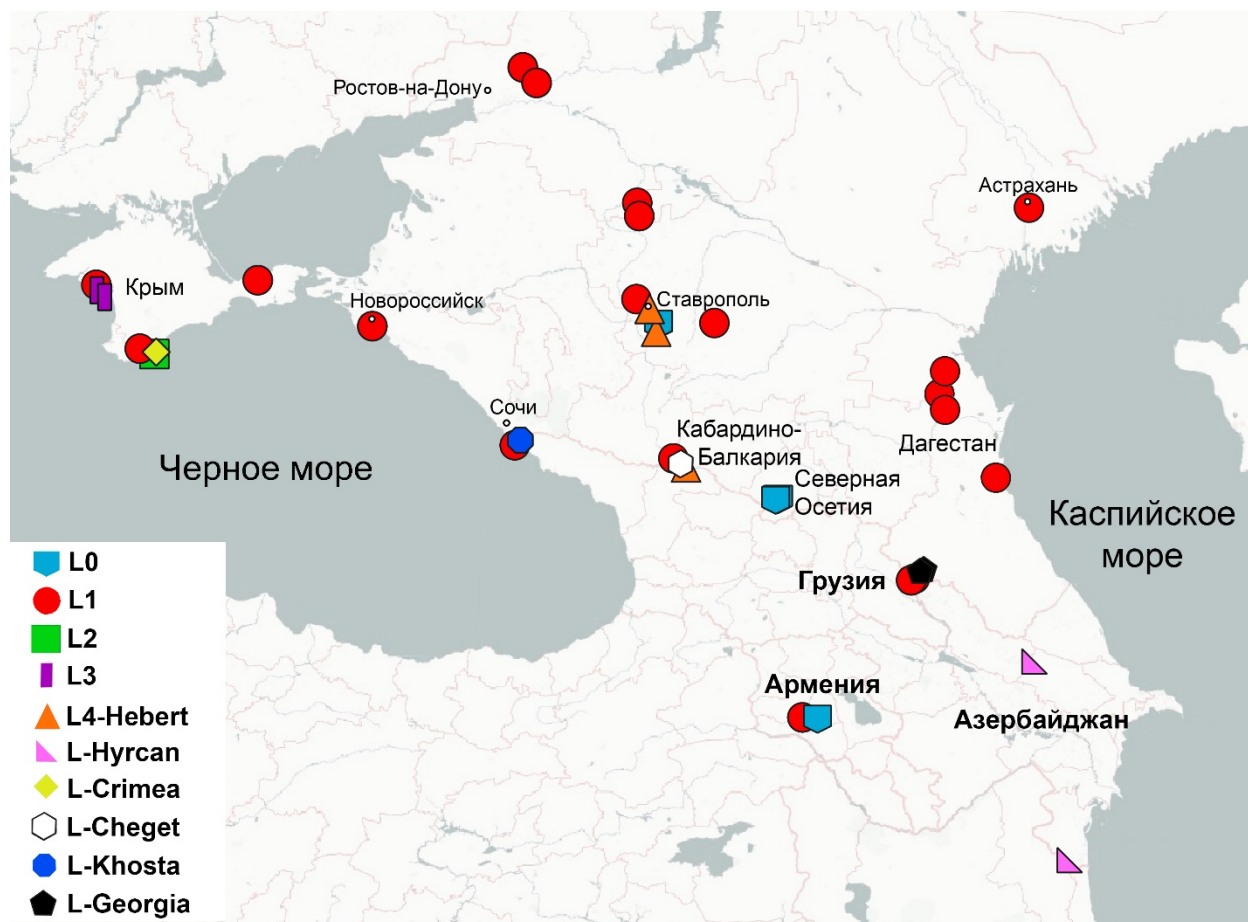


Рисунок 6. Распространение генетических линий *P. notabilis* на Кавказе.

В Крыму и в Кавказском регионе обнаружены ранее известные линии (L0, L1, L2, L3, L4-Hebert и L-Hyrca), а также новые линии (L-Crimea, L-Cheget, L-Georgia и L-Khosta) (Рисунок. 6). Линия L0 распространена в Кавказском регионе на северном макросклоне Главного Кавказского хребта (Северная Осетия), в Закавказье (Армения) и в предгорьях Кавказа (Ставропольский край). Линия L3 зарегистрирована на Черноморском побережье Крыма. Линия L-Hyrca обнаружена в Кавказском регионе в центральной и южной частях Азербайджана. Новая линия (обозначенная как L-Crimea) обнаружена в Южном Крыму в Ялтинском горно-лесном природном заповеднике на мысе Мартьян (4 экз.). Новая



линия L-Cheget обнаружена на горе Чегет, расположенной в центральной части Главного Кавказского хребта на высоте 3460 м над уровнем моря (Кабардино-Балкария), всего 4 экз. Новая линия L-Georgia (3 экз.) обнаружена в предгорьях восточной части Грузии в национальном заповеднике Лагодехи. Новая линия L-Khosta (3 экз.) обнаружена в Краснодарском крае на побережье Черного моря в районе Хоста в заповедной тисо-самшитовой роще. Всего в районах Кавказа (районирование по Меницкий, 1991) зарегистрировано: в Предкавказье 3 генетические линии, на Главном Кавказском хребте и его склонах – 5, в Закавказье – 4 линии. В Крыму обнаружено 4 линии.

Метаанализ данных базы GenBank по фрагменту гена COI позволил установить принадлежность нуклеотидных последовательностей к той или иной генетической линии *P. notabilis* и их распространение в Северной Америке (Рисунок. 7).

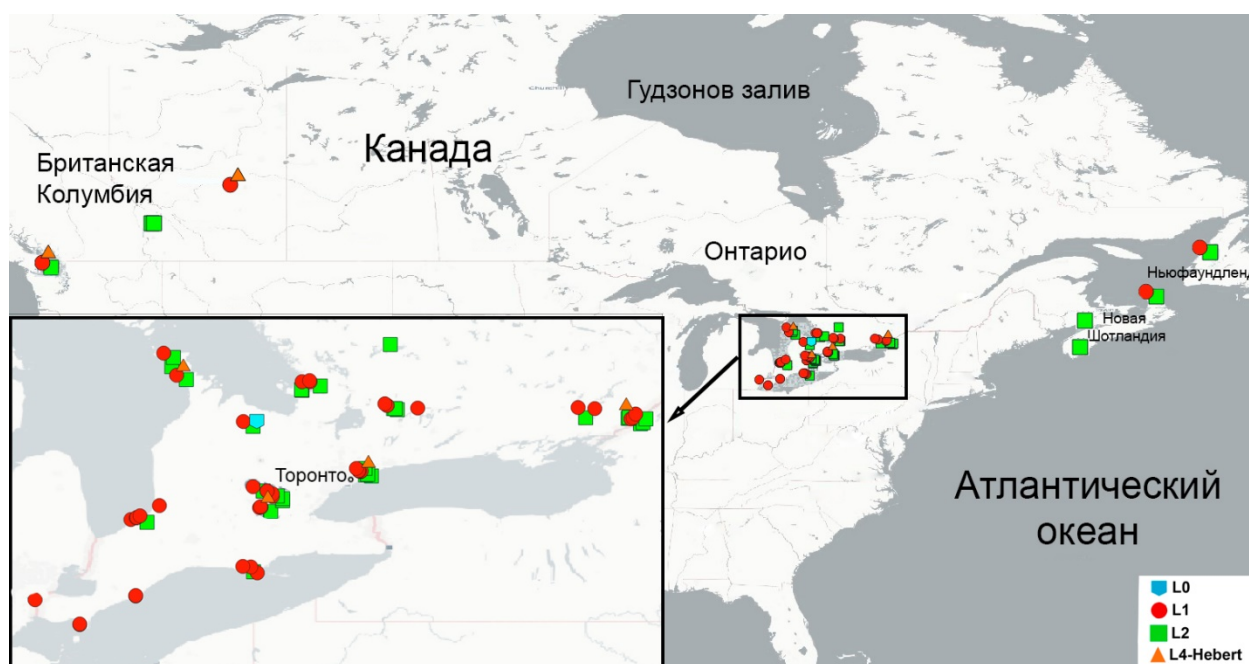


Рисунок 7. Распространение генетических линий *P. notabilis* в Северной Америке.

Генетические данные имеются из западной части Канады – провинции Британская Колумбия и Альберта, центральной – провинция Онтарио и восточной – провинция Новая Шотландия и о. Ньюфаундленд. Наиболее распространенные линии – L1 и L2, распространены во всех исследуемых регионах. L4-Hebert обнаружена на

западе и в центральной части Канады, L0 – только в Онтарио. Остальные данные, депонированные в GenBank, опубликованы ранее в статьях разных авторов (Porco et al, 2012; Saltzwedel et al, 2017).

*Обсуждение.* Вполне ожидаемые результаты были получены для линий L1 и L2 при сравнении их распространения в Восточной Европе и на Кавказе с более западными и южными точками (Porco et al. 2012b; Saltzwedel et al. 2017). Эти линии широко распространены по всей Европе, линия L1 также распространена в Малой Азии. Линия L0, распространенная на Кавказе, в Западной Европе имеет довольно непрерывный ареал от пролива Ла-Манш и вдоль побережья Северного и Балтийского морей. Среди редко встречающихся линий, L3 (известна из Греции и Франции) найдена в Крыму. Линия L4-Saltzwedel, обнаруженная в Хорватии, еще не встречалась дальше на восток в изученных нами местах. Интересно, что линия L4-Hebert, широко распространенная в Восточной Европе, включая Эстонию (Anslan, Tedersoo 2015) и на Кавказе, еще не была обнаружена в Западной Европе. Линия L-Нурсан была обнаружена в провинции Мазендеран в Иране (Yoosefi Lafooraki et al. 2022) и нами в Азербайджане. Новые линии, обнаруженные в Крыму и на Кавказе, встречаются локально. В целом, открытие большого количества линий *P. notabilis* s.l. в Кавказском регионе (9 линий из 11 известных, включая новые), подтверждает классификацию этой территории как «горячей точки» биоразнообразия (Myers et al. 2000). Благодаря южному расположению и сложному ландшафтному рельефу Кавказских гор эта территория могла бы служить в качестве рефугиума для различных линий *P. notabilis* s.l. во время плейстоценовых оледенений. В Северной Америке (Канада) обнаружено множество находок линий L1 и L2; экземпляры линии L4-Hebert редки, L0 – единичны. В азиатской части Палеарктики *P. notabilis* малочислен (Potapov 2001), и генетический анализ там еще не проводился.

#### **4.2 Парapatрия vs симпатрия линий**

До начала наших исследований считалось, что генетические линии имеют преимущественно парapatрическое (географически раздельное) распространение

(Porco et al. 2012b; Saltzwedel et al. 2017). Мы проверяли, насколько данное представление, сформированное для территории Западной Европы, подтверждается в исследуемом нами регионе.

В Московском регионе провели интенсивное исследование с большим количеством локалитетов отбора проб (20 локалитетов, 82 особи). Линии идентифицировали секвенированием D3-D5 региона гена 28S, чего достаточно для разделения линий, как минимум в Европейской части России. Выявлены многочисленные случаи симпатрии линий на уровне проб (Рисунок. 8). По две линии были обнаружены в трети проб (41%), три линии – в 12%. Почти половина (47%) проб содержала только одну линию.

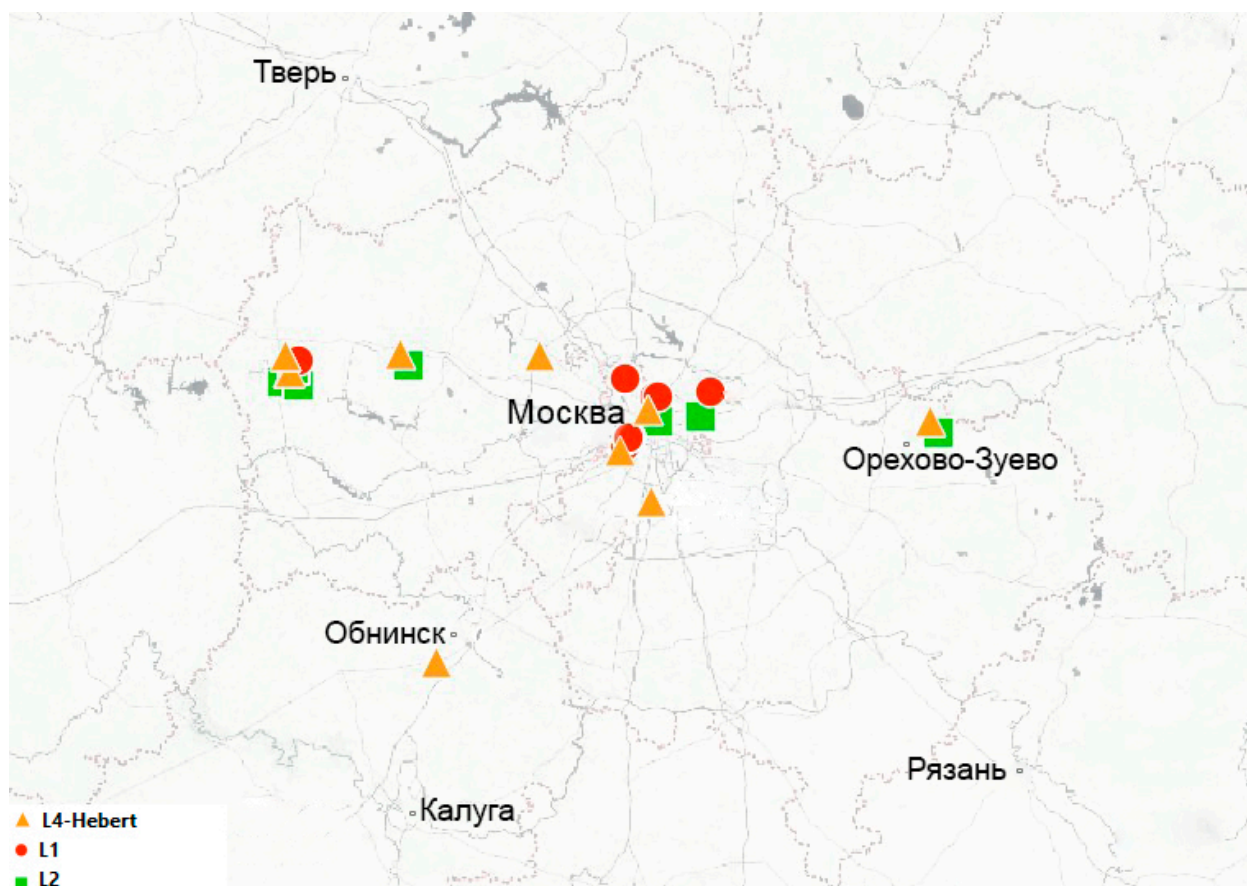


Рисунок 8. Распространение генетических линий в Московском регионе.

Затем более масштабное географическое исследование по фрагменту гена COI показало, что симпатрия распространена довольно повсеместно в Восточной Европе и на Кавказе (Рисунок. 9, 10): 4 линии отмечено в Крыму; 3 линии – в Московской обл., Карелии, Кабардино-Балкарии и Ставропольском крае; 2 линии в Армении, Грузии, Калининградской обл., Краснодарском крае (окрестности

Новороссийска и Сочи), Владимирской обл. и г. Воронеже. В девяти локациях обнаружена только одна линия: 5 локалитетов в Восточной Европе (Республика Беларусь и Россия: г. Казань, Нижегородская, Владимирская и Астраханская области) и 4 на Кавказе (Северная Осетия, Дагестан, Азербайджан, Ростовская область). Метаанализ данных GenBank показал, что сосуществование линий характерно также для большинства исследованных районов Канады (провинции Онтарио, Британская Колумбия, Альберта, о. Ньюфаундленд и о. Кейп-Бретон).

*Обсуждение.* Ранее в работах по генетической структуре популяций *P. notabilis* было показано в основном парапатрическое распределение линий. Одновременное присутствие 2-3 линий отмечено только в 13% от общего числа исследованных локаций (Porco et al. 2012b; Anslan, Tedersoo 2015; Saltzwedel et al. 2017). Известные ранее случаи симпатрии в Канаде эти авторы связывали в основном со множественной, независимой антропогенной интродукцией и лишь иногда с наличием различных экологических условий, допускающих сосуществование линий. Вопреки традиционному представлению нами обнаружена симпатрия заметно чаще: в половине изученных районов как для равнинного (Восточная Европа), так и для горного региона (Кавказ). В Северной Америке (анализ базы GenBank) также повсеместно распространена симпатрия. Вероятность выявления нескольких линий в одной локации должна зависеть от объема выборки. Однако, даже относительно небольшие выборки 4-5 особей на пробу иногда обнаруживали в ней до 3 генетических линий (Приложение 1), в то время как выборка из 17 особей в Гамбурге (Германия) была представлена только одной линией (Porco et al. 2012b). Тем не менее, учитывая относительно небольшое количество генотипированных особей, мы ожидаем увеличения числа случаев симпатрии в дальнейших исследованиях. В частности, большое количество случаев совместного обнаружения линий (в основном L1, L2 и L4-Hebert), наблюдаемое в нашем материале, может быть связано с изучением нарушенных местообитаний наряду с естественными биотопами, где линия L1 обнаруживалась почти всегда и повсеместно. Кроме того, линия L4-Hebert, распространенная в Восточной Европе, редка в Западной Европе. По-видимому, нет линий, специфичных только для

Западной Европы и широко распространенных там. Локально зарегистрированные линии в Южной Европе и на Кавказе в половине случаев встречаются вместе с широкораспространенными. Высокое разнообразие линий в Кавказском регионе и их общая симпатрия в Восточной Европе и на Кавказе, по-видимому, отражают вектор распространения *P. notabilis* с востока на запад. Вероятно, смешанные в этих регионах линии разделяются далее в Западной и Центральной Европе.

Таким образом *P. notabilis* в разных географических районах обнаруживает то парапатрию, то симпатрию линий. Такая ситуация для территорий Западной и Восточной Европы может быть рассмотрена с точки зрения двух гипотез эволюции партеногенетических видов. Можно предположить, что случаи парапатрии соответствуют гипотезе «генотипа общего назначения», предполагающей, что в географическом районе остается лишь одна, наиболее конкурентноспособная, генетическая линия (Lynch 1984). В более древних ландшафтах Западной Европы, свободных от оледенения (Пиренейский полуостров, Апеннинский п-ов, Балканы (Hewitt 2000) произошел отбор генетических линий *P. notabilis*, которые впоследствии приобрели характер "генотипов общего назначения" и закрепились в собственных географических районах. Колонизирующие особи основали популяции, которые быстро росли и расширялись, тем самым предотвращая вторжение других линий. Это соответствует процессу «основатель получает все» (Waters et al. 2013), что приводит к низкой генетической вариативности внутри, но высокой дисперсии между популяциями. Обнаруженные нами случаи симпатрии линий больше соотносятся с гипотезой «замороженных ниш», предполагающей, что межклональный отбор в гетерогенном ландшафте поддерживает генетически разнообразную региональную метапопуляцию (Vrijenhoek 1984a). Так, в геологически более молодых ландшафтах Восточной Европы и Канады (Евсеева и Жилина 2010) продолжается конкуренция между различными клонами *P. notabilis*, что проявляется в их сосуществовании в различных комбинациях. Интересно, что эта ситуация потенциально может привести не к вытеснению одним клоном остальных по гипотезе «генотипа общего назначения», как в Западной Европе, а к экологическому формообразованию на основе специализации клонов.

Можно предположить, что генетическая структура популяций одного и того же клонального вида в различных регионах может формироваться как под влиянием экологической специализации и сосуществования генетических линий в одном ландшафте, так и из-за конкурентного вытеснения наиболее адаптированной линии остальных, менее успешных. Однако природа этого явления на наш взгляд остается не вполне понятной.

### 4.3 Генетические различия внутри линий

Анализ и визуализацию взаимосвязей между гаплотипами в рамках конкретной популяции или вида в целом можно произвести посредством построения гаплосетей. Генетические дистанции между линиями *P. notabilis* достигают межвидовых, поэтому каждая линия является скорее отдельной гаплогруппой, для которой можно построить свою сеть гаплотипов. Для построения таких сетей были выбраны четыре линии: три наиболее распространенные в Европе генетические линии (гаплогруппы) – L0, L1 и L2 и распространенная в Восточной Европе линия L4-Hebert. Для линий L0, L1 и L2 в дополнение к полученным оригинальным данным в анализ включали все последовательности, доступные в международной базе GenBank. Наши данные составляли 41% от общего числа проанализированных секвенограмм (Таблица 10).

Таблица 10. Число и длина (п.н.) последовательностей, использованных для анализа сети гаплотипов.

	Наши данные	GenBank	Всего	п.н.
L0	10 (25%)	40	50	615
L1	68 (40%)	171*	239	602
L2	20 (27%)	75	95	583
L4-Hebert	20 (100%)	0	20	608

\* 121 особь линии L1 получена из Франции, из них 74 – из одной пробы в Париже.

Сравнение параметров генетического разнообразия провели для линий, представленных наибольшим количеством секвенограмм – L1 и L2 (Таблица 11).

Таблица 11. Индексы генетического разнообразия линий L1 и L2, рассчитанные на основе анализа нуклеотидной последовательности митохондриального гена COI.

Линия	n	S	K	H	Hd±SEM	$\pi \pm SEM$	D
L1	239	23	0,671	16	0,346±0,037	0,00147± 0,0002	-2,2457 **
L2	95	62	5,719	39	0,942 ±0,0002	0,01057±0,0012	-1,8057 *

n – число образцов, S – число полиморфных сайтов, K – среднее число нуклеотидных различий, H – количество гаплотипов, Hd – гаплотическое разнообразие,  $\pi$  – нуклеотидное разнообразие, D – тест Таджимы на нейтральность, \* P <0,05, \*\* P <0,01.

Всего для линии L1 выявлено 16 гаплотипов из 16 районов (Рисунок. 9). Гаплотипы отделены друг от друга 1–4 мутационными шагами. Один многочисленный гаплотип обнаружен у 191 особи и распространен практически на всей изученной территории Европы (90% изученных локалитетов). Еще два гаплотипа встречаются в нескольких локалитетах, а остальные представляют собой единичные находки. Наибольшее количество гаплотипов (6) выявлено в зоне интенсивных исследований — во Франции. Сеть гаплотипов линии L1 имеет картину выраженной «звездчатой» радиации с единым «центром».

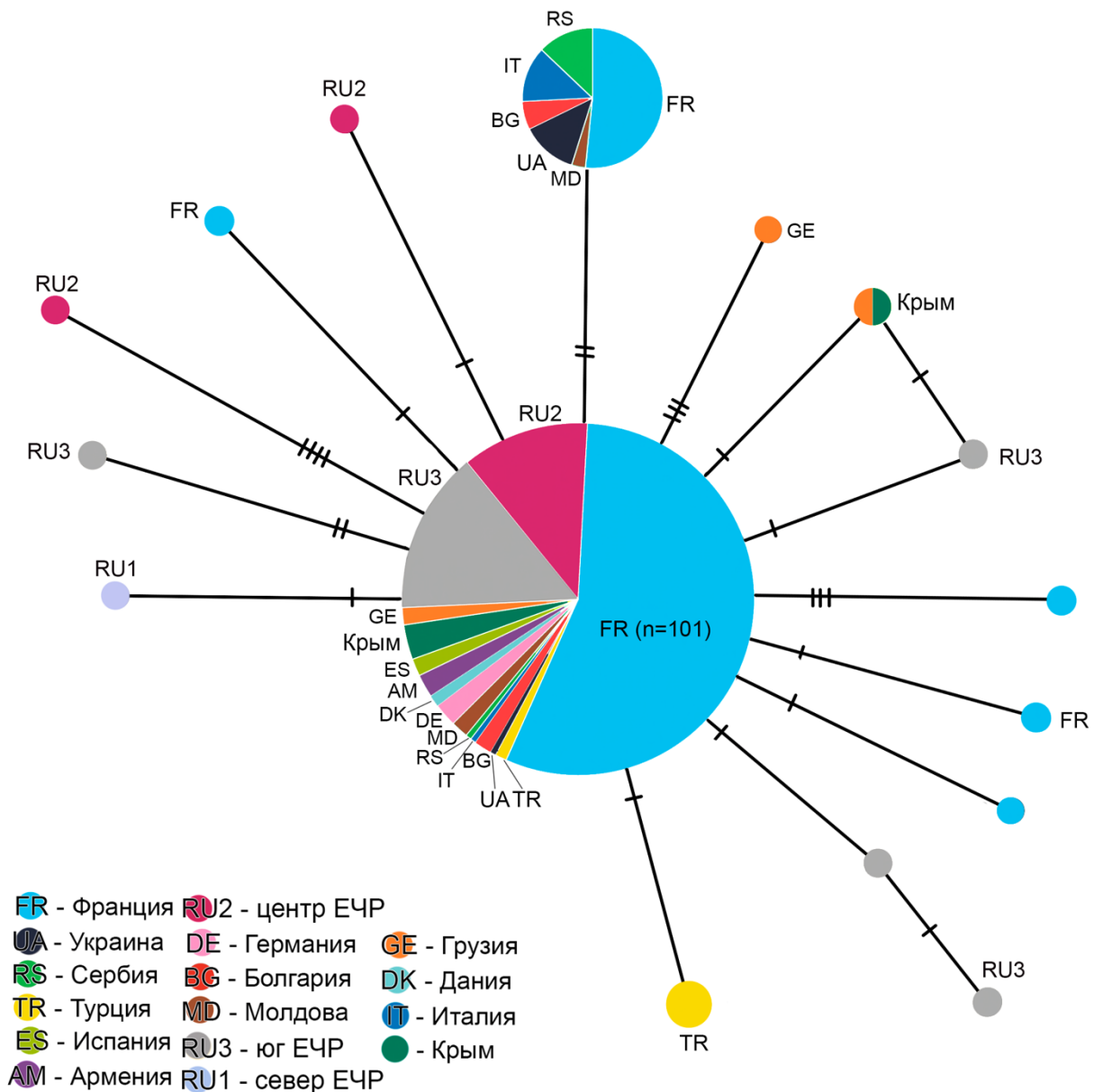


Рисунок 9. Сеть гаплотипов линии L1 *P. notabilis* по 239 последовательностям гена COI 602 п.н. из 16 районов Европы. Размер гаплотипа пропорционален его частоте. Число поперечных линий соответствует мутационным шагам.

Для линии L2 получено 39 гаплотипов из 16 районов (Рисунок. 10). В основном гаплотипы отделены друг от друга 1–2 мутационными шагами, но в некоторых случаях 3–5 и даже более. Сеть гаплотипов этой линии выглядит «паутиной». Гаплотипы более локально распространены: всего четыре встречаются в разных местах (два в трех локациях, один в четырех и один в десяти).



