AGROLOGY

ISSN 2617-6106 (print)
ISSN 2617-6114 (online)
Agrology, 4(1), 21–32
doi: 10.32819/021003

Original researches

# Temporal Dynamics of the Terrestrial Invertebrate Community Under Conditions of Land Reclamation

**M. P. Fedyushko[1], A. V. Babchenko[2]**
[1]*Bogdan Khmelnitsky Melitopol State Pedagogical University, Melitopol, Ukraine*
[2]*Ukrainian State University of Chemical Technology, Dnipro, Ukraine*

Received: 18 January 2021
Revised: 22 January 2021
Accepted: 25 January 2021

Bogdan Khmelnitsky Melitopol State Pedagogical University, Hetmanska Str., 20, Melitopol, 72318, Ukraine

Ukrainian State University of Chemical Technology, Gagarin Av., 8, Dnipro, 49005, Ukraine

**Tel.:** +38-097-047-22-48
**E-mail**: marinafedushko@gmail.com
lineanna83@gmail.com

**Cite this article**: Fedyushko, M. P., & Babchenko, A. V. (2021). Temporal dynamics of the terrestrial invertebrate community under conditions of land reclamation. *Agrology*, 4(1), 21–32. doi: 10.32819/021003

**Abstract.** The article demonstrates how the variability of water content in technosols affects the temporal dynamics of terrestrial invertebrates and finds the properties of species response curves to soil water content. The hypothesis that the effects of soil moisture on terrestrial invertebrate populations and communities depend both directly on soil water content and on other environmental factors and spatial and temporal variables was tested. It has been shown that in order to determine the real values of the optimum and tolerance of species, it is necessary to first extract the influence of other factors on their response. The study was conducted at the research center of the Dnipro State Agrarian and Economic University (Pokrovsk, Ukraine). To study the spatial and temporal variability of abundance, species richness and species composition of invertebrate communities at the experimental site, animals were collected using Barber traps. The range of moisture available to plants, precipitation, wind speed, air temperature (daily minimum, daily maximum, mean daily temperature), atmospheric humidity, and atmospheric pressure were used as environmental predictors of the invertebrate ecological niche. Two-dimensional geographic coordinates of sampling points were used to create a set of orthogonal spatial variables based on eigenvectors. Each of the vectors represents a paternoster of a certain scale within the sampling area. Similarly, only a one-dimensional series of dates during which sampling was conducted was used to create a set of temporal variables based on eigenvectors. Each of the vectors represents a paternoster of a certain scale within the time period under study. Spatial and temporal variables are used as spatial and temporal predictors of species recall. 257437 invertebrates (Arthropoda and Mollusca) were collected from 6 classes, 13 series, 50 families, and 202 species or parata xonomic units. The distribution of moisture content indicators available to plants, weighted by animal abundance, is polymodal and can be represented as a mixture of three normal distributions. Fractionation of community variability in relation to meteorological data, spatial and temporal predictors, and type of technozem was performed based on two ordination methods (CCA and RDA). The fractionation of community variation based on the CCA-procedure indicates the grea test role of complex factors that result from the interaction of temporal and spatial predictors as well as temporal, spatial and meteorological factors. The results based on the RDA-procedure also indicate a significant role in the interaction of meteorological and temporal factors. These results indicate the need to isolate the role of soil moisture factor interaction with other factors to assess the effect of soil moisture on invertebrate community dynamics.

**Keywords:** populations; communities; ecosystems; moisture regime; community ordination.

# Часова динаміка угруповань наземних безхребетних в умовах рекультивації земель

**М. П. Федюшко[1], А. В. Бабченко[2]**
[1]*Мелітопольський державний педагогічний університет імені Богдана Хмельницького, м. Мелітополь, Україна*
[2]*Український державний хіміко-технологічний університет, м. Дніпро, Україна*

