

УДК 575.22:595.713

## ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЛИНИИ *PARISOTOMA NOTABILIS* SENSU LATO (HEXARODA, COLLEMBOLA) И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В БИОЛОГИЧЕСКОМ МОНИТОРИНГЕ

© 2024 г. А. В. Стрючкова<sup>а, \*</sup>, Н. А. Кузнецова<sup>а, \*\*</sup>

<sup>а</sup>Институт биологии и химии Московского педагогического государственного университета,  
Москва, 129164 Россия

\*e-mail: astr2502@yandex.ru

\*\*e-mail: mpnk@yandex.ru

Поступила в редакцию 29.11.2023 г.

После доработки 05.12.2023 г.

Принята к публикации 11.12.2023 г.

Широко распространенные виды мелких почвенных членистоногих традиционно используют в биологическом мониторинге состояния окружающей среды. Перспективным развитием этого направления может стать использование генетических методов, а именно состава генетических линий в популяциях политипических видов. К таким видам относится коллембола *Parisotoma notabilis* sensu lato, особенно многочисленная в Европе. На сегодня известно 6 линий этого комплекса, генетические дистанции между которыми близки к видовым. Ранее нами была показана дифференцировка этих линий в градиенте урбанизации (природный лес – лесопарк – городской газон) на примере Московского региона. В данной работе дивергенция генетических линий по этим местообитаниям была подтверждена для различных природных зон. Минимально нарушенные местообитания маркируют линии L2, L4-Hebert и L0, наиболее нарушенные – L1. Мониторинг изменений в почвенном ярусе экосистем возможен лишь в зонах симпатрии различных генетических линий *P. notabilis*, т.е. районах их совместной встречаемости. Согласно полученным данным, к таким территориям относится, по-видимому, вся европейская часть России.

**Ключевые слова:** ногохвостки, экологическая дивергенция, почвенная фауна, экотипы, 28S рДНК  
**DOI:** 10.31857/S0044513424040053, **EDN:** UYDGPI

Биологический 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, участвующих в создании почвенного плодородия, разнообразие которых, по мнению специалистов, описано приблизительно наполовину 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; Potarov et al., 2023), но и с криптическим разнообразием даже самых обычных видов коллембол (Porco et al., 2012), 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 удается соотнести с известными видами. Среди описанных на сегодня более 9 тыс. видов коллембол в базе GenBank приведены данные лишь для 735, а в базе Bold – 733 видов. Всего в обеих базах содержатся данные о 1001 виде (случаи определений до рода, а также подвиды не учитывали).

Несмотря на дефицит таксономических данных, мониторинг разнообразия почвенной биоты можно проводить даже по OTU с помощью метабаркодинга. Однако при всей важности показателей разнообразия, полученных тем или иным способом, их интерпретация для 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 направлением использования генетических методов в оценке состояния среды может стать мониторинг генетического состава популяций полиморфных модельных видов. Особенно хорошо для этой цели подходят экотипы — группы особей внутри вида с наследственно закрепленными адаптациями к определенным факторам среды (Turesson, 1922), включая различные ресурсы (Linhart, Grant, 1996). Такие адаптации могут различать популяции одного вида, но могут наблюдаться и внутри одной популяции. По сути, экотипы отражают процесс расхождения по экологическим нишам, на внутривидовом уровне. Дифференциация может проявляться морфологически или может быть скрытой и распознаваемой только на физиологическом или генетическом уровнях (Bahrndorff et al., 2009; Шеховцов и др., 2020). Сохранение разнообразия экотипов редких видов считается важным для их выживания (Stronen et al., 2022).

Генетические линии, 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. Тесная связь микроартропод с почвой позволяет успешно использовать их в биоиндикации различных нарушений среды (Culliney, 2013; Menta, Remelli, 2020). Генетические линии почвенных членистоногих, приуроченные к различным местообитаниям, обнаружены как для амфимиктических видов, например, ногохвостки *Lepidocyrtus lanuginosus* (Gmelin 1788) (Zhang et al., 2018), так и для партеногенетических видов, например, клеща *Oppiella nova* (Oudemans 1902) (Saltzwedel et al., 2014). Именно партеногенетические виды обычно обеспечивают основную численность населения коллембол в различных местообитаниях (Чернова и др., 2009). К таким видам относится и ногохвостка *Parisotoma notabilis* (Schäffer 1896). Этот вид имеет космополитическое распространение, но особенно многочислен в различных природных и антропогенных местообитаниях на территории Европы (Potarov, 2001). Для *P. notabilis* известно по меньшей мере шесть генетических линий, обычно выделяемых по генам COI и 28S (Porco et al., 2012a;

Saltzwedel et al., 2017; Striuchkova et al., 2022). Генетические различия между линиями (15–18%; Saltzwedel et al., 2017) близки к уровню межвидовой дивергенции: 16–25% по гену COI (Sun et al., 2018). Это стало поводом рассматривать их как вероятный комплекс криптических видов *P. notabilis sensu lato*. Однако видовой статус этим линиям пока не придают, поскольку морфологические различия между ними остаются малоизученными.