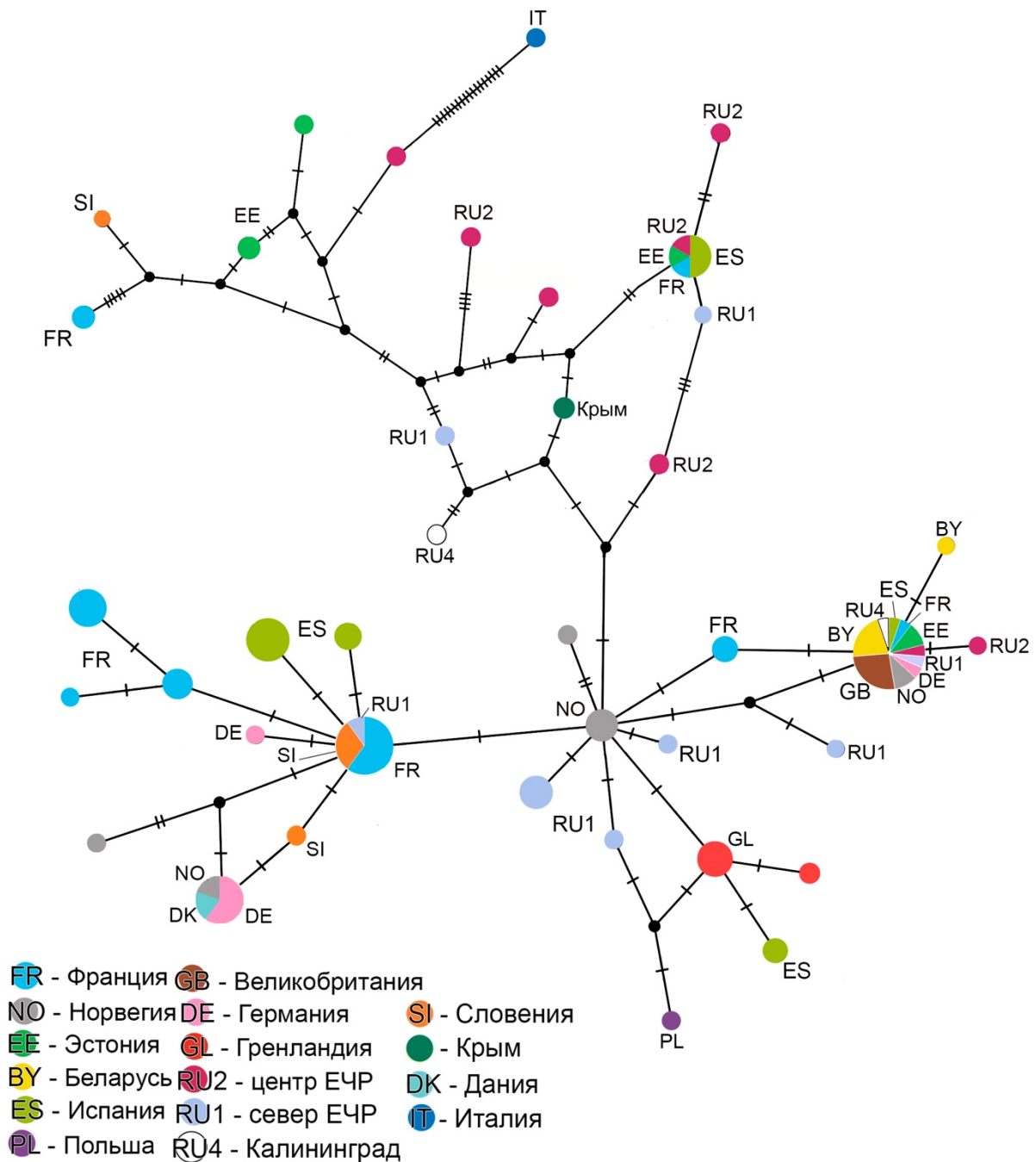


Рисунок 10. Сеть гаплотипов линии L2 *P. notabilis* по 95 последовательностям гена COI 583 п.н. из 16 районов Европы. Размер гаплотипа пропорционален его частоте. Число поперечных линий соответствует мутационным шагам, черные точки обозначают гипотетические гаплотипы.

Для линии L4-Неберт получено 11 гаплотипов из 4 районов (Рисунок. 11). В основном гаплотипы отделены друг от друга 1–2 мутационными шагами, но в некоторых случаях 4–6. Сеть гаплотипов разветвлена, несмотря на малое

количество проанализированных последовательностей. Только 1 гаплотип обнаружен в трех различных районах Европейской части России.

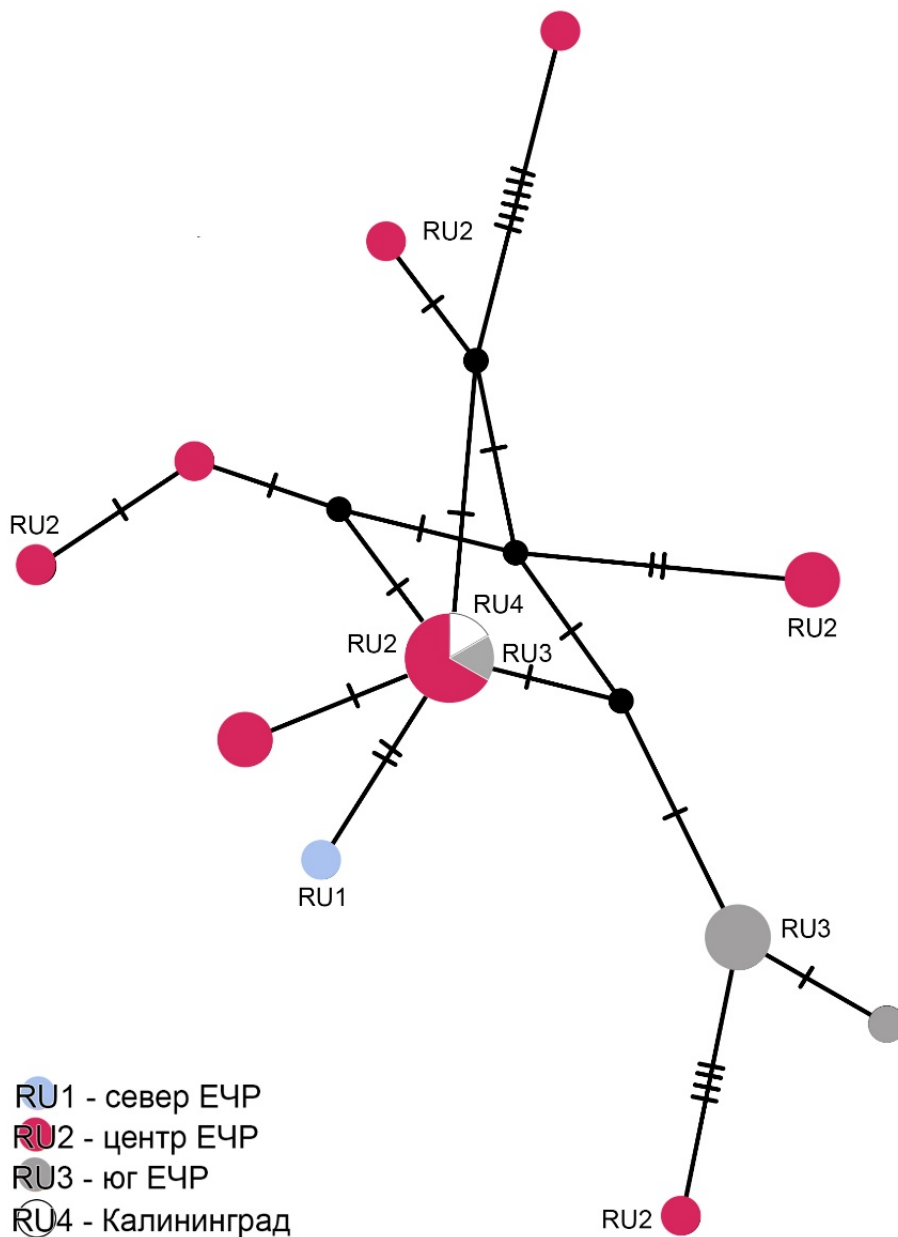


Рисунок 11. Сеть гаплотипов линии L4-Hebert *P. notabilis* по 20 последовательностям гена COI 608 п.н. из 4 районов Европейской части России.

Размер гаплотипа пропорционален его частоте. Число поперечных линий соответствует мутационным шагам, черные точки обозначают гипотетические гаплотипы.

Для линии L0 получено 8 гаплотипов из 7 районов, из них три гаплотипа распространены в различных районах Европы (Рисунок. 12).

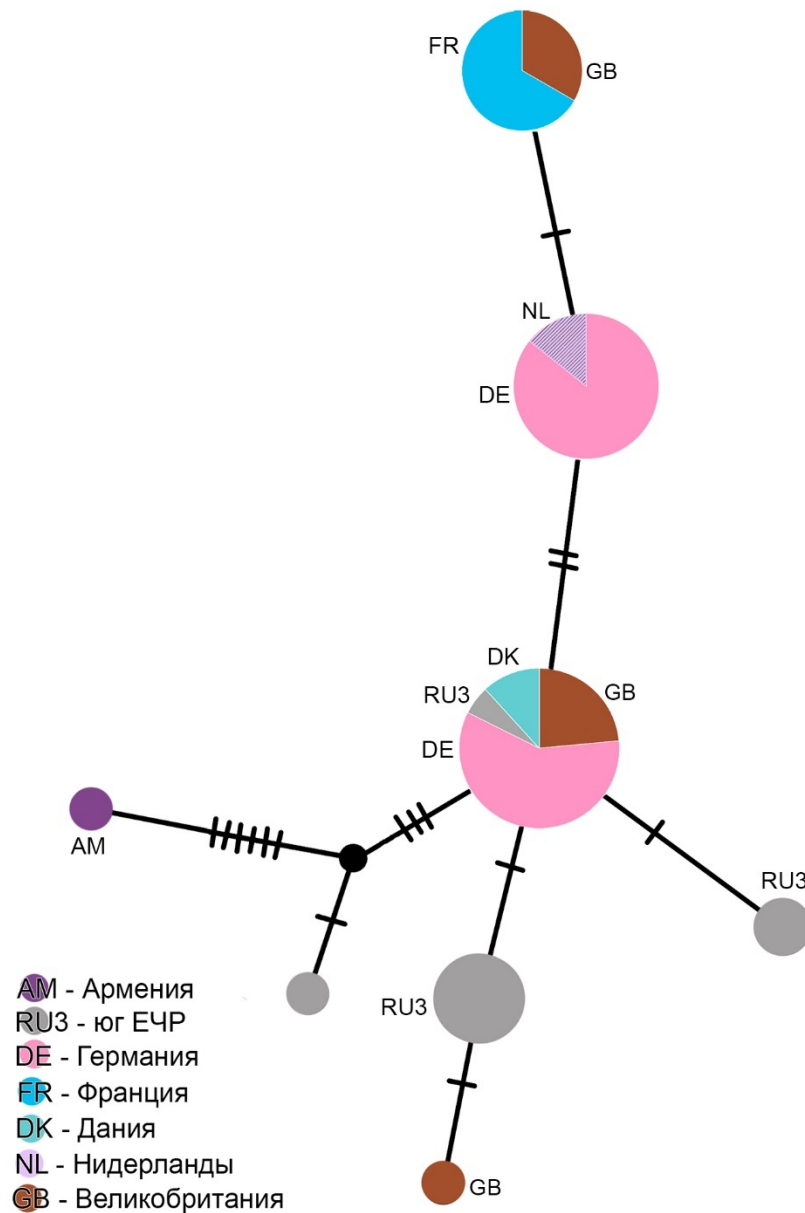


Рисунок 12. Сеть гаплотипов линии L0 *P. notabilis* по 50 последовательностям гена COI 615 п.н. из 7 районов Европы. Размер гаплотипа пропорционален его частоте. Число поперечных линий соответствует мутационным шагам, черные точки обозначают гипотетические гаплотипы.

*Обсуждение.* Несмотря на меньшую изученность, по сравнению с линией L1 (95 последовательностей против 239), для линии L2 обнаружено более высокое генетическое разнообразие: количество гаплотипов больше в два раза, гаплотическое разнообразие и число полиморфных сайтов в три раза, а нуклеотидное разнообразие и среднее число нуклеотидных различий – на порядок.

Для линии L1 нейтральный показатель  $D = -2,2457$  (подтверждена статистическая значимость на уровне  $p < 0,01$ ; Таблица. 7), что свидетельствует о внезапном росте популяции (экспансии) в прошлом и/или о положительном отборе. Линии различны по структуре сети гаплотипов: L0, L2 и L4-Hebert имеют разветвленную структуру, а линия L1 – «звездчатую». Это может быть связано с различиями в экологии линий. Подробно этот вопрос рассмотрен далее (Глава 5). Для Восточной Европы мы показали, что линии L0, L2 и L4-Hebert предпочитают ненарушенные местообитания, тогда как линия L1 занимает нарушенные местообитания. Вероятно, один из 16 гаплотипов линии L1 оказался существенно более успешным в освоении антропогенных местообитаний. Можно предположить, что такая успешность связана с r-отбором и рудеральностью этой генетической линии (подробнее в Главе 7).

## ГЛАВА 5. БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИНИЙ

Мы обнаружили большое разнообразие генетических линий у *P. notabilis*, и перед нами стояла задача проверки экологической специализации этих линий, которую мы решали двумя способами: 1) исследованием биотопического распределения линий, а также 2) лабораторными экспериментами. В данной главе мы рассмотрим результаты первого подхода.

### 5.1 Местообитания линий

Нами впервые применен «экологический» подход к сбору и анализу генетического материала *P. notabilis*, подразумевающий учеты в разнообразных местообитаниях, в том числе антропогенно нарушенных. В Таблице 12 представлена информация по встречаемости генетических линий в различных биотопах.

Таблица 12. Встречаемость генетических линий в различных биотопах.

Биотоп	Генетические линии
Леса	L0, L2, L4-Hebert, L-Нурчан, L-Crimea, L-Georgia, L-Khosta
Лесопарки	L0, L1, L2, L4-Hebert
Луга	L0, L2, L4-Hebert
Нарушенные местообитания	L1, L3, L4-Hebert
Высокогорье	L-Cheget

Получено, что линии L0 и L2 населяют преимущественно леса, а также слабонарушенные местообитания (луга, лесопарки). Линии L1 и L3 встречаются в нарушенных местообитаниях: городские зеленые насаждения, пустыри, агроценозы, залежи, обочины дорог, луга, а также могут встречаться в лесах. L1 обычно многочисленна в нарушенных местообитаниях изученных регионов, а L3 встречается только в самых южных прибрежных местах. L4-Hebert - наиболее

эвритопная линия, встречающаяся в лесах, на лугах, залежах, в лесопарках и на городских газонах по всей Восточной Европе и в Кавказском регионе. Линия L-Нурсан предпочитает горные леса юга Закавказья. Линия L-Crimea встречается в субтропических приморских лесах средиземноморского типа в Крыму. L-Cheget – высокогорная линия, встречающаяся в нивальном поясе гор. Линия L-Georgia населяет леса предгорий восточной Грузии. Линия L-Khosta предпочитает прибрежные леса Кавказа. Фото мест находок новых линий представлены в Приложении 5.

*Обсуждение.* До сих пор генетическая информация авторов включала географические данные и редко – экологические, что было понятно с учетом парапатрии линий в Западной Европе (Porco et al. 2012b; Saltzweidel et al. 2017). Если исходить из того, что в одном географическом районе существует одна линия, нет смысла собирать материал в разнообразных местообитаниях. Однако, обнаруженная нами симпатрия линий, вероятнее всего, возможна за счет экологической дифференциации линий. В большинстве случаев авторы проводили сбор материала в лесах, что не позволяет оценить распределение генетических линий по местообитаниям. Добавление разнообразных природных и нарушенных биотопов в нашем исследовании позволило обнаружить новые местообитания для линий L0-L3 и L4-Hebert. Линия L-Нурсан впервые была обнаружена в древних каспийско-гирканских смешанных лесах в провинции Мазандаран в Иране (Lafooraki et al., 2022). Наши находки линии L-Нурсан в Азербайджане относятся к северной части той же лесной территории. Новые линии, обнаруженные в Крыму и на Кавказе, связаны в основном с охраняемыми территориями: Ялтинский заповедник в Крыму (L-Crimea), национальный заповедник Лагодехи в Грузии (L-Georgia) и реликтовая тисо-самшитовая роща в Хосте (L-Khosta). Самое удивительное открытие – новая линия (L-Cheget) в высокогорье, а именно на горе Чегет Главного Кавказского хребта (3460 м над уровнем моря). *P. notabilis* многочисленна в лесах умеренного климата, но в высоких широтах этот вид встречается редко, поэтому ожидать его в нивальном поясе гор трудно.

Неожиданная находка *P. notabilis* в нивальном поясе гор позволяет предположить наличие адаптаций новой линии L-Cheget к низкой температуре.

## 5.2 Состав генетических линий в градиенте нарушенности

Получено, что в Восточной Европе генетические линии распространены симпатрически (пункт 4.2). Встает вопрос, как линии сосуществуют в условиях отдельных местообитаний одного района?

*Дифференциация генетических линий в градиенте урбанизации.* Дифференциацию линий по различным по нарушенности местообитаниям проверяли на примере градиента урбанизации газон – лесопарк – лес. Выбирали по два градиента в трех различных природных зонах Европейской части России: в Карелии (зона бореальных лесов), в Московском регионе (зона смешанных лесов) и в Ставропольском крае (зона степей). Генотипирование особей проводили по рибосомальному гену 28S. В исследованных местообитаниях обнаружили 4 генетических линии *P. notabilis*: L0, L1, L2 и L4-Hebert. В каждом из изученных районов от зоны бореальных лесов до зоны степей было показано совместное обитание трех генетических линий. В зонах степей и смешанных лесов все три линии были обнаружены в одной пробе. В бореальных лесах в одной пробе встречали до двух генетических линий, а три линии отмечали на расстоянии 400 м. Линии L1 и L4-Hebert обнаружены во всех изученных регионах. Линия L0 отмечена только в степной зоне, где L2, напротив, не обнаружена. Таким образом, в каждой из изученных природных зон обнаружено совместное обитание трех линий *P. notabilis*.

В каждом регионе зонального градиента различные по нарушенности местообитания, как правило, различались по составу, а предварительно можно сказать, что и по соотношению генетических линий *P. notabilis*. В Карелии в природных лесах и лесопарках были обнаружены линии L2 и L4-Hebert, на газонах – L1 и L4-Hebert (Рисунок. 13).

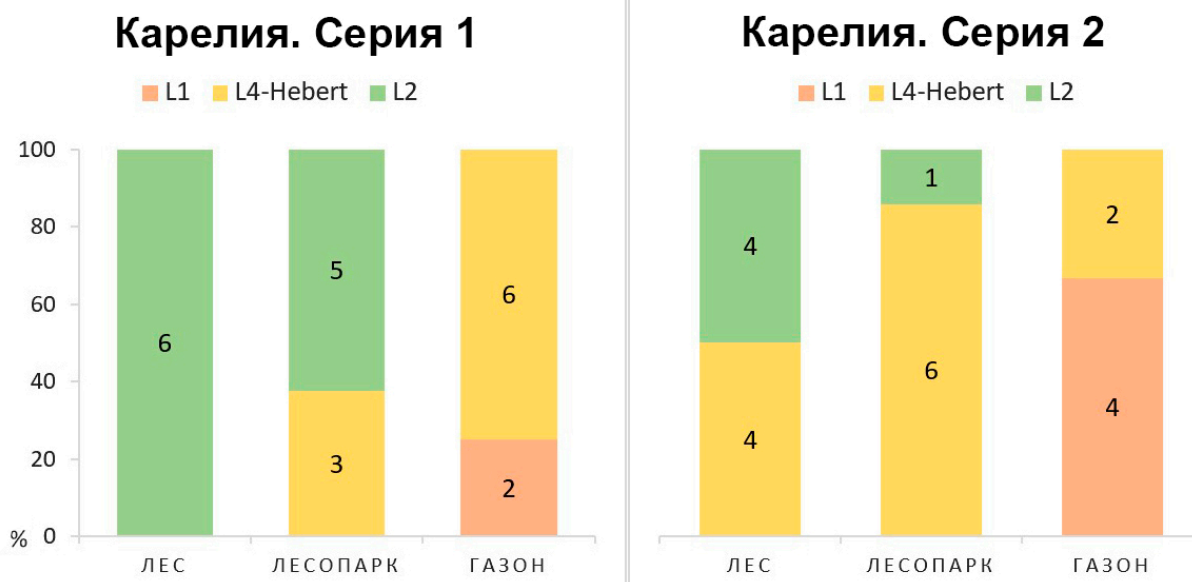


Рисунок 13. Распределение генетических линий в различных по нарушенности местообитаниях в зоне бореальных лесов. На рисунках 20–22 и 24 на столбцах указано количество генотипированных особей.

В Московском регионе (зона смешанных лесов) в лесах были найдены линии L2 и L4-Hebert, на газонах только L1, а в лесопарках – совместно три эти линии (Рисунок. 14).

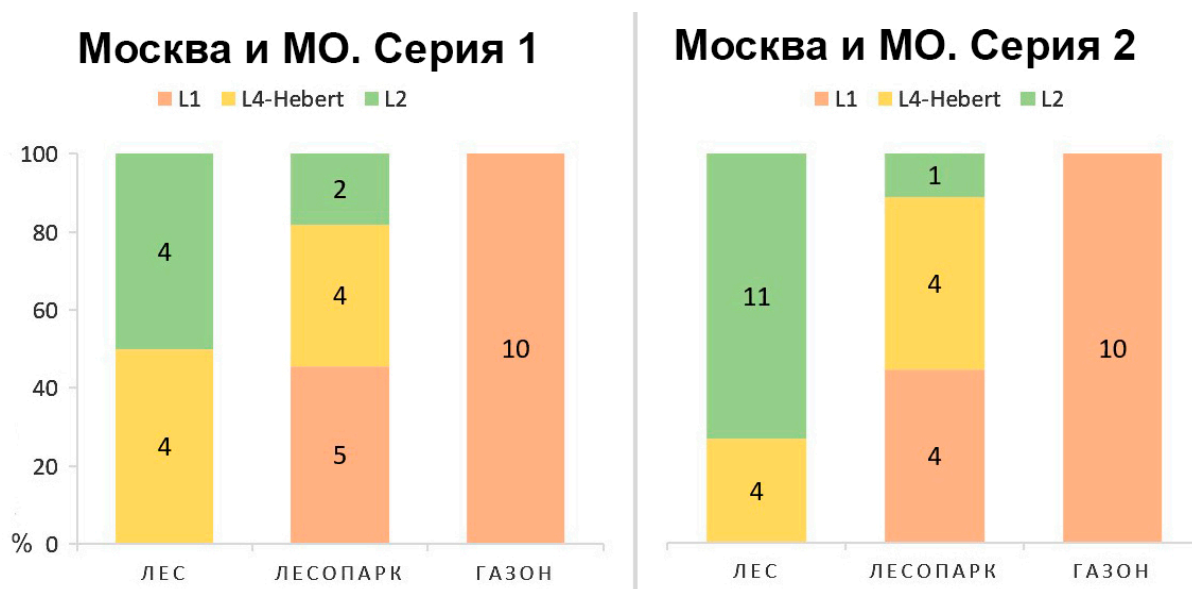


Рисунок 14. Распределение генетических линий в различных по нарушенности местообитаниях в зоне смешанных лесов.



В Ставропольском крае (зона степей) в лесах на г. Стрижамент были выявлены линии L0, L1 и L4-Hebert, в лесопарках – L1 и L4-Hebert, на газонах – только L1 (Рисунок. 15). Линии L2 и L0 в данном случае выступают как викарирующие: занимают одну нишу в различных географических районах, замещая друг друга.

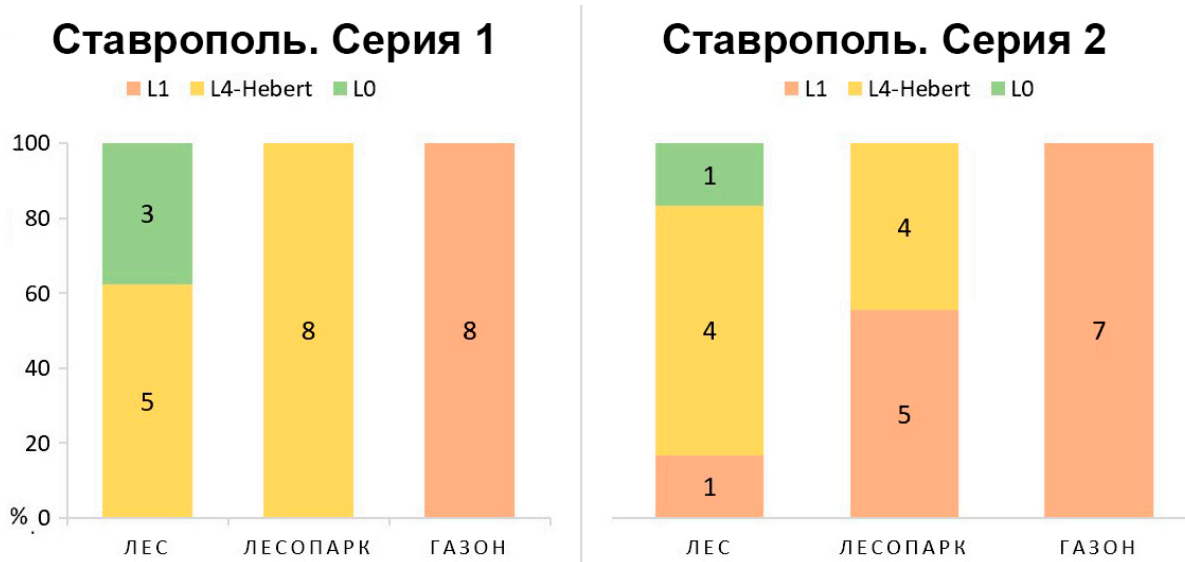


Рисунок 15. Распределение генетических линий в различных по нарушенности местообитаниях в зоне степей.

Несмотря на небольшую выборку, полученные результаты устойчиво воспроизводились в различных районах исследования. Расчет точного критерия Фишера подтвердил различия в распределении линий по местообитаниям во всех природных зонах на уровне  $p < 0,01$ , кроме серии 2 для зоны степей ( $p = 0,011$ ).

Для оценки влияния степени нарушенности местообитания (лес/лесопарк/газон) на распределение генетических линий *P. notabilis* использовали анализ избыточности (RDA) (Рисунок. 16). Первая каноническая ось (RDA 1) имеет высокую объяснительную способность – 48 %. С этой осью достоверно коррелируют такие факторы, как газон и лес. К газону приурочена генетическая линия L1, а к лесу – L2 и L0. Вторая каноническая ось (RDA 2) имеет более низкую объяснительную способность – 4%. С этой осью коррелирует промежуточная степень нарушенности местообитания – лесопарк. К этому фактору приурочены две генетические линии - L4-Hebert и в меньшей степени L2. Таким

образом, биотопическое распределение линии L1 существенно отличается от остальных, достоверно коррелируя с фактором «газон».