**Анотація.** Визначено, як впливає мінливість вмісту води в техноземах на часову динаміку наземних безхребетних та знайдені властивості кривих відгуків видів на вміст води в ґрунті. Перевірено гіпотезу, що вплив вологості ґрунту на популяції та угруповання наземних безхребетних залежить як від умісту води в ґрунті безпосередньо, так і зазнає впливу від інших факторів середовища й просторових і часових змінних. Доведено, що для ідентифікації реальних значень оптимуму та толерантності видів необхідно попередньо виокремити вплив інших факторів на їх відповідь. Дослідження проведене в Дослідницькому центрі Дніпровського державного аграрно-економічного університету (м. Покров, Україна). Для дослідження просторово-часової мінливості чисельності, видового багатства та видового складу угруповання безхребетних у межах експериментального полігону тварин було зібрано зі застосуванням пасток Барбера. Діапазон доступної для рослин вологи, кількість опадів, швидкість вітру, атмосферна температура (добовий мінімум, добовий максимум, середньодобова температура), атмосферна вологість, атмосферний тиск використано як екологічні предиктори екологічної ніші безхребетних. Двовимірні географічні координати точок відбору проб застосовано для генерування сукупності ортогональних просторових змінних, заснованих на власних векторах і кожна з яких пред-

ставляє патерн певного масштабу в межах діапазону площі відбору проб. Аналогічно, але тільки одновимірний часовий ряд дат, у які проводили відбір проб, був застосований для генерації сукупності часових змінних, заснованих на власних векторах і кожна з яких представляє патерн певного масштабу в межах діапазону досліджуваного часового періоду. Просторові та часові змінні використані як просторові та часові предиктори відгуків видів. Зібрано 257437 особин безхребетних (Arthropoda та Mollusca) із 6 класів, 13 рядів, 50 родин та 202 видів, або паратаксономічних одиниць. Розподіл зважених за чисельністю видів тварин показників умісту доступної для рослин вологи є полімодальним та може бути представлений як суміш трьох нормальних розподілів. Фракціонування варіабельності угруповання відносно до метеорологічних даних, просторових та часових предикторів, а також типу техноземів виконано на основі двох ординаційних технік (CCA та RDA). Фракціонування варіювання угруповання на основі CCA-процедури свідчить про важливу роль складних факторів, які є результатом взаємодії часових та просторових факторів, а також часових, просторових та метеорологічних факторів. Результати на основі RDA–процедури підтверджують суттєву роль взаємодії метеорологічних та часових факторів, підкреслюють необхідність вичленування ролі взаємодії фактора вологості ґрунту з іншими факторами для оцінки саме впливу вологості ґрунту на динаміку угруповання безхребетних.

**Ключові слова:** популяції; угруповання; екосистеми; режим вологості; ординація угруповань.

## Вступ

Угруповання наземних безхребетних, які сформувалися після тривалого періоду рекультивації, характеризуються високим рівнем видового та таксономічного різноманіття (Pakhomov et al., 2019). У ряді досліджень наведено відомості про те, що внаслідок рекультивації земель здатні формуватися угруповання з високим рівнем різноманіття (Sklenicka et al., 2004; Hendrychová et al., 2012; Ge et al., 2014; Buchori et al., 2018). Найбільш важливими факторами, які відповідають за формування угруповання, є процеси, що можна з'ясувати теорією ніші або дисперсії (Cottenie, 2005). Відповідно до теорії ніші, контроль середовища над розподілом видів проявляє себе в мінливості композиції видів, яка пояснюється факторами середовища (Chang et al., 2013). Абіотичні процеси взагалі розглядаються як середовищні фільтри, що відбирають види, які відповідають умовам конкретних оселищ (Silvertown et al., 2006; Lososová et al., 2015). Фракціонування варіювання угруповання на середовищну та просторову компоненти є важливим підходом для виявлення різних процесів, які відповідають за структуру угруповання (Dray et al., 2006). Просторова та часова компоненти варіювання угруповання можуть бути змодельовані за допомогою просторових dbMEM-змінних (Blanchet et al., 2008; Baho et al., 2015; Widenfalk et al., 2016). Ці змінні можуть відображати як дисперсійні процеси, що відбуваються в просторі, так і наявність просторово-структурованих патернів варіювання властивостей середовища. Чутливість до впливу факторів навколишнього середовища обумовлена біологічним станом виду, що у цілому описується таким поняттям, як біологічний час. Однаковий рівень впливу фактора на біологічну систему, яка знаходиться в різних фазах свого розвитку, буде мати різний ефект. Моделювання регулярних часових процесів є дуже важливим для точної оцінки відгуку виду в градієнті фактора.