Популяции *P. notabilis* s. l. в Московском регионе обычно состоят из представителей 2–3 линий (Striuchkova et al., 2022). Линии L2 и L4-Hebert предпочитают естественные леса, L1 — газоны, а в лесопарках встречаются все три линии (Striuchkova, 2023). Эта дифференцировка генетических линий *P. notabilis* в градиенте урбанизации дает возможность использовать этот комплекс в биологическом мониторинге антропогенных нарушений среды. При этом нет необходимости выделения таксономией коллембол, достаточно выделять один повсеместно распространенный вид, хорошо отличающийся от других, по крайней мере, в Европе. Однако такой мониторинг возможен лишь в районах симпатрии (совместного обитания) двух или более линий *P. notabilis*, а также при подтверждении их биотопической специализации за пределами Московского региона. Нельзя исключать, что симпатрия линий ограничена этим регионом и связана с локальным заносом линий с других территорий, что нередко отмечается для ногохвосток (Шарин, 2004; Potarov et al., 2021). Эти сомнения связаны с тем, что, например, в Западной Европе отмечали в основном парapatрическое распределение линий, т.е. их географическое разделение (Porco et al., 2012a; Saltzwedel et al., 2017).

В задачи работы входило выяснение двух вопросов: 1. Насколько широко распространена симпатрия линий *P. notabilis* s. l. в европейской части России? 2. Насколько подтверждается их дифференциация по местообитаниям, в т.ч. в различных природных зонах?

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

**Отбор проб.** Исследования проводили в удаленных друг от друга более чем на 2000 км регионах: на севере европейской части России в зоне бореальных лесов Карелии, на юге в зоне степей Ставропольского края. Центральная часть широтного градиента расположена в смешанных лесах Московского региона (рис. 1).

Дифференцировку линий *P. notabilis* в различных по нарушенности местообитаниях изучали на примере урбанизации: на газонах внутри городской застройки, в лесопарках и естественных лесах. В каждой природной зоне выбрали по два набора таких существенно различающихся местообитаний (рис. 2).

В Карелии пробы были взяты в зеленомошных сосняках. Опубликованные ранее данные по Московскому региону (Striuchkova, 2023) в этой работе были дополнены материалом из смешанного леса. В степной зоне природный буковый лес находился на территории природного заказника на горе Стрижамент. Городские лесопарки отличаются от природных лесов наличием асфальтовых дорожек и троп, мест для отдыха, повышенным загрязнением от предприятий и транспорта, замусоренностью. Газоны – полуискусственные местообитания на урбанизациях, для которых характерны завоз грунтов, посев газонных трав, их кошение, обычно засоление от антигололедных реагентов. Газоны и лесопарки в черте города находятся в условиях повышенного загрязнения промышленностью и автотранспортом, а также бытовым мусором.

В каждом местообитании с нескольких участков отбирали смешанную пробу верхнего слоя почвы объемом 2 л. Характеристики проб представлены в табл. 1. Выгонку коллембол проводили на воронках Тульгрена в 96% спирт. Особи *P. notabilis* выбирали под бинокулярным микроскопом. Всего было проанализировано 152 особи *P. notabilis* из 19 проб.

**Экстракция ДНК и ПЦР.** Для предлагаемого мониторинга достаточно просто различать генетические линии. Разделение уже известных линий *P. notabilis* одинаково успешно можно проводить как по митохондриальному гену COI, так и по рибосомальному 28S (Porco et al., 2012a; Saltzwedel et al., 2017; Striuchkova et al., 2022). Поскольку выход успешных ПЦР продуктов обычно выше по гену 28S, мы ограничились его использованием. ДНК экстрагировали из отдельных особей с использованием набора Phire tissue direct PCR master mix (Thermo Scientific) в соответствии с протоколом Dilution & Storage производителя. Данная методика позволяет выделять ДНК при сравнительно малом повреждении исходного материала, поэтому после выделения образцы извлекались и сохранялись. Все реакции ПЦР для секвенирования проводили в объемах 20 мкл,

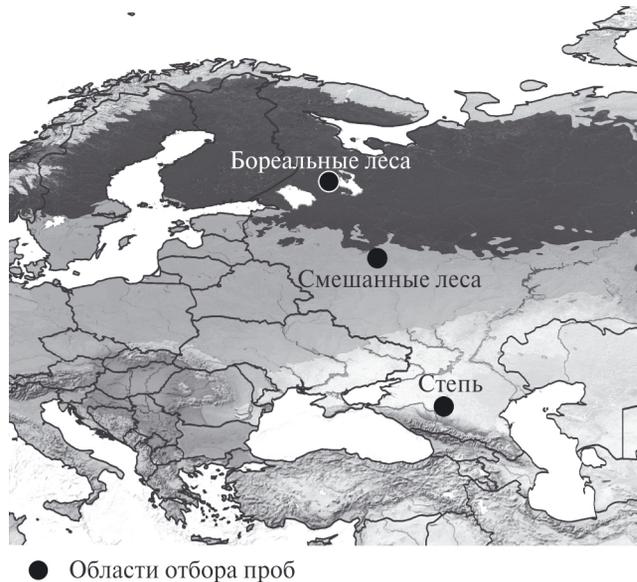


Рис. 1. Районы исследования.

