

На правах рукописи

СТРЮЧКОВА

Анастасия Владимировна

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

1.5.15 – «Экология»

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2025

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Московский педагогический государственный университет

Научный руководитель: **Кузнецова Наталия Александровна,**
доктор биологических наук, доцент, профессор
кафедры зоологии и экологии Института
биологии и химии Федерального
государственного бюджетного
образовательного учреждения высшего
образования «Московский педагогический
государственный университет»,

Официальные оппоненты: **Шеховцов Сергей Викторович,**
доктор биологических наук, ведущий научный
сотрудник сектора геногеографии Палеарктики
Федерального государственного бюджетного
научного учреждения «Федеральный
исследовательский центр Институт цитологии и
генетики Сибирского отделения Российской
академии наук».

Макарова Ольга Львовна,
кандидат биологических наук, ведущий
научный сотрудник, заведующий лабораторией
синэкологии, «Федеральное государственное
бюджетное учреждение науки Институт
проблем экологии и эволюции им.
А.Н.Северцова Российской академии наук».

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки «Институт экологии растений и животных Уральского
отделения Российской академии наук», г. Екатеринбург.

Защита состоится 23.09.2025 на заседании диссертационного совета 24.1.109.01
при Федеральном бюджетном учреждении науки Институт проблем экологии
и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу: 119071,
Москва, Ленинский проспект, д. 33, тел./факс +7(495)952-35-84, e-mail:
admin@sev-in.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических
наук Российской академии наук по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский
проспект, д. 33; на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: www.sev-in.ru и на
сайте ВАК Минобрнауки по адресу vak.minobrnauki.gov.ru

Автореферат разослан «_____» 2025 года.

Ученый секретарь диссертационного совета, к.б.н.

Е.А. Кацман

Общая характеристика работы

Актуальность темы исследования и степень ее разработанности.

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. Применение этих методов открыли многочисленные случаи скрытого, криптического, разнообразия и показали недостаточность морфологических признаков для определения видов. 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. На примере представителей различных классов показано, что виды-генералисты могут состоять из специализированных криптических видов (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*). Среди представителей известно немало видов с высокой плотностью популяций, распространенных по всему миру. Коллемболы 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 диких наземных позвоночных, что указывает на важную роль этой группы 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 (под которым мы в данной работе понимаем особенности жизненного цикла). 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 на внутривидовом уровне.

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 парapatрии 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. Мы предположили, что биологический прогресс вида основан не только на географической, но и на экологической дифференцировке его генетических линий. Наше исследование охватило ранее неизученные районы Восточной Европы и Кавказский регион.

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 широкораспространенных 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 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.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения и выводов. Работа изложена на 164 страницах машинописного текста, содержит 12 таблиц, 28 рисунков и 6 приложений. Список литературы включает 281 наименование, в том числе 242 на иностранных языках.

Личный вклад соискателя. Диссертационная работа является результатом исследований, проведенных в Институте биологии и химии МПГУ с 2020 по 2024 гг. Автор принимал участие во всех этапах работы, от сбора данных до публикации статей. Половина почвенных проб была собрана соискателем, остальное – коллегами и волонтерами-сборщиками. Молекулярно-генетический анализ был частично выполнен М.Д. Антиповой и Д.А. Семеновой, сам автор генотипировал больше половины особей и полностью провел весь биоинформатический анализ. Часть лабораторных экспериментов была выполнена студентами кафедры зоологии и экологии ИБХ МПГУ при непосредственном участии автора. Математический анализ, визуализация результатов и депонирование данных в GenBank и GBIF проведены диссертантом лично. Автором написан текст диссертации по согласованному с научным руководителем плану.

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., Кренице 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 парсера, Паниной К. С. и Шарикову А. В. за помощь со скриптами R.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (РНФ), грант № 22-24-00984.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе приведён краткий анализ литературных сведений по теме. Первый раздел посвящен проблеме соотношения традиционного морфологического вида с генетическим разнообразием. Рассмотрены этапы внедрения молекулярно-генетических методов в изучение почвенных животных, возникшая проблема криптических видов в почвенной зоологии и партеногенетические виды в экологическом аспекте. Второй раздел посвящен экологической специализации генетических линий, а именно природе экотипов и проблеме использования термина применительно к почвенным животным; приведены примеры использования экотипов в экологическом мониторинге. В третьем разделе дана подробная характеристика модельного объекта.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Районы исследования и местообитания. Исследование проводили на Восточно-Европейской равнине, Крымском полуострове и в Кавказском регионе. Сборами 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. Для выявления связи генетических линий с экологическими параметрами среды сборы охватывали разнообразные 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. В Крыму и на Кавказе сборы проводили также в иных доступных местообитаниях: прибрежный травостой, кустарники, участки в альпийском и нивальном поясе гор. В ряде районов (Карелия, Московская область, Ставропольский край) материал собирали не только в лесных, но и в городских зеленых насаждениях (лесопарки и газоны). В некоторых районах сборы проводили только в городских зеленых насаждениях (Нижний Новгород, Воронеж, Казань). В Московском регионе в том числе брали пробы на суходольных лугах, в различных залежах и агроценозах.

Сбор материала. Основным методом сбора коллембол является эклекторная выгонка из почвенных образцов. Во всех случаях отбирали смешанные пробы объемом 1-2 л, захватывая по возможности органический горизонт и верхнюю часть органоминерального слоя. Количество проб из местообитания и схема отбора повторностей зависели от задачи. Для выяснения разнообразия линий в исследованных районах брали по одной смешанной пробе в каждом из изученных местообитаний. Изучение генетической структуры популяций различных местообитаний проводили в трех природных зонах (бореальные леса, смешанные леса, зона степей), в каждой из которых выбрали по два набора местообитаний: газоны – лесопарки – естественные леса.

Дополнительно в центре Восточно-Европейской равнины сборы проводили в местообитаниях открытого типа в связи с агроценозами: косимые луга – залежи – поля. Из каждого местообитания проанализирована одна смешанная проба. Пространственно-временные изменения генетической структуры популяции изучали в течение двух лет 2023–2024 на территории двух лесопарков Москвы в неблагоприятный период (март-апрель) и благоприятный (октябрь). В каждом лесопарке выбирали по три локальных участка размером примерно 1 м² на расстоянии около 100 м друг от друга. Их положение строго фиксировали. С каждого участка брали одну смешанную пробу. 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 (леса) и антропогенно нарушенных (газоны) мест обитания. В каждой локации отбирали смешанную пробу подстилки и/или дернины и верхнего слоя почвы объемом 5 л. Пробы хранились в лаборатории, где поддерживали оптимальную увлажненность субстрата.

Камеральная обработка. Коллембол извлекали из образцов подстилки и почвы стандартным методом с использованием воронок Тулгрена. Для генетического и морфологического анализа материал экстрагировали в 96% спирт в среднем в течение недели. Для лабораторных экспериментов коллембол гнали поэтапно на воду из небольших порций субстрата в течение суток. Модельный вид отбирали под бинокулярным микроскопом. Для видовой идентификации использовали ключи (Potapov 2001; Fjellberg 2007).

