

УДК 574.2

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ИЗОТОПНОГО СОСТАВА ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ И $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) ТКАНЕЙ И ОРГАНОВ СРЕДИЗЕМНОМОРСКИХ ВИДОВ ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

© 2022 г. Д.И. Коробушкин, К.Б. Гонгальский

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский просп., д. 33. E-mail: dkorobushkin@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.10.2021. После доработки 23.11.2021. Принята к публикации 11.01.2022.

Для исследования трофических связей в почвенных экосистемах в последние десятилетия широко применяются изотопные методы – изотопная подпись гетеротрофных организмов отражает изотопный состав их пищевых объектов. Для данного направления экологических исследований наиболее часто применяется анализ изотопного состава углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) биологических объектов. Однако корректное использование метода для реконструкции детритных пищевых сетей часто затрудняется индивидуальной (в пределах организма) вариабельностью изотопного состава углерода и азота между тканями и органами многих групп почвенных беспозвоночных. Целью настоящего исследования стало сравнение индивидуальной изменчивости изотопного состава различных быстроизвлекаемых тканей и органов массовых средиземноморских видов мокриц (*Isopoda*, *Armadillidae*, *Armadillo officinalis* и *Armadillidiidae*, *Armadillidium vulgare*) и кольчатой сколопендры (*Chilopoda*, *Scolopendromorpha*, *Scolopendra cingulata*).

Почвенных беспозвоночных собирали на территории Государственный природный заповедник «Утриш» (Краснодарский край). Для изотопного анализа были использованы: экзоскелет, мышцы, стенки кишечника, жировое тело (только у сколопендр), половая система, ноги, гомогенизированный целиком организм. Оценку изотопного состава $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ проводили на комплексе оборудования, состоящего из элементного анализатора и изотопного масс-спектрометра.

Различия изотопного состава углерода между тканями мокриц достигали 5-6‰ за счет включения неорганических карбонатов в экзоскелет. Значимой разницы изотопного состава между тканями кольчатой сколопендры не выявлено. Для корректного отображения трофической позиции крупных видов мокриц с помощью изотопного анализа наиболее предпочтительно использовать мышечные ткани; использование конечностей возможно лишь после предварительной оценки содержания карбонатов в покровных тканях вида; следует исключить гомогенизацию крупных видов, а также попадание фрагментов экзоскелета и остатков пищи в анализируемый образец. У сколопендр возможно использовать, помимо мышц, как гомогенизированные образцы целого животного, так и отдельные части тела и органы, исключая содержимое желудка. Полученные результаты применимы для оптимизации почвенно-зоологических исследований с применением изотопного анализа тканей беспозвоночных животных.

Ключевые слова: макрофауна, мокрицы, многоножки, стабильные изотопы, заповедник «Утриш», детритные пищевые сети.

DOI: 10.24412/1993-3916-2022-2-71-77

Реконструкция детритных пищевых сетей с помощью изотопного анализа широко применяется как в исследовании водных, так и наземных экосистем (Peterson, Fry, 1987; Layman et al., 2011; Potapov et al., 2019). Данный метод основан на естественном изменении соотношения тяжелых и легких изотопов (фракционирование) основных биогенных элементов, в том числе углерода ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, обычно выражается как $\delta^{13}\text{C}$) и азота ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, выражается как $\delta^{15}\text{N}$) в ряде физиологических и экологических процессов. Изотопная подпись животного отражает интегрированную во времени информацию о его трофической позиции, о трофических связях с другими членами сообщества, и о базовых источниках энергии (углерода) (Martinez del Rio et al., 2009; Ben-David, Flaherty, 2012).

Стабильные изотопы углерода слабо фракционируются в трофических цепях, то есть величина $\delta^{13}\text{C}$ почти не меняется с трофическим уровнем, что позволяет использовать значения $\delta^{13}\text{C}$ для определения основных источников углерода (базового ресурса) в трофической сети (Post, 2002; Тиунов, 2007). В свою очередь изотопы азота, наоборот, сильно фракционируются в трофических цепях: содержание ^{15}N в тканях организмов по сравнению с потребляемыми ими ресурсами увеличивается, что позволяет устанавливать позицию организма и его возможные пищевые ресурсы в трофических цепях (Martinez del Rio et al., 2009; Ben-David, Flaherty, 2012).