Оцінка оптимального рівня фактора для життєдіяльності виду та толерантності виду до дії такого фактора може бути здійснення різними способами. Середнє зважене може давати незміщені оцінки за умов симетричного розподілу відгуку виду (Diekmann & Dupré, 1997; Carlisle et al., 2007; Zelený & Schaffers, 2012; Maamar et al., 2018). Симетричний відгук, наближений до гаусової дзвоноподібної кривої, добре може бути змодельований за допомогою регресійного підходу (Cajo J.F. ter Braak & Looman, 1986; Santika & Hutchinson, 2009). Але в реальності характер відгуку видів на вплив екологічних факторів надзвичайно різноманітний, тому метод середнього зваженого або регресійний підхід дають адекватні оцінки оптимуму тільки для обмеженої кількості випадків (Pakhomov et al., 2019). Серед моделей з HOFJO-переліку концепція єдиного оптимуму представлена тільки моделями IV та V (Yorkina et al., 2020). Для інших моделей оцінка оптимуму може бути зроблена тільки умовно здебільшого на основі припущень зручності. Так, модель II передбачає, що оптимум, якщо він існує, знаходиться поза межами діапазону досліджених значень екологічного фактора, а граничне значення фактора (найменше або найбільше) як оптимуму обирається за найкращою оцінкою з існуючих (Jansen & Oksanen, 2013). Модель III моделює наявність не оптимальної точки, а оптимального діапазону рівнозначно оптимальних показань (Michaelis & Diekmann, 2017). Як компроміс за оцінку оптимуму розраховується середнє значення відповідного діапазону. Бімодальні розподіли представлені моделями VI та VII. Усереднення двох оптимумів передбачає те, що бімодальні моделі є результатом трансформації початково унімодального відгуку під впливом інших факторів, і те, що реальний оптимум знаходиться між двома в бімодальному розподілі. Таке припущення є досить вільним і не враховує ані асиметрії гіпотетичного розподілу, ані екологічної гетерогенності сукупності індивідів, які віднесені до одного виду (Heegaard, 2002; Jansen & Oksanen, 2013).

Спостережуваний оптимум є результатом впливу певного фактора та його взаємодії з іншими факторами, а також міжвидових взаємодій в угрупованні. Вплив на вид інших факторів, які не скорельовані з фокусним, призведе до збільшення варіації ознаки, тобто до змін показників толерантності виду. Синергізм або антагонізм у впливі з іншими факторами будуть спричиняти зсув оцінюваного оптимального значення. Важливим є також урахування міжвидових взаємодій в угрупованні, в результаті яких формується спостережуваний патерн відгуку виду на вплив досліджуваного фактора. Таке завдання може бути виконане за допомогою ординаційних технік – RDA (*Redundancy analysis* – аналіз надлишковості) (Thioulouse et al., 2004; Sadler et al., 2006; Gilbert & Bennett, 2010) або CCA (*Canonical correspondence analysis* – канонічний аналіз відповідностей) (Økland & Eilertsen, 1994; Guisan et al., 1999; Adjeroud et al., 2002; Zhukov et al., 2016) зі зміною вологості як предиктора та інших факторів як коваріати.

Гіпотеза стрес-градієнт передбачає під впливом високого абіотичного стресу взаємодію між видами, тенденцію бути більш фасилітативною, а під менш сильним абіотичним стресом вона має тенденцію стати більш конкурентною (Bertness & Callaway, 1994; Bowker et al., 2010). Одержані результати вказують на різний характер відгуків видів на градієнт умов вологості. В більш сухих умовах розподіли є переважно унімодальними асиметричними, у більш вологих – бімодальними, а в помірних умовах розподіли є симетричними унімодальними (Pakhomov et al., 2019). Бімодальні моделі запропоновані для відгуків видів, які знаходяться під значним впливом біотичних факторів (Jansen & Oksanen, 2013). Причини, які знаходяться в основі асиметрії відгуків видів у градієнті умов середовища можуть бути пояснені мінливістю сили абіотичних та біотичних факторів на холодній та теплій границях градієнта, відповідно (Dvorský et al., 2017). Асиметричний характер відгуків видів в умовах дефіциту вологи можна пояснити більш фізіологічно стресовим впливом абіотичних факторів, коли вже порівняно малі рівні зниження вологості мають непропорційно великі наслідки, що призводить до асиметрії. Крім того, не можна