Оценка численности популяций и роли в сообществах коллембол *P. notabilis* посредством метаанализа. Для оценки численности, встречаемости и доли модельного вида в сообществах коллембол лесной зоны Европы провели метаанализ 14868 образцов из глобальной пространственно-точной базы о сообществах коллембол #GlobalCollembola (Potapov et al. 2024). Использовали стандартизированные и прошедшие экспертную оценку данные. Все расчеты проводили на уровне отдельных проб (пробы по слоям объединяли). Численность пересчитывали на 1 м². Относительное обилие оценивали в %% от общей численности коллембол в пробах. Встречаемость рассчитывали в %% от общего числа проб. Средние значения этих трех показателей и их стандартную ошибку (M±SE) рассчитывали для различных биотопов (табл. 1). Более подробный анализ провели для лесов, в том числе нарушенных. Данные рассчитывали для наборов проб: 1) все данные, 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), 4) по группам лесов (хвойные, лиственные, пойменные), 4) по нарушенности (фон, загрязнение, пожар, вырубка).

Вид многочислен в лесах, агроценозах и на лугах, относительно хорошо выдерживает антропогенную нагрузку. Доминирует в агроценозах и лесах, субдоминант в нарушенных

Таблица 1. Местообитания и количество проб.

Местообитание	N проб
Леса	10461
Луга	2160
Нарушенные леса	1129
Агроценозы	492
Болота	232
Нарушенные луга	147
Голый грунт	129
Всего	14750

местообитаниях. Встречается в каждой 2–3 пробе, за исключением лугов и болот. Является наиболее широко встречаемым видом в сельском хозяйстве. Более подробный анализ лесов показал, что вид доминирует в южной части лесного пояса и в горных лесах. В степной зоне и северотаежных лесах остается субдоминантом в большинстве сообществ.

Лабораторные эксперименты. Для исследования биологических свойств трех легкодоступных и различных по предпочтительным местообитаниям генетических линий их разводили в лаборатории с последующим тестированием. Содержали коллембол в стеклянных флаконах со смесью медицинского гипса и активированного угля 9:1 при влажности 100% и средней температуре 17°C. Для экспериментов в качестве корма использовали суспензию промышленных синезеленых водорослей рода *Arthrospira* (спирулина), для культивирования - пекарские дрожжи. 1) Оценка выживаемости и скорости созревания яиц. Наблюдения за рассажеными по одиночке 74 особями из природных (леса) и нарушенных (газоны) местообитаний Москвы и области. 2) Разведение культур. Монокультура особей с газона (из одной особи L1) и группы особей из леса для последующих экспериментов. 3) Эксперименты на выживаемость при загрязнении корма. К спирулине добавляли Cu^{2+} 5 мг/г и 50 мг/г, Pb^{2+} 5 мг/г. 4) Температурные эксперименты проводили при 28–30°C и 1°C. Всех умерших особей сохраняли в 96% спирту для дальнейшего генотипирования.

Генотипирование. Выделение ДНК и амплификация осуществлялись с помощью набора для выделения ДНК и постановки ПЦР Phire tissue direct PCR master mix от Thermo Scientific (США) в соответствии с протоколом производителя. 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). ПЦР-продукты очищали с помощью смеси ферментов экзонуклеазы I (Exo I) и рекомбинантной щелочной фосфатазы (rSAP) согласно протоколу очистки перед секвенированием (Thermo Scientific, США). Секвенирование по Сэнгеру проводили в научно-производственной компании Синтол.

Биоинформатический анализ молекулярных данных проводили онлайн (CIPRES, ABGD, bPTP server) и с помощью программ: Chromas Lite (версия 2.6.6), BioEdit (версия 7.2), MEGA-11 (версия 11), DnaSP (версия 6), PopART (версия 1.7), FigTree (версия 1.4.4). Для визуализации распространения генетических линий применяли программу QGIS (версия 3.30.0). Последовательности депонировали в базу GenBank, данные по встречаемости – в GBIF. Для исследования ареалов генетических линий проведен метаанализ депонированных в GenBank последовательностей разных авторов. Для этого с помощью специально разработанного парсера (программа для сбора и систематизации информации) произвели экспорт необходимых данных для каждой последовательности из GenBank в единую таблицу.

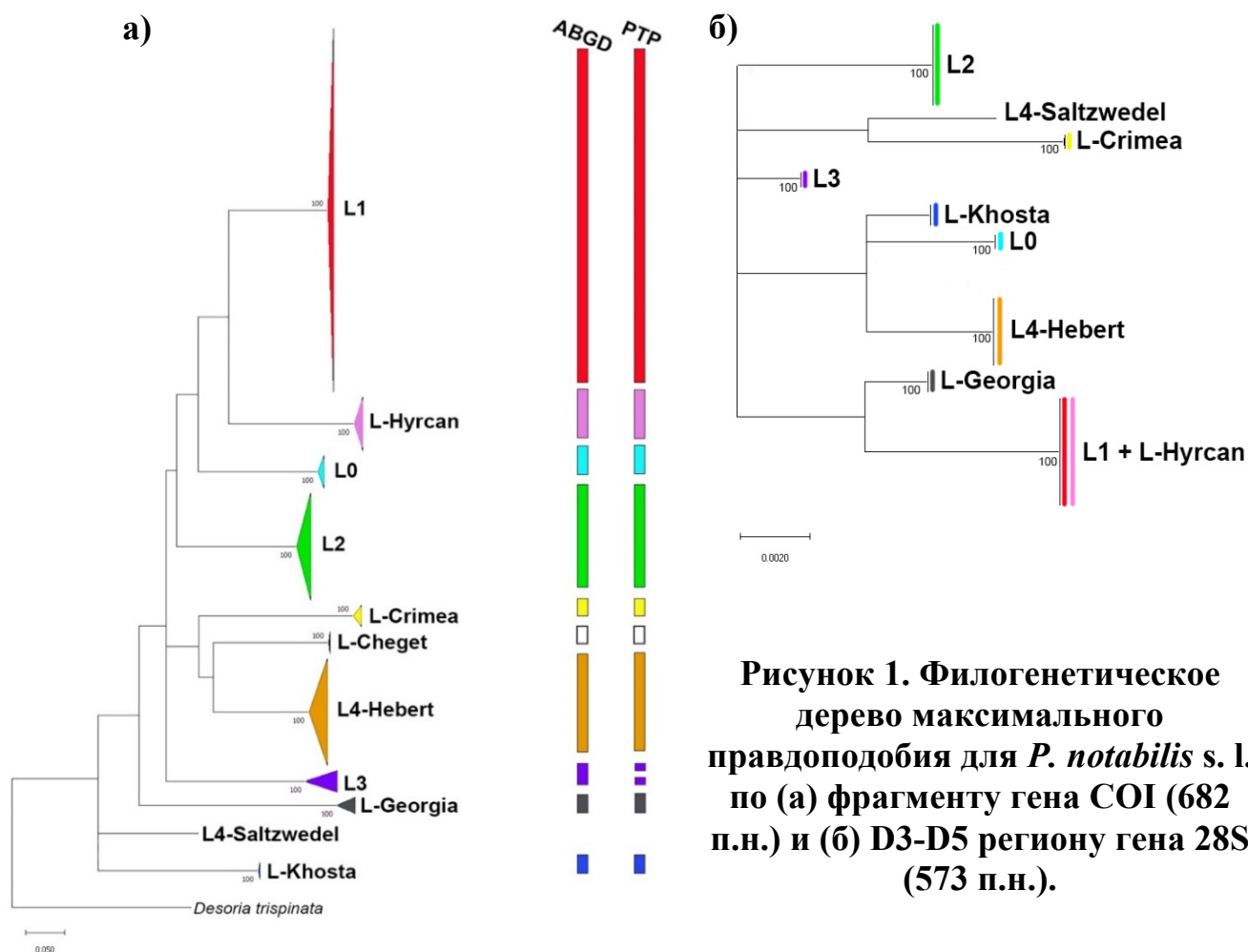
Математическая обработка результатов была проведена с

использованием программы RStudio (версия 4.2.1.) (точный критерий Фишера и анализ избыточности) и программы GraphPad Prism (версия 10.2.3) (t-критерий независимых выборок, оценка Каплана-Майера, логранговый критерий).