Таким образом, исследование изотопного состава организмов является мощным инструментом для решения широкого круга вопросов трофической экологии (Newsome et al., 2012) и, в частности, экологии почв (Тиунов, 2007; Potarov et al., 2019). Ограничением метода является то, что $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ разных тканей и функциональных систем организма обновляются с разной скоростью (Schmidt et al., 1999; Gratton, Forbes, 2006; Phillips, Eldridge, 2006). Если изотопный состав небольших животных (например, коллембол, панцирных клещей, кладоцер) может быть измерен в целом организме (Klarner et al., 2013; Schilder et al., 2015), то использование всего организма крупных животных (большинство представителей почвенной макрофауны) без дополнительной гомогенизации или выбора репрезентативной ткани или органа невозможно и вызывает ряд методических вопросов. Изотопный состав различных органических соединений, входящих в состав тканей животных, неодинаков, потому что они существенно различаются по массовому содержанию белков, липидов и могут содержать биологически инертные ткани (например, бикарбонаты и хитин у беспозвоночных; Shipley, Matich, 2020). Значительная разница $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в пределах одного организма была показана для ряда наземных животных: например, двупарноногих многоножек (Семенюк, Тиунов, 2011б), прямокрылых (Wehi, Hicks, 2010), тлей (Perkins, 2010), рептилий (Murray, Wolf, 2013), амфибий (Reshetnikov, Korobushkin, 2021), птиц (Hobson, Clark, 1992) и млекопитающих (Lesage et al., 2002; Ehrich et al., 2011). Содержащие карбонаты ткани членистоногих обычно характеризуются высоким содержанием ^{13}C и низким ^{15}N по сравнению с мышечной тканью, а жировые ткани – наоборот, низким содержанием ^{13}C (Kolasiński et al., 2008; Maraun et al., 2011). Если для исследования водных экосистем давно разработана методика пробоподготовки (например, экстракция липидов, удаление карбонатов) и математической коррекции данных, основанные на значительном количестве предварительных исследований (Smyntek et al., 2007; Post et al., 2007; Mateo et al., 2008), то для наземных экосистем вариация изотопного состава тканей в пределах одного организма к настоящему моменту не была исследована для многих доминантных таксонов.

В почвенных сообществах южных регионов с умеренным климатом (юг России, средиземноморье) доминантной группой крупных сапротрофных организмов зачастую выступают мокрицы (Malacostraca, Isopoda, Oniscidea), составляющие до 30% особей макрофауны на квадратный метр лесной почвы (Jeffery et al., 2010; De Smedt et al., 2018). Среди хищных почвенных беспозвоночных в этом регионе высоко видовое разнообразие и численность губоногих многоножек (Chilopoda, Geophilomorpha, Lithobiomorpha, Scolopendromorpha; Gongalsky et al., 2006; Korobushkin et al., 2016). Однако использование этих двух групп для исследования детритных трофических сетей с помощью изотопного анализа весьма затруднительно без предварительного выбора сопоставимой для анализа ткани или органа. Согласно предыдущим исследованиям (Pinnegar, 1999; Martinez del Rio et al., 2009), оптимальной тканью для анализа являются мышцы, однако их извлечение бывает весьма затруднено, например, в силу небольших размеров животных, а сложная пробоподготовка может существенно увеличить время анализа, что критично при работе с большими выборками. Таким образом, для корректной работы с данными таксономическими группами необходима детальная оценка изотопного состава различных органов и тканей с последующим выбором оптимального решения. Целью настоящего исследования является сравнение индивидуальной изменчивости изотопного состава различных быстроизвлекаемых тканей и органов мокриц (на примере *Armadillo officinalis* Dumeril, 1816 и *Armadillidium vulgare* Latreille, 1804) и губоногих многоножек (на примере сколопендр *Scolopendra cingulate* Latreille, 1829).

Материалы и методы

Сбор материала проводили в 2012 г. на территории государственного природного заповедника «Утриш», Краснодарский край (44.7072° с.ш., 37.4754° в.д.). Район исследований расположен в

южной части полуострова Абрау между городами Новороссийск и Анапа. Для территории характерен субсредиземноморский климат, среднегодовое количество осадков составляет 500 мм, средняя температура июля – 25°C. Мокриц и сколопендр собирали вручную в пределах дубово-грабникового леса (*Quercus pubescens*¹, *Carpinus orientalis*); сомкнутость крон 0.7, проективное покрытие травяного яруса – 30%.