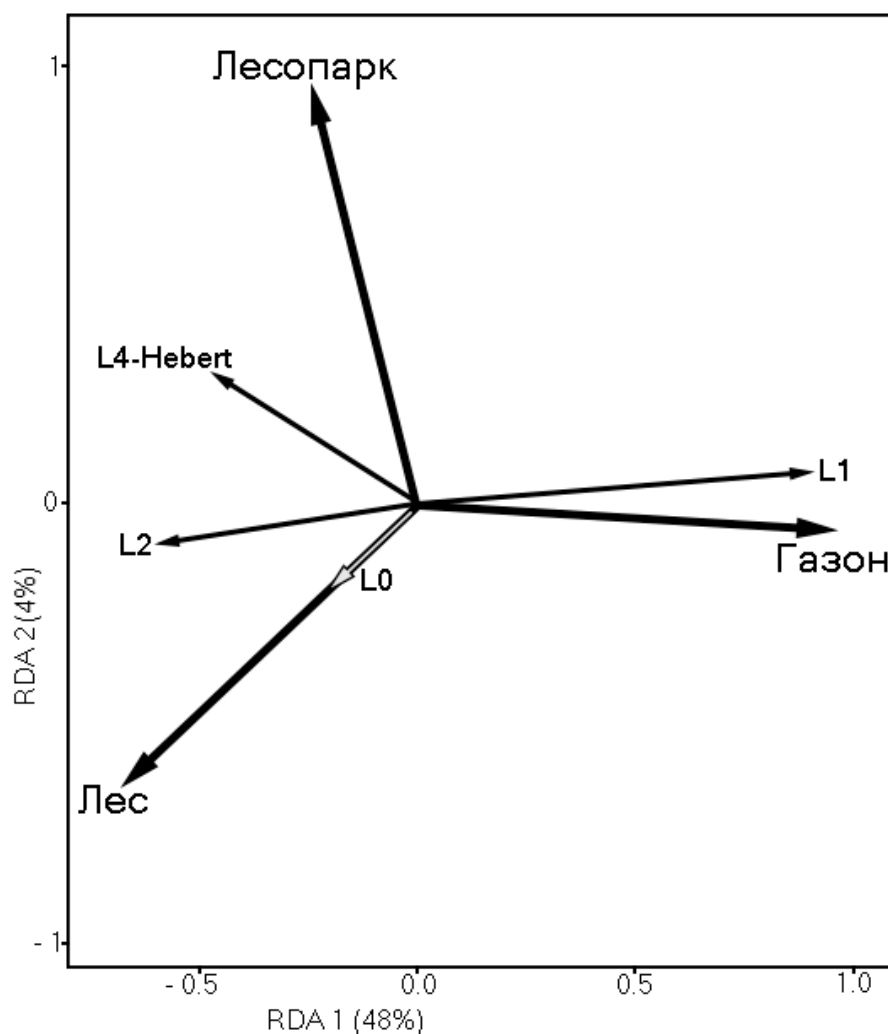


Рисунок 16. Сравнение генетического состава популяций *P. notabilis* в лесах, лесопарках и на городских газонах по анализу избыточности (RDAs).

Таким образом, линия L0 обнаружена пока только в лесах. Линии L2 и L4-Hebert обитают в лесах и слабонарушенных местообитаниях (лесопарки), при этом L4-Hebert более толерантна к нарушениям, чем L2. Линия L1 встречается на городских газонах с высокой степенью антропогенной нагрузки. Несмотря на небольшую, двукратную, повторность пробных площадей в каждом типе местообитаний различных регионов, везде найдена сходная дифференциация генетических линий. Можно предположить, что и другие виды антропогенных нарушений, вероятно, также сопровождаются подобной дивергенцией линий.

*Дифференциация генетических линий в градиенте распайки земель.* Нами были получены данные по составу линий в местообитаниях открытого типа разной степени нарушенности: косимые луга, залежи и поля в центре Европейской части России. Биотоп каждого типа был взят в двух повторностях, данные объединены. На лугах были обнаружены в основном линии L2 и L4-Hebert, на залежах - L1 и L4-Hebert, а на полях только L1 (Рисунок. 17).

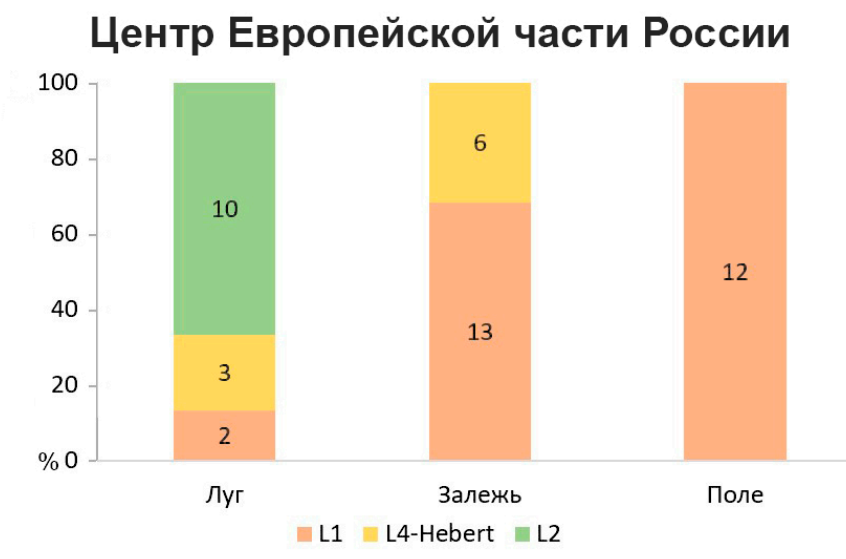


Рисунок 17. Соотношение генетических линий *P. notabilis* в нарушенных местообитаниях открытого типа в центре Европейской части России.

Эти данные соотносятся с ранее полученным распределением: для популяций самых нарушенных местообитаний (газоны и поля) характерна максимальная доля L1, в то время как в ненарушенных местообитаниях эта линия практически отсутствует, а преобладающей становится L2. Линия L4-Hebert наименее специализирована, ее распределение можно описать как наиболее эврибионтное из всех изученных линий.

*Обсуждение.* Сходные с нашими результаты были получены для ногохвостки *Lepidocyrtus lanuginosus* в центральной Европе (Zhang et al., 2018). Этот вид был разделен на три генетические линии: первая была многочисленной и встречалась в каждом из трех исследуемых мест обитания (леса, луга, пахотные поля), вторая – только в лесах, третья – только на лугах и пахотных полях. Аналогичная картина была показана для панцирного клеща *Oppiella nova*: леса и луга заселены

различными генетическими линиями, а переходные местообитания колонизированы линией, характерной как для лесов, так и для лугов (Saltzwedel et al., 2014).

Можно предположить, что на распределение генетических линий *P. notabilis* влияют те же факторы, что на сообщества коллембол в целом (Kuznetsova 1994). На газонах и полях уменьшен объем подстилки, которая является как кормовой базой, так и средой обитания представителей почвенной фауны (Fujii et al. 2020), и снижает колебания температуры и влажности (Huang et al. 2020). Показано, что почвы газонов и лесопарков из-за деятельности человека могут иметь более высокий pH, чем почвы естественных лесов, а также содержать различные загрязнители (Mao et al. 2014; Qiao et al. 2022). Изученные генетические линии различаются по толерантности к каким-то из вышеперечисленных факторов. Наименее устойчива к нарушениям линия L2, наиболее – L1, промежуточное положение занимает линия L4-Hebert. Точные количественные индексы биотопической приуроченности Песенко показали, что *P. notabilis* можно считать эврибионтным и умеренно толерантным (Кузнецова 2002). Такая характеристика вида, а именно широкий захват антропогенных местообитаний, по-видимому, обеспечивается свойствами линии L1. Генетическая линия L1, повсеместно обнаруживаемая сегодня в городах в условиях загрязнения тяжелыми металлами, засоления, органического мусора и т. д., исходно могла возникнуть в связи с освоением различных местообитаний, формирующихся на ранних сукцессионных стадиях. В настоящее время *P. notabilis* довольно рано появляется в ходе природных сукцессий: зарастания песчаных отвалов, берегов рек, освобождающихся от ледников участков (Wanner, Dunger 2002; Rusek 2004; Антипова и Бабенко 2023).

Таким образом, показано, что в Восточной Европе популяции *P. notabilis* состоят из генетических линий, приуроченных к различным по нарушенности местообитаниям. Хорошо выраженная биотопическая приуроченность дает основания считать, что, по крайней мере, специализированные линии L1 и L2 являются экотипами — группами особей внутри вида с наследственно

закрепленными адаптациями к определенным факторам среды (Turesson, 1922). Такие адаптации могут отличать популяции одного вида, но в данном случае наблюдаются внутри одной популяции. По сути, экотипы отражают процесс расхождения по экологическим нишам на внутривидовом уровне.

### 5.3 Использование генетических линий *Parisotoma notabilis* в биологическом мониторинге

Приуроченность видов к определенным местообитаниям давно используется в качестве индикации в биологическом мониторинге. Мы же получаем подобное распределение на уровне генетических линий одного вида. Получается, биоиндикация состояния среды возможна не только на уровне сообществ и отдельных чувствительных видов, но и на внутривидовом уровне. Это дает возможность использовать *Parisotoma notabilis* s.l. в биологическом мониторинге антропогенных нарушений для ранней диагностики внешне не всегда очевидных изменений в почвенной среде. Интенсивность нарушения можно оценить по доле линии (экотипа) L1 в выборке: чем она выше, тем сильнее нарушение. По мере снижения нагрузки сокращается доля L1, и появляются линии L4-Hebert и затем L2 (или L0 на Кавказе) (Рисунок. 18).

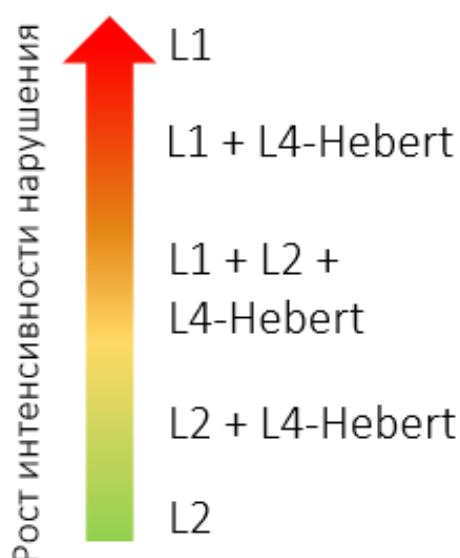


Рисунок 18. Распределение генетических линий в градиенте нарушений на Восточно-Европейской равнине.

Преобладание экотипа L2/L0 характеризует ненарушенное местообитание. Таким образом, диагностическое значение будет иметь тенденция к росту или сокращению встречаемости рудеральной линии L1, что можно интерпретировать как отдаление почвенного яруса экосистемы от фонового состояния или приближение к нему, соответственно.

*Обсуждение.* Спектр экотипов (генетически закрепленных адаптаций к тому или иному фактору среды) можно рассматривать как один из показателей состояния среды. Такие спектры позволяют оценивать общее состояние лесных и открытых местообитаний и прослеживать направление их изменений в экологическом мониторинге. Генетические линии (экотипы) *P. notabilis* могут быть использованы в мониторинге для ранней диагностики внешне не всегда очевидных изменений в почвенном ярусе экосистем, отражая процессы генетических сдвигов в популяциях мелких членистоногих-почвообразователей. Изменения в соотношении этих линий по данным многолетнего мониторинга можно интерпретировать как свидетельство сдвига положения экосистемы на шкале «норма–сильное нарушение» с позиций почвенной биоты. Такой мониторинг возможен в районах симпатрии (совместного обитания) двух или более линий *P. notabilis*.

Таким образом, *P. notabilis* можно считать перспективным объектом экологического мониторинга ввиду повсеместного распространения, особенно в Европе, его легкой морфологической идентификации (другие виды *Parisotoma* редки на территории Восточной Европы), технически простого разделения на генетические линии (экотипы) по фрагментам генов COI или 28S и все большей доступности молекулярно-генетического анализа в целом.

## ГЛАВА 6. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ

Известно, что в некоторых местообитаниях могут встречаться совместно три линии (пункт 5.2). Встает вопрос, как они сосуществуют? Мы предположили, что в пределах одного местообитания существует пространственно-временная дифференциация линий. Для проверки временной дифференциации мы сравнивали генетический состав особей, собранных на одних и тех же участках лесопарков (Битцевский лесопарк и парк Сокольники) после перезимовки (неблагоприятный сезон) и влажной осенью (благоприятный сезон). Лесопарки были выбраны как местообитания с наиболее разнообразным составом линий. Рабочая гипотеза состояла в предположении, что различные линии, в первую очередь, L1 и L2, могут иметь отличающиеся диапазоны толерантности к сезонно меняющимся факторам среды. Получено, что обе изученные популяции включают по 3 линии L1, L2 и L4-Hebert, причем значительно меньшее число особей приходится на линию L2 (Рисунок. 19).

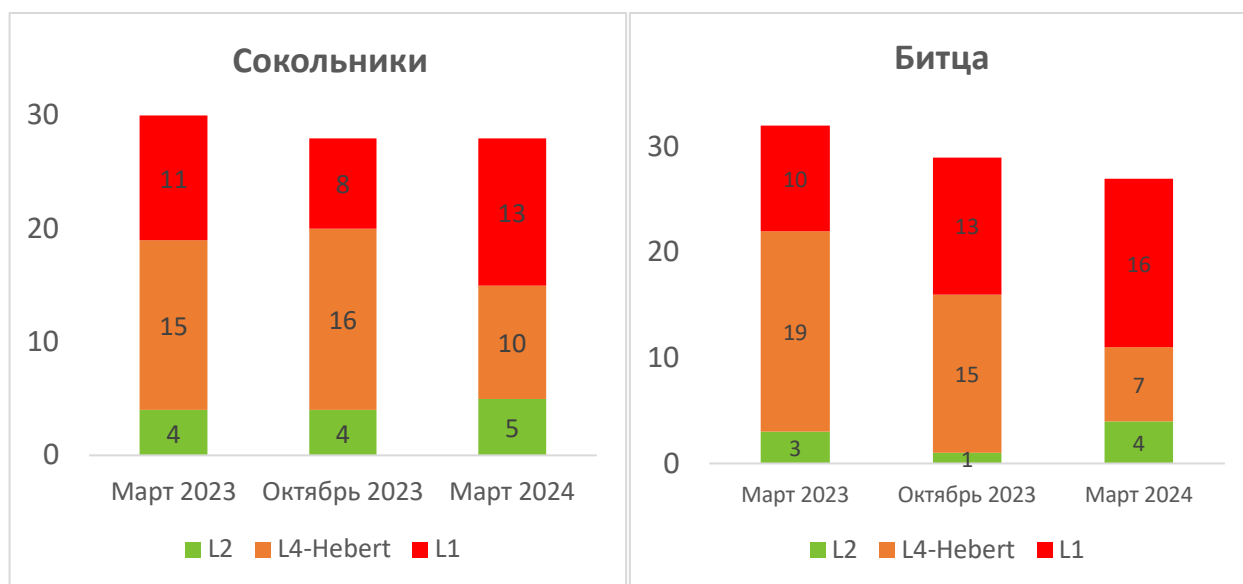


Рисунок 19. Состав генетических линий *P. notabilis* в парке Сокольники и Битца в разные сезоны. Представлены суммированные данные по трем участкам. На столбцах указано количество особей.

Статистически значимых различий в составе генетических линий по сезонам не обнаружено (точный критерий Фишера  $p = 0,60$  для парка Сокольники и  $p = 0,06$  в лесопарке Битца).

Для проверки пространственной дифференциации сравнивали состав генетических линий по трем участкам на расстоянии 100 м друг от друга в каждом лесопарке (Рисунок. 20).

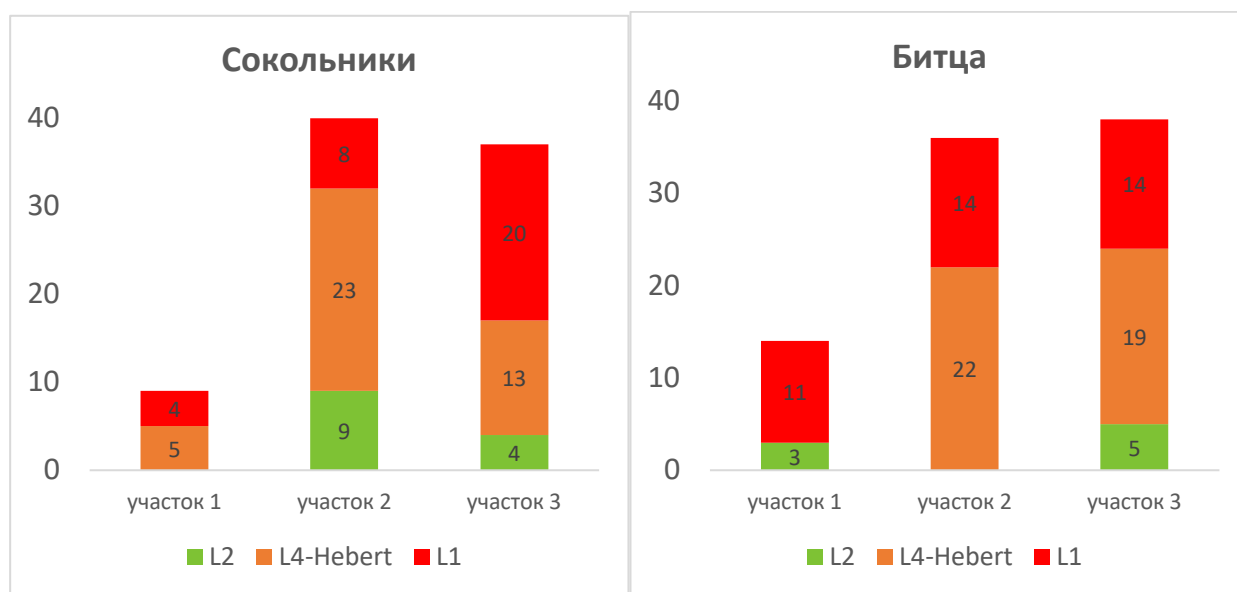


Рисунок 20. Состав генетических линий *P. notabilis* в парке Сокольники и Битца в различных локальных участках. Представлены суммированные данные по трем сезонам. На столбцах указано количество особей.

Точный критерий Фишера подтвердил статистически значимые различия в распределении линий по локальным участкам как в парке Сокольники ( $p = 0,019$ ), так и в Битцевском лесопарке ( $p = 0,00006$ ). Малое количество проанализированных особей с одного из участков обусловлено недостаточным числом *P. notabilis* в пробе. Так, в Сокольниках в марте 2023 и 2024 годов в пробе с первого участка не было обнаружено ни одной особи. В Битце в марте и октябре 2023 года в первом участке наблюдалась малая численность *P. notabilis* (Приложение 6).

*Обсуждение.* В литературе нет данных по изменению внутривидовых генетических линий коллембол по сезонам, как и их распределения друг



относительно друга внутри одного местообитания. Предположение о возможной сезонной вариабельности соотношения генетических линий *P. notabilis* возникло на основе работ Н.В. Тимофеева-Ресовского о сезонном полиморфизме божьей коровки *Adalia bipunctata* (Тимофеев-Ресовский и Свирежев 1965). Красные морфы коровок лучше переживали зиму, а черные выживали летом за счет высокой плодовитости. Можно было ожидать, например, что доля более термостойкой линии L1 (см. главу 7.2) будет выше после летних месяцев. Однако, такая сезонная вариабельность для линий *P. notabilis* не подтвердилась, по крайней мере, в течение полутора лет наблюдений.

Показано, что распределение *P. notabilis* s.l. в различных местообитаниях относится к так называемому «ковровому» типу без выраженных агрегаций (Сараева et al. 2015). Расселительные возможности вида слабые (Ponge et al. 2006). Из этого следует, что при партеногенетическом размножении велика вероятность локальных скоплений преимущественно особей одной линии. Поскольку вид многочислен, такие скопления могут сливаться, давая внешнюю картину «коврового» распределения. Наши учеты на мелких участках были посвящены поиску таких возможных первичных скоплений. Однако на участках площадью до 1 м<sup>2</sup> практически всегда мы обнаруживали смесь линий. Таким образом, если агрегации линий и существуют, они занимают значительно меньшую площадь.

В то же время распределение по участкам площадью 1 м<sup>2</sup> может быть довольно неравномерным. Из этого следует, что для изучения генетической структуры популяций коллембол необходимо брать смешанные пробы с исследуемой территории, чтобы наиболее полно охватить весь спектр генетического разнообразия.

## **ГЛАВА 7. БИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ОСОБЕЙ ИЗ ПРИРОДНЫХ И НАРУШЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ: ЛАБОРАТОРНЫЕ ОПЫТЫ**

Лабораторные эксперименты проводили для изучения биологических и экофизиологических характеристик особей *P. notabilis* из двух контрастных местообитаний: природных лесов и городских местообитаний (газонов) на территории Москвы и Московской области. Для оценки биологических особенностей проводили наблюдения за особями в индивидуальных камерах. Экофизиологические характеристики особей выясняли в лабораторных экспериментах, используя температуру и тяжелые металлы в качестве экологических факторов.

### **7.1 Выживаемость в культуре и скорость созревания яиц**

Для начала мы оценили биологические характеристики особей из лесов и с городских газонов. Лабораторные наблюдения показали, что в индивидуальных камерах при благоприятных условиях (100% влажность, 15-19°C и обильное питание) особи из нарушенных местообитаний выживают в культуре значительно лучше, чем особи из ненарушенных местообитаний (Рисунок. 21). Половина особей из леса выживали в лабораторных условиях 25 дней, половина особей с газона – 45–50 дней. Достоверность различий двух кривых выживания подтвердил логранговый критерий (logrank test)  $p=0,0009$ .

Наблюдение за темпами созревания яиц показало, что у особей с газона они на треть быстрее в сравнении с особями из природных лесов (10 и 14 дней соответственно) (Рисунок. 22). Достоверность различий подтверждена непарным *t*-критерием Стьюдента  $p=0,0003$ . Всего данные были получены для 13 особей из леса и 14 особей с газона.



Удалось вывести четыре монокультуры (культуры из одной особи) от коллембол, обитающих на газоне. Генотипирование D3-D5 региона гена 28S представителя из каждой культуры показало ее принадлежность к линии L1. Особей объединили в одну монокультуру и использовали для последующих экспериментов. Так как для особей из леса не было получено монокультур, их содержали совместно и по возможности генотипировали после окончания экспериментов. Анализ особей из леса показал, что это смесь трех генетических линий с преобладанием L4-Hebert и L2, а особи линии L1 встречались единично.

*Обсуждение.* Особи из нарушенных местообитаний (линия L1) лучше выживают в новых (в данном случае лабораторных) условиях в одиночку, производя при этом быстро развивающееся потомство, т. е. проявляют черты r-стратегии, по сравнению с особями из естественных лесов (линии L2 и L4-Hebert), которые не удалось культивировать. Это одна из причин успеха линии L1 в освоении нарушенных местообитаний.

## **7.2 Влияние повышенной и пониженной температур**

Эксперименты на выживаемость при воздействии повышенной (28–30°C) и пониженной (1°C) температур проводили в индивидуальных камерах со 100% влажностью и спирулиной в качестве корма. Использовали особей с газона (монокультура L1) и особей из леса (группы особей, содержащихся в лаборатории). Всего провели 4 повторности по 5 особей из каждого местообитания.

Результаты показали, что особи с газона лучше выживают при высоких температурах (28–30°C) по сравнению с особями из леса (Рисунок. 23). Половина особей с газона погибли примерно через неделю, а последняя – через две недели, в то время как половина особей из леса погибли уже через 4 дня, а последняя особь – через 10. Достоверность данных подтверждена логранговым критерием (logrank test)  $p=0,0143$ .

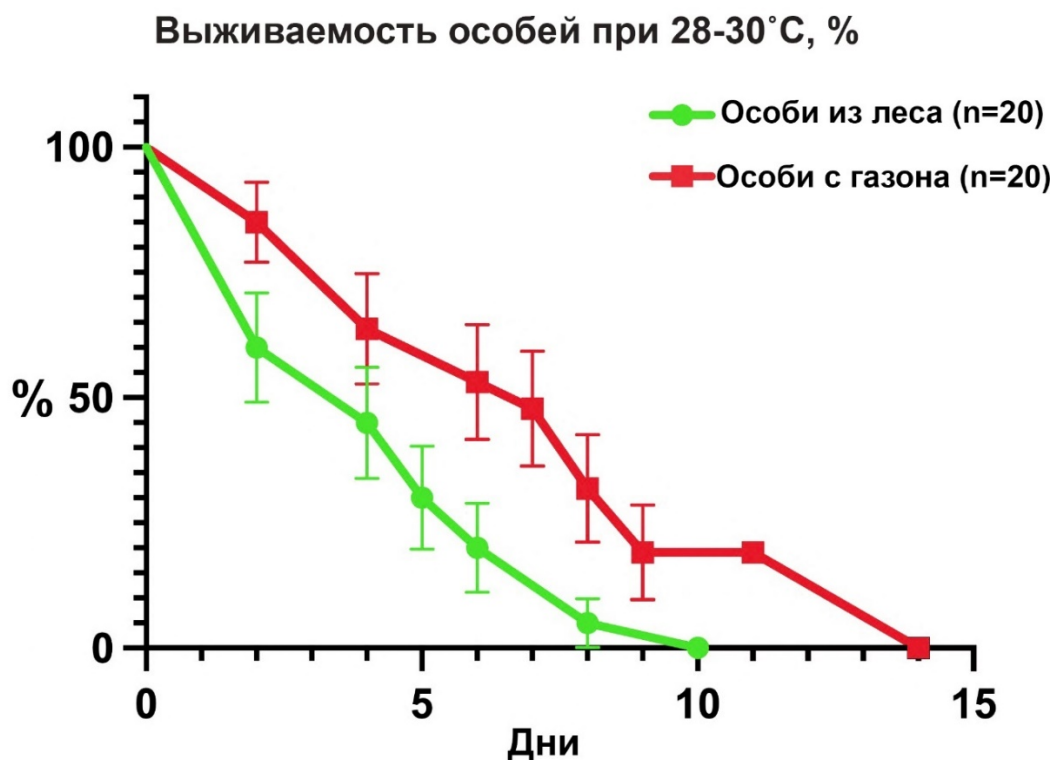


Рисунок 23. Выживаемость особей *P. notabilis* из леса и с городских газонов в индивидуальных камерах при температуре 28-30°С.

При температуре 1С° все особи выживали как минимум в течение 40 дней. Дальнейшие наблюдения не проводили.

*Обсуждение.* Линии *P. notabilis* имеют разную температурную устойчивость: линия L1 лучше выживает при повышенной температуре. Это позволяет L1 заселять городские газоны, где из-за сбора подстилки и уменьшения затененной площади почва больше прогревается, чем в лесных биотопах. Можно предположить, что именно особи линии L1 могли бы адаптироваться к разным климатическим условиям, в частности осваивать другие более жаркие зоны. В более раннем исследовании влияния температуры на *P. notabilis*, проведенном в Норвегии (Malmström 2008), особи выдерживали температуру 30°С всего 4-12 часов. Вероятно, в опыте была линия L2, характерная для данного региона (Saltzwedel et al. 2017). Нам не удалось вывести культуру этой линии даже при благоприятных условиях.

### 7.3 Влияние тяжелых металлов

Реакция на  $Cu^{2+}$  5 мг/г корма. Эксперименты с ионами меди проводили в индивидуальных камерах при благоприятных условиях. Выполнили 2 повторности по 5 особей из монокультуры L1 и из группы особей из леса на чистом и загрязненном корме с концентрацией  $Cu^{2+}$  5 мг/г спирулины. Получено, что на особей из леса негативно влияет загрязнение пищи ионами меди, вызывая повышенную смертность (половина особей погибли через 4 дня). В контрольной группе больше половины особей прожили 39 дней, далее наблюдения не проводили (Рисунок. 24). Результат достоверно подтвержден логранговым критерием (logrank test)  $p=0,0120$ .

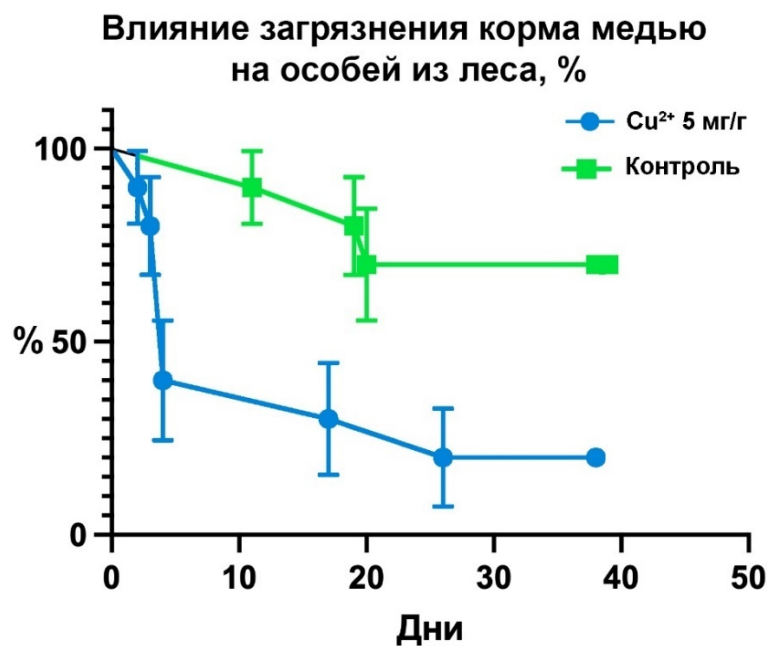


Рисунок 24. Выживаемость особей *P. notabilis* из леса при загрязнении корма ионами меди 5 мг/г.