ГЛАВА 3. РАЗНООБРАЗИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ МОДЕЛЬНОГО ВИДА

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. Нами были впервые обнаружены 4 новые генетические линии: L-Crimea, L-Cheget, L-Georgia и L-Khosta. Средние межлинейные K2P дистанции по гену COI варьируют в пределах 15.77–23.35%, р-дистанции – 14.18–19.82%, то есть достигают уровня межвидовых.

На филогенетическом дереве по фрагменту гена COI, построенном методом максимального правдоподобия, каждая из линий была выделена в отдельную кладу (рис. 1а), что подтверждают анализ автоматического обнаружения пробелов в штрих-коде (ABGD) и многоуровневый анализ процессов дерева Пуассона (PTP). 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-Нугсан вошла в состав линии L1 (рис. 1б). В остальном деревья по двум генам согласуются.



**Рисунок 1. Филогенетическое
дерево максимального
правдоподобия для *P. notabilis* s. l.
по (а) фрагменту гена COI (682
п.н.) и (б) D3-D5 региону гена 28S
(573 п.н.).**

ГЛАВА 4. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ

Встречаемость линий. Выяснено распространение генетических линий *P. notabilis* на территории Восточной Европы и Кавказского региона (рис. 2, 3). Наиболее распространенной линией оказалась L1. Обнаружена на равнине от самого севера до южных территорий, повсеместно встречается в Кавказском регионе. Линия L2 распространена в центральной и северной части Восточной Европы. Линия L4-Hebert отмечена в лесной зоне Восточной Европы, а также в предгорьях Кавказа и на северном макросклоне Главного Кавказского хребта.

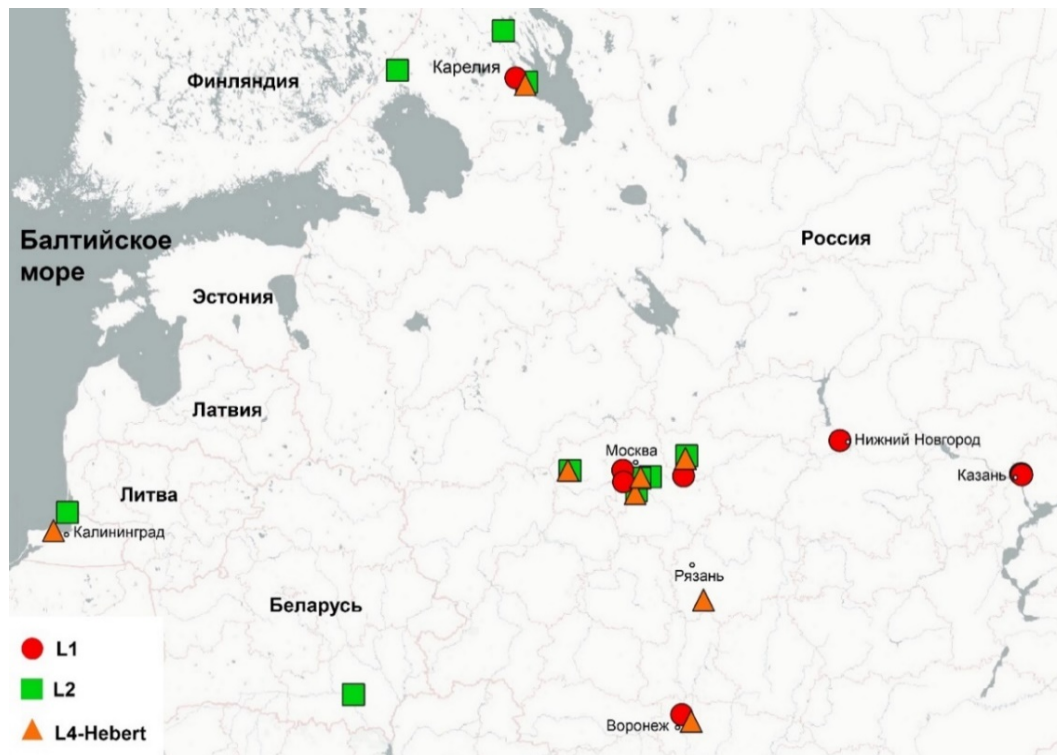


Рисунок 2. Распространение генетических линий *P. notabilis* в Восточной Европе.

В Крыму и в Кавказском регионе обнаружены ранее известные линии (L0, L1, L2, L3, L4-Hebert и L-Hurgan), а также новые линии (L-Crimea, L-Cheget, L-Georgia и L-Khosta) (рис. 3). Линия L0 распространена в Кавказском регионе на северном макросклоне Главного Кавказского хребта, в Закавказье и в предгорьях Кавказа. Линия L3 зарегистрирована на Черноморском побережье Крыма. Линия L-Hurgan обнаружена в Кавказском регионе в центральной и южной частях Азербайджана. Новые линии, обнаруженные в Крыму и на Кавказе, встречаются локально. Новая линия (обозначенная как L-Crimea) обнаружена в Южном Крыму в Ялтинском горнолесном природном заповеднике на мысе Мартыян (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 тиссо-самшитовой роще.