Собранных животных фиксировали 96% этанолом. Органы и/или ткани беспозвоночных препарировали в лаборатории с помощью микроскопа Leica MZ8 в соответствии с методикой работ по морфологии животных (Залеская, Шилейко, 1991; Schmölder, 1965). Для изотопного анализа были использованы следующие органы и ткани мокриц: экзоскелет (далее «карапакс»), мышцы, стенки кишечника, половая система (далее «гонады»), ноги, гомогенизированный целиком организм. У сколопендр проанализированы: мышцы, кутикула (тергиты), стенки кишечника, жировое тело, половая система (далее «гонады»), ноги, гомогенизированный целиком экземпляр. В общей сложности препарировано 4 особи *Armadillo officinalis*, 3 особи *Armadillidium vulgare*, 3 особи *Scolopendra cingulata*. Для гомогенизации использовано еще по 3 особи каждого вида. Всего было использовано 19 экземпляров животных, проанализировано 60 образцов тканей и органов.

Анализ стабильных изотопов углерода и азота. Препарированные органы и ткани, целых животных для гомогенизации, почву и опад высушивали в термостате в течение 4-5 дней при температуре 50-52°C, затем при необходимости измельчали при помощи мельницы Retsch MM200. Пробы растительного материала и почвы навешивали на весах Mettler Toledo MX6 по 1000 мкг с точностью до 1 мкг, пробы тканей макрофауны – по 500 мкг. Для измерения соотношения стабильных изотопов использовали комплекс оборудования, состоящий из элементного анализатора Thermo Flash EA 1112 и изотопного масс-спектрометра Thermo Finnigan Delta V Plus, в Центре коллективного пользования «Инструментальные методы в экологии» при ИПЭЭ РАН (г. Москва). Для калибровки оборудования применяли международные стандарты МАГАТЭ USGS40 и USGS41, в качестве лабораторного стандарта использовали казеин. Изотопный состав углерода и азота выражали в тысячных долях отклонения от международного стандарта (δ , ‰):

$$\delta^{\text{X}}(\text{‰}) = [(R_{\text{проба}}/R_{\text{стандарт}}) - 1] \cdot 1000,$$

где X – элемент (C или N), n – это масса более тяжелого изотопа, R – молярное отношение более тяжелого изотопа к более легкому в анализируемом образце ($R_{\text{проба}}$) и стандарте ($R_{\text{стандарт}}$). Образцы лабораторного стандарта (казеин) анализировали после каждой 10-й пробы, стандарты МАГАТЭ – после каждой 30-й пробы. Аналитическая ошибка определения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ не превышала 0,15‰. Совместно с определением изотопного состава, в каждой пробе было также определено общее содержание углерода и азота (%).

Статистическая обработка. Поскольку изотопный состав углерода и азота отдельных экземпляров животных даже в пределах вида мог существенно варьировать в зависимости от пространственной неоднородности изотопного состава базовых ресурсов, то значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ тканей и органов были нормированы на $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ мышц соответствующего организма согласно уравнениям (Korobushkin et al., 2014):

$$\text{MC} \cdot \delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_{\text{мышцы}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{ткань/орган}} \text{ или } \text{MC} \cdot \delta^{15}\text{N} = \delta^{15}\text{N}_{\text{мышцы}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{ткань/орган}}.$$

Для проверки влияния различных тканей и органов на изотопный состав углерода, азота, а также отношение валового содержания углерода к азоту (C/N) вида использовали однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Для множественного сравнения средних применяли критерий достоверно значимой разности (Tukey's HSD test). Перед анализом выборки проверяли на нормальность распределения с помощью анализа распределения остатков (Statistica residuals tool). Для всех данных рассчитывали среднее и стандартную ошибку среднего. При проверке статистических гипотез за уровень значимости принято $p < 0.05$. Обработку данных проводили с помощью программы Statistica 13.3 (TIBCO Software, США).

Результаты и обсуждение

Изотопный состав углерода и азота мокриц *A. officinalis* ($F = 13.0$, $p < 0.0001$ и $F = 32.8$, $p < 0.0001$ соответственно) и *A. vulgare* ($F = 11.7$, $p = 0.0002$ и $F = 21.3$, $p < 0.0001$ соответственно) статистически

¹ Латинские названия растений приводятся по работе С.К. Черепанова (1995).