На особей с газона (культура L1), загрязненный ионами меди 5 мг/г корм не оказывает существенного влияния (Рисунок. 5). При загрязнении корма половина особей погибли через 25 дней, на контроле – через 28. Логранговый критерий  $p=0.2641$ .

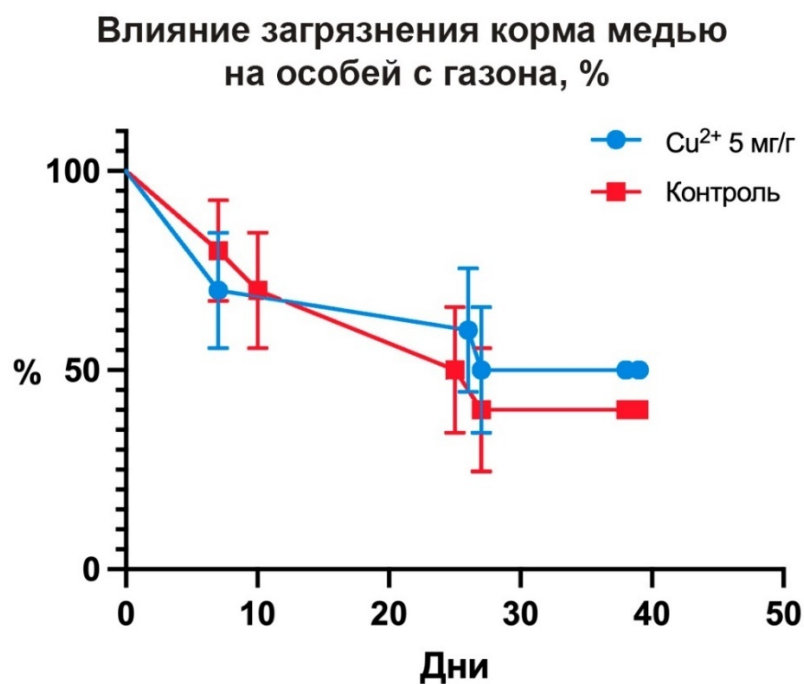


Рисунок 5. Выживаемость особей *P. notabilis* с газона (L1) при загрязнении корма ионами меди 5 мг/г.

*Реакция на  $Cu^{2+}$  50 мг/г корма.* Эксперимент с ионами меди в корме был повторен при увеличении концентрации до 50 мг/г. В индивидуальные камеры были помещены 10 особей с газона и 10 из леса, из них по 5 в качестве контрольной группы, остальные – на загрязненный корм. В результате на протяжении всего эксперимента особи в камерах с загрязненным кормом голодали: их кишечники были пустыми, в отличие от особей в контрольной группе (Рисунок. 26).

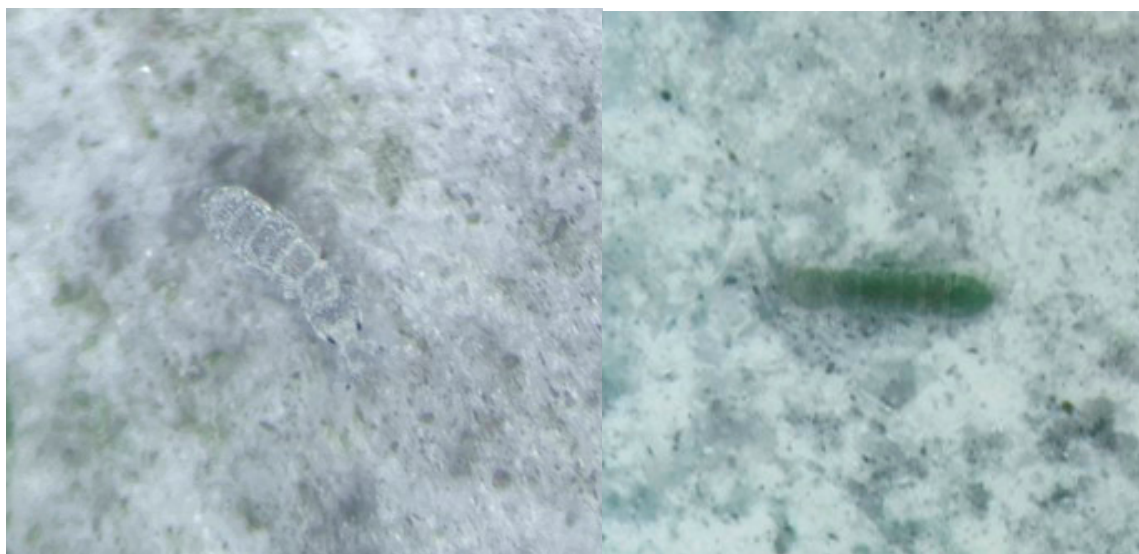


Рисунок 26. Слева - особь с пустым кишечником, справа - “сытая” особь.

Такие наблюдения позволяют предположить, что *P. notabilis* избегают зараженного корма при концентрации ионов меди 50 мг/г.

*Реакция на Pb<sup>2+</sup> 5 мг/г корма.* Эксперименты с загрязненным ионами свинца кормом проводили в стеклянных сосудах при совместном содержании 5 особей при благоприятных условиях. Всего провели три повторности эксперимента, в каждой участвовало 10 особей из леса и 10 с газона, из них 5 - контрольная группа и 5 - экспериментальная.

Получено, что добавление Pb<sup>2+</sup> 5 мг/г спирулины увеличивает смертность особей из леса (Рисунок. 27), половина особей погибли через 20 дней, в то время как около 80% особей из контрольной группы прожили как минимум 39 дней. Логранговый критерий  $p=0,0028$ .

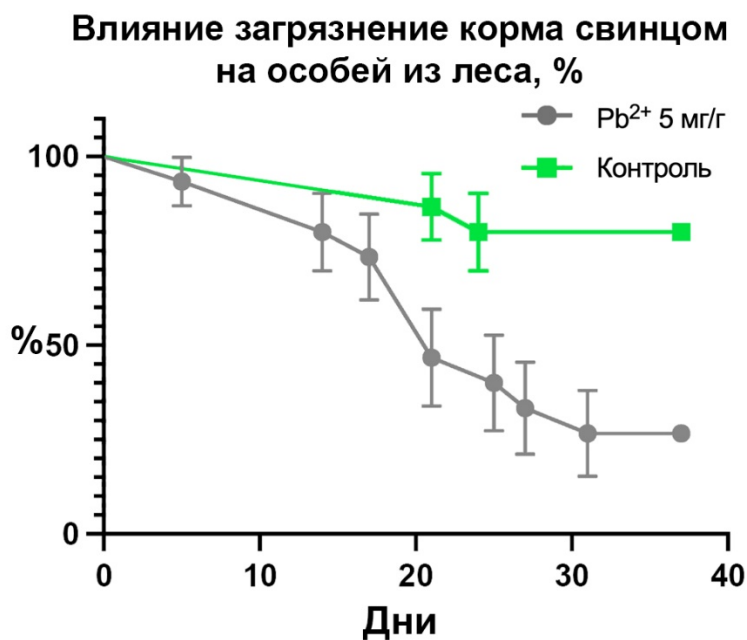


Рисунок 27. Выживаемость особей *P. notabilis* из леса при загрязнении корма ионами свинца 5 мг/г.

Для особей из монокультуры L1 не получено достоверного влияния загрязненного ионами свинца корма на выживание (Рисунок. 28). Половина особей на загрязненном корме прожила около 25–27 дней. На контроле на 39 день были живы 60% особей. Логранговый критерий  $p=0,1308$ .



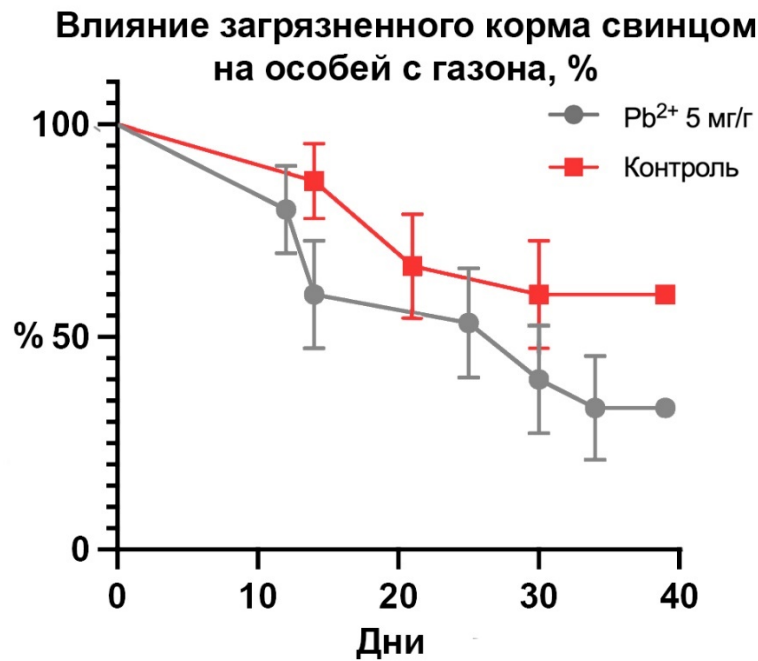


Рисунок 28. Выживаемость особей *P. notabilis* с газона (L1) при загрязнении корма ионами свинца 5 мг/г.

*Обсуждение.* Лабораторные наблюдения показали, что индивиды из нарушенных местообитаний (городских газонов, линия L1) выживают в культуре значительно лучше, а темпы созревания их яиц на треть выше по сравнению с особями других линий (L2 и L4-Hebert) из природных лесов. «Городская» линия L1 оказалась более устойчивой, чем «природные» линии, к существованию в условиях постоянно высокой температуры (28–30°C) и загрязнению пищи ионами тяжелых металлов (меди, свинца). Вероятно, описанные в литературе случаи высокой численности вида в местообитаниях, загрязненных тяжелыми металлами (Haimi, Siira-Pietikäinen 1996; Russell, Alberti 1998; Eitminaviciute 2006; Кузнецова 2018; Winkler et al. 2018), относятся к линии L1. При увеличении концентрации ионов меди в 10 раз, подавляющее большинство особей начинают избегать загрязненный корм. Судя по всему, *P. notabilis* может избегать зараженные участки, определяя их с помощью органов хеморецепции (Filser et al. 2000). Таким образом, по сравнению с «природными» линиями, линия L1 легко выживает в искусственных условиях и обладает чертами r-стратегии, имея более короткий жизненный цикл. Экофизиологические особенности линии (устойчивость к повышенной

температуре и загрязненному ионами ТМ корму) наряду с r-стратегией можно рассматривать как преадаптации, возникшие намного раньше, чем началось антропогенное преобразование среды. Мы предполагаем, что линия L1 расширила свой ареал при увеличении площади антропогенно нарушенных территорий, например, в течение бронзового века (~ 5000–2500 лет назад), когда подсечно-огневое земледелие распространилось почти по всей лесной территории Европы (Удальцова, 1986).

Наши данные показывают экологическую неоднородность внутривидовых генетических форм одного вида. В таком случае использование тест-объектов требует сопровождения генетическим анализом или использование одной общепринятой генетической линии, так как один вид может включать чувствительные и не чувствительные к фактору линии. В случае *P. notabilis* для этого подошла бы именно линия L1. Несмотря на относительно высокую толерантность к ТМ, она легко культивируется и потенциально может быть тест-объектом.

Ранее биологические особенности генетических линий коллембол изучали для 11 клонов партеногенетической лабораторной *Folsomia candida*, широко используемой в качестве тест-объекта в Европе (ISO 11267). Нет данных о том, встречаются ли все эти линии в природе. Наблюдения показали, что они обладают различной уязвимостью перед хищниками (Tully et al. 2005), репродуктивной и пострепродуктивной продолжительностью жизни (Tully, Lambert 2011), различным размером яиц и размером кладки (Tully, Ferrière, 2008).

Исследования экологии внутривидовых групп особей проводили по адаптации к холоду генетически различных популяций одного вида. Популяции обоеполой ногохвостки *Orchesella cincta* из Дании и Норвегии группируются вместе по гену COI и обладают большей толерантностью к холодному шоку (-7°C), чем особи популяции из Италии, которая генетически отличается от двух первых (Bahrndorff et al. 2009). Но после закаливания выживаемость особей из Дании оказалась значительно выше, чем особей из Норвегии, хотя генетические различия не выражены. Авторы рассматривают полученные результаты в рамках

изучения роли акклиматизации в географическом распространении видов. Показана более высокая устойчивость к холоду особей обоеполого вида *Folsomia manolachei* из ледниковой карстовой котловины в сравнении с популяциями из типичного местообитания - более сухих и теплых лесных почв (Raschmanová et al. 2017). Генетические дистанции между адаптированными к холоду и «типичными» *F. manolachei* достигают межвидового уровня, поэтому авторы рассматривают популяцию из ледяной пещеры как криптический вид.

В представленных выше работах экологически и генетически различные особи *O. cincta* и *F. manolachei* (обоеполые виды) были географически разобщены и рассмотрены в плане холодовой адаптации этих видов к более высоким широтам (*O. cincta*) или жизни в пещерах (*F. manolachei*). Связь экологических реакций с генетическими линиями у партеногенетических видов была впервые показана Т. Талли для лабораторных линий *F. candida* (Tully et al. 2005; Tully, Ferrière, 2008; Tully, Lambert 2011) и обсуждена в аспекте наблюдений за эволюцией клонов в лаборатории.

Наше исследование впервые рассматривает экологическую дифференциацию внутривидовых групп в связи с генетическими линиями, обосновывая эту связь не только полевыми данными, но и лабораторными опытами.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данное исследование посвящено вопросу удивительной экологической пластичности широкораспространенных видов почвенных животных. Этот вопрос мы рассматриваем на примере коллемболы *Parisotoma notabilis* s. l. – виде, находящемся в состоянии биологического прогресса в понимании А. Н. Северцова. Это один из самых многочисленных видов ногохвосток в Европе, имеющий широкий ареал (встречается на пяти континентах, кроме Антарктиды). Отличается наибольшим (среди коллембол) числом генетических линий, известных на сегодняшний день - 12. Важно отметить, что генетические дистанции между линиями так же велики, как между отдельными видами у коллембол.

Нами впервые было проведено масштабное исследование генетического разнообразия *P. notabilis* в Восточной Европе и на прилегающих южных территориях. Особенно много линий было обнаружено в Кавказском регионе, впервые изученным в этом аспекте. Здесь было найдено 10 генетических линий, 4 из которых ранее не были известны. Этот регион можно считать «горячей точкой» разнообразия генетических линий, многие из которых распространены локально. С одной стороны, разнообразию линий способствует сложный рельеф региона, с другой, освоение отдельными линиями различных местообитаний — от нивального пояса высокогорий до приморских субтропических лесов.

На равнинах Восточной Европы разнообразие генетических линий *P. notabilis* меньше – их всего 3. В отличие от парапатрического распространения этих линий в Западной Европе, оказалось, что на востоке они встречаются совместно, т. е. симпатрически. Проведенный нами метаанализ специально организованной базы данных по экологии коллембол показал, высокую плотность *P. notabilis* (на уровне вида, а не линий) в различных природных и даже в нарушенных местообитаниях, частое доминирование в сообществах коллембол. Рассматривая эти данные вместе с результатами генетического анализа, мы предположили, что симпатрия линий возможна благодаря их дифференциации по местообитаниям. Нами было проведено исследование генетического состава линий

в экологических рядах нарушенности экосистем. Это исследование показало, что для наиболее нарушенных местообитаний (газоны и поля) характерна максимальная доля в популяциях одной из линий, известной как L1. В ненарушенных лесах и на лугах эта линия практически отсутствует, а преобладает другая - L2. В переходных местообитаниях (лесопарки и залежи) эти линии и эврибионтная линия L4-Hebert встречаются совместно. Биотопическое распределение линии L1 существенно отличается от остальных, достоверно коррелируя с нарушенными местообитаниями. Это может быть использовано в экологическом мониторинге: появление линии L1 и тенденция к увеличению ее доли в природных лесах и лесопарках является маркером роста нарушенности детритного блока этих местообитаний.

Обнаружение совместной встречаемости генетических линий в одном местообитании поставило вопрос о способах их сосуществования. Мы предположили, что различные линии могут, во-первых, образовывать мозаику локальных скоплений, во-вторых, иметь различную выживаемость в течение года. Эти вопросы изучали на локальных фиксированных участках лесопарков в течение двух лет. Оказалось, что такая пространственно-временная дифференциация в целом не характерна.

Возвращаясь к дифференциации генетических линий по различным местообитаниям, мы предположили, что это явление связано с биологическими и экофизиологическими особенностями линий. Это может определять их различную толерантность к антропогенным факторам. Лабораторные наблюдения показали, что особи из нарушенных местообитаний (линия L1) выживают в культуре лучше, а их яйца созревают на треть быстрее, чем у особей из природных лесов (L2 и L4-Hebert). Линия L1 более устойчива к высоким температурам (28–30°C) и загрязнению тяжёлыми металлами (медь, свинец). Таким образом, по сравнению с «природными» линия L1 обладает чертами r-стратегии, имея более короткий жизненный цикл. Экофизиологические особенности линии (устойчивость к повышенной температуре и корму, загрязненной ионами тяжелых металлов) наряду с r-стратегией можно рассматривать как преадаптации, способствовавшие

успешному освоению антропогенно преобразованной среды. Об этом свидетельствуют и результаты филогеографического анализа: в гаплосети этой линии преобладает один распространенный по всей Европе гаплотип. Такая сеть гаплотипов характерна для видов, претерпевших относительно недавнее и быстрое расселение. Гаплосети остальных широкораспространенных линий (L2 и L4-Hebert) разветвленные, в них отсутствует преобладающий гаплотип, что свидетельствует о постепенном освоении ими пространства.

Интересно, что биологический прогресс модельного вида *P. notabilis* s. l. сочетается с партеногенетическим размножением, известным как менее успешная стратегия на эволюционной шкале времени (Смит 1981). Однако, на экологической шкале времени, а именно, с учетом скорости захвата территории, расселения и наращивания численности, партеногенетические виды могут успешно конкурировать с амфиكتическими видами. В частности, для коллембол это наблюдается в послеледниковых экосистемах Восточной Европы (Кузнецова и др. 2019b).

Таким образом, высокая численность эврибионтного вида *P. notabilis* обусловлена экологической дивергенцией, по крайней мере, некоторых генетических линий, что позволяет осваивать им различные местообитания. В случае нарушенных почв на первый план выходит рудеральная линия L1, обладающая r-стратегией. Обобщение полученных данных по географии и экологии генетических линий свидетельствует о том, что комплекс генетических линий *P. notabilis* можно рассматривать как политипический вид, находящийся в процессе экологического (преимущественно на равнинах) и географического (преимущественно в горах) формообразования.

## ВЫВОДЫ

1. *Parisotoma notabilis* s.l. включает по меньшей мере 12 морфологически не отличимых генетических линий, из которых 4 обнаружены впервые. Межлинейные K2P-дистанции составляют 16–23% (по COI), что сопоставимо с межвидовыми различиями у коллембол. Генетические линии характеризуются разной структурой гаплосетей: звездчатой с доминирующим гаплотипом (L1) или разветвленной без такового (L0, L2, L4-Hebert).
2. Большинство линий встречаются локально, особенно в Кавказском регионе и в Крыму, где обнаружен очаг их разнообразия (10 из 12 известных в мире линий). По всей Европе широко распространены три линии (L0, L1 и L2), в Восточной Европе, кроме того, линия L4-Hebert. Для регионов Восточной Европы, Кавказа и Северной Америки характерна совместная встречаемость (симпатрия) генетических линий.
3. Широкораспространенные линии при совместном обитании в Восточной Европе предпочитают различные по степени нарушенности местообитания: L0 и L2 приурочены к природным лесам, L1 – к участкам с высокой степенью антропогенной нагрузки, L4-Hebert менее избирательна.
4. Популяции природных и малонарушенных местообитаний включают в себя особей различных генетических линий. Их спектр в пределах одного местообитания относительно постоянен в различные сезоны.
5. Экспериментально показано, что особи из нарушенных местообитаний (линия L1) проявляют признаки рудеральности – они устойчивы к повышенной температуре и загрязнению пищи тяжелыми металлами, имеют высокую скорость созревания яиц. Особи из природных лесов погибают при повышении температуры и загрязнении ТМ, созревание их яиц идет в 1,5 раза медленнее.
6. Высокая численность, широкое распространение и эврибионтность вида *Parisotoma notabilis* обусловлены разнообразием генетических линий, биологически и экофизиологически адаптированных к различным природным и антропогенным местообитаниям.

## СПИСОК ТЕРМИНОВ

- Популяция** – совокупность особей в границах фитоценоза или данного местообитания (т. е. применительно к коллемболам, малоподвижным микроартроподам, понимается нами так же, как ценопопуляции в ботанике)
- Генетическая структура популяции** – состав генетических линий в популяциях (в рамках данной работы).
- Экотип** – группа особей в популяции или популяция в целом, с генетически закрепленными адаптациями к факторам среды.
- Парапатрия** – географически раздельное распространение форм.
- Симпатрия** – обитание таксонов или различных генетических линий вида в одном географическом районе.
- Викарирующие линии** – линии, занимающие одну нишу в различных географических районах, замещая друг друга.

## СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

п.н. – пар нуклеотидов

ПЦР – полимеразная цепная реакция

ТМ - тяжелые металлы

ML – maximum likelihood, метод максимального правдоподобия



## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антипова М. Д., Бабенко А.Б. Формирование сообществ коллембол (Hexapoda, Collembola) при отступании Цейского ледника (Северная Осетия — Алания) / М.Д. Антипова, А.Б. Бабенко // Зоологический журнал. — 2023. — Т. 102. — № 12. — С. 1370—1388.
2. Берман Д.И. и др. Холодоустойчивость и распространение филогенетических линий дождевого червя *Eisenia nordenskioldi* (Oligochaeta, Lumbricidae) / Д.И. Берман, Н.А. Булахова, Е.Н. Мещерякова, С.В. Шеховцов // Известия Российской Академии Наук. Серия Биологическая. — 2019. — №. 5. — С. 457—465.
3. Варшав Е.В., Давыдова Ю.Ю. Использование искусственной питательной среды при долговременном содержании зоокультур коллембол (Collembola) / Е.В. Варшав, Ю.Ю. Давыдова // Тенденции формирования науки нового времени. — 2014. — С. 82—84.
4. Викторов А. Экология, кариология и радиочувствительность разноплоидных рас дождевых червей: автореф. дис. ... канд. биол. наук / А. Викторов Александр Геннадьевич. — М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1989. — 23 с.
5. Гиляров М. Экологическое значение партеногенеза / М. Гиляров. // Успехи соврем. биол. — 1982. — Т. 93. — Вып. 1. — № 93. — С. 10—22.
6. Гребельный С.Д. Клонирование в природе. Роль остановки генетической рекомбинации в формировании фауны и флоры: монография / С.Д. Гребельный. — СПб.: ЗИН РАН, 2008. — 288 с.
7. Евсеева Н.С., Жилина Т. Н. Палеогеография конца позднего плейстоцена и голоцена (корреляция событий) / Н.С. Евсеева, Т.Н. Жилина — Томск: Изд-во НТЛ, 2010. — 180 с.
8. Животовский Л.А. Популяционная структура вида: эко-географические единицы и генетическая дифференциация популяций / Л.А. Животовский // Биология Моря. — 2016. — Т 42. — № 5. — С. 323—333.

9. Заксайте, Р. Численность ногохвосток *Isotoma notabilis* (Collembola) в биотопах побережья Балтийского моря и в почвах некоторых болот Литвы / Р. Заксайте. — Вильнюс: Институт экологии Литовской АН, 1991. — 125 с.
10. Короткевич, А. Ю. Структура трофических ниш таксоцена коллембол в природных и антропогенных местообитаниях: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01 / Короткевич Анастасия Юрьевна. — М., 2021. — 100 с.
11. Креница А.М. Структура комплекса ногохвосток (Collembola) чернозема обыкновенного Нижнего Дона: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01 / Креница Александр Михайлович. — М., 2005. — 167 с.
12. Кузнецова Н.А. Биотопические группы коллембол (Collembola) в подзоне широколиственно-хвойных лесов Восточной Европы / Н. А. Кузнецова // Зоологический журнал. — 2002. — Т 81. — № 3. — С. 306—315.
13. Кузнецова Н.А. Организация сообществ почвообитающих коллембол / Н.А. Кузнецова. — М.: Прометей, 2005. — 244 с.
14. Кузнецова Н.А. Многолетняя динамика популяций коллембол в лесной и производной экосистемах / Н.А. Кузнецова // Зоологический журнал. — 2007. — Т. 86, №1. — С. 30—43.
15. Кузнецова Н.А. Население почвообитающих коллембол в градиенте загрязнения хвойных лесов выбросами Среднеуральского медеплавильного завода / Н.А. Кузнецова // Экология. — 2009. — № 6. — С. 439—448.
16. Кузнецова Н.А. Сообщества в экстремальных природных и антропогенных условиях (на примере таксоценов коллембол) / Н.А. Кузнецова // Виды и сообщества в экстремальных условиях / Под ред. И.В. Шмидта. — М.: Т-во научных изданий КМК, 2009. — С. 412—428.
17. Кузнецова Н.А. и др. Структура видового разнообразия почвенных ногохвосток (*Hexaroda*, Collembola) сосновых лесов Кавказа и русской равнины: мультимасштабный подход / Н.А. Кузнецова, А.И. Бокова, А.К. Сараева, Ю.Б. Швееенкова // Зоологический журнал. — 2019а. — Т. 98, № 2. — С. 149—162.
18. Кузнецова Н.А. и др. Таксоцен коллембол лесов Южного Приморья как эталон разнообразия и сложности организации / Н.А. Кузнецова, А.И. Бокова, А.К.

Сараева, Ю.Б. Швееенкова // Известия Российской Академии Наук. Серия биологическая. — 2019b. — № 5. — С. 514–523.

19. Кузнецова Н.А., Никонова Е.В. Размерная структура популяций коллембол в условиях разных экосистем / Н.А. Кузнецова, Е.В. Никонова // Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв: Материалы докладов IV (XIV) Всероссийского совещания по почвенной зоологии, III Всероссийского симпозиума по панцирным клещам-орибатидам с участием зарубежных ученых. — Тюмень, 2005. — С. 364.

20. Майр, Э. Принципы зоологической систематики / Э. Майр ; пер. с англ. М.В. Мины ; под ред., с предисл. В.Г. Гептнера. — М.: Мир, 1971. — 454 с.

21. Надеждина Т.С., Кузнецова Н.А. Влияние рекреационной нагрузки на почвообитающих коллембол в лесных ассоциациях / Т.С. Надеждина, Н.А. Кузнецова // Зоологический журнал. — 2010. — Т. 89, № 5. — С. 574–582.

22. Петрусеви́ч К. Экологическое правило С.С. Шварца / К. Петрусеви́ч // Экология. — 1979. — № 2. — С. 8–11.