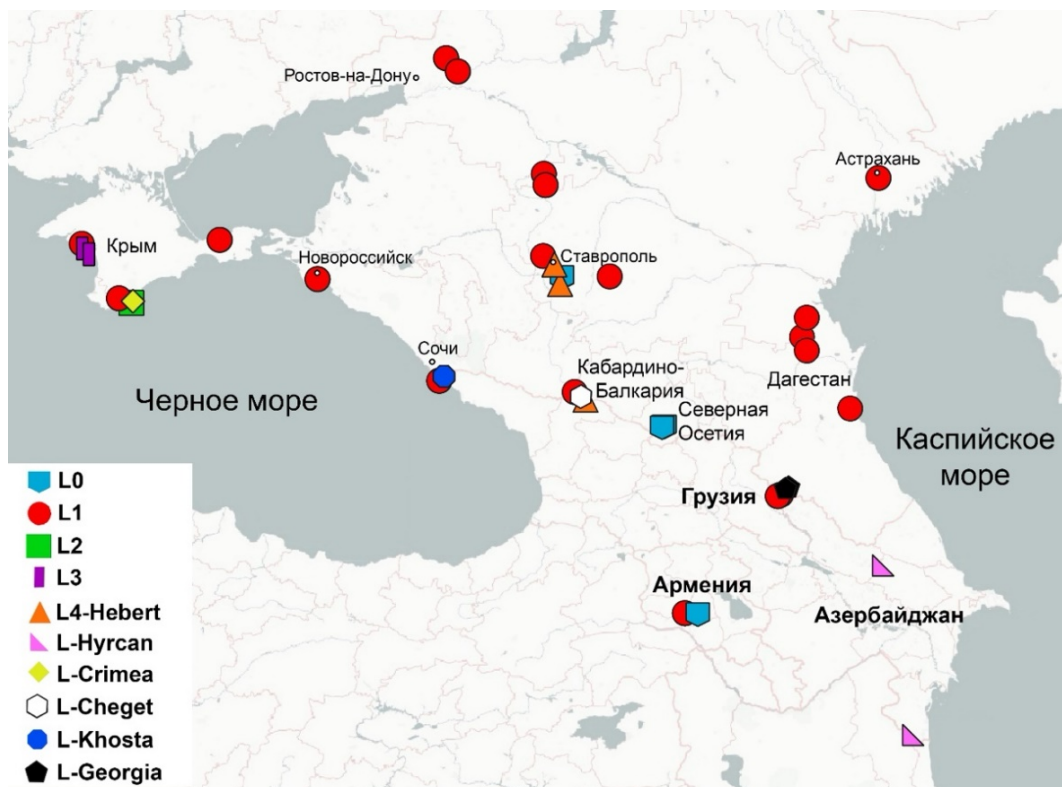


Рисунок 3. Распространение генетических линий *P. notabilis* на Кавказе.

Метаанализ данных базы GenBank по фрагменту гена COI с учетом всех имеющихся в ней данных по виду позволил установить принадлежность нуклеотидных последовательностей к той или иной генетической линии *P. notabilis* и их распространение. В результате в Северной Америке (Канада) обнаружено множество находок линий L1 и L2; экземпляры линии L4-Hebert редки, L0 – единичны.

Парапатрия vs симпатрия линий. До начала наших исследований считалось, что генетические линии имеют преимущественно парапатрическое (географически раздельное) распространение (Porco et al. 2012b; Saltzwedel et al. 2017). Мы обнаружили, что симпатрия распространена довольно повсеместно в Восточной Европе и на Кавказе. Выявлены многочисленные случаи симпатрии линий на уровне проб. В Северной Америке (анализ базы GenBank) также повсеместно распространена симпатрия.

Генетическое разнообразие внутри линий. Генетические дистанции между линиями *P. notabilis* достигают межвидовых. Каждая линия является, по сути, гаплогруппой, для которой можно построить свою сеть гаплотипов. Для построения таких сетей были выбраны три наиболее распространенные в Европе линии – L0, L1 и L2 и распространенная в Восточной Европе L4-Hebert. Для линий L0, L1 и L2 в дополнение к полученным оригинальным данным в анализ включали все последовательности, доступные в базе GenBank. Общее число последовательностей для линии L0 – 50 (615 п.н.), L1 – 239 (602 п.н.), для линии L2 – 95 (583 п.н.), для L4-Hebert – 20 (608 п.н.). Получено, что линии различны по структуре сетей гаплотипов: L0, L2 и L4-Hebert имеют разветвленную структуру (рис. 4, 5), а линия L1 – «звездчатую» (рис. 6).

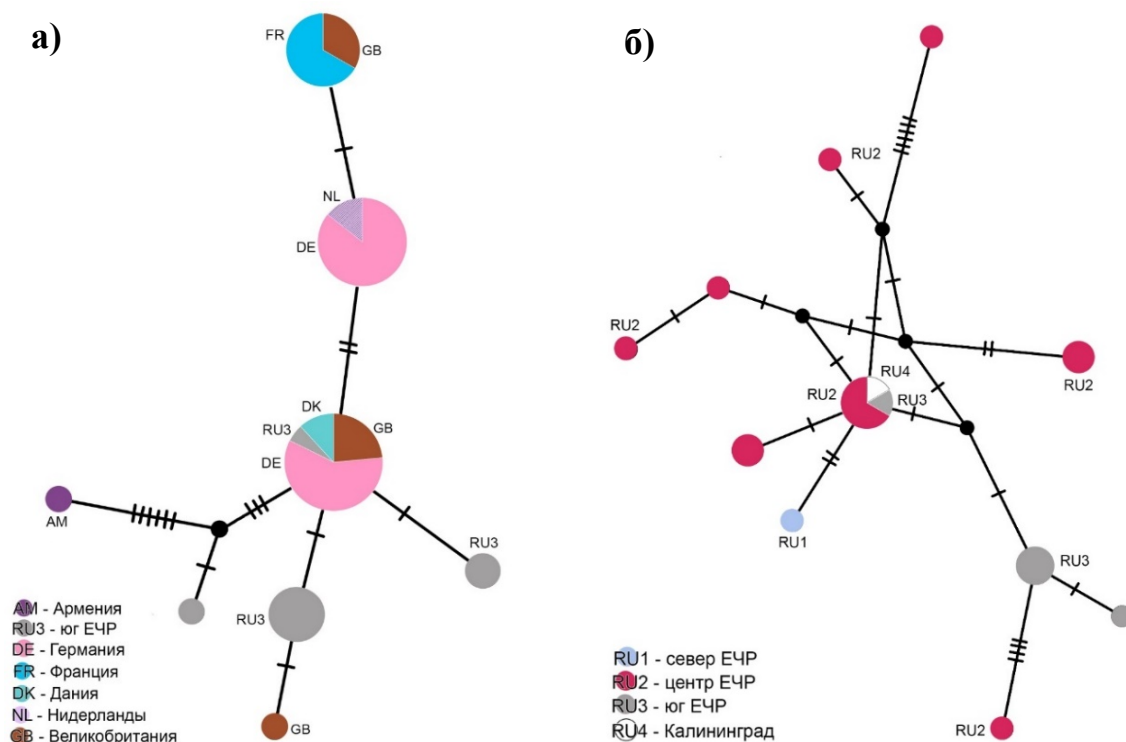


Рисунок 4. Сети гаплотипов по гену COI а) линии L0 по 50 последовательностям из 7 районов Европы, б) линии L4-Hebert по 20 последовательностям из 4 районов европейской части России.