значимо зависел от анализируемой ткани или органа. Вариабельность значений достигала 5.3‰ для $\text{MC-}\delta^{13}\text{C}$ и 5.9‰ для $\text{MC-}\delta^{15}\text{N}$. Наиболее высокие $\delta^{13}\text{C}$ и, наоборот, низкие $\delta^{15}\text{N}$ отмечены в карапаке, отличаясь от мышечной ткани у обоих видов более чем на 4.1‰ и 5.1‰ соответственно (рис. 1). За счет низкого содержания органического углерода (около 19%) и азота (около 2%) соотношение C/N в карапаке составляло в среднем $9.9\pm 0.8\%$ и $8.4\pm 0.4\%$ у *A. officinalis* и *A. vulgare* соответственно, при значениях около 3.5‰ в мышцах обоих видов. Данные различия связаны со значительным содержанием в экзоскелете инертных неорганических соединений (карбоната кальция), формирование которых сопровождается накоплением ^{13}C (Jacob et al., 2005), тем самым обогащаясь относительно метаболически активных тканей (мышцы, жир и др.). И, наоборот, обеднение карапакса ^{15}N относительно мышц связано с высоким содержанием хитина, изотопный состав которого у членистоногих обыкновенно имеет низкие значения $\delta^{15}\text{N}$ (Schimmelmann, DeNiro, 1986; Webb et al., 1998). Схожие результаты были получены и ранее для других групп беспозвоночных животных с кальцинированным экзоскелетом (Kolasiński et al., 2008; Maraun et al., 2011), в том числе подробнее – для крупных почвенных сапрофагов – двупарноногих многоножек (Семенюк, Тиунов, 2011а, б).

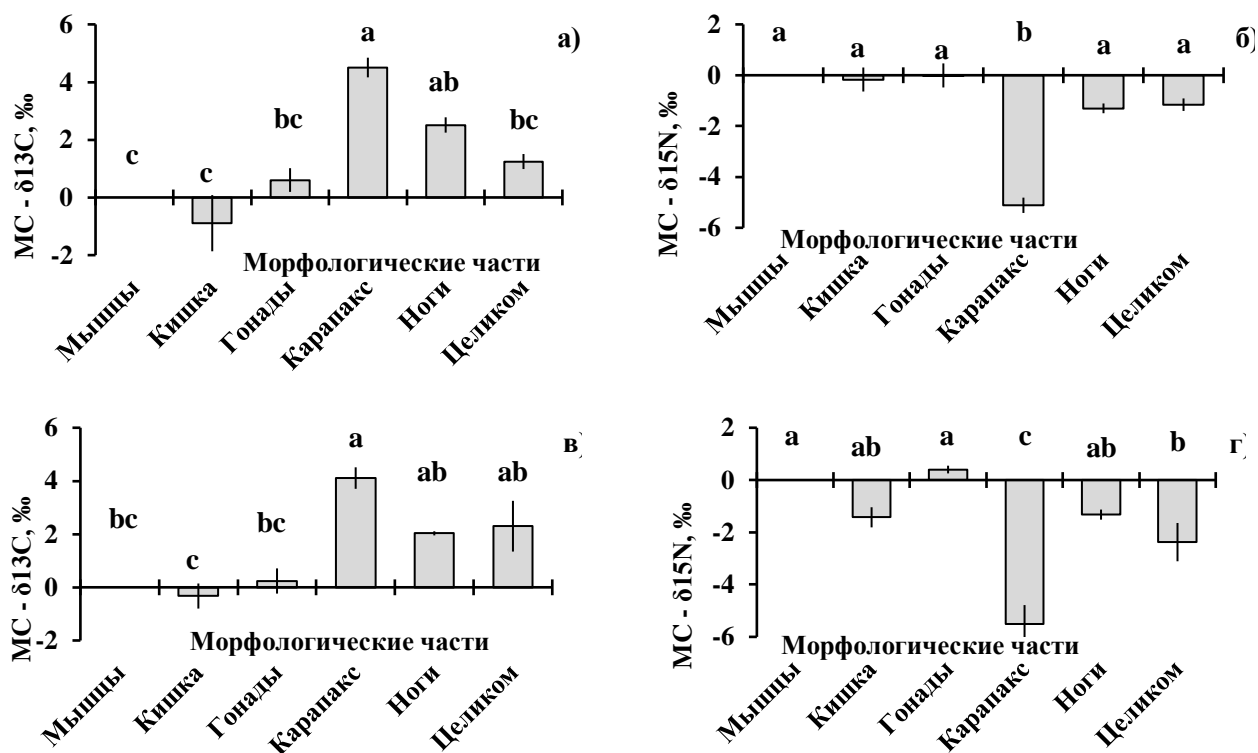


Рис. 1. Нормированные на мышцы значения изотопного состава углерода ($\text{MC-}\delta^{13}\text{C}$, среднее±стандартная ошибка) и азота ($\text{MC-}\delta^{15}\text{N}$, среднее±стандартная ошибка) тканей и органов мокриц *A. officinalis* (а и б соответственно) и *A. vulgare* (в и г соответственно). Условные обозначения для рисунков 1-2: 0.0±0.0‰ – изотопная подпись мышц, «целиком» – экземпляр, гомогенизированный целиком, «кишка» – стенка кишечника; разные буквы указывают на статистически значимые различия между средними, согласно результатам HSD Tukey's test, при $p < 0.05$.