23. Сараева А. и др. Разномасштабное распределение коллембол (*Collembola*) в однородном напочвенном покрове: сфагновый мох / А. Сараева, М. Потапов, Н. Кузнецова // Зоологический журнал. — 2015. — Т. 94, № 9. — С. 517–537.

24. Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса / А.Н. Северцов. — М.: Биомедгиз, 1934. — 151 с.

25. Смит, Дж.М. Эволюция полового размножения / Дж.М. Смит ; пер. с англ. А.Д. Базыкина ; науч. ред. Н.Н. Шафрановская. — М.: Мир, 1981. — 272 с.

26. Стебаева С. К. Жизненные формы ногохвосток (*Collembola*) / С. К. Стебаева // Зоологический журнал. — 1970. — Т. 49. — № 2. — С. 1437–1455.

27. Стебаева С. К. Структура населения коллембол (*Neharoda*, *Collembola*) низкогорных хвойных лесов Юга Сибири / С. К. Стебаева // Зоологический журнал. — 2011. — Т. 90. — № 11. — С. 1338–1359.

28. Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов / Б.Р. Стриганова. — М.: Наука, 1980. — 243 с.

29. Тимофеев-Ресовский Н. и Свирежев Ю. Об адаптивном полиморфизме в популяциях божьей коровки двуточечной / Н. Тимофеев-Ресовский, Ю. Свирежев // Проблемы кибернетики. — 1965. — Т 137. — № 16. — С. 137–146.
30. Удальцова З. В. История крестьянства в Европе. Эпоха феодализма. В 3 т. Т. 1. / редкол.: З.В. Удальцова (отв. ред.), Ю.Л. Бессмертный, А.Я. Гуревич [и др.]. — М. : Наука, 1985. — 608 с.
31. Холодова М. В. Сравнительная филогеография: молекулярные методы, экологическое осмысление / М. В. Холодова // Молекулярная биология. — 2009. — Т. 43. — № 5. — С. 910–917.
32. Чернова Н. и др. Экологическая роль партеногенеза у коллембол / Н. Чернова, М. Потапов, Ю. Савенкова, А. Бокова // Зоологический журнал. — 2009. — Т. 88. — № 10. — С. 1455–1470.
33. Шеховцов С. В. и др. Генетическая и размерная изменчивость *Octolasion tyrtaeum* (Lumbricidae, Annelida) / С. В. Шеховцов, С. А. Ермолов, Е. А. Держинский, Т. В. Полубоярова, М. С. Ларичева, С. Е. Пельтек // Письма Вавиловский Журнал Генетики И Селекции. — 2020. — Т. 6. — № 1. — С. 5–9.
34. Шнеер В. С. ДНК-штрихкодирование – новое направление в сравнительной геномике растений / В. С. Шнеер // Генетика. — 2009. — Т 45. — № 11. — С. 1436–1448.
35. Шуберт Р. Биоиндикация загрязнений наземных экосистем: пер. с нем. / Р. Шуберт ; под ред. Р. Шуберта. — М.: Мир, 1988. — 350 с.
36. Щербаков, Д. Ю., Харченко, В. Е. Актуальные проблемы современной генетики: генетические методы анализа биоразнообразия: учеб. пособие / Д. Ю. Щербаков, В. Е. Харченко. — Иркутск: Изд-во ИГУ, 2018. — 123 с.
37. Abramson, N.I. Molecular markers, phylogeography and search for the criteria for delimiting species / N.I. Abramson // Proceedings ZIN. — 2009. — Vol. 313. — № 1. — P. 185–198.
38. Ahrens, D., et al. Is it time to describe new species without diagnoses? — A comment on Sharkey et al. (2021) [Электронный ресурс]. / D. Ahrens, S.T. Ahyong, A. Ballerio, M.V.L. Barclay, J. Eberle, M. Espeland, B.A. Huber, X. Mengual, T.L. Pacheco,

- R.S. Peters, B. Rulik, F. Vaz-de-Mello, T. Wesener, F.-T. Krell // Zenodo. — 2021. —  
Режим доступа:  
<https://doi.org/10.5281/zenodo.4899151>.
39. Al-Homaidan, A.A., et al. Biosorption of copper ions from aqueous solutions by *Spirulina platensis* biomass / A.A. Al-Homaidan, H.J. Al-Houri, A.A. Al-Hazzani, N.M.S. Moubayed // *Arabian Journal of Chemistry*. — 2014. — Vol. 7. — № 1. — P. 57–62.
40. Allegrucci, G., et al. Molecular phylogeography of Dolichopoda cave crickets (Orthoptera, Raphidophoridae): a scenario suggested by mitochondrial DNA / G. Allegrucci, V. Todisco, V. Sbordoni // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. — 2005. — Vol. 37. — № 1. — P. 153–164.
41. Anslan, S., et al. Temporal changes in fungal communities associated with guts and appendages of Collembola as based on culturing and high-throughput sequencing / S. Anslan, M. Bahram, L. Tedersoo // *Soil Biology and Biochemistry*. — 2016. — Vol. 96. — P. 152–159.
42. Anslan, S., Tedersoo, L. Performance of cytochrome c oxidase subunit I (COI), ribosomal DNA Large Subunit (LSU) and Internal Transcribed Spacer 2 (ITS2) in DNA barcoding of Collembola / S. Anslan, L. Tedersoo // *European Journal of Soil Biology*. — 2015. — Vol. 69. — P. 1–7.
43. Antonovics, J., et al. Heavy Metal Tolerance in Plants / J. Antonovics, A.D. Bradshaw, R.G. Turner // *Advances in Ecological Research*. — 1971. — Vol. 7. — P. 1–85.
44. Aoyama, H., et al. A rapid method of non-destructive DNA extraction from individual springtails (Collembola) / H. Aoyama, S. Saitoh, S. Fujii, H. Nagahama, N. Shinzato, N. Kaneko, T. Nakamori // *Applied Entomology and Zoology*. — 2015. — Vol. 50. — № 3. — P. 419–425.
45. Avise, J.C. Gene trees and organismal histories: a phylogenetic approach to population biology / J.C. Avise // *Evolution*. — 1989. — Vol. 43. — № 6. — P. 1192–1208.

46. Axelsen, J.A., Kristensen, K.T. Collembola and mites in plots fertilised with different types of green manure / J.A. Axelsen, K.T. Kristensen // *Pedobiologia*. — 2000. — Vol. 44. — P. 556–566.
47. Bahrndorff, S., et al. The rapid cold hardening response of Collembola is influenced by thermal variability of the habitat / S. Bahrndorff, V. Loeschcke, C. Pertoldi, C. Beier, M. Holmstrup // *Functional Ecology*. — 2009. — Vol. 23. — № 2. — P. 340–347.
48. Baker, H.G. Characteristics and modes of origin of weeds. In: *Genetics of Colonizing Species* / H.G. Baker. New York: Academic Press, 1965. — P. 147–172.
49. Bellinger, P., et al. Checklist of the Collembola of the World [Электронный ресурс]. / P. Bellinger, K. Christiansen, F. Janssens. — 1996. — Режим доступа: <https://www.collembola.org/>
50. Berg, M.P., et al. Feeding guilds in Collembola based on digestive enzymes / M.P. Berg, M. Stoffer, H.H. van den Heuvel // *Pedobiologia*. — 2004. — Vol. 48. — P. 589–601.
51. Bharti, D.K., et al. Genetic diversity varies with species traits and latitude in predatory soil arthropods (Myriapoda: Chilopoda) / D.K. Bharti, P.Y. Pawar, G.D. Edgecombe, J. Joshi // *Global Ecology and Biogeography*. — 2023. — Vol. 32. — № 2. — P. 1508–1521.
52. Bickford, D., et al. Cryptic species as a window on diversity and conservation / D. Bickford, D.J. Lohman, N.S. Sodhi, P.K.L. Ng, R. Meier, K. Winker, K.K. Ingram, I. Das // *Trends in Ecology & Evolution*. — 2007. — Vol. 22. — № 3. — P. 148–155.
53. Bilde, T., et al. The value of Collembola from agricultural soils as food for a generalist predator / T. Bilde, J.A. Axelsen, S. Toft // *Journal of Applied Ecology*. — 2000. — Vol. 37. — № 4. — P. 672–683.
54. Boitaud, L., et al. Avoidance of low doses of naphthalene by Collembola / L. Boitaud, S. Salmon, C. Bourlette, J.-F. Ponge // *Environmental Pollution*. — 2006. — Vol. 139. — № 3. — P. 451–454.

55. BOLD Systems. — [Электронный ресурс]. — URL: [https://www.boldsystems.org/index.php/Public\\_SearchTerms](https://www.boldsystems.org/index.php/Public_SearchTerms) (дата обращения: 10 февраля 2022).
56. Buchholz, J., et al. Soil biota in vineyards are more influenced by plants and soil quality than by tillage intensity or the surrounding landscape / J. Buchholz, P. Querner, D. Paredes, T. Bauer, P. Strauss, M. Guernion, J. Scimia, D. Cluzeau, F. Burel, S. Kratschmer, S. Winter, M. Potthoff, J.G. Zaller // *Sci Rep.* — 2017. — Vol. 7. — P. 17445.
57. Butcher, B.A., et al. A turbo-taxonomic study of Thai *Aleiodes* (*Aleiodes*) and *Aleiodes* (*Arcaleiodes*) (Hymenoptera: Braconidae: Rogadinae) based largely on COI barcoded specimens, with rapid descriptions of 179 new species / B.A. Butcher, M.A. Smith, M.J. Sharkey, D.L. Quicke // *Zootaxa.* — 2012. — Vol. 3457. — P. 1–232.
58. Butlin, R. The costs and benefits of sex: new insights from old asexual lineages / R. Butlin // *Nat Rev Genet.* — 2002. — Vol. 3. — № 4. — P. 311–317.
59. Byun, S.A., et al. North American black bear mtDNA phylogeography: implications for morphology and the Haida Gwaii glacial refugium controversy / S.A. Byun, B.F. Koop, T.E. Reimchen // *Evolution.* — 1997. — Vol. 51. — № 5. — P. 1647–1653.
60. Carapelli, A., et al. The complete mitochondrial genome of the Antarctic springtail *Cryptopygus antarcticus* (Hexapoda: Collembola) / A. Carapelli, S. Comandi, P. Convey, F. Nardi, F. Frati // *BMC Genomics.* — 2008. — Vol. 9. — P. 315.
61. Carapelli, A., et al. The use of genetic markers for the diagnosis of sibling species in the genus *Isotomurus* (Insecta, Collembola) / A. Carapelli, P.P. Fanciulli, F. Frati, R. Dallai // *Bollettino di zoologia.* — 1995a. — Vol. 62. — P. 71–76.
62. Carapelli, A., et al. Genetic differentiation of six sympatric species of *Isotomurus* (Collembola, Isotomidae); is there any difference in their microhabitat preferences? / A. Carapelli, F. Frati, P.P. Fanciulli, R. Dallai // *European Journal of Soil Biology.* — 1995b. — Vol. 31. — P. 87–99.
63. Carapelli, A., et al. Secondary structure, high variability and conserved motifs for domain III of 12S rRNA in the Arthropleona (Hexapoda; Collembola) / A.

Carapelli, F.N. Soto-Adames, C. Simon, F. Frati, F. Nardi, R. Dallai // *Insect Molecular Biology*. — 2004. — Vol. 13. — № 6. — P. 659–670.

64. Chahartaghi, M. Trophic niche differentiation, sex ratio and phylogeography of European Collembola: Ph.D. Thesis / Masoumeh Chahartaghi-Abnieh. — Technische Universität, 2007. — P. 264.

65. Chang G-D et al. DNA barcoding for revealing a possible new species of *Anurophorus* (Collembola: Isotomidae) associated with Korean fir (*Abies koreana* Wilson) / G-D. Chang, S-M. Lee, J-H. Kim, K-H. Park // *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*. — 2020. — T. 13. — № 4. — C. 554–558.

66. Chauvat M., Ponge J-F. Colonization of heavy metal-polluted soils by collembola: preliminary experiments in compartmented boxes / M. Chauvat, J-F. Ponge // *Applied Soil Ecology*. — 2002. — T. 21. — № 2. — C. 91–106.

67. Chen H., Pan S-S. Bioremediation potential of spirulina: toxicity and biosorption studies of lead / H. Chen, S-S. Pan // *J Zhejiang Univ Sci B*. — 2005. — T. 6. — № 3. — C. 171–174.

68. Cheng H-J. et al. The Cryptic Diversity of the Terrestrial Microarthropods, *Ptenothrix* Börner (Collembola: Dicyrtomidae) from Taiwan: New Species Plus the Lectotype Designation for *Ptenothrix denticulata* (Folsom, 1899) / H-J. Cheng, F. Janssens, B. Bellini, C-H. Chang, T. Nakamori // *Zoological Studies*. — 2024. — T. 63. — № 42. — P. 1–25.

69. Chenon P., Rousset A., Crouau Y. Genetic polymorphism in nine clones of a parthenogenetic collembolan used in ecotoxicological testing / P. Chenon, A. Rousset, Y. Crouau // *Applied Soil Ecology*. — 2000. — T. 14. — C. 103–110.

70. Chernova N.M., Kuznetsova N.A. Collembolan community organization and its temporal predictability / N.M. Chernova, N.A. Kuznetsova // *Pedobiologia*. — 2000. — T. 44. — C. 451–466.

71. Clark M.S. et al. Surviving extreme polar winters by desiccation: clues from Arctic springtail (*Onychiurus arcticus*) EST libraries / M.S. Clark, M.A. Thorne, J. Purać, G. Grubor-Lajšić, M. Kube, R. Reinhardt, M.R. Worland // *BMC Genomics*. — 2007. — T. 8. — C. 475.



72. collembola.org. — [Электронный ресурс]. — URL: <https://www.collembola.org/taxa/isotinae.htm#Parisotoma> (дата обращения: 7 октября 2021).

73. Connell J.H. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs: High diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state / J.H. Connell // Science. — 1978. — Т. 199. — № 4335. — С. 1302–1310.

74. Connell J.H. et al. A 30-year study of coral abundance, recruitment, and Disturbance at several scales in space and time / J.H. Connell, T.P. Hughes, C.C. Wallace // Ecological Monographs. — 1997. — Т. 67. — № 4. — С. 461–488.

75. Costa D. et al. Genetic structure of soil invertebrate populations: Collembolans, earthworms and isopods / D. Costa, M.J.T.N. Timmermans, J.P. Sousa, R. Ribeiro, D. Roelofs, N.M. Van Straalen // Applied Soil Ecology. — 2013. — Т. 68. — С. 61–66.

76. Davoli B. I collemboli e i test ecotossicologici: il test standardizzato ISO 11267 e valutazione dell'utilizzo della specie *Parisotoma notabilis* / B. Davoli. — Università degli studi di Modena e Reggio Emilia. — 2017.

77. Deiner K. et al. Environmental DNA metabarcoding: Transforming how we survey animal and plant communities / K. Deiner, H.M. Bik, E. Mächler, M. Seymour, A. Lacoursière-Roussel, F. Altermatt, S. Creer, I. Bista, D.M. Lodge, N. de Vere, M.E. Pfrender, L. Bernatchez // Molecular Ecology. — 2017. — Vol. 26. — № 21. — P. 5872–5895.

78. Dopheide A. et al. Impacts of DNA extraction and PCR on DNA metabarcoding estimates of soil biodiversity / A. Dopheide, D. Xie, T.R. Buckley, A.J. Drummond, R.D. Newcomb // Methods in Ecology and Evolution. — 2019. — Vol. 10. — № 1. — P. 120–133.

79. Dunger W. Zur Primärsukzession humiphager Tiergruppen auf Bergbauflächen / W. Dunger // Zool. Jahrb., Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere. — 1991. — Vol. 118. — P. 423–447.

80. Eitminaviciute I. Microarthropod communities in anthropogenic urban soils. 1. Structure of microarthropod complexes in soils of roadside lawns / I. Eitminaviciute // Entomol. Rev. — 2006. — Vol. 86. — № 10. — P. S128–S135.
81. Fanciulli P.P. et al. Allozyme variation in the springtails *Allacma fusca* and *A. gallica* (Collembola, Sminthuridae) / P.P. Fanciulli, A. Carapelli, M. Belloni, R. Dallai, F. Frati // Pedobiologia. — 2009. — Vol. 52. — № 5. — P. 309–324.
82. Fanciulli P.P. et al. Population structure, gene flow and evolutionary relationships in four species of the genera *Tomocerus* and *Pogonognathellus* (Collembola, Tomoceridae) / P.P. Fanciulli, D. Melegari, A. Carapelli, F. Frati, R. Dallai // Biological Journal of the Linnean Society. — 2000. — Vol. 70. — № 2. — P. 221–238.
83. Ferguson J.W.H. On the use of genetic divergence for identifying species / J.W.H. Ferguson // Biological Journal of the Linnean Society. — 2002. — Vol. 75. — № 4. — P. 509–516.
84. Ferlian O. et al. Trophic niche differentiation and utilization of food resources in collembolans based on complementary analyses of fatty acids and stable isotopes / O. Ferlian, B. Klärner, A.E. Langeneckert, S. Scheu // Soil Biology and Biochemistry. — 2015. — Vol. 82. — P. 28–35.
85. Fernandes K. et al. DNA metabarcoding—a new approach to fauna monitoring in mine site restoration / K. Fernandes, M. van der Heyde, M. Bunce, K. Dixon, R.J. Harris, G. Wardell-Johnson, P.G. Nevill // Restoration Ecology. — 2018. — Vol. 26. — № 6. — P. 1098–1107.
86. Filser J. The role of Collembola in carbon and nitrogen cycling in soil / J. Filser // Pedobiologia. — 2000. — Vol. 44. — P. 1–10.
87. Filser J. et al. Response types in Collembola towards copper in the microenvironment / J. Filser, R. Wittmann, A. Lang // Environ Pollut. — 2000. — Vol. 107. — № 1. — P. 71–78.
88. Fjellberg A. On the identity of *Isotoma ekmani* nom.nov. pro *I. pallida* Agrell, 1939 (nec Nicolet, 1842, Moniez, 1894) (Collembola: Isotomidae) / A. Fjellberg // Insect Systematics & Evolution. — 1977. — Vol. 8. — № 1. — P. 9–11.

89. Fjellberg A. Identification keys to Norwegian Collembola / A. Fjellberg. — Norsk Entomologisk Forening, 1998. — 152 p.
90. Fjellberg A. The Collembola of Fennoscandia and Denmark, Part II: Entomobryomorpha and Symphypleona / A. Fjellberg. — Leiden: Brill, 2007. — 334 p.
91. Frati F. et al. The genus *Isotomurus*: Where molecular markers help to evaluate the importance of morphological characters for the diagnosis of species / F. Frati, A. Carapelli, P.P. Fanciulli, R. Dallai // *Polskie Pismo Entomologiczne*. — 1995. — Vol. 64. — P. 41–51.
92. Frati F. et al. Large Amounts of Genetic Divergence among Italian Species of the Genus *Orchesella* (Insecta, Collembola) and the Relationships of Two New Species / F. Frati, E. Dell’Ampio, S. Casasanta, A. Carapelli, P.P. Fanciulli // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. — 2000a. — Vol. 17. — № 3. — P. 456–461.
93. Frati F. et al. DNA sequence analysis to study the evolution of Antarctic Collembola / F. Frati, P.P. Fanciulli, A. Carapelli, E. Dell’Ampio, F. Nardi, G. Spinsanti, R. Dallai // *Italian Journal of Zoology*. — 2000b. — Vol. 67. — P. 133–139.
94. Frati F. et al. Genetic Diversity and Taxonomy in Soil-Dwelling Insects: The Genus *Orchesella* / F. Frati, P.P. Fanciulli, R. Dallai // *Journal of Heredity*. — 1992. — Vol. 83. — № 2. — P. 275–281.
95. Frumkin H. Environmental Health: From Global to Local / H. Frumkin // *Environ Health Perspect*. — 2006. — Vol. 114. — № 11. — P. A672.
96. Fujii S. et al. Living Litter: Dynamic Trait Spectra Predict Fauna Composition / S. Fujii, M.P. Berg, J.H.C. Cornelissen // *Trends in Ecology & Evolution*. — 2020. — Vol. 35. — № 10. — P. 886–896.
97. Gai Y.H. et al. Myriapod Monophyly and Relationships Among Myriapod Classes Based on Nearly Complete 28S and 18S rDNA Sequences / Y.H. Gai, D.X. Song, H.Y. Sun, K.Y. Zhou // *J. Zoo*. — 2006. — Vol. 23. — № 12. — P. 1101–1108.
98. Geisen S. Molecular approaches to revolutionize soil biodiversity monitoring / S. Geisen // In: XVIII International Colloquium on Soil Zoology and XV International Colloquium on Apterygota. — Bozen/Bolzano: Eurac Research, 2021. — P. 41.

99. Gisin H. Okoologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im Schweizerischen Exkursionsgebiet Basels / H. Gisin // *Rev. Suisse Zool.* — 1943. — Vol. 50. — P. 131–224.
100. Godeiro N.N. et al. Phylogenomics and systematics of Entomobryoidea (Collembola): marker design, phylogeny and classification / N.N. Godeiro, Y. Ding, N.G. Cipola, S. Jantarit, B.C. Bellini, F. Zhang // *Cladistics.* — 2023. — Vol. 39. — № 2. — P. 101–115.
101. Guðleifsson B., Bjarnadóttir B. Springtail (Collembola) populations in hayfields and pastures in northern Iceland / B. Guðleifsson, B. Bjarnadóttir // *ICEL. AGRIC. SCI.* — 2008. — Vol. 21. — P. 49–59.
102. Guo Q. Plant hybridization: the role of human disturbance and biological invasion / Q. Guo // *Diversity and Distributions.* — 2014. — Vol. 20, № 11. — P. 1345–1354.
103. Hågvar S. Primary Succession of Springtails (Collembola) in a Norwegian Glacier Foreland / S. Hågvar // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research.* — 2010. — Vol. 42, № 4. — P. 422–429.
104. Haimi J., Siira-Pietikäinen A. Decomposer animal communities in forest soil along heavy metal pollution gradient / J. Haimi, A. Siira-Pietikäinen // *Fresenius J Anal Chem.* — 1996. — Vol. 354. — P. 672–675.
105. Hall T. et al. BioEdit: An important software for molecular biology / T. Hall, I. Biosciences, C. Carlsbad // *GERF Bulletin of Biosciences.* — 2011. — Vol. 2. — № 1. — P. 60–61.
106. Hallam J., Hodson M.E. Impact of different earthworm ecotypes on water stable aggregates and soil water holding capacity / J. Hallam, M.E. Hodson // *Biol Fertil Soils.* — 2020. — Vol. 56. — P. 607–617.
107. Harper J.T. et al. The Inadequacy of Morphology for Species and Genus Delineation in Microbial Eukaryotes: An Example from the Parabasalian Termite Symbiont *Coronympha* / J.T. Harper, G.H. Gile, E.R. James, K.J. Carpenter, P.J. Keeling // *PLOS ONE.* — 2009. — Vol. 4, № 8. — P. e6577.

108. Hebert P.D.N. et al. Biological identifications through DNA barcodes / P.D.N. Hebert, A. Cywinska, S.L. Ball, J.R. deWaard // Proc Biol Sci. — 2003. — Vol. 270. — P. 313–321.
109. Heethoff M. Cryptic Species – Conceptual or Terminological Chaos? A Response to Struck et al. / M. Heethoff // Trends in Ecology & Evolution. — 2018. — Vol. 33, № 5. — P. 310.
110. Heethoff M. et al. High genetic divergences indicate ancient separation of parthenogenetic lineages of the oribatid mite *Platynothrus peltifer* (Acari, Oribatida) / M. Heethoff, K. Domes, M. Laumann, M. Maraun, R.A. Norton, S. Scheu // J Evol Biol. — 2007. — Vol. 20, № 1. — P. 392–402.
111. Heimann-Detlefsen D. et al. Effects of different intensities of cultivation on the Collembola of agricultural soil / D. Heimann-Detlefsen, S. Theiss, U. Heimbach // Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt fuer Land-und Forstwirtschaft Berlin-Dahlem (Germany). — 1994. — P. 1–10.
112. Hewitt G. The genetic legacy of the Quaternary ice ages / G. Hewitt // Nature. — 2000. — Vol. 405. — P. 907–913.
113. van't Hof A.E. et al. Industrial Melanism in British Peppered Moths Has a Singular and Recent Mutational Origin / A.E. van't Hof, N. Edmonds, M. Dalíková, F. Marec, I.J. Saccheri // Science. — 2011. — Vol. 332. — P. 958–960.
114. Hogg I.D., Hebert P.D.N. Biological identification of springtails (Hexapoda: Collembola) from the Canadian Arctic, using mitochondrial DNA barcodes / I.D. Hogg, P.D.N. Hebert // Can. J. Zool. — 2004. — Vol. 82, № 5. — P. 749–754.
115. Hopkin S.P. Biology of the springtails: (Insecta: Collembola) / S.P. Hopkin // Oxford University Press, Oxford. — 1997.
116. Huang C. et al. Impact of soil metals on earthworm communities from the perspectives of earthworm ecotypes and metal bioaccumulation / C. Huang, Y. Ge, S. Yue, Y. Qiao, L. Liu // Journal of Hazardous Materials. — 2021. — Vol. 406. — P. 124738.

117. Huang Y. et al. Soil microarthropod communities of urban green spaces in Baltimore, Maryland, USA / Y. Huang, I. Yesilonis, K. Szlavecz // *Urban Forestry & Urban Greening*. — 2020. — Vol. 53. — P. 126676.
118. Hunter M.E. et al. Next-generation conservation genetics and biodiversity monitoring / M.E. Hunter, S.M. Hoban, M.W. Bruford, G. Segelbacher, L. Bernatchez // *Evolutionary Applications*. — 2018. — Vol. 11, № 7. — P. 1029–1034.
119. Hutson B. Influence of pH, temperature and salinity on the fecundity and longevity of four species of Collembola / B. Hutson // *T18*. — 1978. — P. 1–10.
120. Hwang U.W., Kim W. General properties and phylogenetic utilities of nuclear ribosomal DNA and mitochondrial DNA commonly used in molecular systematics / U.W. Hwang, W. Kim // *Korean J Parasitol*. — 1999. — Vol. 37, № 4. — P. 215–228.
121. Hwang U.W. et al. One-Step PCR Amplification of Complete Arthropod Mitochondrial Genomes / U.W. Hwang, C.J. Park, T.S. Yong, W. Kim // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. — 2001. — Vol. 19, № 3. — P. 345–352.
122. Ievinsh G. Halophytic Clonal Plant Species: Important Functional Aspects for Existence in Heterogeneous Saline Habitats / G. Ievinsh // *Plants*. — 2023. — Vol. 12, № 8. — P. 1728.
123. Isaac N.J.B. et al. Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation / N.J.B. Isaac, J. Mallet, G.M. Mace // *Trends in Ecology & Evolution*. — 2004. — Vol. 19, № 9. — P. 464–469.
124. Jaenike J. et al. Clonal Niche Structure in the Parthenogenetic Earthworm *Octolasion tyrtaeum* / J. Jaenike, E.D. Parker, R.K. Selander // *The American Naturalist*. — 1980. — Vol. 116, № 2. — P. 196–205.
125. Ji Y. et al. Reliable, verifiable and efficient monitoring of biodiversity via metabarcoding / Y. Ji, L. Ashton, S.M. Pedley, D.P. Edwards, Y. Tang, A. Nakamura, R. Kitching, P.M. Dolman, P. Woodcock, F.A. Edwards, T.H. Larsen, W.W. Hsu, S. Benedick, K.C. Hamer, D.S. Wilcove, C. Bruce, X. Wang, T. Levi, M. Lott, B.C. Emerson, D.W. Yu // *Ecology Letters*. — 2013. — Vol. 16. — № 10. — P. 1245–1257.