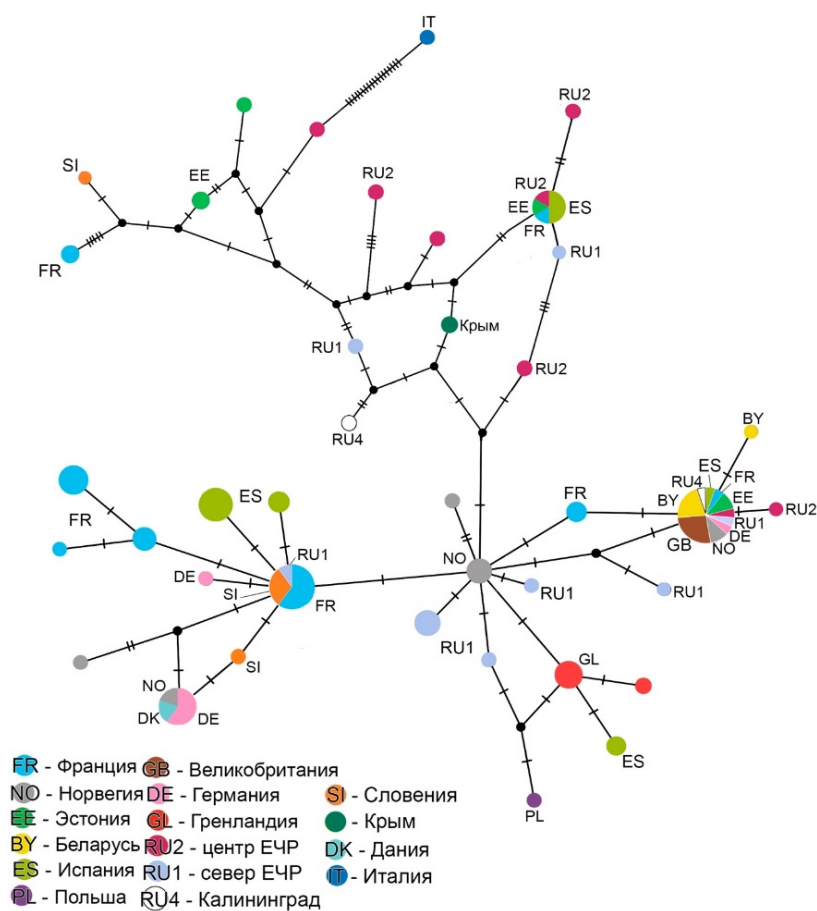


Рисунок 5. Сеть гаплотипов линии L2 по 95 последовательностям гена COI из 16 районов Европы.

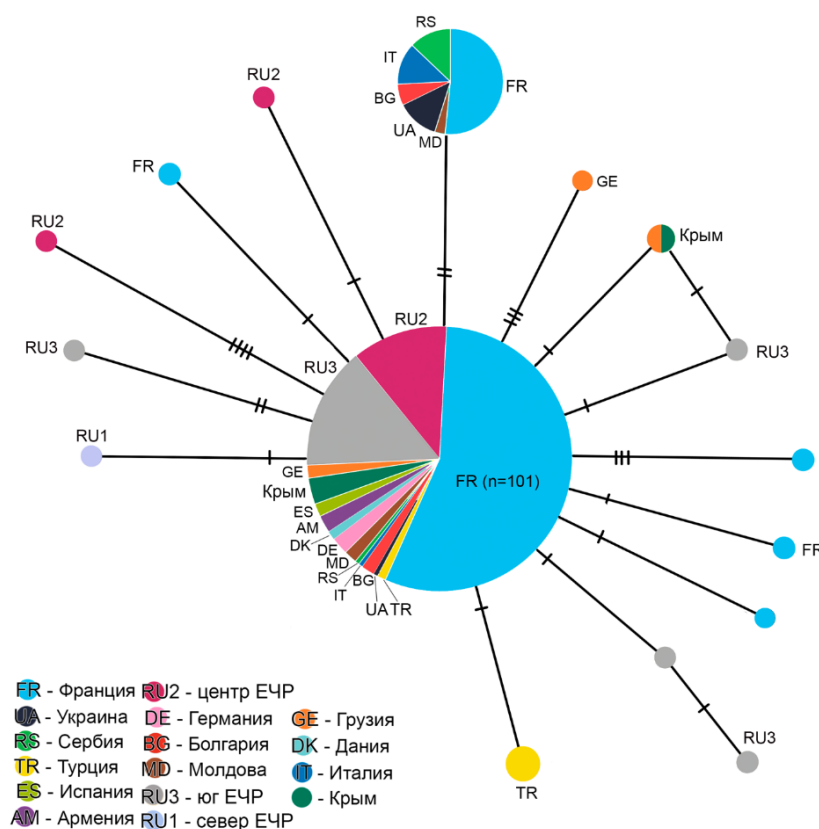


Рисунок 6. Сеть гаплотипов линии L1 по 239 последовательностям гена COI из 16 районов Европы.

Несмотря на меньшую изученность, по сравнению с линией L1 (95 против 239 последовательностей), для линии L2 обнаружено более высокое генетическое разнообразие. Для Восточной Европы мы показали, что линии L0, L2 и L4-Hebert предпочитают ненарушенные местообитания, тогда как линия L1 занимает нарушенные местообитания. Один из 16 гаплотипов линии L1 оказался более успешным в освоении антропогенных местообитаний. Можно предположить, что эта успешность связана с г-отбором и рудеральностью этой генетической линии.

ГЛАВА 5. БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИНИЙ

Местообитания линий.

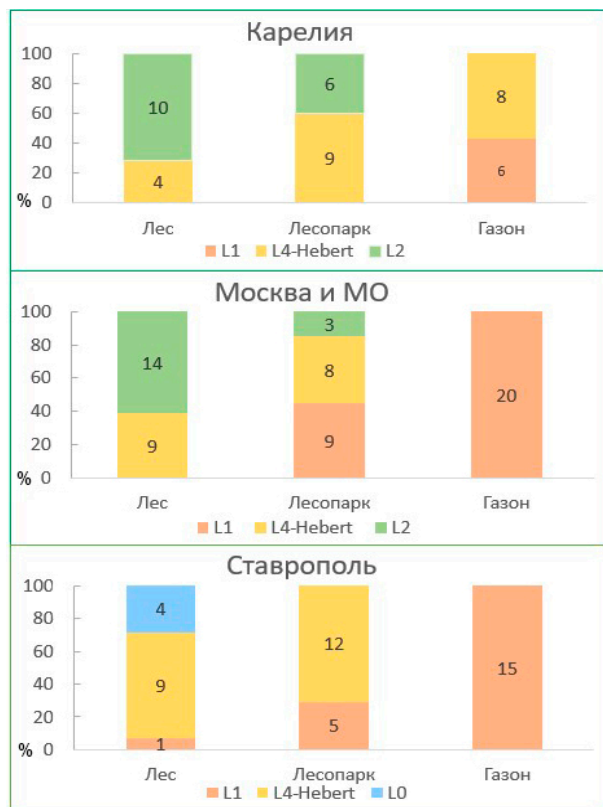
Мы впервые применили «экологический» подход к сбору генетического материала *P. notabilis*. Учеты провели в разнообразных местообитаниях (табл. 2). Неожиданная находка *P. notabilis* в нивальном поясе гор позволяет предположить наличие адаптаций новой линии L-Cheget к низкой температуре.

Таблица 2. Встречаемость генетических линий в различных биотопах.

Биотоп	Генетические линии
Леса	L0, L2, L4-Hebert, L-Hyrcan, 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

Состав генетических линий в градиенте нарушенности. Мы обнаружили, что в каждом регионе зонального градиента различные по нарушенности местообитания, как правило, различались по составу генетических линий (рис. 7).