Значения $\text{MC-}\delta^{13}\text{C}$ и $\text{MC-}\delta^{15}\text{N}$ гомогенизированных целиком экземпляров и отдельно ног мокриц не отличались значимо друг от друга вне зависимости от вида (рис. 1) и были обогащены ^{13}C относительно мышц в среднем на 1.7‰ и 2.3‰, но обеднены ^{15}N в среднем на 1.3‰ и 1.8‰. При этом величины $\text{MC-}\delta^{13}\text{C}$ ног и гомогенизированных *A. vulgare* значимо не отличались от таковых карапакса. Соотношение C/N указанных органов варьировало от 5 до 5.8 у обоих видов, занимая промежуточную позицию между мышцами и карапаком. Полученные данные указывают на существенное содержание карбонатов в покровных тканях конечностей крупных мокриц, а также значимое участие экзоскелета в гомогенизированных образцах, что затрудняет их использование для оценки трофической позиции таксона в детритных пищевых сетях. Состав экзоскелета мокриц может

также существенно варьировать в зависимости от видовой принадлежности (Hopkin, 1991): от мелких видов с мягкими покровами (представители сем. Trichoniscidae, Ligiidae) до крупных животных со значительно кальцинированным карапаксом (как, например, *A. vulgare* и *A. officinalis* в нашем исследовании). Возраст животного также, вероятно, будет значимым фактором, влияющим на изотопную подпись мокриц – увеличение размера тела членистоногих, как правило, пропорционально увеличению относительного веса экзоскелета (Jacob et al., 2005; Семенюк, Тиунов, 2011a; Gongalsky, 2021). Например, карапакс диплопод составляет от 5 до 25% в зависимости от линьки и возраста особи (David, Vannier, 1995). Для исследования в водных экосистемах зачастую применяют методику предварительного растворения карбонатов в соляной кислоте (Mateo et al., 2008; Serrano et al., 2008), однако использование данного метода для проб наземных членистоногих показали, что обработка соляной кислотой может существенно повлиять на значения $\delta^{15}\text{N}$ образца (Семенюк, Тиунов, 2011б). Таким образом, использование гомогенизированных образцов, а также конечностей требует дополнительных исследований видовых и возрастных ограничений.

У обоих проанализированных видов мокриц $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ стенки кишечника, половой системы, и мышц значимо не отличались друг от друга (рис. 1). Тем не менее, стенки кишечника *A. vulgare* были несколько обеднены ^{15}N относительно мышц (на $1.4 \pm 0.4\text{‰}$), что может быть вызвано остатками пищи в пищеварительной системе. Несмотря на избирательное извлечение стенки кишечника, специальных процедур промывки или чистки перед изотопным анализом не проводилось и, в целом, затруднительная процедура, выходящая за рамки настоящей работы.

Органы и ткани сколопендр показали низкую вариабельность изотопного состава (рис. 2): $\text{MC-}\delta^{13}\text{C}$ значимо не различались ($F=2.4$, $p = 0.086$), варьируя по средним значениям в диапазоне 1.5‰ .

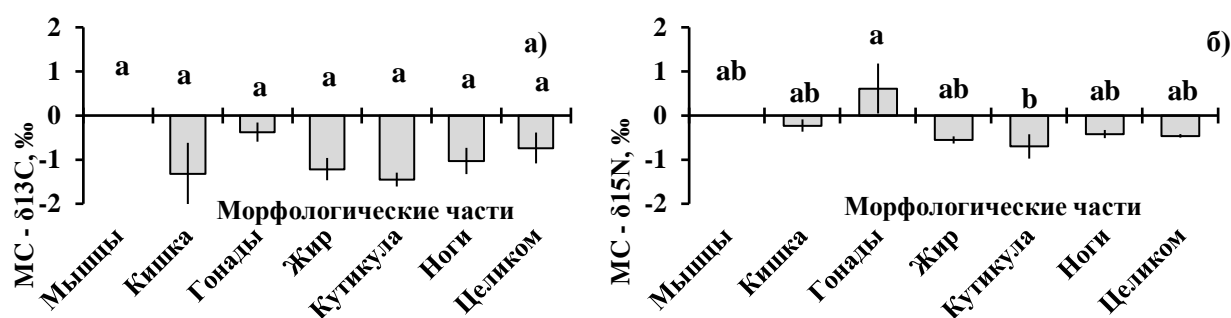


Рис. 2. Нормированные значения изотопного состава углерода (а; $\text{MC-}\delta^{13}\text{C}$, среднее±стандартная ошибка) и азота (б; $\text{MC-}\delta^{15}\text{N}$, среднее±стандартная ошибка) различных тканей и органов сколопендр *S. cingulata*.