126. Joimel S. et al. Are Collembola “flying” onto green roofs? / S. Joimel, B. Grard, A. Auclerc, M. Hedde, N. Le Doaré, S. Salmon, C. Chenu // *Ecological Engineering*. — 2018. — Vol. 111. — P. 117–124.

127. Jørgensen H.B. et al. Collembolan dietary specialization on soil grown fungi / H.B. Jørgensen, S. Elmholt, H. Petersen // *Biol Fertil Soils*. — 2003. — Vol. 39. — № 1. — P. 9–15.

128. Jörger K.M., Schrödl M. How to describe a cryptic species? / K.M. Jörger, M. Schrödl // *Front Zool*. — 2013. — Vol. 10. — P. 59.

129. Kapli P. et al. Multi-rate Poisson tree processes for single-locus species delimitation under maximum likelihood and Markov chain Monte Carlo / P. Kapli, S. Lutteropp, J. Zhang, K. Kobert, P. Pavlidis, A. Stamatakis, T. Flouri // *Bioinformatics*. — 2017. — Vol. 33. — № 11. — P. 1630–1638.

130. Katz A.D. et al. Operational criteria for cryptic species delimitation when evidence is limited, as exemplified by North American Entomobrya (Collembola: Entomobryidae) / A.D. Katz, R. Giordano, F.N. Soto-Adames // *Zoological Journal of the Linnean Society*. — 2015. — Vol. 173. — № 4. — P. 818–840.

131. Katz A.D. et al. At the confluence of vicariance and dispersal: Phylogeography of cavernicolous springtails (Collembola: Arrhopalitidae, Tomoceridae) codistributed across a geologically complex karst landscape in Illinois and Missouri / A.D. Katz, S.J. Taylor, M.A. Davis // *Ecology and Evolution*. — 2018. — Vol. 8. — № 20. — P. 10306–10325.

132. King R.A. et al. Opening a can of worms: unprecedented sympatric cryptic diversity within British lumbricid earthworms / R.A. King, A.L. Tibble, W.O.C. Symondson // *Molecular Ecology*. — 2008. — Vol. 17. — № 21. — P. 4684–4698.

133. Koenders A. et al. Cryptic species of the *Eucypris virens* species complex (Ostracoda, Crustacea) from Europe have invaded Western Australia / A. Koenders, K. Martens, S. Halse, I. Schön // *Biol Invasions*. — 2012. — Vol. 14. — № 10. — P. 2187–2201.

134. Kon T. et al. DNA sequences identify numerous cryptic species of the vertebrate: a lesson from the gobioid fish *Schindleria* / T. Kon, T. Yoshino, T. Mukai, M. Nishida // *Mol Phylogenet Evol.* — 2007. — Vol. 44. — № 1. — P. 53–62.
135. Kreipe V. et al. Phylogeny and species delineation in European species of the genus *Steganacarus* (Acari, Oribatida) using mitochondrial and nuclear markers / V. Kreipe, E. Corral-Hernández, S. Scheu, I. Schaefer, M. Maraun // *Exp Appl Acarol.* — 2015. — Vol. 66. — № 2. — P. 173–186.
136. Kuznetsova N.A. Collembolan guild structure as an indicator of tree plantation conditions in urban areas / N.A. Kuznetsova // *Memorabilia Zoologica.* — 1994. — Vol. 49. — P. 197–205.
137. Kuznetsova N. Classification of collembolan communities in the east-european taiga / N. Kuznetsova // *Pedobiologia.* — 2002a. — Vol. 46. — P. 373–384.
138. Kuznetsova N. Biotopic groups of Collembolans in the mixed forest subzone of Eastern Europe / N. Kuznetsova // *Entomol. Rev.* — 2002b. — Vol. 82. — P. 1047–1057.
139. Kuznetsova N. Humidity and distribution of springtails / N. Kuznetsova // *Entomol. Rev.* — 2003. — Vol. 83. — P. 230–238.
140. Kuznetsova N.A. Structure of collembolan microcommunities of small isolate areas of urban plantations / N.A. Kuznetsova // *Bull. Entomol. de Pologne.* — 1995. — Vol. 64. — P. 149–158.
141. Le Moan A. et al. Parallel genetic divergence among coastal–marine ecotype pairs of European anchovy explained by differential introgression after secondary contact / A. Le Moan, P.-A. Gagnaire, F. Bonhomme // *Mol. Ecol.* — 2016. — Vol. 25. — № 13. — P. 3187–3202.
142. Leo C. et al. Mitochondrial Genome Diversity in Collembola: Phylogeny, Dating and Gene Order / C. Leo, A. Carapelli, F. Cicconardi, F. Frati, F. Nardi // *Diversity.* — 2019. — Vol. 11. — № 9. — P. 169.
143. Lienhard A., Krisper G. Hidden biodiversity in microarthropods (Acari, Oribatida, Eremaeoidea, Caleremaeus) / A. Lienhard, G. Krisper // *Sci. Rep.* — 2021. — Vol. 11. — № 1. — P. 23123.



144. Linhart Y.B., Grant M.C. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants / Y.B. Linhart, M.C. Grant // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* — 1996. — Vol. 27. — P. 237–277.
145. Lowry D.B. Ecotypes and the controversy over stages in the formation of new species / D.B. Lowry // *Biol. J. Linnean Soc.* — 2012. — Vol. 106. — № 2. — P. 241–257.
146. Luan Y. et al. The Phylogenetic Positions of Three Basal-Hexapod Groups (Protura, Diplura, and Collembola) Based on Ribosomal RNA Gene Sequences / Y. Luan, J.M. Mallatt, R. Xie, Y. Yang, W. Yin // *Mol. Biol. Evol.* — 2005. — Vol. 22. — № 7. — P. 1579–1592.
147. Lukić M. et al. The puzzling distribution of *Heteromurus (Verhoeffiella) absoloni* Kseneman, 1938 (Collembola: Entomobryidae: Heteromurinae) resolved: Detailed redescription of the nominal species and description of a new species from Catalonia (Spain) / M. Lukić, D. Porco, A. Bedos, L. Deharveng // *Zootaxa.* — 2015. — Vol. 4039. — № 2. — P. 249.
148. Lynch M. Destabilizing Hybridization, General-Purpose Genotypes and Geographic Parthenogenesis / M. Lynch // *Q. Rev. Biol.* — 1984. — Vol. 59, № 3. — P. 257–290.
149. Malmström A. Temperature tolerance in soil microarthropods: Simulation of forest-fire heating in the laboratory / A. Malmström // *Pedobiologia.* — 2008. — Vol. 51. — P. 419–426.
150. Mao Q. et al. Spatial heterogeneity of urban soils: the case of the Beijing metropolitan region, China / Q. Mao, G. Huang, A. Buyantuev, J. Wu, S. Luo, K. Ma // *Ecol. Process.* — 2014. — Vol. 3. — P. 23.
151. McGaughran A. et al. Extreme Glacial Legacies: A Synthesis of the Antarctic Springtail Phylogeographic Record / A. McGaughran, M.I. Stevens, I.D. Hogg, A. Carapelli // *Insects.* — 2011. — Vol. 2. — № 2. — P. 62–82.
152. McKinney M.L. Effects of urbanization on species richness: A review of plants and animals / M.L. McKinney // *Urban Ecosyst.* — 2008. — Vol. 11. — № 2. — P. 161–176.

153. McLeod S.D. Of Least Concern? Systematics of a cryptic species complex: *Limnonectes kuhlii* (Amphibia: Anura: Dicroglossidae) / S.D. McLeod // Mol. Phylogenet. Evol. — 2010. — Vol. 56. — № 3. — P. 991–1000.
154. Myburgh M. Comparative phylogeographic patterns among selected indigenous and introduced Collembola on Marion Island: Master of Science Thesis / Marike Myburgh. — Stellenbosch University. — 2006. — P. 79
155. Myers N. et al. Biodiversity hotspots for conservation priorities / N. Myers, R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. da Fonseca, J. Kent // Nature. — 2000. — Vol. 403. — P. 853–858.
156. Nakamori T. A new species of *Ceratophysella* (Collembola: Hypogastruridae) from Japan, with notes on its DNA barcode and a key to Japanese species in the genus / T. Nakamori // Zootaxa. — 2013. — Vol. 3641. — № 4. — P. 371–378.
157. NCBI. — [Электронный ресурс]. — URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/gene/?term=collembola> (дата обращения: 20 октября 2021).
158. Niedbała W. et al. Molecular evidence for the cladistic classification of euptyctimous moss mites (Acari, Oribatida, Euptyctima) / W. Niedbała, J. Błoszyk, K. Buczkowska // Systematic and Applied Acarology. — 2021. — Vol. 26. — № 12. — P. 2385–2407.
159. Nolte A.W. et al. An invasive lineage of sculpins, *Cottus* sp. (Pisces, Teleostei) in the Rhine with new habitat adaptations has originated from hybridization between old phylogeographic groups / A.W. Nolte, J. Freyhof, K.C. Stemshorn, D. Tautz // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. — 2005. — Vol. 272. — P. 2379–2387.
160. Novo M. et al. Cryptic speciation of hormogastrid earthworms revealed by mitochondrial and nuclear data / M. Novo, A. Almodóvar, R. Fernández, D. Trigo, D.J. Díaz Cosín // Molecular Phylogenetics and Evolution. — 2010. — Vol. 56. — № 1. — P. 507–512.

161. Orgiazzi A. et al. Global Soil Biodiversity Atlas / A. Orgiazzi, R.D. Bardgett, E. Barrios, V. Behan-Pelletier, M.J.I. Briones, J-L. Chotte, G.B. De Deyn, P. Eggleton, N. Fierer, T. Fraser, K. Hedlund, S. Jeffery, N.C. Johnson, A. Jones, E. Kandeler, N. Kaneko, P. Lavelle, P. Lemanceau, L. Miko, L. Montanarella, F.M.S. Moreira, K.S. Ramirez, S. Scheu, B.K. Singh, J. Six, W.H. van der Putten, D.H. Wall (Eds.). Luxembourg: European Commission, Publications Office of the European Union. — 2016. — 176 p.

162. Orgiazzi A. et al. Soil biodiversity and DNA barcodes: opportunities and challenges / A. Orgiazzi, M.B. Dunbar, P. Panagos, G.A. de Groot, P. Lemanceau // Soil Biology and Biochemistry. — 2015. — Vol. 80. — P. 244–250.

163. Pan Z-X. et al. Two closely related *Homidia* species (Entomobryidae, Collembola) revealed by morphological and molecular evidence / Z-X. Pan, F. Zhang, Y-B. Li // Zootaxa. — 2015. — Vol. 3918. — № 2. — P. 285–294.

164. Park K-H. Molecular biological study on speciation and phylogeny of the order Entomobryomorpha (Collembola: Hexapoda) / K-H. Park // Entomological Research. — 2009. — Vol. 39. — № 5. — P. 334–340.

165. Pedersen M.B. et al. Effects of copper on reproduction of two collembolan species exposed through soil, food, and water / M.B. Pedersen, C.A.M. van Gestel, N. Elmegaard // Environmental Toxicology and Chemistry. — 2000. — Vol. 19. — P. 2579–2588.

166. Pereboev D.D. et al. A non-monophyly of ‘crowned’ *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) Dybowski et Grochowski, 1895 (Cladocera: Daphniidae): From genomes to morphology / D.D. Pereboev, P.G. Garibian, D.P. Karabanov, B.D. Efeykin, Y.R. Galimov, A. Petrusek, A.A. Kotov // Zoologica Scripta. — 2024. — Vol. 54. — № 1. — P. 69–90.

167. Pérez-Losada M. et al. Phylogenetic assessment of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* species complex (Oligochaeta: Lumbricidae) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences / M. Pérez-Losada, M. Ricoy, J.C. Marshall, J. Domínguez // Molecular Phylogenetics and Evolution. — 2009. — Vol. 52. — № 2. — P. 293–302.

168. Pernin C. et al. Effects of sewage sludge and copper enrichment on both soil mesofauna community and decomposition of oak leaves (*Quercus suber*) in a mesocosm / C. Pernin, J-P. Ambrosi, J. Cortet, R. Joffre, J. Le Petit, E. Tabone, F. Torre, P.H. Krogh // *Biol Fertil Soils*. — 2006. — Vol. 43. — № 1. — P. 39–50.

169. Pfingstl T. et al. A taxonomist's nightmare – Cryptic diversity in Caribbean intertidal arthropods (Arachnida, Acari, Oribatida) / T. Pfingstl, A. Lienhard, J. Baumann, S. Koblmüller // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. — 2021. — Vol. 163. — P. 107240.

170. Phillips H.R.P. et al. Global distribution of earthworm diversity / H.R.P. Phillips, C.A. Guerra, M.L.C. Bartz, et al. // *Science*. — 2019. — Vol. 366. — № 6464. — P. 480–485.

171. Pollierer M.M., Scheu S. Stable isotopes of amino acids indicate that soil decomposer microarthropods predominantly feed on saprotrophic fungi / M.M. Pollierer, S. Scheu // *Ecosphere*. — 2021. — Vol. 12. — № 3. — P. e03425.

172. Ponge J-F. et al. Decreased biodiversity in soil springtail communities: the importance of dispersal and landuse history in heterogeneous landscapes / J-F. Ponge, F. Dubs, S. Gillet, J.P. Sousa, P. Lavelle // *Soil Biology and Biochemistry*. — 2006. — Vol. 38. — № 5. — P. 1158–1161.

173. Poole T.B. Studies on the Food of Collembola in a Douglas Fir Plantation / T.B. Poole // *Proceedings of the Zoological Society of London*. — 1959. — Vol. 132. — № 1. — P. 71–82.

174. Porco D. et al. Description and DNA barcoding assessment of the new species *Deutonura gibbosa* (Collembola: Neanuridae: Neanurinae), a common springtail of Alps and Jura / D. Porco, A. Bedos, L. Deharveng // *Zootaxa*. — 2010. — Vol. 2639. — P. 59–68.

175. Porco D. et al. Challenging species delimitation in Collembola: cryptic diversity among common springtails unveiled by DNA barcoding / D. Porco, A. Bedos, P. Greenslade, C. Janion, D. Skarżyński, M.I. Stevens, B.J. van Vuuren, L. Deharveng // *Invert. Systematics*. — 2012a. — Vol. 26. — P. 470–477.

176. Porco D. et al. Biological invasions in soil: DNA barcoding as a monitoring tool in a multiple taxa survey targeting European earthworms and springtails in North America / D. Porco, T. Decaëns, L. Deharveng, S.W. James, D. Skarżyński, C. Erséus, K.R. Butt, B. Richard, P.D.N. Hebert // *Biol Invasions*. — 2013. — Vol. 15. — P. 899–910.

177. Porco D., Deharveng L. Description and DNA barcoding assessment of the new species *Deutonura gibbosa* (Collembola: Neanuridae: Neanurinae), a common springtail of Alps and Jura / D. Porco, L. Deharveng // *Zootaxa*. — 2010. — Vol. 2639. — P. 59.

178. Porco D. et al. Cryptic diversity in the ubiquitous species *Parisotoma notabilis* (Collembola, Isotomidae): a long-used chimeric species? / D. Porco, M. Potapov, A. Bedos, G. Busmachiu, W.M. Weiner, S. Hamra-Kroua, L. Deharveng // *PLOS ONE*. — 2012b. — Vol. 7. — P. e46056.

179. Porco D. et al. Barcoding the Collembola of Churchill: a molecular taxonomic reassessment of species diversity in a sub-Arctic area / D. Porco, D. Skarżyński, T. Decaëns, P.D.N. Hebert, L. Deharveng // *Molecular Ecology Resources*. — 2014. — Vol. 14. — № 2. — P. 249–261.

180. Potapov A. et al. Towards a global synthesis of Collembola knowledge: challenges and potential solutions / A. Potapov, B.C. Bellini, S.L. Chown, L. Deharveng, F. Janssens, Ľ. Kováč, N. Kuznetsova, J-F. Ponge, M. Potapov, P. Querner, D. Russell, X. Sun, F. Zhang, M.P. Berg // *Soil Organisms*. — 2020. — Vol. 92. — № 3. — P. 161–188.

181. Potapov A., Tiunov A. Stable isotope composition of mycophagous collembolans versus mycotrophic plants: Do soil invertebrates feed on mycorrhizal fungi? / A. Potapov, A. Tiunov // *Soil Biology and Biochemistry*. — 2016. — Vol. 93. — P. 115–118.

182. Potapov A. et al. Uncovering trophic positions and food resources of soil animals using bulk natural stable isotope composition / A. Potapov, A. Tiunov, S. Scheu // *Biological Reviews*. — 2019. — Vol. 94. — № 12. — P. 37–59.

183. Potapov A.M. et al. Global fine-resolution data on springtail abundance and community structure / A.M. Potapov, T-W. Chen, A.V. Striuchkova, et al. // *Sci Data*. — 2024. — Vol. 11. — № 1. — P. 22.
184. Potapov A.M. et al. Globally invariant metabolism but density-diversity mismatch in springtails / A.M. Potapov, C.A. Guerra, J. van den Hoogen, et al. // *Nat Commun*. — 2023. — Vol. 14. — P. 674.
185. Potapov A.M. et al. Multidimensional trophic niche revealed by complementary approaches: Gut content, digestive enzymes, fatty acids and stable isotopes in Collembola / A.M. Potapov, M.M. Pollierer, S. Salmon, V. Šustr, T-W. Chen // *Journal of Animal Ecology*. — 2021a. — Vol. 90. — № 8. — P. 1919–1933.
186. Potapov M. Synopses on Palaearctic Collembola: Isotomidae / M. Potapov // *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Gorlitz*. — 2001. — Vol. 73. — P. 1–603.
187. Potapov M.B. Species of the genus *Isotoma* subgenus *Parisotoma* Bagnall, 1940 and *Sericeotoma* subgen. nov. (Collembola, Isotomidae) of USSR fauna / M.B. Potapov // *Acta Zoologica Cracoviensia*. — 1991. — Vol. 34. — № 1. — P. 267–301.
188. Potapov M.B., Janion-Scheepers Ch. Longitudinal invasions of Collembola within the Palearctic: new data on non-indigenous species / M.B. Potapov, Ch. Janion-Scheepers. — In: *Abstracts of 10th International Seminar on Apterygota*. — Paris, France, 2019. — P. 46.
189. Potapov M.B. et al. Alien species of Collembola in agroecosystems in the European part of Russia / M.B. Potapov, N.A. Kuznetsova, C. Janion-Scheepers, A.I. Bokova, K.S. Panina. — In: *Invasion of alien species in Holarctic*. — Borok-VI, 2021. — P. 184.
190. Prendini L. et al. Systematics of the *Damon variegatus* group of African whip spiders (Chelicerata: Amblypygi): Evidence from behaviour, morphology and DNA / L. Prendini, P. Weygoldt, W.C. Wheeler // *Organisms Diversity & Evolution*. — 2005. — Vol. 5. — P. 203–236.

191. Puillandre N. et al. ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation / N. Puillandre, A. Lambert, S. Brouillet, G. Achaz // *Mol Ecol.* — 2012. — Vol. 21. — P. 1864–1877.
192. Qiao Z. et al. Urbanization and greenspace type as determinants of species and functional composition of collembolan communities / Z. Qiao, B. Wang, H. Yao, Z. Li, S. Scheu, Y-G. Zhu, X. Sun // *Geoderma.* — 2022. — Vol. 428. — P. 116175.
193. Ramirez-Gonzalez R. et al. PyroClean: Denoising Pyrosequences from Protein-Coding Amplicons for the Recovery of Interspecific and Intraspecific Genetic Variation / R. Ramirez-Gonzalez, D.W. Yu, C. Bruce, D. Heavens, M. Caccamo, B.C. Emerson // *PLOS ONE.* — 2013. — Vol. 8. — P. e57615.
194. Raschmanová N. et al. The cold-adapted population of *Folsomia manolachei* (Hexapoda, Collembola) from a glaciated karst doline of Central Europe: evidence for a cryptic species? / N. Raschmanová, M. Žurovcová, Ľ. Kováč, L. Paučulová, V. Šustr, A. Jarošová, D. Chundelová // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research.* — 2017. — Vol. 55. — P. 19–28.
195. Riedel A., Narakusumo R.P. One hundred and three new species of *Trigonopterus* weevils from Sulawesi / A. Riedel, R.P. Narakusumo // *ZooKeys.* — 2019. — Vol. 828. — P. 1.
196. Riedel A. et al. Integrative taxonomy on the fast track - towards more sustainability in biodiversity research / A. Riedel, K. Sagata, Y.R. Suhardjono, R. Tänzler, M. Balke // *Frontiers in Zoology.* — 2013a. — Vol. 10. — P. 15.
197. Riedel A. et al. One hundred and one new species of *Trigonopterus* weevils from New Guinea / A. Riedel, K. Sagata, S. Surbakti, R. Tänzler, M. Balke // *ZooKeys.* — 2013b. — Vol. 280. — P. 1–150.
198. Riedel A. et al. Ninety-eight new species of *Trigonopterus* weevils from Sundaland and the Lesser Sunda Islands / A. Riedel, R. Tänzler, M. Balke, C. Rahmadi, Y.R. Suhardjono // *ZooKeys.* — 2014. — Vol. 1. — P. 1–162.
199. Rochefort S. et al. Species diversity and seasonal abundance of Collembola in turfgrass ecosystems of North America / S. Rochefort, F. Therrien, D.J. Shetlar, J. Brodeur // *Pedobiologia.* — 2006. — Vol. 50. — P. 61–68.

200. Rougerie R. et al. DNA barcodes for soil animal taxonomy / R. Rougerie, T. Decaëns, L. Deharveng, D. Porco, S.W. James, C-H. Chang, B. Richard, M. Potapov, Y. Suhardjono, P.D.N. Hebert // *Pesq. agropec. bras.* — 2009. — Vol. 44. — P. 789–802.
201. Rumble H. et al. Green roof soil organisms: Anthropogenic assemblages or natural communities? / H. Rumble, P. Finch, A.C. Gange // *Applied Soil Ecology.* — 2018. — Vol. 126. — P. 11–20.
202. Rusek J. New species and review of the *Isotoma notabilis* species-group (Collembola, Isotomidae) / J. Rusek // *Acta entomol. bohemoslov.* — 1984. — Vol. 81. — P. 343–369.
203. Rusek J. Collembola succession on deposits from a chemical factory / J. Rusek // *Pedobiologia.* — 2004. — Vol. 48. — P. 519–525.
204. Russell DJ, Alberti G. Effects of long-term, geogenic heavy metal contamination on soil organic matter and microarthropod communities, in particular Collembola / D.J. Russell, G. Alberti // *Applied Soil Ecology.* — 1998. — Vol. 9. — P. 483–488.
205. Saltzwedel H. von. et al. Genetic structure and distribution of *Parisotoma notabilis* (Collembola) in Europe: Cryptic diversity, split of lineages and colonization patterns / H. von Saltzwedel, S. Scheu, I. Schaefer // *PLOS ONE.* — 2017. — Vol. 12. — № 2. — P. e0170909.
206. Saltzwedel H. von. et al. Evidence for frozen-niche variation in a cosmopolitan parthenogenetic soil mite species (Acari, Oribatida) / H. von Saltzwedel, M. Maraun, S. Scheu, I. Schaefer // *PLOS ONE.* — 2014. — Vol. 9. — № 11. — P. e113268.
207. Saltzwedel H von. et al. Founder events and pre-glacial divergences shape the genetic structure of European Collembola species / H. von Saltzwedel, S. Scheu, I. Schaefer // *BMC Evolutionary Biology.* — 2016. — Vol. — №1. — P. 148.
208. Schäffer S. et al. Multiple new species: Cryptic diversity in the widespread mite species *Cymbaeremaeus cymba* (Oribatida, Cymbaeremaeidae) / S. Schäffer, M. Kerschbaumer, S. Koblmüller // *Molecular Phylogenetics and Evolution.* — 2019. — Vol. 135. — P. 185–192.



209. Scheffers B.R. et al. The broad footprint of climate change from genes to biomes to people / B.R. Scheffers, L. De Meester, T.C.L. Bridge, A.A. Hoffmann, J.M. Pandolfi, R.T. Corlett, S.H.M. Butchart, P. Pearce-Kelly, K.M. Kovacs, D. Dudgeon, M. Pacifici, C. Rondinini, W.B. Foden, T.G. Martin, C. Mora, D. Bickford, J.E.M. Watson // *Science*. — 2016. — Vol. 354. — P. aaf7671.

210. Scott Harrison J. Evolution, biogeography, and the utility of mitochondrial 16S and COI genes in phylogenetic analysis of the crab genus *Austinixa* (Decapoda: Pinnotheridae) / J. Scott Harrison // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. — 2004. — Vol. 30. — № 3. — P. 743–754.

211. Segelbacher G. et al. New developments in the field of genomic technologies and their relevance to conservation management / G. Segelbacher, M. Bosse, P. Burger, P. Galbusera, J.A. Godoy, P. Helsen, C. Hvilsom, L. Iacolina, A. Kahric, C. Manfrin, M. Nonic, D. Thizy, I. Tsvetkov, N. Veličković, C. Vilà, S.M. Wisely, E. Buzan // *Conserv. Genet.* — 2022. — Vol. 23. — № 2. — P. 217–242.

212. Seric Jelaska L., Symondson W.O.C. Predation on epigeic, endogeic and anecic earthworms by carabids active in spring and autumn / L. Seric Jelaska, W.O.C. Symondson // *Periodicum biologicorum*. — 2016. — Vol. 118. — № 3. — P. 281–289.

213. Sharkey M.J. et al. Minimalist revision and description of 403 new species in 11 subfamilies of Costa Rican braconid parasitoid wasps, including host records for 219 species / M.J. Sharkey, D.H. Janzen, W. Hallwachs, E.G. Chapman, M.A. Smith, T. Dapkey, A. Brown, S. Ratnasingham, S. Naik, R. Manjunath, K. Perez, M. Milton, P. Hebert, S.R. Shaw, R.N. Kittel, M.A. Solis, M.A. Metz, P.Z. Goldstein, J.W. Brown, D.L.J. Quicke, C. van Achterberg, B.V. Brown, J.M. Burns // *ZooKeys*. — 2021. — Vol. 1013. — P. 1–665.

214. Sharma GD, Kevan D. The biology of four species of soil-inhabiting Collembola: Master of Science Thesis / G.D. Sharma, D. Kevan. — McGill University. — 1962.

215. Shekhovtsov S.V. et al. Morphological differences between genetic lineages of the peregrine earthworm *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826) / S.V. Shekhovtsov, S. Ermolov, T. Poluboyarova, M. Kim-Kashmenskaya, Y. Derzhinsky, S. Peltek // *Acta*

Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. — 2021. — Vol. 67. — № 3. — P. 235–246.

216. Shekhovtsov S.V. et al. Transcriptomic analysis confirms differences among nuclear genomes of cryptic earthworm lineages living in sympatry / S.V. Shekhovtsov, N.I. Ershov, G.V. Vasiliev, S.E. Peltek // BMC Evolutionary Biology. — 2019. — Vol. 19. — P. 50.

217. Shekhovtsov S.V. et al. Cryptic diversity within the Nordenskiöld's earthworm, *Eisenia nordenskiöldi subsp. nordenskiöldi* (Lumbricidae, Annelida) / S.V. Shekhovtsov, E.V. Golovanova, S.E. Peltek // European Journal of Soil Biology. — 2013. — Vol. 58. — P. 13–18.

218. Shekhovtsov S.V. et al. Morphotypes and genetic diversity of *Dendrobaena schmidtii* (Lumbricidae, Annelida) / S.V. Shekhovtsov, I.B. Rapoport, T.V. Poluboyarova, A.P. Geraskina, E.V. Golovanova, S.E. Peltek // Vavilovskii Zhurnal Genet Selektzii. — 2020. — Vol. 24. — № 1. — P. 48–54.