содержащих 10 мкл Phire Tissue Direct PCR Master Mix (Thermo Scientific) с 1 мкл каждого праймера (4 пМ), 1 мкл матричной ДНК и 7 мкл nuclease-free Water. D3-D5 регион 28S рДНК амплифицировали 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 5 с, отжиг праймеров при 57°C в течение 5 с, элонгация при 72°C в течение 20 с и заключительный этап элонгации при 72°C в течение 1 мин. Результат ПЦР оценивали с помощью проведения электрофореза в агарозном геле с бромистым этидием. ПЦР-продукты очищали с помощью смеси ферментов экзонуклеазы I (Eco I) и рекомбинантной

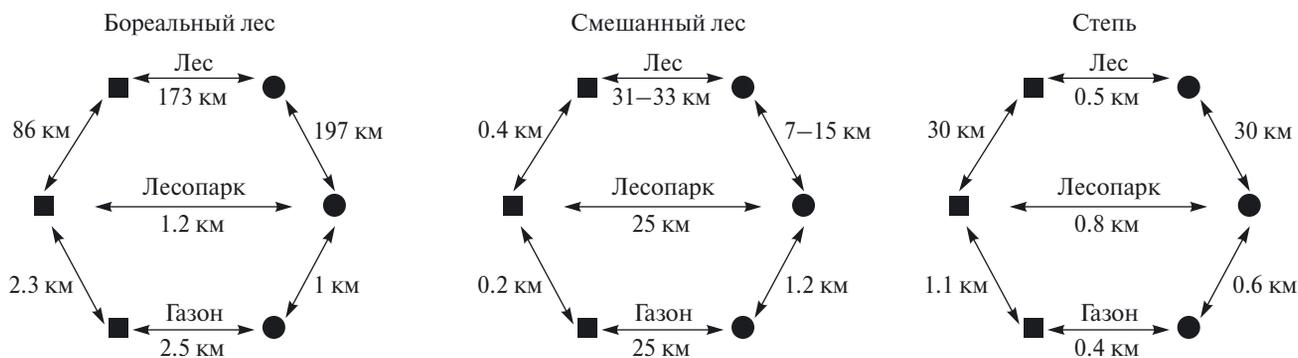


Рис. 2. Схема отбора проб. Наборы данных: квадрат – 1, кружок – 2; номера соответствуют номерам в табл. 1.

щелочной фосфатазы (rSAP) согласно протоколу очистки продукта ПЦР перед секвенированием (Thermo Scientific). Высушивали с прямым и обратным праймером, секвенирование было выполнено компанией Синтол.

**Анализ данных.** Полученные секвенограммы редактировали в программе Chromas Lite (версия 2.6.6). Последовательности выравнивали с использованием BioEdit (версия 7.2). В программе MEGA-11

(версия 11) выполняли построения древа по алгоритму Maximum Likelihood с параметрической моделью Jukes-Cantor и Gamma Distributed для разделения особей по линиям. Данные были выложены в GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>), коды указаны в табл. 1. Сравнение генетической структуры проб проводили с помощью точного критерия Фишера. Взаимосвязь между генетическими линиями и местообитаниями разной степени нарушенности визуализирована

**Таблица 1.** Характеристика материала

Регион	Набор данных	Местообитание	Код	Дата	Широта	Долгота	N	Линия	GenBank
Карелия	1	Естественный лес	Karelia-2022-3	07.05.22	62.4852	33.6703	6	L2	OR885452–OR885457
		Лесопарк	Karelia-2022-2	09.05.22	61.7773	34.3138	5 3	L2 L4-Hebert	OR885448–OR885451, OR885458 OR885426–OR885428
		Газон	Karelia-2022-1	07.05.22	61.7880	34.3501	2 6	L1 L4-Hebert	OR885442–OR885443 OR885421–OR885425, OR885437
	2	Естественный лес	Karelia-2022-6	08.05.22	61.9482	30.5692	4 4	L2 L4-Hebert	OR885460–OR885463 OR885438–OR885441
		Лесопарк	Karelia-2022-5	09.05.22	61.7705	34.2972	1 6	L2 L4-Hebert	OR885459 OR885430–OR885435
		Газон	Karelia-2022-4	09.05.22	61.7738	34.3126	4 2	L1 L4-Hebert	OR885444–OR885447 OR885429, OR885436
МО	2*	Естественный лес	Balash-2021-6	05.09.21	55.8312	37.9064	7 1	L2 L4-Hebert	OR892313, OR892315–OR892320 OR892314
Ставропольский край	1	Естественный лес	W Caucasus-2022-1	30.04.22	44.7761	42.0222	3 5	L0 L4-Hebert	OR886828–OR886829, OR886831 OR886807– OR886808, OR886813, OR886825–OR886826
		Лесопарк	W Caucasus-2022-3	30.04.22	45.0306	41.9186	8	L4-Hebert	OR886811, OR886817–OR886818, OR886820–OR886820, OR886827
		Газон	W Caucasus-2022-4	30.04.22	45.0389	41.9111	8	L1	OR886833–OR886840
	2	Естественный лес	W Caucasus-2022-2	30.04.22	44.7794	42.0183	1 1 4	L0 L1 L4-Hebert	OR886830 OR886832 OR886809–OR886810, OR886819, OR886824
		Лесопарк	W Caucasus-2022-5	30.04.22	45.0356	41.9114	5 4	L1 L4-Hebert	OR886841–OR886845 OR886812, OR886814–OR886816
		Газон	W Caucasus-2023-1	30.04.22	45.0395	41.9062	7	L1	OR886846–OR886852

Примечания. МО – Московская обл. N – количество особей.