Разброс значений $\text{MC-}\delta^{15}\text{N}$ был еще ниже – 1.3‰ . Кутикула сколопендр была несколько обеднена ^{13}C и ^{15}N относительно мышц (в среднем на 1.4 и 0.7‰ соответственно; рис. 2). Соотношение C/N в кутикуле было немного выше, чем в мышцах, но сопоставимо (3.8 ± 0.1 и 3.3 ± 0.1 соответственно). Это указывает на отсутствие во внешних хитинизированных покровах губоногих многоножек неорганических карбонатов, в отличие от карапакса мокриц в нашем исследовании или двупарноногих многоножек (Семенюк, Тиунов, 2011б). В тоже время полученный результат вполне согласуется с предыдущими исследованиями изотопного состава $\delta^{13}\text{C}$ тканей и органов беспозвоночных, указывающих на различия между хитинизированными органами и мышцами большинства беспозвоночных (Traugott et al., 2007; Frossard et al., 2013). К примеру, хитинизированные головные капсулы двукрылых отличались от остального тела на 0.9‰ (Frossard et al., 2013), что сопоставимо с результатами настоящего исследования.

Наибольшее отклонение от мышц, а также дисперсия значений $\text{MC-}\delta^{13}\text{C}$ (в среднем $1.3 \pm 0.7\text{‰}$) была характерна для проанализированных стенок кишечника сколопендр. Обеднение ^{13}C относительно мышц, вероятно, вызвано присутствием небольшого количества остатков пищи, симбионтов или паразитов, и вполне соответствует накоплению ^{13}C на один трофический уровень – по разным оценкам эта величина составляет около 1‰ (Тиунов, 2007; Korobushkin et al., 2014; Potapov et al., 2019). В потенциальные объекты питания сколопендр входит широкий круг

сапротрофных, хищных беспозвоночных и даже мелких позвоночных животных (Залесская, Шилейко, 1991; Potarov et al., 2022), что без должной очистки пищеварительной системы может существенно повлиять на изотопные значения.

Заключение

Ввиду сильной вариабельности изотопного состава углерода и азота различных тканей и органов мокриц, для корректной оценки трофической позиции животных рекомендуется использование мышечной ткани или гонад. Использование стенки кишечника возможно только при условии обязательного извлечения остатков пищи. У небольших видов мокриц могут быть взяты для анализа ноги, но для крупных животных (как *A. officinalis* в настоящем исследовании) использование конечностей и гомогенизация животных нежелательна из-за сильной обызвествленности кутикулы, составляющей значительную долю от общей биомассы животного. Перед использованием каких-либо тканей и органов, отличных от мышц, рекомендуется предварительный анализ изотопного состава $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$.

Для оценки трофического положения хилопод с помощью анализа $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ кроме мышц могут быть использованы как гомогенизированные пробы отдельных животных, так и только конечности или отдельные части организма; использование пищеварительной системы – нежелательно.

Благодарности. Авторы благодарны О.Н. Быхаловой за помощь в организации работ на территории заповедника «Утриш».