виключати суто математичну природу асиметрії у граничних позиціях, коли асиметрія може бути артефактом. Можливий діапазон умов вологості є обмеженим найбільшим та найменшим рівнем вологості, тоді як нормальний Гаусовий відгук передбачає теоретично нескінченну область визначення аргументу. Тим не менш, асиметричний відгук переважно зустрічається саме в області посушливої границі діапазону вологості.

У цьому дослідженні застосовували різні підходи для оцінки оптимумів та толерантності до вмісту ґрунтової вологи часової проекції екологічної ніші наземних безхребетних у межах експериментального полігону, який створено для дослідження динаміки процесів рекультивації земель після глибоких гірничих розробок у посушливих умовах Степу України. Головним завданням було встановити, чи впливає мінливість вмісту води в техноземах на часову динаміку наземних безхребетних та знайти властивості кривих відгуків видів на вміст води в ґрунті. Нами сформульовано гіпотезу: вплив вологості ґрунту на популяції та угруповання наземних безхребетних залежить як від умісту води в ґрунті безпосередньо, так і від інших факторів середовища та просторових і часових змінних. Щоб встановити реальні оцінки оптимуму та толерантності видів, необхідно попередньо виокремити вплив інших факторів на їх відповідь.

**Матеріал та методи**

Дослідження проводили в Дослідницькому центрі Дніпровського державного аграрно-економічного університету (м. Покров, Україна). Експериментальний полігон для дослідження оптимальних режимів сільськогосподарської рекультивації створений в 1968–1970 рр. (рис.1). Зразки відбирали на варіантах штучних ґрунтів (техноземів), сформованих на лесоподібних суглинках, на червоно-бурих глинах, на сіро-зелених глинах, на технологічній суміші гірських порід та на лесоподібних суглинках з гумусованим верхнім шаром 70 см (географічні координати полігону 47°38' півн. шир., 34°08' схід. довг.). Для визначення просторово-часової мінливості чисельності (кількості зібраних особин) видового багатства та видового складу угруповання безхребетних у межах експериментального полігону тварин збирали зі застосуванням пасток Барбера (Pakhomov et al., 2019). Використовували 60 пасток одночасно кожного періоду відбору проб. На майданчику розміщали три пастки по кількості вершин трикутника з довжиною сторони 3 м (Desender, 1999; Pontégnie et al., 2005). Виїмка з пасток відбувалася кожні 7–9 діб протягом вегетаційного періоду. Як пастки застосовували літрові скляні ємності (з діаметром 10 см), які вкопували по ободок урівень з поверхнею ґрунту. В ємності було 250 мл консервуючої рідини, виготовленої з концентрованого розчину NaCl, який є достатнім для збирання безхребетних та відносно нетоксичним для інших організмів. Пастки прикривали листом пластику, щоб уникнути заливання під час опадів. Захисний лист пластику розміщали на висоті 5 см над отвором ємності за допомогою чотирьох стрижнів, що фіксували кути листа.

Діапазон доступної для рослин вологи (ДДВ, мм у метровому шарі ґрунту), опади (мм), швидкість вітру (м/с), атмосферна температура (добовий мінімум, добовий максимум, середньодобова температура, ºС), атмосферна вологість (%), атмосферний тиск (гПа) застосовували як екологічні предиктори екологічної ніші безхребетних (Pakhomov et al., 2019).