\* Информация об остальных пробах представлена в Striuchkova (2023).

с помощью анализа избыточности (RDA) в пакете “packfor” в среде R (R Core Team. RStudio (version 4.2.1.). 2022. <https://www.r-project.org/>). Данные генотипирования размещены в GenBank. Карта с обозначением районов отбора проб выполнена с использованием Natural Earth II (бесплатные векторные и растровые картографические данные) (<https://www.naturalearthdata.com/>).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

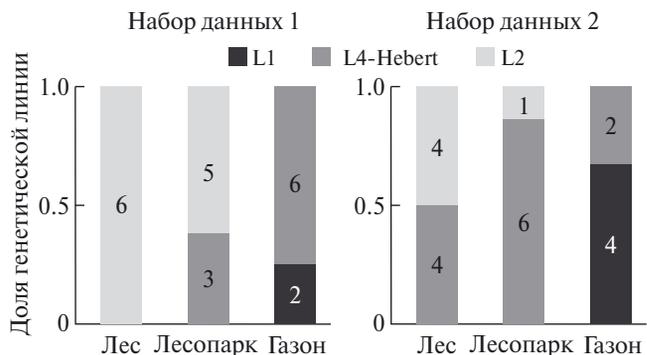
**Симпатрия генетических линий.** По рибосомальному гену 28S в европейской части России обнаружено 4 генетические линии *P. notabilis*: L0, L1, L2 и L4-Hebert. В каждом из изученных районов от зоны бореальных лесов до зоны степей было показано совместное обитание трех генетических линий. В зонах степей 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 друг от друга. Линии L1 и L4-Hebert обнаружены во всех изученных регионах. Линия L0 найдена на территории европейской части России впервые и 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*.

**Дифференциация генетических линий в различных по нарушенности местообитаниях.** 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 (зона бореальных лесов) в природных лесах и лесопарках были обнаружены линии L2 и L4-Hebert, на газонах – линии L1 и L4-Hebert (рис. 3).

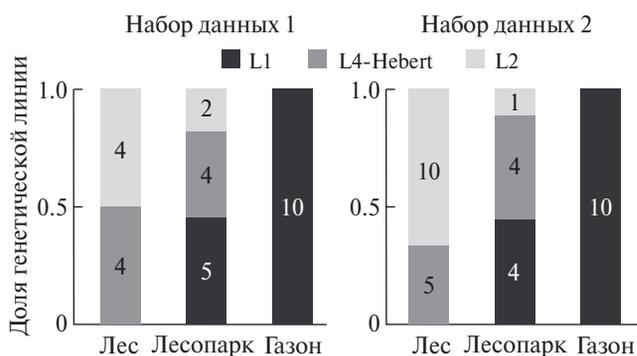
В Московском регионе (зона смешанных лесов) в лесах были найдены линии L2 и L4-Hebert, на газонах только линия L1, а в лесопарках – совместно три эти линии (рис. 4).

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 (рис. 5).

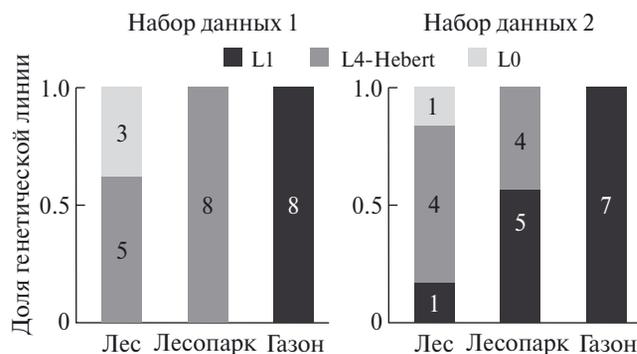
Таким образом, линия L0 обнаружена пока только в лесах. Линии L2 и L4-Hebert обитают в лесах и слаборазрушенных местообитаниях (лесопарки), при этом L4-Hebert более толерантна к нарушениям, чем L2. Линия L1 встречается на городских газонах с высокой степенью антропогенной нагрузки. Несмотря на небольшую 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 набора данных 2 для зоны степей ( $p = 0.011$ ). Анализ избыточности (RDA) показал, что встречаемость линии L1 существенно отличается от



**Рис. 3.** Распределение генетических линий в различных по нарушенности местообитаниях в зоне бореальных лесов. На столбцах указано количество особей.



**Рис. 4.** Распределение генетических линий в различных по нарушенности местообитаниях в зоне смешанных лесов. На столбцах указано количество особей.