219. Siira-Pietikäinen A., Haimi J. Changes in soil fauna 10 years after forest harvestings: Comparison between clear felling and green-tree retention methods / A. Siira-Pietikäinen, J. Haimi // Forest Ecology and Management. — 2009. — Vol. 258. — № 3. — P. 332–338.

220. Smelansky I., Kuznetsova N. Spatial structure of soil-and-litter dwelling microarthropod community on catena in Trans-Volga steppe region / I. Smelansky, N. Kuznetsova // Entomological Review. — 2000. — Vol. 80. — № 3. — P. 320–332.

221. Smolis A., Hurej M. Comparative characterization of Collembola species composition of oil seed rape and winter wheat fields near Wroclaw (Poland) / A. Smolis, M. Hurej // Cercetări Agronomice în Moldova. — 2013. — Vol. 46. — № 4 (156). — P. 65–74.

222. Soto-Adames F.N. Phylogeny of Neotropical *Lepidocyrtus* (Collembola: Entomobryidae): first assessment of patterns of speciation in Puerto Rico and phylogenetic relevance of some subgeneric diagnostic characters / F.N. Soto-Adames // Systematic Entomology. — 2000. — Vol. 25. — P. 485–502.

223. Soto-Adames F.N. Molecular phylogeny of the Puerto Rican *Lepidocyrtus* and *Pseudosinella* (Hexapoda: Collembola), a validation of Yoshii's "color pattern species" / F.N. Soto-Adames // *Mol Phylogenet Evol.* — 2002. — Vol. 25. — № 1. — P. 27–42.

224. Spellerberg I.F. *Monitoring Ecological Change* / I.F. Spellerberg. — Cambridge University Press, 2005. — 350 p.

225. Spurgeon D.J. et al. Ecological drivers influence the distributions of two cryptic lineages in an earthworm morphospecies / D.J. Spurgeon, M. Liebeke, C. Anderson, P. Kille, A. Lawlor, J.G. Bundy, E. Lahive // *Applied Soil Ecology.* — 2016. — Vol. 108. — P. 8–15.

226. Sterzynska M., Kuznetsova N. Comparative analysis of dominant species in springtail communities (Hexapoda: Collembola) of urban greens in Moscow and Warsaw / M. Sterzynska, N. Kuznetsova // *Fragmenta faunistica (Warszawa).* — 1997. — Vol. 40. — P. 15–26.

227. Stevens M.I. et al. Phylogeographic structure suggests multiple glacial refugia in northern Victoria Land for the endemic Antarctic springtail *Desoria klovstadi* (Collembola, Isotomidae) / M.I. Stevens, F. Frati, A. McGaughan, G. Spinsanti, I.D. Hogg // *Zoologica Scripta.* — 2007. — Vol. 36. — P. 201–212.

228. Stevens M.I. et al. Southern Hemisphere Springtails: Could Any Have Survived Glaciation of Antarctica? / M.I. Stevens, P. Greenslade, I.D. Hogg, P. Sunnucks // *Molecular Biology and Evolution.* — 2006. — Vol. 23. — № 5. — P. 874–882.

229. van Straalen N.M., Verhoef H.A. The Development of a Bioindicator System for Soil Acidity Based on Arthropod pH Preferences / N.M. van Straalen, H.A. Verhoef // *Journal of Applied Ecology.* — 1997. — Vol. 34. — № 1. — P. 217–232.

230. Strange R.M., Burr B.M. Intraspecific phylogeography of North American highland fishes: a test of the Pleistocene vicariance hypothesis / R.M. Strange, B.M. Burr // *Evolution.* — 1997. — Vol. 51. — № 3. — P. 885–897.

231. Strecker T. et al. Incorporation of mineral nitrogen into the soil food web as affected by plant community composition / T. Strecker, A. Jesch, D. Bachmann, M. Jüds,

K. Karbstein, J. Ravenek, C. Roscher, A. Weigelt, N. Eisenhauer, S. Scheu // Ecology and Evolution. — 2021. — Vol. 11. — № 9. — P. 4295–4309.

232. Striuchkova A et al. Sympatry of genetic lineages of *Parisotoma notabilis* s. l. (Collembola, Isotomidae) in the East European Plain / A. Striuchkova, I. Malykh, M. Potapov, N.A. Kuznetsova // ZooKeys. — 2022. — Vol. 1137. — P. 1–15.

233. Stronen A.V. et al. The relevance of genetic structure in ecotype designation and conservation management / A.V. Stronen, A.J. Norman, E. Vander Wal, P.C. Paquet // Evolutionary Applications. — 2022. — Vol. 15. — № 2. — P. 185–202.

234. Struck T.H. et al. Finding Evolutionary Processes Hidden in Cryptic Species / T.H. Struck, J.L. Feder, M. Bendiksby, S. Birkeland, J. Cerca, V.I. Gusarov, S. Kistenich, K-H. Larsson, L.H. Liow, M.D. Nowak, B. Stedje, L. Bachmann, D. Dimitrov // Trends Ecol Evol. — 2018. — Vol. 33. — № 3. — P. 153–163.

235. Sun X. et al. Unusually low genetic divergence at COI barcode locus between two species of intertidal *Thalassaphorura* (Collembola: Onychiuridae) / X. Sun, A. Bedos, L. Deharveng // PeerJ. — 2018. — Vol. 6. — P. e5021.

236. Sun X. et al. Delimiting species of *Protaphorura* (Collembola: Onychiuridae): integrative evidence based on morphology, DNA sequences and geography / X. Sun, F. Zhang, Y. Ding, T.W. Davies, Y. Li, D. Wu // Sci Rep. — 2017. — Vol. 7. — № 1. — P. 8261.

237. Taberlet P. et al. Towards next-generation biodiversity assessment using DNA metabarcoding / P. Taberlet, E. Coissac, F. Pompanon, C. Brochmann, E. Willerslev // Molecular Ecology. — 2012. — Vol. 21. — № 8. — P. 2045–2050.

238. Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism / F. Tajima // Genetics. — 1989. — Vol. 123. — № 3. — P. 585–595.

239. Tully T. et al. Functional response: rigorous estimation and sensitivity to genetic variation in prey / T. Tully, P. Cassey, R. Ferriere // OIKOS. — 2005. — Vol. 111. — № 3. — P. 479–487.

240. Tully T., Ferrière R. Reproductive Flexibility: Genetic Variation, Genetic Costs and Long-Term Evolution in a Collembola / T. Tully, R. Ferrière // PLoS ONE. — 2008. — Vol. 3. — № 9. — P. 3013–3020.

241. Tully T., Lambert A. The evolution of postreproductive life span as an insurance against indeterminacy / T. Tully, A. Lambert // Evolution. — 2011. — Vol. 65. — № 10. — P. 3013–3020.

242. Tamura K. et al. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11 / K. Tamura, G. Stecher, S. Kumar // Molecular Biology and Evolution. — 2021. — Vol. 38. — № 7. — P. 3022–3027.

243. Templeton A.R. Nested clade analyses of phylogeographic data: testing hypotheses about gene flow and population history / A.R. Templeton // Mol Ecol. — 1998. — Vol. 7. — № 4. — P. 381–397.

244. Thibaud J.M. Intermue et temperatures lethales chez les Insectes Collemboles Arthropleones. II. Isotomidae, Entomobryidae et Tomoceridae / J.M. Thibaud // Rev Ecol Biol Sol. — 1977. — Vol. 14. — № 1. — P. 45–61.

245. Timmermans M.J.T.N. et al. Genetic structure in *Orchesella cincta* (Collembola): strong subdivision of European populations inferred from mtDNA and AFLP markers / M.J.T.N. Timmermans, J. Ellers, J. Mariën, S.C. Verhoef, E.B. Ferwerda, N.M.V. Straalen // Molecular Ecology. — 2005. — Vol. 14. — № 7. — P. 2017–2024.

246. Tiunov A.V., Kuznetsova N.A. Environmental Activity of Anecic Earthworms (*Lumbricus terrestris* L.) and Spatial Organization of Soil Communities / A.V. Tiunov, N.A. Kuznetsova // Biology Bulletin. — 2000. — Vol. 27. — № 12. — P. 510–518.

247. Torricelli G. et al. High divergence across the whole mitochondrial genome in the “pan-Antarctic” springtail *Friesea grisea*: Evidence for cryptic species? / G. Torricelli, A. Carapelli, P. Convey, F. Nardi, J. Boore, F. Frati. // Gene. — 2009. — Vol. 449. — P. 30–40.

248. Tranvik L. et al. Relative Abundance and Resistance Traits of Two Collembola Species Under Metal Stress / L. Tranvik, G. Bengtsson, S. Rundgren // *Journal of Applied Ecology*. — 1993. — Vol. 30. — № 1. — P. 43–52.

249. Tully T. et al. Two major evolutionary lineages revealed by molecular phylogeny in the parthenogenetic collembola species *Folsomia candida* / T. Tully, C.A. D'Haese, M. Richard, R. Ferrière // *Pedobiologia*. — 2006. — Vol. 50. — № 2. — P. 95–104.

250. Urban M.C. Accelerating extinction risk from climate change / M.C. Urban // *Science*. — 2015. — Vol. 348. — № 6234. — P. 571–573.

251. Vrijenhoek R.C. Factors Affecting Clonal Diversity and Coexistence / R.C. Vrijenhoek // *American Zoologist*. — 1979. — Vol. 19. — № 3. — P. 787–797.

252. Vrijenhoek R.C. Ecological Differentiation Among Clones: The Frozen Niche Variation Model. / R.C. Vrijenhoek // In: *Population Biology and Evolution* / Wöhrmann K, Loeschcke V (eds). — Springer, Berlin, Heidelberg, 1984a. — P. 217–231.

253. Vrijenhoek R.C. The Evolution of Clonal Diversity in *Poeciliopsis* / R.C. Vrijenhoek // In: *Evolutionary Genetics of Fishes* / B.J. Turner (ed). — Boston, MA: Springer US, 1984b. — P. 399–429.

254. Wang J-J. et al. A Rearrangement of the Mitochondrial Genes of Centipedes (Arthropoda, Myriapoda) with a Phylogenetic Analysis / J-J. Wang, Y. Bai, Y. Dong // *Genes*. — 2022. — Vol. 13. — № 10. — P. 1787.

255. Wang Y-Y. et al. The nutritional value of *Spirulina* and utilization research / Y-Y. Wang, B-L. Xu, C-M. Dong, Y-Y. Sun // *Life Research*. — 2023. — Vol. 6. — № 3. — P. 15.

256. Wanner M., Dunger W. Primary immigration and succession of soil organisms on reclaimed opencast coal mining areas in eastern Germany / M. Wanner, W. Dunger // *European Journal of Soil Biology*. — 2002. — Vol. 38. — № 2. — P. 137–143.

257. Waters J.M. et al. Founder takes all: density-dependent processes structure biodiversity / J.M. Waters, C.I. Fraser, G.M. Hewitt // *Trends in Ecology & Evolution*. — 2013. — Vol. 28. — № 2. — P. 78–85.

258. Wesener T. et al. First results of the German Barcode of Life (GBOL) – Myriapoda project: Cryptic lineages in German *Stenotaenia linearis* (Koch, 1835) (Chilopoda, Geophilomorpha) / T. Wesener, K. Voigtländer, P. Decker, J.P. Oeyen, J. Spelda, N. Lindner // *Zookeys*. — 2015. — P. 15–29.
259. Wetherington J.D. et al. The origins and ecological success of unisexual Poeciliopsis: the Frozen Niche-Variation model / J.D. Wetherington, R.A. Schenck, R.C. Vrijenhoek. // In: *Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)* / Snelson F.F. Jr (ed.). — New Jersey: Prentice Hall, Englewood Cliffs, 1989. — C. 259–275.
260. Whiting M.F. Mecoptera is paraphyletic: multiple genes and phylogeny of Mecoptera and Siphonaptera / M.F. Whiting // *Zoologica Scripta*. — 2002. — Vol. 31. — № 1. — P. 93–104.
261. Widenfalk L.A. et al. Small-scale Collembola community composition in a pine forest soil – Overdispersion in functional traits indicates the importance of species interactions / L.A. Widenfalk, A. Malmström, M.P. Berg, J. Bengtsson // *Soil Biology and Biochemistry*. — 2016. — Vol. 103. — P. 52–62.
262. Wiley E.O. The evolutionary species concept reconsidered / E.O. Wiley // *Systematic Zoology*. — 1978. — Vol. 27. — № 1. — P. 17–26.
263. Wilkins J.S. *Review of Species: a history of the idea* / J.S. Wilkins. — University of California Press, Berkeley, 2009. — 303 p.
264. Winkler D. et al. Long-term ecological effects of the red mud disaster in Hungary: Regeneration of red mud flooded areas in a contaminated industrial region / D. Winkler, A. Bidló, B. Bolodár-Varga, Á. Erdő, A. Horváth // *Science of The Total Environment*. — 2018. — Vol. 644. — P. 1292–1303.
265. Winkler D. et al. New Insight into the Systematics of European *Lepidocyrtus* (Collembola: Entomobryidae) Using Molecular and Morphological Data / D. Winkler, E. Mateos, G. Traser, F. Lakatos, V. Tóth // *Insects*. — 2020. — Vol. 11. — P. 302.
266. Xiong Y. et al. Molecular phylogeny of Collembola inferred from ribosomal RNA genes / Y. Xiong, Y. Gao, W. Yin, Y. Luan // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. — 2008. — Vol. 49. — № 3. — P. 728–735.

267. Yang C. et al. Using metabarcoding to ask if easily collected soil and leaf-litter samples can be used as a general biodiversity indicator / C. Yang, X. Wang, J.A. Miller, M. de Blécourt, Y. Ji, C. Yang, R.D. Harrison, D.W. Yu // *Ecological Indicators*. — 2014. — Vol. 46. — P. 379–389.

268. Yoosefi Lafooraki E. et al. Studying the phylogeny of *Parisotoma notabilis* (Collembola: Isotomidae) by mitochondrial gene COI / E. Yoosefi Lafooraki, J. Hajizadeh, M. Shayanmehr, R. Hosseini // *Soil Organisms*. — 2022. — Vol. 96. — № 1. — P. 1–4.

269. Yu D. et al. Molecular phylogeny and trait evolution in an ancient terrestrial arthropod lineage: Systematic revision and implications for ecological divergence (Collembola, Tomocerinae) / D. Yu, L. Deharveng, M. Lukić, Y. Wei, F. Hu, M. Liu // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. — 2021. — Vol. 154. — P. 106995.

270. Zamani A. et al. The future of zoological taxonomy is integrative, not minimalist / A. Zamani, D. Dal Pos, Z.F. Fric, A.B. Orfinger, M.D. Scherz, A.S. Bartoňová, H.F. Gante // *Systematics and Biodiversity*. — 2022. — Vol. 20. — P. 1–14.

271. Zamudio K.R. et al. Molecular systematics of short-horned lizards: biogeography and taxonomy of a widespread species complex / K.R. Zamudio, K.B. Jones, R.H. Ward // *Systematic Biology*. — 1997. — Vol. 46. — № 2. — P. 284–305.

272. Zhang B. Habitat selection, cryptic diversity, phylogeny, and phylogeography of the European *Lepidocyrtus lanuginosus* species group (Collembola: Entomobryidae): Ph.D. Thesis / Bing Zhang. — Göttingen, Georg-August-Universität Göttingen, Fakultät für Biologie und Psychologie (inkl. GAUSS). — 2019.

273. Zhang B. et al. Cryptic species in *Lepidocyrtus lanuginosus* (Collembola: Entomobryidae) are sorted by habitat type / B. Zhang, T-W. Chen, E. Mateos, S. Scheu, I. Schaefer // *Pedobiologia*. — 2018. — Vol. 68. — P. 12–19.

274. Zimdars B., Dunger W. Different methods for the evaluation of species of the genus *Mesaphorura* (Collembola, Tullbergiinae) / B. Zimdars, W. Dunger // *Pedobiologia*. — 2000. — Vol. 44. — P. 240–247.



Приложение 1.

Точки отбора проб и коды GenBank.

	Этикетка	Широта	Долгота	Локация	Биотоп	N	Линия	Код в GenBank COI	Код в GenBank 28S
Восточная Европа	Athens-2022-1	37.9690	23.7417	Афины, Греция	Лесопарк	1	L3	PP235224	PP231846
	Athens-2022-2	37.9685	23.7394	Афины, Греция	Лесопарк	1	L3	PP235225	PP231847
	Balash-2020-1	55.8312	37.9064	Московская обл.	Лесопарк	1	L2		OM714532
	Balash-2021-1	55.8317	37.9674	Московская обл.	Городской газон	1	L1		OM714597
	Balash-2021-6	55.8317	37.9674	Московская обл.	Смешанный лес	7	L2	PP235208 – PP235210	OR892313, OR892315 – OR892320
						1	L4-Hebert		OR892314
	Belarus-2022-1	52.0916	29.2841	Республика Беларусь	Сосновый лес	4	L2	PP235114, PP235116 – PP235118	
	Bitsa-2021-1	55.6021	37.5540	Москва	Городской газон	10	L1		OP643662 - OP643671
						5	L1		OP643672 - OP643676
						2	L2		OP643660, OP643661
	Bitsa-2021-2	55.6024	37.5564	Москва	Лесопарк	4	L4-Hebert		OP643630 - OP643633
						4	L4-Hebert	PP235219	OP643634 - OP643637
	Bitsa-2021-3	55.6022	37.5634	Москва	Широколиственный лес	4	L2	PP235216	OP643651 - OP643654
						4	L2		
	Bitsa-2023-1	55.6024	37.5564	Москва	Лесопарк	1	L1		
2						L2			
Bitsa-2023-2	55.6029	37.5558	Москва	Лесопарк	4	L1			
					10	L4-Hebert			
Bitsa-2023-3	55.6012	37.5562	Москва	Лесопарк	5	L1			

						1	L2		
						9	L4-Hebert		
Bitsa-2023-4	55.6024	37.5564	Москва	Лесопарк		2	L1		
Bitsa-2023-5	55.6029	37.5558	Москва	Лесопарк		5	L1		
						8	L4-Hebert		
Bitsa-2023-6	55.6012	37.5562	Москва	Лесопарк		6	L1		
						1	L2		
						7	L4-Hebert		
Bitsa-2024-1	55.6024	37.5564	Москва	Лесопарк		8	L1		
						1	L2		
Bitsa-2024-2	55.6029	37.5558	Москва	Лесопарк		5	L1		
						4	L4-Hebert		
Bitsa-2024-3	55.6012	37.5562	Москва	Лесопарк		3	L1		
						3	L2		
						3	L4-Hebert		
Crimea-2021-11	44.485	34.101	Крым	Дубово-сосновый горный лес		1	L2	PP235126	
Crimea-2021-16	45.198	33.417	Крым	Тростник и "пырей"		2	L1 L3	PP235115, PP235222	PP231842
Crimea-2021-18	45.122	33.538	Крым	Прибрежная растительность		1	L3	PP235223	
Crimea-2021-2	45.249	35.956	Крым	Тростник у озера		4	L1	PP235127 – PP235130	
Crimea-2021-4	44.508	34.245	Крым	Можжевельново-дубовый лес		4	L-Crimea	PP235131 – PP235134	PP231844, PP231845
Crimea-2021-9	44.485	34.101	Крым	Дубово-сосновый горный лес		2	L1	PP235135, PP235136	

Hovrino-2020-1	55.8736	37.4784	Москва	Лесопарк	6	L1	OP861639 – OP861643	OM728286 - OM728291
Kaliningrad-2022-1	54.9857	20.5519	Калининградская обл.	Еловый лес	1	L4-Hebert	PP235213	
Kaliningrad-2022-3	55.2433	20.9177	Калининградская обл.	Хвойный лес	2	L2	PP235119, PP235212	
Karelia-2022-1	61.7880	34.3501	Карелия	Городской газон	2	L1	PP235145	OR885442–OR885443
					6	L4-Hebert	PP235146	OR885421–OR885425, OR885437
Karelia-2022-2	61.7773	34.3138	Карелия	Лесопарк	5	L2	PP235147	OR885448–OR885451, OR885458
					3	L4-Hebert		OR885426–OR885428
Karelia-2022-3	62.4852	33.6703	Карелия	Сосновый лес	6	L2	PP235148, PP235149	OR885452–OR885457
Karelia-2022-4	61.7738	34.3126	Карелия	Городской газон	4	L1		OR885444–OR885447
					2	L4-Hebert		OR885429, OR885436
Karelia-2022-5	61.7705	34.2972	Карелия	Лесопарк	1	L2		OR885459
					6	L4-Hebert		OR885430–OR885435
Karelia-2022-6	61.9482	30.5692	Карелия	Березовый лес	4	L2	PP235150, PP235151	OR885460, OR885463
					4	L4-Hebert		OR885438–OR885441
Kazan-2022-1	55.8156	49.1095	Татарстан, Казань	Лесопарк	2	L1	PP235152, PP235153	
Kazan-2022-2	55.8165	49.1430	Татарстан, Казань	Городской газон	2	L1	PP235154, PP235155	
Kazan-2022-3	55.7984	49.1497	Татарстан, Казань	Лесопарк	1	L1	PP235156	
Losin-Ostr.2021-1	55.8703	37.7233	Москва	Березовый лес	3	L2		OP643638 - OP643640
					4	L4-Hebert	PP235218	OP643655 - OP643658
Maklino-2021-1	54.9955	36.4572	Калужская обл.	Лесопарк	5	L4-Hebert		OM746090 - OM746094
Malinki-2022-1	55.4610	37.178	Москва	Луг	2	L2		
					5	L4-Hebert		

Mos.obl-2022-5	55.9835	35.6050	Московская обл.	Луг	3	L1		
					5	L2		
					1	L4-Hebert		
NiNo-2022-2	56.3567	43.8286	Нижний Новгород	Лесопарк	4	L1	PP235229 – PP235232	
OrehZuev-2020-2	55.7793	39.2559	Московская обл.	Злаковое поле	3	L1	PP235202 – PP235204	PP231848 – PP231850
OrehZuev-2020-3	55.7787	39.2705	Московская обл.	Смешанный лес	1	L2		OM745895
					3	L4-Hebert		OM746106 - OM746108
Polivanovo-O-2022-1/3	54.4648	38.9081	Рязанская обл.	Поле с озимым ячменем	4	L1		
ProspVernad-2020-1	55.6817	37.5063	Москва	Городской газон	5	L1		OM746101 - OM746105
ProspVernad-2020-2	55.6857	37.5013	Москва	Лесопарк	5	L1		OM746085 - OM746089
ProspVernad-2020-3	55.6860	37.4963	Москва	Лесопарк	3	L1		OM746096 - OM746098
ProspVernad-2020-4	55.6815	37.4999	Москва	Лесопарк	4	L1	OP866972	OM746081 - OM746084
					1	L4-Hebert		OM746095
Ryazan-2022-1	53.8036	39.5619	Рязанская обл.	Дачный участок	3	L4-Hebert	PP235197 – PP235199	
SeloBulat-2021-1	55.5172	37.6774	Московская обл.	Смешанный лес	2	L4-Hebert		OM746099, OM746100
Shakh-2021-1	55.9427	35.5294	Московская обл.	Еловый лес	3	L2		OM778155 - OM778157
Shakh-2021-2	55.9322	35.6193	Московская обл.	Пойменный лес	1	L1		OM778171
					2	L2	OP861657	OM778169, OM778170
					2	L4-Hebert		OM778148, OM778149
Shakh-2021-3	55.9334	35.6225	Московская обл.	Сосновый лес	4	L2	OP861658	OM778164 - OM778167
					1	L4-Hebert		OM778168
	55.9838	35.5949	Московская обл.		3	L2		OM778145 – OM778147

Shakh-2021-5				Смешанный заболоченный лес	1	L4-Hebert		OM778180
Shakh-2021-6	55.9840	35.5973	Московская обл.	Березово-осиновый лес	2	L2		OM778140, OM778141
					4	L4-Hebert	OP861662-OP861664	OM757828 – OM757831
Shakh-2021-8	55.9919	36.2494	Московская обл.	Смешанный лес	1	L2		OM778142,
					3	L4-Hebert		OM778161 - OM778163
Shakh-2021-9	55.9875	37.0493	Московская обл.	Смешанный лес	5	L4-Hebert		OM778135 - OM778139
Staro-2022-1-1/2/3	55.7124	36.1292	Московская обл.	Залежь	7	L1		
					1	L4-Hebert		
Staro-2022-2-1	55.7136	36.1303	Московская обл.	Залежь	2	L1		
Staro-2022-3-1/2/3	55.7124	36.1292	Московская обл.	Залежь	4	L1		
					5	L4-Hebert		
Staro-F-2022-1-2(3)	55.7127	36.1392	Московская обл.	Поле (овес)	8	L1		
S-Russia-2022-12	46.0262	48.1189	Астраханская обл.	Кустарник с тростником	3	L1	PP235160 – PP235162	
S-Russia-2022-13	46.0469	48.0826	Астраханская обл.	Долинный лес	1	L1	PP235163	
UgoZapad-2020-1	55.6597	37.4796	Москва	Городской газон	2	L1		OM778178, OM778179
VDNH-2020-1	55.8162 3	37.6501	Москва	Городской газон	5	L1		OM778173 - OM778177
VDNH-2020-2	55.8135	37.6654	Москва	Лесопарк	1	L1	OP861659	OM778143, OM778144
					2	L2		OM778150 – OM778152
					3	L4-Hebert		OM778181
VDNH-2021-2	55.8162	37.6502	Москва	Городской газон	10	L1		OP643641 - OP643650
	55.8138	37.6678	Москва	Лесопарк	4	L1		OP643626 - OP643629

	VDNH-2021-3					1	L2		OP643659
						4	L4-Hebert		OP643622 - OP643625
	VDNH-2023-2	55.8142	37.6655	Москва	Лесопарк	1	L1		
						3	L2		
						11	L4-Hebert		
	VDNH-2023-3	55.8135	37.6654	Москва	Лесопарк	10	L1		
						1	L2		
						4	L4-Hebert		
	VDNH-2023-4	55.8142	37.6641	Москва	Лесопарк	4	L1		
						5	L4-Hebert		
	VDNH-2023-5	55.8142	37.6655	Москва	Лесопарк	3	L1		
						1	L2		
						6	L4-Hebert		
	VDNH-2023-6	55.8135	37.6654	Москва	Лесопарк	1	L1		
						3	L2		
						5	L4-Hebert		
	VDNH-2024-2	55.8142	37.6655	Москва	Лесопарк	4	L1		
						5	L2		
						6	L4-Hebert		
VDNH-2024-3	55.8135	37.6654	Москва	Лесопарк	3	L1			
					10	L4-Hebert			
Vlad.obl-2022-1	56.2998	39.0018	Владимирская обл.	Смешанный лес	3	L4-Hebert	PP235214, PP235215, PP235217		
					1	L2	PP235211		
Voronezh-2021-1	51.6594	39.2020	Воронеж	Городской газон	3	L4-Hebert	PP235220, PP235221	OM778158 - OM778160	
					2	L1	PP235201	OM778153, OM778154	
Armenia-2016-7(Ef5)	40.1962	44.5202	Армения	Лиственная роща	1	L0	PP235108		
					4	L1	PP235104 – PP235107		
Azerbaijan-2019-10	38.4854	48.6230	Азербайджан	Лиственный лес	2	L-Hyrcañ	PP235109, PP235110	PP231835, PP231836	

Azerbaijan-2019-20	40.8918	48.0694	Азербайджан	Буковый лес	3	L-Hyrcau	PP235111 – PP235113	PP231837, PP231838
Centr.Cauc-2021-3	43.2396	42.4911	Кабардино-Балкария	Напочвенная растительность, 3460 m alt.	4	L-Cheget	PP235120 – PP235123	
Centr.Cauc-2021-6	43.2396	42.491	Кабардино-Балкария	Напочвенная растительность, 3200 m alt.	1	L4-Hebert	PP235125	
					1	L1	PP235124	
Georgia-2019-1(26)	41.8444	46.2850	Грузия	Буковый лес	2	L-Georgia	PP235138, PP235139	PP231843
					2	L1	PP235137, PP235140	
Georgia-2019-3(28)	41.8254	46.2302	Грузия	Посадки кипариса и сосны	1	L-Georgia	PP235141	
					3	L1	PP235142 – PP235144	
Sochi-2022-1	43.3902	39.9978	Краснодарский край	Лесопарк	3	L1	PP235205 – PP235207	
Sochi-2022-4	43.5099	39.8792	Краснодарский край	Прибрежный лес	3	L-Khosta	PP235226 – PP235228	PP231839 – PP231841
S-Russia-2022-2	44.7723	43.1361	Ставропольский край	Пойменный лес	3	L1	PP235157 – PP235159	
S-Russia-2022-22	44.254	46.7230	Дагестан	Кустарник на лугу	3	L1	PP235164 – PP235166	
S-Russia-2022-23	44.0177	46.5841	Дагестан	Лиственный лес	2	L1	PP235167, PP235168	
S-Russia-2022-26	43.823	46.6754	Дагестан	Долинный лес	3	L1	PP235169 – PP235171	
S-Russia-2022-27	43.0284	47.4619	Дагестан	Песчано-ракушечный пляж	2	L1	PP235172 – PP235173	
SW-Russia (AK)2022-2	47.5586	40.1242	Ростовская обл.	Лес	3	L1	PP235174 – PP235176	
SW-Russia (AK)2022-3	47.3937	40.34016	Ростовская обл.	Лес	3	L1	PP235177 – PP235179	

SW-Russia (AK)2022-4	46.1001	41.9230	Ставропольский край	Лес	1	L1	PP235180	
SW-Russia (AK)2022-6	44.7367	37.7575	Краснодарский край	Лес	3	L1	PP235181 – PP235183	
Tsey-2021-5	42.7782	43.8632	Южная Осетия	Смешанный лес	2	L0	PP235184, PP235185	
Tsey-Acer-2021	42.7869	43.8893	Южная Осетия	Кленовый лес	3	L0	PP235186 – PP235188	
Tsey-Fagus-2021	42.7890	43.9064	Южная Осетия	Буковый лес	2	L0	PP235189, PP235190	
W Caucasus-2022-1	44.7761	42.0222	Ставропольский край	Буковый лес	3	L0	PP235191, PP235192	OR886828, OR886829, OR886831
					5	L4-Hebert	PP235193, PP235194	OR886807, OR886808, OR886813, OR886825, OR886826
W Caucasus-2022-2	44.7794	42.0183	Ставропольский край	Буковый лес	1	L0		OR886830
					1	L1		OR886832
					4	L4-Hebert		OR886809–OR886810, OR886819, OR886824
W Caucasus-2022-3	45.0306	41.9186	Ставропольский край	Лесопарк	8	L4-Hebert	PP235195, PP235196	OR886811, OR886817–OR886818, OR886820–OR886823, OR886827
W Caucasus-2022-4	45.0389	41.9111	Ставропольский край	Городской газон	8	L1	PP235200	OR886833–OR886840
W Caucasus-2022-5	45.0356	41.9114	Ставропольский край	Лесопарк	5	L1		OR886841–OR886845
					4	L4-Hebert		OR886812, OR886814–OR886816
W Caucasus-2023-1	45.0395	41.9062	Ставропольский край	Городской газон	7	L1		OR886846–OR886852



Приложение 2.