Двовимірні географічні координати точок відбору проб застосовані для генерування сукупності ортогональних просторових змінних, основаних на власних векторах (Spatial dbMEMs), кожна з яких представляє патерн певного масштабу в межах ді-

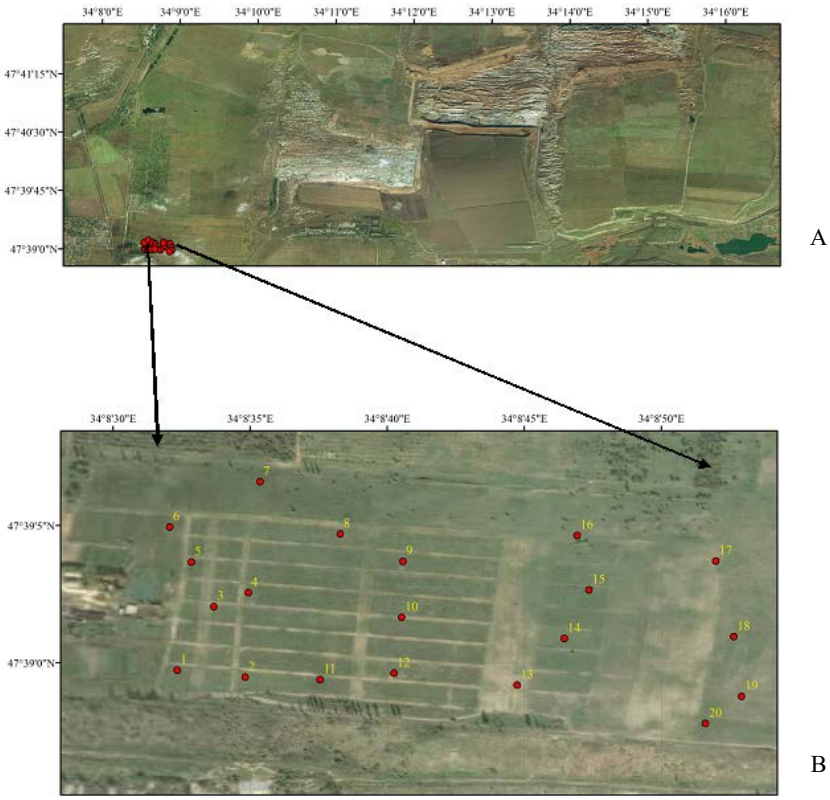


**Рис. 1.** Знімок зі супутника (https://www.bing.com) ландшафту, який трансформований після відкритого видобутку (А) та Дослідницький центр Дніпровського державного аграрно-економічного університету (В). Ділянки: 1, 2, 3, 5, 6 – техноземи на лесоподібних суглинках; 6, 7, 8, 9, 10 – техноземи на червоно-бурій глині; 11, 12 – техноземи на сіро-зеленій глині; 13, 14, 15, 16 – техноземи, сформовані на технологічній суміші гірських порід та на лесоподібних суглинках з гумусованим верхнім шаром (70 см); 17, 18, 19, 20 – техноземи на технологічній суміші гірських порід

апазону площі відбору проб. Аналогічно, але тільки одновимірний часовий ряд дат, в які здійснювався відбір проб, був застосований для генерації сукупності часових змінних, основаних на власних векторах (Time dbMEMs). Кожна зі змінних представляє патерн певного масштабу в межах діапазону досліджуваного часового періоду. Просторові та часові dbMEMs-змінні були застосовані як просторові та часові предиктори відгуків видів (Borcard et al., 2004).

Ієрархічні моделі Хуізмана, Ольфа та Фреско (HOF) використано для моделювання відповіді видів на вплив факторів середовища (Huisman et al., 1993). Крім п'ятьох HOF-моделей, до їх переліку включено дві бімодальні (симетрична та асиметрична) форми відгуку для того, щоб охопити види з обмеженими максимальними значеннями внаслідок конкуренції (Jansen & Oksanen, 2013; Michaelis & Diekmann, 2017).