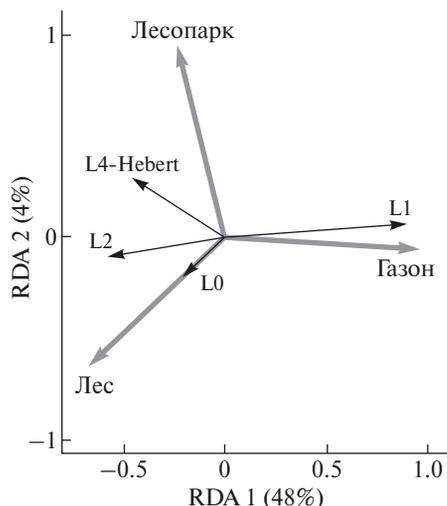


**Рис. 5.** Распределение генетических линий в разных по нарушенности местообитаниях в зоне степей. На столбцах указано количество особей.

встречаемости остальных, достоверно коррелируя с фактором “газон” (рис. 6).

## ОБСУЖДЕНИЕ

**Симпатрия генетических линий.** Совместное обитание генетических линий *P. notabilis*, обнаруженное нами в различных природных зонах европейской



**Рис. 6.** Сравнение генетического состава популяций *P. notabilis* в лесах, лесопарках и на городских газонах по анализу избыточности (RDAs).

части России, позволяет предположить, что симпатрия разных линий этого вида, вероятно, обычное явление для Восточной Европы. Совместная встречаемость линий была ранее обнаружена также в Эстонии (Anslan, Tedersoo, 2015). Кроме Восточной Европы, локальная симпатрия трех линий встречается в Канаде, что авторы рассматривали скорее как исключение и результат инвазии (Porco et al., 2012a). Однако проведенный нами самостоятельный анализ последних данных базы GenBank по Северной Америке также показал симпатрию в большинстве исследованных районов Канады: Онтарио, Британской Колумбии, о-ва Ньюфаундленд и о-ва Кейп-Бретон. В этих районах различные линии отмечены как в одной пробе, так и на расстоянии нескольких километров друг от друга. Таким образом, симпатрия линий – по-видимому, более обычное явление, чем их парапатрия.

При этом парапатрия за редким исключением характерна для Западной Европы (Porco et al., 2012a; Saltzwedel et al., 2017). Данные по Западной Европе касаются сборов в лиственных и хвойных лесах (Saltzwedel et al., 2017) либо местообитания не указаны (Porco et al., 2012a). Данные по нарушенным местообитаниям в Западной Европе показали 2 линии (L1 и L2) в Париже, но одну (L0) в Гамбурге. Таким образом, на сегодняшний день использование линий *P. notabilis* в биологическом мониторинге достаточно обосновано для территории Восточной Европы и Канады. В северной и восточной Азии (Сибирь, Дальний Восток России) *P. notabilis* довольно малочисленна, что ограничивает ее индикаторное значение.

**Экологическая дифференциация генетических линий.** Обнаруженное нами ранее распределение генетических линий *P. notabilis* по местообитаниям с разной степенью урбанизации (Striuchkova, 2023) подтверждено в данной работе для различных природных зон европейской части России. Несмотря на

небольшую, двукратную, повторность пробных площадей в каждом типе местообитаний различных регионов, везде найдена сходная дифференцировка генетических линий.

Другие виды антропогенных нарушений, вероятно, также сопровождаются подобной дивергенцией линий. Наши предварительные данные по составу линий *P. notabilis* в местообитаниях открытого типа разной степени нарушенности (косимые луга, залежи и поля) подтверждают закономерности, выявленные ранее. На лугах были обнаружены в основном линии L2 и L4-Hebert, на залежах – L1 и L4-Hebert, а на полях – только линия L1 (Стрючкова, Кузнецова, 2023). Таким образом, для популяций наиболее нарушенных местообитаний (газоны и поля) характерна максимальная доля L1, в то время как в ненарушенных лесах и на косимых лугах эта линия практически отсутствует, а преобладающей на севере и в центре европейской части России становится L2. Хорошо выраженная биотопическая приуроченность дает основания считать, что, по крайней мере, специализированные линии L1 и L2 являются экотипами.

По оценкам молекулярных часов, дивергенция генетических линий *P. notabilis* произошла 11.5–7.4 млн лет назад в миоцене (Saltzwedel et al., 2017). Генетическая линия L1, повсеместно обнаруживаемая сегодня в городах в условиях загрязнения тяжелыми металлами, засоления, избытка 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, освобождения участков горных пород от ледников (Wanner, Dunger, 2002; Rusek, 2004; Антипова, Бабенко, 2023). Встречаемость *P. notabilis* в самых разных местообитаниях Европы велика, и, хотя данных по экологии вида очень много (Potapov, 2001; Fjellberg, 2007), неизвестно, какой именно линии или их совокупности эти данные касаются.

Морфологически, на данный момент, только для линии L1 обнаружены некоторые отличительные признаки (Потапов, 2022). Остальные линии *P. notabilis* пока остаются криптическими операционными таксономическими единицами (OTU), статус которых даже при больших генетических дистанциях не определен. Несмотря на запутанную таксономию *P. notabilis* s. l., это не мешает использовать его в мониторинге, поскольку вид повсеместно встречается и хорошо отличается от других европейских видов рода, а имеющие диагностическое значение линии успешно определяются генетически.