Финансирование. Исследование изотопного состава беспозвоночных выполнено при финансовой поддержке гранта РНФ "Роль субсидии морского органического вещества в формировании функциональной и таксономической структуры наземных детритных пищевых сетей" № 19-74-10104 (2019-2022 гг.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Залесская Н.Т., Шилейко А.А. 1991. Сколопендровые многоножки (Chilopoda, Scolopendromorpha). М.: Наука. 102 с.
- Семенюк И.И., Тунов А.В. 2011а. Внутривидовая дисперсия и возрастные изменения изотопного состава ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) тканей диплопод (Mugiapoda, Diplopoda) // Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В.Г. Белинского. № 25. С. 432-440.
- Семенюк И.И., Тунов А.В. 2011б. Дифференциация трофических ниш в сообществах диплопод лесов умеренной и тропической зон // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. № 2. С. 29-31.
- Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Спб.: Мир и семья. 992 с.
- Ben-David M., Flaherty E.A. 2012. Stable isotopes in mammalian research: a beginner's guide // Journal of Mammalogy. Vol. 93. P. 312-328
- David J.F., Vannier G. 1995. Seasonal field analyses of water and fat content in the long-lived millipede *Polyzoniium germanicum* (Diplopoda, Polyzoniidae) // Journal of Zoology. Vol. 236. P. 667-679.
- De Smedt P., Baeten L., Berg M.P., Gallet-Moron E., Brunet J., Cousins S.A.O., Decocq G., Diekmann M., Giffard B., De Frenne P., Hermy M., Bonte D., Verheyen K. 2018. Desiccation resistance determines distribution of woodlice along forest edge-to-interior gradients // European Journal of Soil Biology. Vol. 85. P. 1-3.
- Ehrlich D., Tarroux A., Stien J., Lecomte N., Killengreen S., Berteaux D., Yoccoz N.G. 2011. Stable isotope analysis: modelling lipid normalization for muscle and eggs from arctic mammals and birds // Methods in Ecology and Evolution. Vol. 2. P. 66-76.
- Frossard V., Belle S., Verneaux V., Millet L., Magny M. 2013. A study of the delta C-13 offset between chironomid larvae and their exuvial head capsules: implications for palaeoecology // Journal of Paleolimnology. Vol. 50. P. 379-386.
- Gongalsky K.B. 2021. Soil macrofauna: Study problems and perspectives // Soil Biology and Biochemistry. Vol. 159. paper 108281. P. 1-11..
- Gongalsky K.B., Pokarzhevskii A.D., Savin F.A., Melnikov N.M. 2007. Soil invertebrate population and trophic activity at the main landscapes of the Abrau Peninsula // Landscape and biological diversity of south-Western Caucasus. P. 46-58.
- Gratton C., Forbes A. 2006. Changes in $\delta^{13}\text{C}$ stable isotopes in multiple tissues of insect predators fed isotopically distinct prey // Oecologia. Vol. 147. P. 615-624.
- Hobson K.A., Clark R.G. 1992. Assessing avian diets using stable isotopes II: Factors influencing diet-tissue fractionation // The Condor. Vol. 94. P. 189-197.
- Hopkin S. 1991. A key to the woodlice of Britain and Ireland // Field Studies. Vol. 7. P. 599-650.