Множинні ординаційні техніки було застосовано для аналізу просторово-часового варіювання у видовому складі комплексу безхребетних. Трансформація Гелліндженра є корисною для даних з великою кількістю нулів (Rao, 1965). Тому перед аналізом дані по чисельності видів були піддані трансформації Гелліндженра (Legendre, Gallagher, 2001). У наших даних не було рідкісних видів, які представлені менш ніж у 7 сайтах. Ось чому всі види включено до аналізу, що в кінцевому підсумку дало базу даних з 202 видів або паратаксономічних груп. Матриця даних після трансформації Гелліндженра була піддана аналізу відповідностей (*correspondence analysis* – CA), пояснювальному аналізу відповідностей (*constrained correspondence analysis* – CCA) та пояснювальному аналізу надлишковості (*constrained redundancy analysis* – RDA) для того, щоб виокремити найголовніші патерни варіації (Legendre et al., 2005). Фактори середовища були підігнані до осей CA-ординації за допомогою функції *enfit* бібліотеки *vegan* (Oksanen et al., 2018). Пояснювальні підходи для ординації (аналізи відповідності або надлишковості) дозволили оцінити вплив умісту вологи в ґрунті як пояснювальної змінної на угруповання безхребетних з часовими, просторовими даними, даними навколишнього середовища та відомостями про тип технозему як умовних змінних. Детрендовий аналіз відповідностей (DCA) використаний для того, щоб розрізнити, чи є відгук видів переважно мотононим або переважно унімодальним. Із цією метою оцінили довжину першого найголовнішого градієнта варіювання угруповання (ter Braak and Prentice, 1988). Якщо довжина градієнта перевищує більш ніж 2 стандартних відхилення, то обирають пояснювальний аналіз відповідностей (CCA) як ординаційну процедуру. У протилежному випадку пояснювальний аналіз надлишковості (RDA) є більш придатним. Ваги видів, сгенеровані в результаті CA або CCA, указують на центр розподілу виду за умов унімодальної моделі. Отже, видові ваги представляють позицію оптимуму ніші уздовж виокремленої осі (Ter Braak & Šmilauer, 2002). Стандартне відхилення ваг видів кількісно характеризує ширину ніші. Якщо ординаційна вісь корелює з градієнтом середовища, то ваги та пов'язане з ними стандартне відхилення можна застосувати для характеристики властивостей ніші кожного виду відносно цього градієнта (Entling et al., 2007). Для статистичних аналізів у наших дослідженнях застосовували відповідні процедури для Statistica (Version 12.0, StatSoft Inc., http://www.statsoft.com) або R (version 3.5.2; R Core Team, 2018).

## Результати

*Фітоіндикаційна оцінка режимів зволоження техноземів*

Відомості про екологічні умови біотопу можна одержати на основі фітоіндикаційних процедур. У межах експериментального полігону було встановлено 35 видів трав'янистих рослин (табл. 1).

На кожній ділянці кількість видів варіювала в межах 11–33. Фітоіндикаційна оцінка вмісту вологи у ґрунтів знаходиться в

**Таблиця 1.** Кількість видів рослин та фітоіндикаційне оцінювання умов ґрунтової вологості

| Сайт | Технозем | Кількість видів | Індикаторне значення ґрунтової вологості | Фітоіндикаторна оцінка вмісту доступної для рослин вологи, мм | Преферентні екологічні групи рослин* |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Лесоподібні суглинки | 23 | 12,6 | 123,2 | Мезофіти |
| 2 | | 17 | 10,3 | 87,4 | Субмезофіти |
| 3 | | 21 | 12,6 | 124,0 | Мезофіти |
| 4 | | 15 | 12,0 | 113,0 | Мезофіти |
| 5 | | 20 | 12,2 | 116,6 | Мезофіти |
| 6 | Червоно-бурі глини | 26 | 11,9 | 110,6 | Мезофіти |
| 7 | | 11 | 12,8 | 127,3 | Мезофіти |
| 8 | | 31 | 8,4 | 65,7 | Субксерофіти |
| 9 | | 30 | 8,6 | 67,7 | Субксерофіти |
| 10 | | 13 | 12,6 | 124,0 | Мезофіти |
| 11 | Сіро-зелені глини | 23 | 9,1 | 72,9 | Субмезофіти |
| 12 | | 23 | 8,7 | 68,5 | Субксерофіти |
| 13 | Педозем | 13 | 7,4 | 56,7 | Субксерофіти |
| 14 | | 16 | 11,3 | 102,0 | Мезофіти |
| 15 | | 26 | 12,1 | 114,7 | Мезофіти |
| 16 | | 16 | 12,7 | 124,8 | Мезофіти |
| 17 | Технологічна суміш гірських порід | 15 | 6,9 | 52,8 | Ксерофіти |
| 18 | | 16 | 9,0 | 71,5 | Субксерофіти |
| 19 | | 19 | 9,0 | 71,6 | Субксерофіти |
| 20 | | 20 | 6,7 | 51,2 | Ксерофіти |