Сходные с нашими результаты были получены для *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 — встречалась только в лесах, третья — только на лугах и пахотных полях. Аналогичная картина была показана и для панцирного клеща *Oppiella nova*: леса и луга заселены различными генетическими линиями, а переходные местообитания колонизированы линией, характерной как лесов, так и для лугов (Saltzwedel et al., 2014).

**Возможности использования *P. notabilis* s. l. в биологическом мониторинге.** Благодаря высокой численности и встречаемости *P. notabilis* в исследуемом районе обычно достаточно отобрать смешанную пробу подстилки и верхнего слоя почвы объемом 2 л с трех участков на расстоянии 50–100 м. По нашим предварительным данным, 15 особей должно быть достаточно для достоверного выявления не только состава, но и соотношения генетических линий по описанной выше методике. Появление линии L1 и тенденция к увеличению ее доли в природных лесах и лесопарках являются маркерами роста степени нарушенности этих местообитаний.

Таким образом, дивергенцию генетических линий повсеместно встречающейся ногохвостки *P. notabilis* s. l. можно использовать в биологическом мониторинге почвенной среды. 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.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.И. Боковой, К.С. Паниной и М.Б. Потапову за помощь в отборе проб, а также М.Б. Потапову за оформление рисунков.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипова М.Д., Бабенко А.Б., 2023. Формирование сообществ коллембол (Hexapoda, Collembola) при отступании Цейского ледника (Северная Осетия — Алания) // Зоологический журнал. Т. 102. № 12. С. 1370–1388.  
<https://doi.org/10.31857/S0044513423120036>

Кузнецова Н.А., 2005. Организация сообществ почвообитающих коллембол. М.: Прометей. 244 с.

Потапов М.Б., 2022. Поиск морфологических различий между генетическими линиями видов-убикивистов — насущная задача систематики коллембол // Биота, генезис и продуктивность почв. Материалы XIX Всероссийского совещания по почвенной зоологии. Под редакцией А.В. Тиунова, К.Б. Гонгальского, А.В. Уварова. Улан-Удэ: Бурятский научный центр Сибирского отделения РАН. С. 130–131.

Стрючкова А.В., Кузнецова Н.А., 2023. Экотипы широкораспространенных видов: перспектива использования в экологическом мониторинге // Биодиагностика и экологическая оценка окружающей среды: современные технологии, проблемы и решения. Материалы IV международного симпозиума. Отв. ред. Терехова В.А., Кулачкова С.А., Ковалева Е.И. М.: Научная библиотека МГУ. С. 227–231.  
<https://doi.org/10.61271/j8240-4277-2929-x>

Чернова Н.М., Потапов М.Б., Савенкова Ю.Ю., Бокова А.И., 2009. Экологическая роль партеногенеза у коллембол // Зоологический журнал. Т. 88. № 12. С. 1455–1470.

Шарин В.Г., 2004. Группировка ногохвосток (Collembola) свалки бытовых отходов Подмоскovie // Зоологический журнал. Т. 83. № 12. С. 1419–1426.

Шеховцов С.В., Ермолов С.А., Держинский Е.А., Полубожарова Т.В., Ларичева М.С., Пельтек С.Е., 2020. Генетическая и размерная изменчивость *Octolasion tyrtaeum* (Lumbricidae, Annelida) // Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции. Т. 6. № 1. С. 5–9.  
<https://doi.org/10.18699/Letters2020-6-01>

Anslan S., Tedersoo L., 2015. Performance of cytochrome c oxidase subunit I (COI), ribosomal DNA Large Subunit (LSU) and Internal Transcribed Spacer 2 (ITS2) in DNA barcoding of Collembola // European Journal of Soil Biology. V. 69. P. 1–7.  
<https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2015.04.001>

Bahrndorff S., Loeschke V., Pertoldi C., Beier C., Holmstrup M., 2009. The rapid cold hardening response of Collembola is influenced by thermal variability of the habitat // Functional Ecology. V. 23. P. 340–347. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01503.x>

Connell J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs: high diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state // Science. V. 199. № 4335. P. 1302–1310.  
<https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>

Connell J.H., Hughes T.P., Wallace C.C., 1997. A 30-year study of coral abundance, recruitment, and Disturbance at several scales in space and time // Ecological Monographs. V. 67. № 4. P. 461–488.  
<https://doi.org/10.2307/2963466>

Culliney T.W., 2013. Role of arthropods in maintaining soil fertility // Agriculture. V. 3. № 4. P. 629–659.