а) Градиент урбанизации



б) Градиент распахки земель

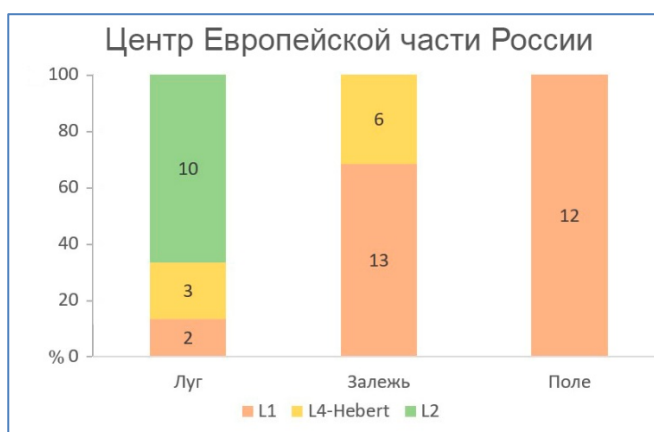


Рисунок 7. Распределение генетических линий в различных по нарушенности местообитаниях (а) в градиенте урбанизации, (б) в градиенте распахки земель.

Так, в нарушенных местообитаниях преобладает линия L1. В лесах и на лугах – L2, которая к югу сменяется линией L0. В слабонарушенных местообитаниях могут встречаться совместно три линии. Анализ избыточности (RDA) показал, что встречаемость линии L1 существенно отличается от остальных, достоверно коррелируя с фактором «газон» (рис. 8).

Использование генетических линий *P. notabilis* в биологическом мониторинге.

Хорошо выраженная биотопическая приуроченность в сочетании с данными лабораторных опытов, показавших различия в биологии и экофизиологии линий, 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). Биоиндикация состояния среды возможна не только на уровне сообществ и отдельных чувствительных видов, но и на внутривидовом уровне. *P. notabilis* повсеместно встречается и легко отличим внешне от других видов коллембол. Анализ генетических линий по 28S не представляет сложностей и доступен неспециалистам. Интенсивность нарушения можно оценить по доле линии L1 в выборке: чем она выше, тем сильнее нарушение. По мере снижения нагрузки сокращается доля L1, и появляются линии

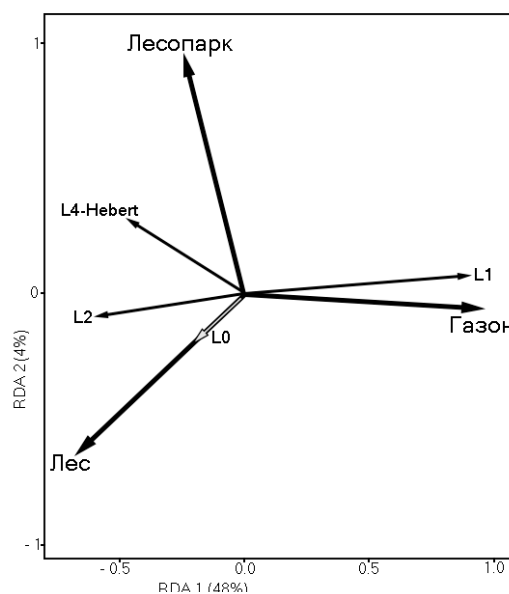


Рисунок 8. Сравнение генетического состава популяций *P. notabilis* в лесах, лесопарках и на газонах.

L4-Hebert и затем L2 (L0 на Кавказе). Таким образом, в экологическом мониторинге диагностическое значение будет иметь тенденция к росту или сокращению встречаемости рудеральной линии L1, что можно интерпретировать как один из показателей изменения состояния деструкционного блока почвенного яруса экосистемы.

ГЛАВА 6. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ

Есть местообитания (например, лесопарки), где три линии встречаются совместно. Как они сосуществуют? Мы проверяли пространственно-временную дифференциацию линий в пределах одного местообитания. Для выяснения пространственной дифференциации сравнивали состав генетических линий по трем участкам на расстоянии 100 м друг от друга в каждом лесопарке (рис. 9). На участках площадью до 1 м² практически всегда мы обнаруживали смесь линий. Таким образом, если агрегации линий и существуют, они занимают значительно меньшую площадь. Сезонная вариабельность для линий *P. notabilis* не подтвердилась, по крайней мере, в течение полутора лет наблюдений (рис. 10).

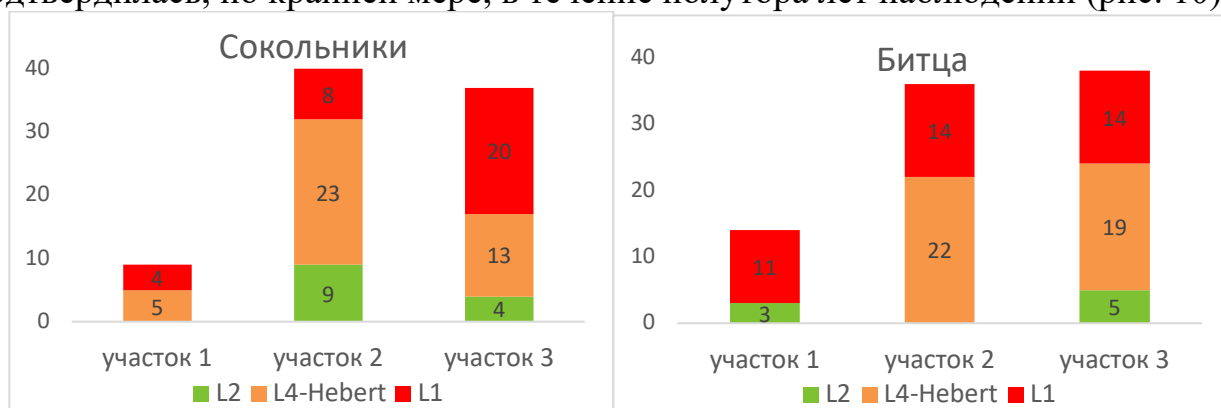


Рисунок 9. Состав генетических линий *P. notabilis* в парке Сокольники и Битца в различных локальных участках. Представлены суммированные данные по трем сезонам. На столбцах указано количество особей.

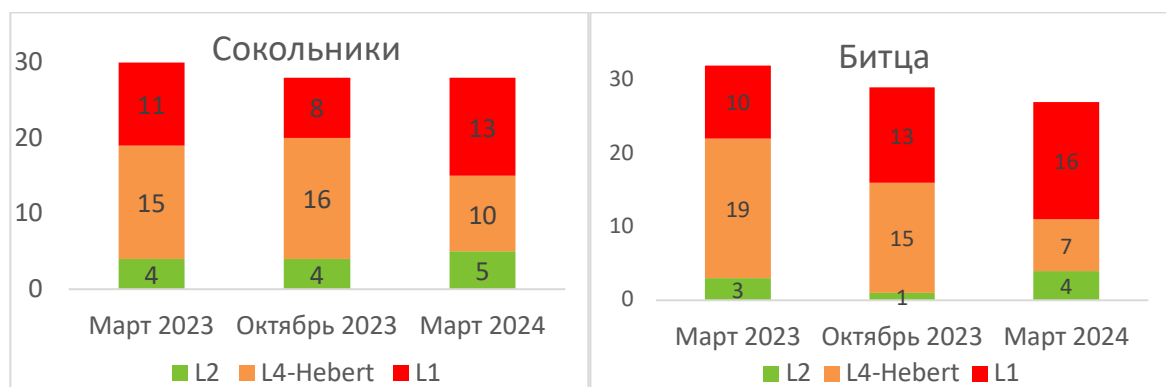


Рисунок 10. Состав генетических линий *P. notabilis* в парке Сокольники и Битца в разные сезоны. Представлены суммированные данные по трем участкам. На столбцах указано количество особей.