- Jacob U., Mintenbeck K., Brey T. Knust R., Beyer K. 2005. Stable isotope food web studies: a case for standardized sample treatment // *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 287. P. 251-253.
- Jeffery S., Gardi C., Jones A., Montanarella L., Marmo L., Miko L., Ritz K., Pérès G., Römbke J., Putten W.V. 2010. European Atlas of Soil Biodiversity. Luxembourg: Publications Office of the European Union. 128 p.
- Klarner B., Maraun M., Scheu S. 2013. Trophic diversity and niche partitioning in a species rich predator guild – Natural variations in stable isotope ratios ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) of mesostigmatid mites (Acari, Mesostigmata) from Central European beech forests // *Soil Biology & Biochemistry*. Vol. 57. P. 327-333.
- Kolasiński J., Rogers K., Frouin, P. 2008. Effects of acidification on carbon and nitrogen stable isotopes of benthic macrofauna from a tropical coral reef // *Rapid Communications in Mass Spectrometry*. Vol. 22. P. 2955-2960.
- Korobushkin D.I., Gongalsky K.B., Tiunov A.V. 2014. Isotopic niche ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values) of soil macrofauna in temperate forests // *Rapid Communications in Mass Spectrometry*. Vol. 28. P. 1303-1311.
- Korobushkin D.I., Semenyuk I.I., Tuf I.H. 2016. An annotated checklist of the Chilopoda and Diplopoda (Myriapoda) of the Abrau Peninsula, northwestern Caucasus, Russia // *Biodiversity Data Journal*. Vol. 4. article e7308. P. 1-33.
- Layman C.A., Araujo M.S., Boucek R., Hammerschlag-Peyer C.M., Harrison E., Jud Z.R., Matich P., Rosenblatt A.E., Vaudo J.J., Yeager L.A., Post D.M., Bearhop S. 2011. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools // *Biological Reviews*. Vol. 87. P. 545-562.
- Lesage V., Hammill M.O., Kovacs K.M. 2002. Diet-tissue fractionation of stable carbon and nitrogen isotopes in phocid seals // *Marine Mammal Science*. Vol. 18. P. 182-193.
- Maraun M., Erdmann G., Fischer B.M., Pollierer M.M., Norton R.A., Schneider K., Scheu S. 2011. Stable isotopes revisited: Their use and limits for oribatid mite trophic ecology // *Soil Biology & Biochemistry*. Vol. 43. P. 877-882.
- Martinez del Rio, C.; Wolf, N.; Carleton, S.A.; Gannes L.Z. 2009. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments // *Biological Reviews*. Vol. 84. P. 91-111.
- Mateo M.A., Serrano O., Serrano L., Michener R.H. 2008. Effects of sample preparation on stable isotope ratios of carbon and nitrogen in marine invertebrates: implications for food web studies using stable isotopes // *Oecologia*. Vol. 157. P. 105-115.
- Perkins M.J., McDonald R.A., van Veen F.J.F., Kelly S.D., Rees G., Bearhop S. 2013. Important impacts of tissue selection and lipid extraction on ecological parameters derived from stable isotope ratios // *Methods in Ecology and Evolution*. Vol. 4. P. 944-953.
- Peterson B.J., Fry B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. Vol. 18. P. 293-320.
- Phillips D.L., Eldridge P.M. 2006. Estimating the timing of diet shifts using stable isotopes // *Oecologia*. Vol. 147. P. 195-203.
- Pinnegar J.K., Polunin N.V.C. 1999. Differential fractionation of d^{13}C and d^{15}N among fish tissues: implications for the study of trophic interactions // *Functional Ecology*. Vol. 13. P. 225-231.
- Post D.M.P. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions // *Ecology*. Vol. 83. P. 703-718.
- Potapov A.M., Beaulieu F., Birkhofer K., Bluhm S.L., Degtyarev M.I., Devetter M., Goncharov A.A., Gongalsky K.B., Klarner B., Korobushkin D.I., Liebke D.F., Maraun M., Mc Donnell R.J., Pollierer M.M., Schaefer I., Shrubovych J., Semenyuk I.I., Sendra A., Tuma J., Tümová M., Vassilieva A.B., Chen T.-W., Geisen S., Schmidt O., Tiunov A.V., Scheu S. 2022. Feeding habits and multifunctional classification of soil-associated consumers from protists to vertebrates // *Biological Reviews*. article 10.1111/brv.12832. P. 1-61.
- Potapov A.M., Tiunov A.V., Scheu S. 2019. Uncovering trophic positions and food resources of soil animals using bulk natural stable isotope composition // *Biological Reviews*. Vol. 94. P. 37-59.
- Reshetnikov A.N., Korobushkin D.I. 2021. Intra-Body Variations of Stable Isotope Ratios ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) and Influence of Storage Methods in Aquatic and Post-Aquatic Stages of the Common Toad, *Bufo bufo* // *Water*. Vol. 13. P. 2544.
- Schilder J., Tellenbach C., Möst M., Spaak P., van Hardenbroek M., Wooller M.J., Heiri O. 2015. The stable isotopic composition of *Daphnia ephippia* reflects changes in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values of food and water // *Biogeosciences*. Vol. 12. P. 3819-3830.
- Schmidt O., Scrimgeour C.M., Curry J.P. 1999. Carbon and nitrogen stable isotope ratios in body tissue and mucus of feeding and fasting earthworms (*Lumbricus festivus*) // *Oecologia*. Vol. 118. P. 9-15.
- Schmölzer K. 1965. Ordnung Isopoda (Landasseln) // *Liferung* 4, 5. Berlin: Akademie-Verlag. 468 s.
- Serrano O, Serrano L, Mateo MA, Colombini I, Chelazzi L, Gagnarli E, Fallaci M. 2008. Acid washing effect on elemental and isotopic composition of whole beach arthropods: implications for food web studies using stable isotopes // *ActaOecologica*. Vol. 34. P. 89-96.
- Shipley O.N., Matich P. 2020. Studying animal niches using bulk stable isotope ratios: an updated synthesis // *Oecologia*. Vol. 193. P. 27-51.
- Traugott M., Pazmandi C., Kaufmann R., Juen A. 2007. Evaluating N-15/N-14 and C-13/C-12 isotope ratio analysis to investigate trophic relationships of elaterid larvae (Coleoptera: Elateridae) // *Soil Biology & Biochemistry*. Vol. 39. P. 1023-1030.
- Wehi P., Hicks B. 2010. Isotopic fractionation in a large herbivorous insect, the Auckland tree weta // *Journal of Insect Physiology*. Vol. 56. P. 1877-1882.