- <https://doi.org/10.3390/agriculture3040629>
- Deiner K., Bik H.M., Mächler E., Seymour M., Lacoursière-Roussel A., et al., 2017. Environmental DNA metabarcoding: Transforming how we survey animal and plant communities // *Molecular Ecology*. V. 26. № 21. P. 5872–5895.  
<https://doi.org/10.1111/mec.14350>
- Dopheide A., Xie D., Buckley T.R., Drummond A.J., Newcomb R.D., 2019. Impacts of DNA extraction and PCR on DNA metabarcoding estimates of soil biodiversity // *Methods in Ecology and Evolution*. V. 10. № 1. P. 120–133.  
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.13086>
- Fernandes K., van der Heyde M., Bunce M., Dixon K., Harris R.J., et al., 2018. DNA metabarcoding – a new approach to fauna monitoring in mine site restoration // *Restoration Ecology*. V. 26. № 6. P. 1098–1107. <https://doi.org/10.1111/rec.12868>
- Fjellberg A., 2007. The Collembola of Fennoscandia and Denmark, Part II: Entomobryomorpha and Symphypleona. *Fauna Entomologica Scandinavica*. V. 42. Brill. 264 p.
- Frumkin H., 2016. *Environmental health: from global to local*. San Francisco: John Wiley & Sons. 896 p.
- Geisen S., 2021. Molecular approaches to revolutionize soil biodiversity monitoring // *Soil biodiversity from the lowlands to the high mountains: the XVIII International Colloquium on Soil Zoology and XV International Colloquium on Apterygota*. Eurac Research, Bozen/Bolzano, Italy. P. 44.
- Ji Y., Ashton L., Pedley S.M., Edwards D.P., Tang Y. et al., 2013. Reliable, verifiable and efficient monitoring of biodiversity via metabarcoding // *Ecology Letters*. V. 16. № 10. P. 1245–1257.  
<https://doi.org/10.1111/ele.12162>
- Linhart Y.B., Grant M.C., 1996. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants // *Annual Review of Ecology and Systematics*. V. 27. № 1. P. 237–277.
- McKinney M.L., 2008. Effects of urbanization on species richness: A review of plants and animals // *Urban Ecosystem*. V. 11. P. 161–176.  
<https://doi.org/10.1007/s11252-007-0045-4>
- Menta C., Remelli S., 2020. Soil health and arthropods: from complex system to worthwhile Investigation // *Insects*. V. 11. № 1. P. 54.  
<https://doi.org/10.3390/insects11010054>
- Orgiazzi A., Bardgett R.D., Barrios E., Behan-Pelletier V., Briones M.J.I., et al., 2016. Global soil biodiversity atlas. European Commission. 176 p.
- Orgiazzi A., Dunbar M.B., Panagos P., de Groot G.A., Lemanceau P., 2015. Soil biodiversity and DNA barcodes: opportunities and challenges // *Soil Biology and Biochemistry*. V. 80. P. 244–250.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.10.014>
- Pfingstl T., Lienhard A., Baumann J., Koblmüller S., 2021. A taxonomist's nightmare – Cryptic diversity in Caribbean intertidal arthropods (Arachnida, Acari, Oribatida) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 163. 107240.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107240>
- Phillips H.R.P., Guerra C.A., Bartz M.L.C., Briones M. J. I., Brown G. et al., 2019. Global distribution of earthworm diversity // *Science*. V. 366. № 6464. P. 480–485.  
<https://doi.org/10.1126/science.aax4851>
- Porco D., Bedos A., Greenslade P., Janion C., Skarżyński D. et al., 2012. Challenging species delimitation in Collembola: cryptic diversity among common springtails unveiled by DNA barcoding // *Invertebrate Systematics*. V. 26. P. 470–477.  
<https://doi.org/10.1071/IS12026>
- Porco D., Potapov M., Bedos A., Busmachiu G., Weiner W.M. et al., 2012a. Cryptic diversity in the ubiquitous species *Parisotoma notabilis* (Collembola, Isotomidae): a long-used chimeric species? // *PLOS ONE*. V. 7. e46056.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046056>
- Potapov A.M., Guerra C.A., van den Hoogen J. et al., 2023. Globally invariant metabolism but density-diversity mismatch in springtails // *Nature Communications*. V. 14. № 674. P. 1–13.
- Potapov M., 2001. *Synopses on Palaearctic Collembola: Isotomidae*. Senckenberg Museum of Natural History Görlitz. 603 p.
- Potapov M.B., Kuznetsova N.A., Janion-Scheepers C., Bokova A.I., Panina K.S., 2021. Alien species of Collembola in agroecosystems in the European part of Russia // *Borok-VI: sixth International Symposium – Invasion of Alien Species in Holarctic*. Kazan. Buk. P. 184.
- Prendini L., Weygoldt P., Wheeler W.C., 2005. Systematics of the *Damon variegatus* group of African whip spiders (Chelicerata: Amblypygi): Evidence from behaviour, morphology and DNA // *Organisms Diversity and Evolution*. V. 5. № 3. P. 203–236.  
<https://doi.org/10.1016/j.ode.2004.12.004>
- Rusek J., 2004. Collembola succession on deposits from a chemical factory // *Pedobiologia*. V. 48. № 5–6. P. 519–525.  
<https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.06.008>
- Saltzwedel H., Scheu S., Schaefer I., 2017. Genetic structure and distribution of *Parisotoma notabilis* (Collembola) in Europe: Cryptic diversity, split of lineages and colonization patterns // *PLOS ONE*. V. 12. e0170909.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170909>
- Saltzwedel H. von, Maraun M., Scheu S., Schaefer I., 2014. Evidence for frozen-niche variation in a cosmopolitan parthenogenetic soil mite species (Acari, Oribatida) // *PLOS ONE*. V. 9. e113268.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113268>
- Schäffer S., Kerschbaumer M., Koblmüller S., 2019. Multiple new species: Cryptic diversity in the widespread mite species *Cymbaeremaeus cymba* (Oribatida, Cymbaeremaeidae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 135. P. 185–192.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.03.008>