Наборы данных, использованные в метаанализе. Ссылка на базу [https://figshare.com/articles/dataset/\\_GlobalCollembola\\_-\\_full\\_sample-level\\_database/23851695/2?file=43245048](https://figshare.com/articles/dataset/_GlobalCollembola_-_full_sample-level_database/23851695/2?file=43245048)

Датасет	Авторы	Ссылка
Pinega	Анатолий Бабенко	10.1134/S0013873808020036
Iceland	Анатолий Бабенко	не опубликовано
Krest'yaninova_Moscow boulevard_monitoring	Анна Бокова, Наталия Кузнецова	Krest'yaninova A.I., Kuznetsova, N.A. (1996) Dynamics of collembolan (Hexapoda, Collembola) association in the soil of an urban boulevard. Entomological Review. Т.76, N9, 1220–1230.
Lomovoe forest Collembola	Наталия Кузнецова	doi:10.15468/gerjyl
Spatial distribution of Collembola in mosses and lichens in forest	Наталия Кузнецова	doi:10.15468/jun8pp
Kuznetsova Collembola DGZ	Наталия Кузнецова	doi:10.15468/r2rom4
Kuznetsova Collembola Kolsky	Наталия Кузнецова	doi:10.15468/ykynaw
Smolensk grassland Collembola	Наталия Кузнецова	<a href="https://doi.org/10.15468/3cotsj">DOI10.15468/3cotsj</a>
Kuznetsova Collembola Vozhgora	Наталия Кузнецова	DOI10.15468/ebzeuw
Mordovsky natural reserve Collembola	Наталия Кузнецова	DOI10.15468/mrvyfb
Lietuva_forests	Наталия Кузнецова	Kuznetsova N. A. Classification of collembolan communities in the East-European taiga. Pedobiologia. 2002. V. 46. N 3–4. P. 373-384
Moscow single lime trees_Sacharova avenue	Наталия Кузнецова	Kuznetsova N.A. 1995. Structure of collembolan microcommunities of small isolate areas of urban plantations. Bulletin Entomologique de Pologne, Т. 64, fasc.1-4, p.149-158.
Monitoring Malinky meadow 1991–1997	Наталия Кузнецова	DOI10.15468/fagy0w
Monitoring Malinky spruce 1991–1997	Наталия Кузнецова	DOI10.15468/fagy0w
Kuznetsova Collembola Sivomaskinsky	Наталия Кузнецова	DOI10.15468/msakst
Malinki_monitoring_Alnus flood forest	Наталия Кузнецова	не опубликовано

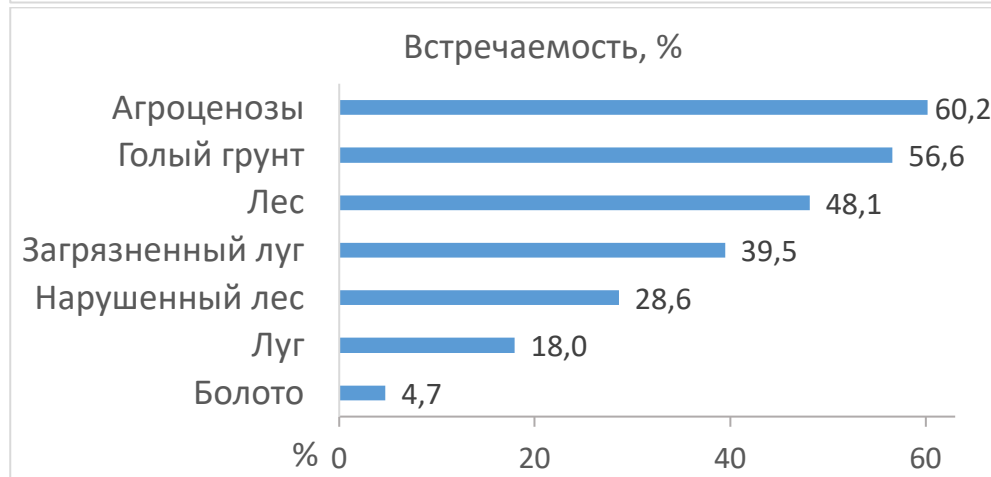
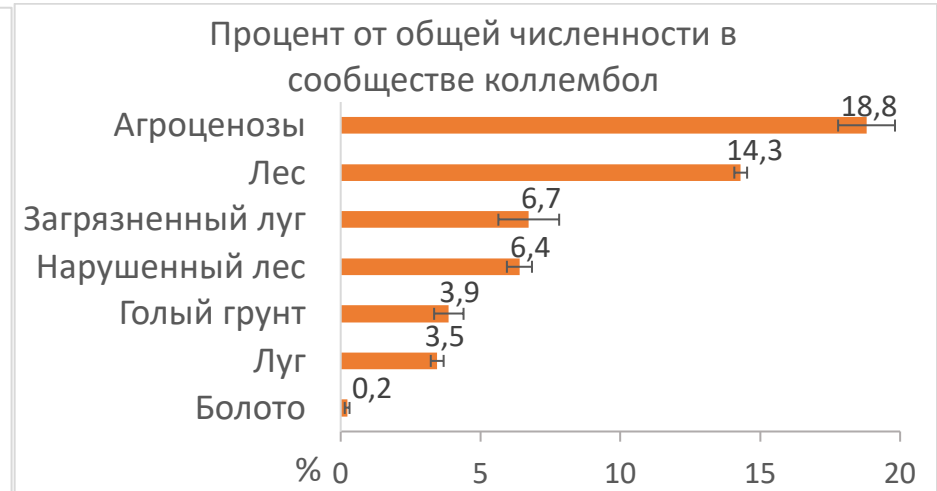
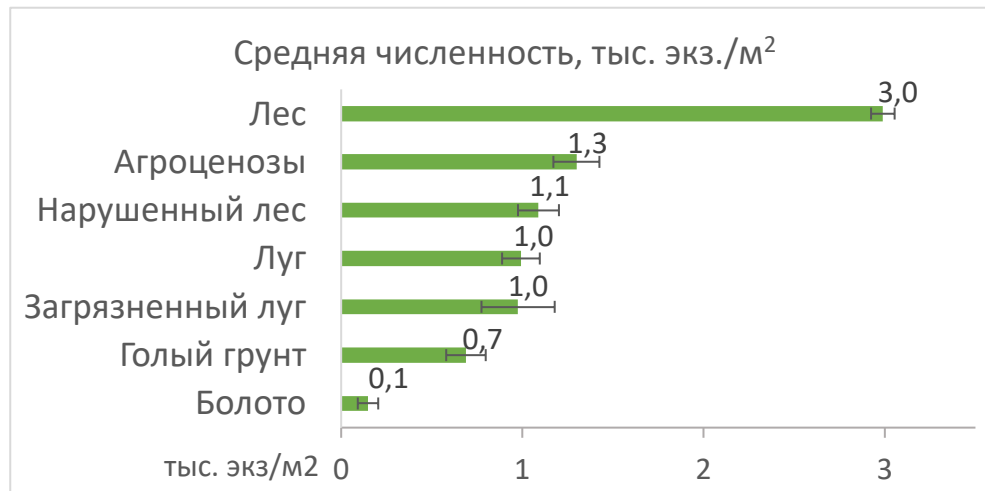
Collembola dynamics in riparian alder forest	Наталья Кузнецова, Анна Бокова	doi:10.15468/uy7fss
Collembola multispatial structure in pine forests	Наталья Кузнецова, Михаил Потапов	DOI10.15468/fxgdlg
Kuznetsova Collembola Ramenie	Наталья Кузнецова, Михаил Потапов	DOI10.15468/jryd8a
Collembola of spruce forests with grasses, Pechora	Наталья Кузнецова, Михаил Потапов	<u>DOI10.15468/k9ncpu</u>
DGZ_Pine_forests	Наталья Кузнецова, Михаил Потапов	doi.org/10.15468/r2rom4
Karelia Collembola fractal sampling	Наталья Кузнецова, Михаил Потапов, Анна Сараева	doi:10.15468/adrjww
RSF_14-14-00894	Руслан Сайфутдинов	doi:10.15298/invertzool.15.1.09
Petrozavodsk_2005	Руслан Сайфутдинов	Saifutdinov R.A., Bespyatikh A.V. Effects of surface fire on springtail community in the middle taiga // Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki, 2013, vol. 155, no. 3, pp. 186–194. (In Russian)
Shveenкова Russia Ostrov steppe	Юлия Шveenкова	doi:10.1134/S0013873810040056
Shveenкова Russia Poperech steppe	Юлия Шveenкова	doi:10.1134/S0013873810040056
Shveenкова Russia Kuncher steppe	Юлия Шveenкова	doi:10.21685/2500–0578-2018-2-4
Empylbiodiv	Benoit Vanhee	unpublished
Morvan Heiniger	Charlène Heiniger	doi:10.1016/j.pedobi.2014.01.006
Fiera 2011_Crops PH	Cristina Fiera	Fiera, C. (2011). Species composition of springtails (Hexapoda: Collembola) from some cultivated soils of Prahova County (Romania). Muzeul Olteniei Craiova, Oltenia, Studii si comunicari, Stiintele Naturii, 27(1), 71–73.
Fiera et al._Romanian vineyards	Cristina Fiera	Fiera, C., Ulrich, W., Popescu, D., Bunea, C. I., Manu, M., Nae, I., ... & Zaller, J. G. (2020). Effects of vineyard inter-row management on the diversity and abundance of plants and surface-dwelling invertebrates in Central Romania. Journal of insect conservation, 24, 175–185.
Winkler Red Mud Project N1	Daniel Winkler	doi:10.1016/j.apsoil.2013.07.006
Winkler Pine Plantation Project	Daniel Winkler	doi:10.2478/v10303-012-0001-8

Agroforestry System Project Winkler et al.	Daniel Winkler	не опубликовано
Kunság Steppe Oak Project Winkler et al.	Daniel Winkler	не опубликовано
Winkler Forest Climate Project	Daniel Winkler	не опубликовано
Winkler Harta Afforestation Project	Daniel Winkler	не опубликовано
Winkler Red Oak Project	Daniel Winkler	не опубликовано
6th Hungarian Biodiversity Day 2010	Daniel Winkler	Winkler D., Traser Gy.N. (2012): Eco-faunistic study on the Collembola fauna in the Vasvár-Nagymákfa area (Western Hungary). <i>Natura Somogyiensis</i> 22: 39–52.
Arbea-Aromaticas	Javier Arbea	Arbea & Martínez Monteagudo. 2006. Los colémbolos (Hexapoda, Collembola) asociados a plantas aromáticas (Labiatae) silvestres y cultivadas de la comarca valenciana de la Serranía. <i>Boletín de la Asociación española de Entomología</i> , 30(1-2): 59-71
Arbea-Monegros	Javier Arbea	doi: 10.14198/MDTRRA1990.12.10
Arbea-Perdiver	Javier Arbea	не опубликовано
Arbea-Micorriza	Javier Arbea, David Moreno	не опубликовано
Collembola Péchelbronn old oil refinery	Jean-François Ponge	doi:10.1016/j.ejsobi.2005.07.001
Collembola Meresbio	Jean-François Ponge	doi:10.1016/j.envpol.2012.04.021
Collembola Morvan	Jean-François Ponge	doi:10.1016/S0038-0717(03)00108-1
Auby	Jean-François Ponge	doi:10.1016/S0929-1393(02)00134-8
Collembola Ardennes 1	Jean-François Ponge	doi:10.1139/cjfr-27-12-2053
Collembola Orleans Prat	Jean-François Ponge	Ponge, J.F., Prat, B., 1982. Les Collemboles, indicateurs du mode d'humification dans les peuplements résineux, feuillus et mélangés: résultats obtenus en forêt d'Orléans. <i>Revue d'Écologie et de Biologie du Sol</i> 19, 237-250.
Auby transect	Jean-François Ponge	не опубликовано
Collembola Orleans Transect	Jean-François Ponge	не опубликовано
snowbeds	Julia Seeber, Erwin Meyer	не опубликовано
Kovac-Hran-1996	Lubomir Kovac	Doi 10.1016/S1164-5563(01)01106-2
Kovac-Raschmanova- Slovak-Karst-2005	Lubomir Kovac, Natalia Raschmanova	doi:10.1016/j.pedobi.2004.07.009
Cuchta-Kovac-High-Tatras-2019	Lubomir Kovac, Peter Cuchta	не опубликовано

FORHOT_GO_Holmstrup	Martin Holmstrup	DOI: 10.1111/1365-2435.13058
VULCAN_Clocaenog_Holmstrup	Martin Holmstrup	<a href="http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.06.023">http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.06.023</a>
VULCAN_Oldebroek_Holmstrup	Martin Holmstrup	<a href="http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.06.023">http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.06.023</a>
Schier Spatial Analysis	Matty P. Berg	<a href="https://doi.org/10.1007/s00442-015-3345-z">https://doi.org/10.1007/s00442-015-3345-z</a>
Pollierer_exploratories	Melanie M. Pollierer, Stefan Scheu	10.1002/ece3.3035
Sterzynska-urban	MiIZ PAN	<a href="https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.06.063">https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.06.063</a>
Raschmanova-Silica-2018	Natalia Raschmanova, Lubomir Kovac	Doi: 10.5038/1827-806X.47.2.2194
Raschmanova-Kovac-Slovak-Karst-2008	Natalia Raschmanova, Lubomir Kovac	doi:10.1016/j.ejsobi.2008.07.005
"Čertovo jezero" Čuchta, Starý, Tajovský	Peter Čuchta	Čuchta, P. & Shrubovych, J., 2015. Soil Collembola communities in montane coniferous forests of the Bohemian Forest. <i>Silva Gabreta</i> , 21: 149–156.
"Plešné jezero" Čuchta, Starý, Tajovský	Peter Čuchta	Čuchta, P. & Shrubovych, J., 2015. Soil Collembola communities in montane coniferous forests of the Bohemian Forest. <i>Silva Gabreta</i> , 21: 149–156.
"Fallen Logs" Čuchta, Pouska, Kaňa	Peter Čuchta	<a href="https://doi.org/10.1007/s10661-019-7363-x">https://doi.org/10.1007/s10661-019-7363-x</a>
"Březník"	Peter Čuchta	не опубликовано
"Mikrokozmy" Čuchta, Starý, Tajovský	Peter Čuchta	не опубликовано
"Tomanova dolina" Čuchta, Starý, Tajovský	Peter Čuchta	не опубликовано
El Regajal	Raúl Ochoa-Hueso, María José Luciañez, Ana Manuela de la Pedrosa	<a href="https://link.springer.com/article/10.1007/s00374-013-0838-y">https://link.springer.com/article/10.1007/s00374-013-0838-y</a>
Arrábida	Raúl Ochoa-Hueso, María José Luciañez, Ana Manuela de la Pedrosa	не опубликовано
Capo Caccia	Raúl Ochoa-Hueso, María José Luciañez, Ana Manuela de la Pedrosa	не опубликовано
GCEF_date	Rui Yin	DOI: 10.1016/j.soilbio.2019.107598
Bokhorst snow experiment	Stef Bokhorst	<a href="http://dx.doi.org/10.1016/j.ejsobi.2013.11.006">http://dx.doi.org/10.1016/j.ejsobi.2013.11.006</a>
AgGrFo2014	Ting-Wen Chen	не опубликовано
Melecis-Jucevica-Monitoring-Mazsalaca	Viesturs Melecis, Edite Jucevica	doi:10.1078/0031-4056-00144   doi:10.1016/j.pedobi.2005.10.006

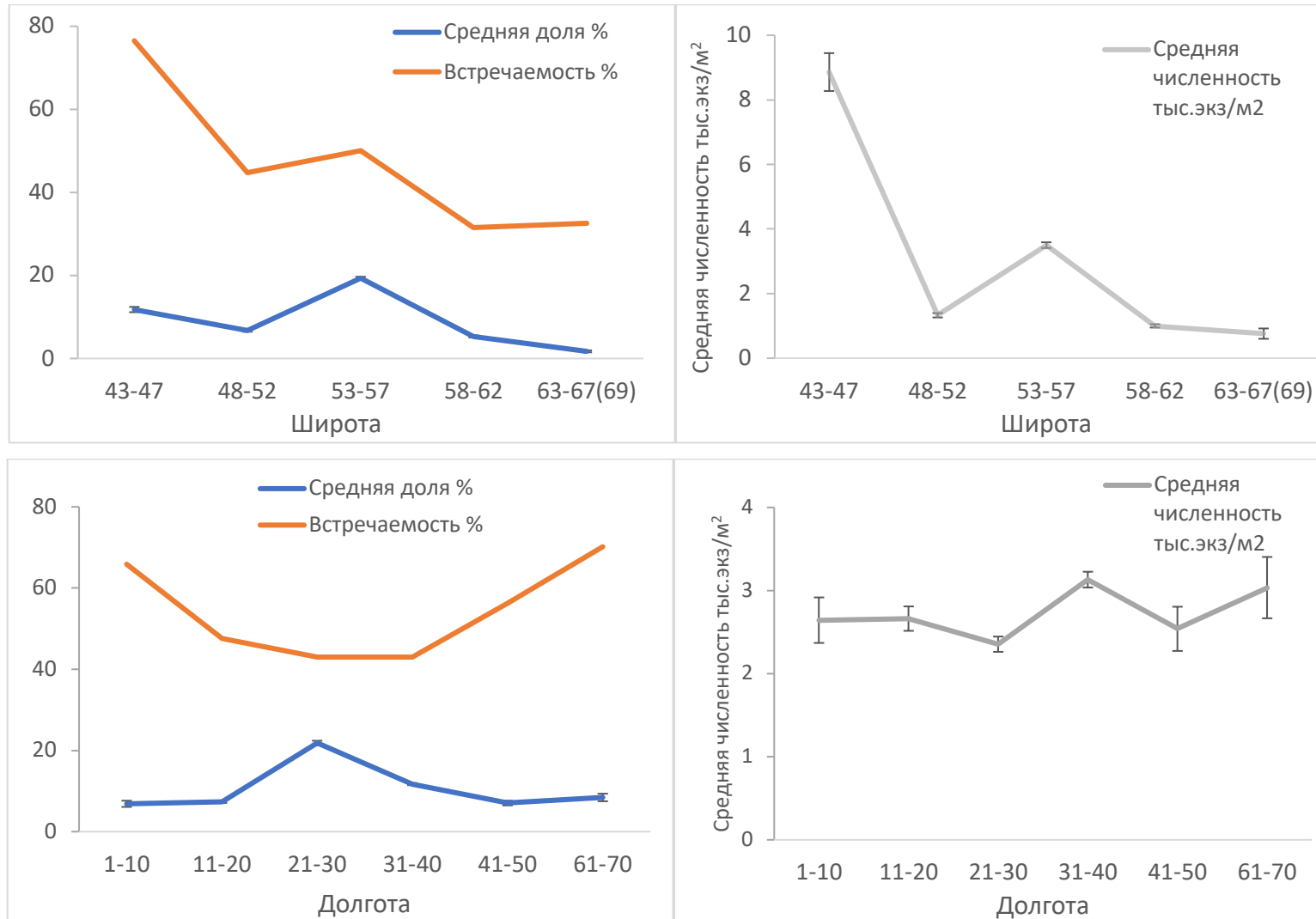
### Приложение 3.

Средняя численность (тыс. экз./м<sup>2</sup>), относительная численность (%) и встречаемость (%) *P. notabilis* s. l. в различных местообитаниях лесной зоны Европы.

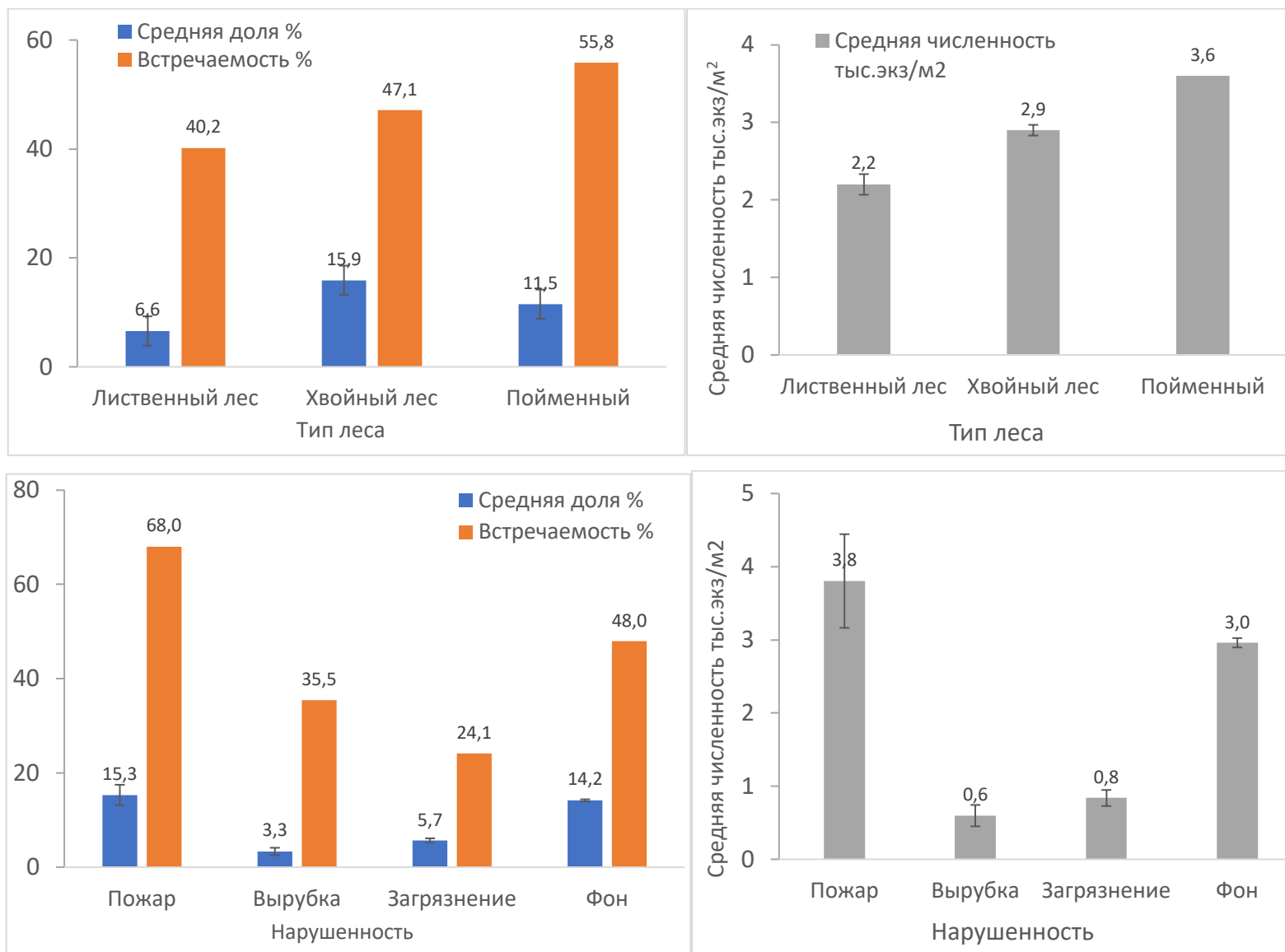


#### Приложение 4.

Географические тренды изменения популяций *P. notabilis* s. l. по широте и долготе.



Распределение *P. notabilis* s. l. по группам лесов и реакция вида на нарушение местообитаний.



Приложение 5.

Местонахождение новых генетических линий *Parisotoma notabilis* sensu lato



L-Нугсан (Азербайджан, Талыш, старый буковый лес с дубом, 670 м над уровнем моря)



L-Crimea (Крым, заповедник на мысе Мартьян, дубовый лес (*Quercus pubescens*) с *Arbutus unedo*, южный склон, 150 м над уровнем моря)





L-Cheget (Кавказ, гора Чегет, северный склон, нивальный горный пояс, 3460 м над уровнем моря)



L-Georgia (Грузия, Лагодехский национальный парк, буковый лес, 540 м над уровнем моря)

## Приложение 6.

### Пространственно-временное распределение линий *P. notabilis* в лесопарках Москвы