В то же время распределение по участкам площадью 1 м² 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 наблюдения за особями из природы показали, что в индивидуальных камерах при благоприятных условиях в культуре значительно лучше выживают особи из нарушенных местообитаний, чем особи из ненарушенных (рис. 11).

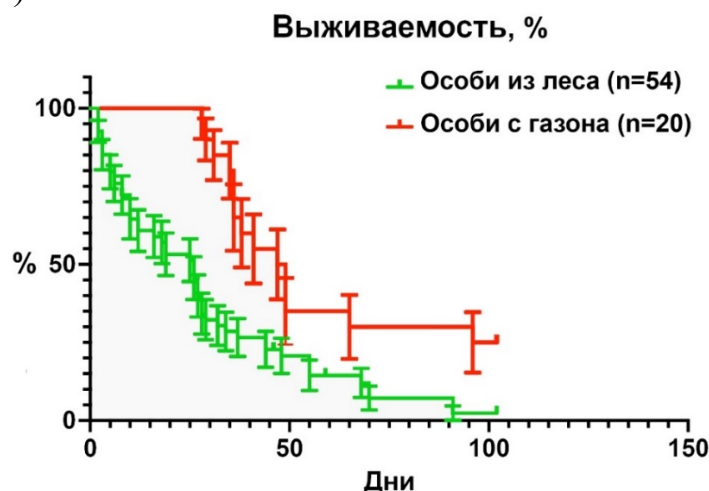


Рисунок 11. Выживаемость особей *P. notabilis* из лесов и с городских газонов в индивидуальных камерах (n – количество особей).

Темпы созревания яиц у особей с газона были на треть быстрее в сравнении с особями из природных лесов (10 и 14 дней соответственно) (рис. 12).

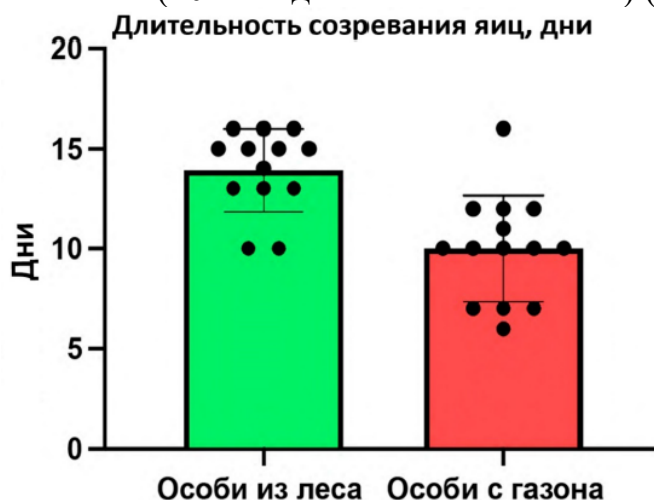


Рисунок 12. Темпы созревания яиц у особей *P. notabilis* из леса и с городских газонов. Точками указан срок созревания яиц каждой особи.

Удалось вывести четыре монокультуры из особей с газона. Молекулярный анализ представителя из каждой культуры показал ее принадлежность к линии L1.

В лабораторных экспериментах показано, что при повышении температуры

до 28-30С° смертность особей из леса выше, чем особей с газона (рис. 13). При температуре 1С° обе культуры выживают как минимум в течение 40 дней.

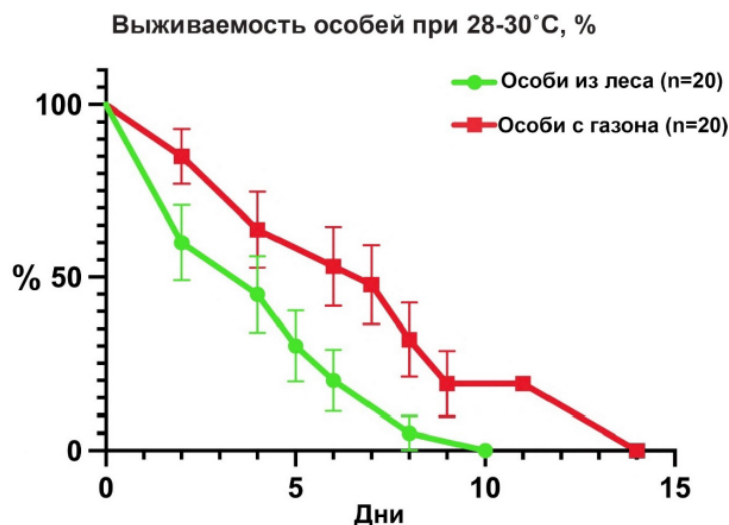


Рисунок 13. Выживаемость особей *P. notabilis* из леса и с городских газонов в индивидуальных камерах при температуре 28-30С°.

Смертность особей из леса выше при загрязнении корма Cu^{2+} 5 мг/г или Pb^{2+} 5 мг/г, чем на контроле (рис. 14). Для особей с газона такого влияния не установлено. Вероятно, описанные в литературе случаи высокой численности вида в местообитаниях, загрязненных тяжелыми металлами, относятся к линии L1. При увеличении концентрации ионов меди до 50 мг/г на протяжении всего эксперимента особи голодали: их кишечники были пустыми, в отличие от особей в контрольной группе. Судя по всему, *P. notabilis* может избегать зараженные участки, определяя их с помощью органов хеморецепции (Filser et al. 2000).

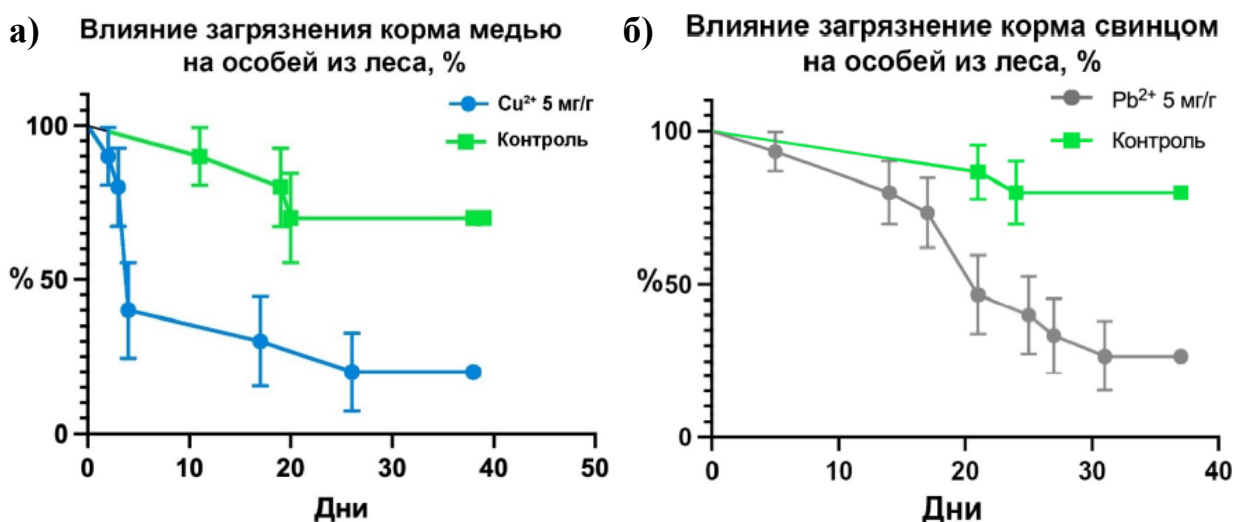


Рисунок 14. Выживаемость особей *P. notabilis* из леса в индивидуальных камерах при загрязнении корма ионами (а) меди 5 мг/г и (б) свинца 5 мг/г.