- Shekhovtsov S.V., Ershov N.I., Vasiliev G.V., Peltek S.E.*, 2019. Transcriptomic analysis confirms differences among nuclear genomes of cryptic earthworm lineages living in sympatry // *BMC Evolutionary Biology*. V. 19. Suppl. 1: 50. P. 13–22. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1370-y>
- Spellerberg I.F.*, 2005. *Monitoring Ecological Change*. Cambridge: Cambridge University Press. 411 p.
- Striuchkova A.*, 2023. Distribution of genetic lineages of *Parisotoma notabilis* (Collembola) in the urbanistic gradient // *Russian Journal of Ecology*. V. 54. P. 347–351. <https://doi.org/10.1134/S1067413623040112>
- Striuchkova A., Malykh I., Potapov M., Kuznetsova N.A.*, 2022. Sympatry of genetic lineages of *Parisotoma notabilis* s. l. (Collembola, Isotomidae) in the East European Plain // *ZooKeys*. V. 1137. P. 1–15. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1137.95769>
- Stronen A.V., Norman A.J., Vander Wal E., Paquet P.C.*, 2022. The relevance of genetic structure in ecotype designation and conservation management // *Evolutionary Applications*. V. 15. № 2. P. 185–202. <https://doi.org/10.1111/eva.13339>
- Sun X., Bedos A., Deharveng L.*, 2018. Unusually low genetic divergence at COI barcode locus between two species of intertidal *Thalassaphorura* (Collembola: Onychiuridae) // *PeerJ*. V. 6. e5021. <https://doi.org/10.7717/peerj.5021>
- Taberlet P., Coissac E., Pompanon F., Brochmann C., Willerslev E.*, 2012. Towards next-generation biodiversity assessment using DNA metabarcoding // *Molecular Ecology*. № 8. V. 21. P. 2045–2050. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05470.x>
- Turesson G.*, 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat // *Hereditas*. V. 3. № 3. P. 211–350. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1922.tb02734.x>
- Wanner M., Dunger W.*, 2002. Primary immigration and succession of soil organisms on reclaimed opencast coal mining areas in eastern Germany // *European Journal of Soil Biology*. V. 38. № 2. P. 137–143. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(02\)01135-4](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(02)01135-4)
- Whiting M.F.*, 2002. Mecoptera is paraphyletic: multiple genes and phylogeny of Mecoptera and Siphonaptera // *Zoologica Scripta*. V. 31. № 1. P. 93–104. <https://doi.org/10.1046/j.0300-3256.2001.00095.x>
- Yang Ch., Wang X., Miller J.A., de Blécourt M., Ji Y.*, et al., 2014. Using metabarcoding to ask if easily collected soil and leaf-litter samples can be used as a general biodiversity indicator // *Ecological Indicators*. V. 46. P. 379–389. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.06.028>
- Zhang B., Chen T.-W., Mateos E., Scheu S., Schaefer I.*, 2018. Cryptic species in *Lepidocyrtus lanuginosus* (Collembola: Entomobryidae) are sorted by habitat type // *Pedobiologia*. V. 68. P. 12–19. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2018.03.001>

## GENETIC LINEAGES OF *PARISOTOMA NOTABILIS* SENSU LATO (HEXAPODA, COLLEMBOLA) AND THEIR USE IN BIOLOGICAL MONITORING

A. V. Striuchkova<sup>1, \*</sup>, N. A. Kuznetsova<sup>1, \*\*</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, Moscow, 129164 Russia*

\**e-mail: astr2502@yandex.ru*

\*\**e-mail: mpnk@yandex.ru*

Widespread species of small soil arthropods are being traditionally used in the biological monitoring of the environment. A promising development in this direction could be the usage of genetic methods, namely the composition of genetic lineages in populations of polytypic species. These species include the widespread springtail, *Parisotoma notabilis* sensu lato, which is especially abundant in Europe. At present, six lineages of this complex are known, the genetic distances between which are sufficiently close to the species. Previously, we showed the differentiation of genetic lineages in an urbanization gradient (natural forest – forest park – urban lawn) using the Moscow region as an example. In this work, the divergence of genetic lineages in these habitats was confirmed for various natural zones. The least disturbed habitats are marked by lineages L2, L4-Hebert and L0, the most disturbed ones by L1. Monitoring changes in the soil layer of ecosystems is possible only in zones of sympatry of different *P. notabilis* genetic lineages, i.e. the areas where they co-occur. Such areas seem to include the entire European part of Russia.

*Keywords:* springtails, ecological divergence, soil fauna, ecotypes, 28S rDNA