Таким образом, по сравнению с «природными» линия L1 обладает чертами г-стратегии: легко выживает в искусственных условиях, имеет более короткий жизненный цикл. Экофизиологические особенности линии (а именно устойчивость к повышенной температуре и загрязненному тяжелыми металлами

корму) наряду с r-стратегией можно рассматривать как преадаптации, возникшие до антропогенного преобразования среды. Лесные линии проявляют свойства конкурентной стратегии.

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. Получено, 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, загрязненному 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 амфиктическими 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 публикаций ВАК

1. **Striuchkova, A.** Sympatry of genetic lineages of *Parisotoma notabilis* s. l. (Collembola, Isotomidae) in the East European Plain / A. Striuchkova, I. Malykh, M. Potapov, N. Kuznetsova // ZooKeys. – 2022. – №1137. – pp. 1-15.
2. **Стрючкова, А.В.** Распределение генетических линий *Parisotoma notabilis* (Collembola) в градиенте урбанизации / А.В. Стрючкова // Экология. – 2023. – № 4. – С. 318–322.
3. **Striuchkova A.V.** Global fine-resolution data on springtail abundance and community structure / A.M. Potapov, T.W. Chen, A.V. Striuchkova et al. // Scientific Data. – 2024. – Vol. 11. – № 1.
4. **Стрючкова, А.В.** Генетические линии *Parisotoma notabilis* sensu lato (Hexapoda, Collembola) и их использование в биологическом мониторинге / А.В. Стрючкова, Н.А. Кузнецова // Зоологический Журнал. – 2024. – № 4. – С. 44-52.

Публикации в других изданиях

5. **Striuchkova, A.** Genetic lineages of *Parisotoma notabilis* sensu lato (Collembola) in Eastern Europe and the Caucasus / A. Striuchkova, M. Antipova, M. Potapov, D. Semenova, N. Kuznetsova // SOIL ORGANISMS. – 2024. – № 1. – pp. 23-36.
6. **Стрючкова, А.В.** Экотипы широкораспространенных видов: перспектива использования в экологическом мониторинге / А.В. Стрючкова, Н.А. Кузнецова // Биодиагностика и экологическая оценка окружающей среды: современные технологии, проблемы и решения: материалы IV международного симпозиума. Москва, 28-31 августа 2023 г. Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова. – Москва: Постер-М. – 2023. – С. 227-231.
7. **Стрючкова, А.В.** Свидетельство двух гипотез эволюции партеногенетических видов на примере пространственного распределения клонов почвенной ногохвостки *Parisotoma notabilis* (Schäffer, 1896) sensu lato / А.В. Стрючкова // Экология: факты, гипотезы, модели: материалы конф. молодых учёных. Екатеринбург, 17-21 апреля 2023 г. ИЭРиЖ УрО РАН. – Екатеринбург : ООО Универсальная Типография «Альфа Принт». – 2023. – С. 229-232.
8. **Стрючкова, А.В.** Метаанализ экологии популяций почвенной коллемболы *Parisotoma notabilis* sensu lato в лесах Европейской части России / Н.А. Кузнецова, А.В. Стрючкова // Актуальные вопросы теории и практики лесного почвоведения: материалы X Всероссийской научной конференции с международным участием. Петрозаводск, 18–22 сентября 2023 г. : научное электронное издание. – Петрозаводск: КарНЦ РАН. – 2023. – С. 111-112.
9. **Стрючкова, А.В.** Экологическая дифференциация генетических линий ногохвостки *Parisotoma notabilis* в градиенте урбанизации / А.В. Стрючкова, Н.А. Кузнецова // Биота, генезис и продуктивность почв: материалы XIX Всероссийского совещания по почвенной зоологии / под ред. А. В. Тиунова, К. Б. Гонгальского, А. В. Уварова. – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН. – 2022. – С. 161-162.
10. **Стрючкова, А.В.** Генетические линии почвенной ногохвостки *Parisotoma notabilis* (Hexapoda: Collembola): связь распределения с нарушенностью местообитания / А.В. Стрючкова, М.Б. Потапов, Н.А. Кузнецова // XVI съезд Русского энтомологического общества. Москва, 22-26 августа 2022 г. Тезисы докладов. – Москва: Т-во научных изданий КМК. – 2022. – С. 88.
11. **Стрючкова, А.В.** Коллекция генетических клонов партеногенетической почвенной коллемболы *Parisotoma notabilis* s.l. (Collembola, Isotomidae) / М.Б. Потапов, А.В. Стрючкова // Зоологические коллекции как источник генетических ресурсов мировой фауны – классические и современные подходы к их изучению, хранению и использованию : материалы второй всероссийской конференции. Санкт-Петербург, 27 июня 2023. – СПб : ЗИН РАН. – 2023. – С. 45.
12. **Striuchkova, A.** Effect of ecological factors on genetic lineages of *Parisotoma notabilis* s.l. (Collembola) under laboratory conditions / A. Striuchkova, M. Glagoleva, S. Lazareva, M. Potapov, N. Kuznetsova // XIX International Colloquium on Soil

Zoology (ICSZ) and the XVI International Colloquium of Apterygota (ICA). Cape Town, South Africa, 26-30 August 2024. – 2024. – pp. 81.

13. **Striuchkova, A.** The peculiarities of haplotype networks of different genetic lineages *Parisotoma notabilis* s. l. (Collembola) / A. Striuchkova, M. Antipova, D. Semenova, N. Kuznetsova // XIX International Colloquium on Soil Zoology (ICSZ) and the XVI International Colloquium of Apterygota (ICA). Cape Town, South Africa, 26-30 August 2024. – 2024. – pp. 123.

14. **Стрючкова, А.В.** У эврибионтных видов коллембол есть генетические линии, адаптированные к нарушенным условиям / А.В. Стрючкова, Н.А. Кузнецова // Фундаментальные и прикладные аспекты адаптации живых организмов к изменяющимся условиям окружающей среды Севера: исследования, инновации, перспективы : тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием. Петрозаводск, 9-13 сентября 2024 г. : научное электронное издание. – Петрозаводск: КарНЦ РАН. – 2024. – С. 141.

15. **Стрючкова, А.В.** Кавказ как «hotspot» разнообразия генетических линий *Parisotoma notabilis* s. l. (Collembola) / А.В. Стрючкова, М.Д. Антипова, Д.А. Семенова, Н.А. Кузнецова // Горные экосистемы и их компоненты: Материалы IX Всероссийской конференции с международным участием. Нальчик, 23-27 сентября 2024 г. : научное электронное издание. – Нальчик. – 2024. – С. 146.