***Примітка***: * – відповідно до фітоіндикаторних шкал Я. П. Дідуха (Didukh, 2011).

діапазоні 6,7–12,8 відповідно до 23-бальної шкали вологості Didukh (2011). Фітоіндикаційні шкали можуть бути переведені у фізичні оцінки вмісту доступної вологи. Ці показники знаходяться в діапазоні 51,2–127,3 мм метрового шару техноземів. Якісно умови вологості є сприятливими для рослин від ксерофітів до мезофітів.

*Видове різноманіття угруповань безхребетних*

У цілому було зібрано 257437 особин безхребетних (Arthropoda та Mollusca) зі 6 класів, 13 рядів, 50 родин та 202 видів або паратаксономічних одиниць (табл. 2). Двопарноногі є найбільш чисельною таксономічною групою, яка представлена тільки одним видом *Rossiulus kessleri* (Lohmander, 1927). Чисельність цього виду становить 49,4% від загальної чисельності угруповання. Coleoptera та Araneae є більш чисельними таксономічними групами, які обіймають 22,4 та 18,2% від загальної чисельності угруповання, відповідно. Ці таксони є найбільш насиченими видами. Coleoptera представлені 122 видами, а Araneae налічує 67 видів.

Серед досліджених 202 видів або форм видового рівня 71 вид зустрічається 50 разів або менше (рис. 2).

*Розподіли оптимумів та толерантності видів у градієнті вологості*

Розподіл зважених за чисельністю видів тварин показників умісту доступної для рослин вологи є полімодальним та може бути представлений як суміш трьох нормальних розподілів (Kolmogorov–Smirnov d = 0,037; p = 0,93) – рис. 3А.

Складова зі середнім 30,5 мм та середньоквадратичним відхиленням 11,5 становить 18,4% від варіювання суміші. Складова зі середнім 87,2 мм та середньоквадратичним відхиленням 29,3 становить 65,9% від варіювання суміші. Складова зі середнім 144,5 мм та середньоквадратичним відхиленням 6,4 становить 15,7% від варіювання суміші. Розподіл зважених оцінок

**Таблиця 2.** Чисельність і кількість видів та паратаксономічних одиниць безхребетних, які зібрані пастками

| Таксон | Родина | Кількість | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | особин по роках | | | видів по роках | | |
| | | 2013 | 2014 | 2015 | 2013 | 2014 | 2015 |
| Arthropoda | | | | | | | |
| Crustacea | | | | | | | |
| Isopoda | Trachelipodidae | 850 | 255 | 1853 | 1 | 1 | 1 |
| Diplopoda | | | | | | | |
| Julida | Julidae | 45649 | 34170 | 47453 | 1 | 1 | 1 |
| Chilopoda | | | | | | | |
| Geophilomorpha | Geophilidae | 15 | 5 | 2 | 1 | 1 | 1 |
| Lithobiomorpha | Lithobiidae | 72 | 31 | 284 | 1 | 1 | 1 |
| Scolopendromorpha | Cryptopidae | 105 | 22 | 237 | 1 | 1 | 1 |
| Scutigeromorpha | Scutigeridae | 7 | 11 | 2 | 1 | 1 | 1 |
| Arachnida | | | | | | | |
| Araneae | Agelenidae | 351 | 46 | 628 | 4 | 4 | 4 |
| | Dictynidae | 20 | - | 15 | 1 | - | 1 |
| | Gnaphosidae | 8399 | 4195 | 9223 | 20 | 17 | 18 |
| | Linyphiidae | 36 | 3 | 19 | 2 | 1 | 2 |
| | Liocranidae | 18 | 2 | 11 | 3 | 1 | 2 |
| | Lycosidae | 3343 | 1536 | 4789 | 8 | 7 | 8 |
| | Miturgidae | 114 | 2 | 255 | 2 | 1 | 2 |
| | Oxyopidae | 23 | 11 | 15 | 2 | 1 | 2 |
| | Philodromidae | 873 | 521 | 630 | 6 | 2 | 5 |
| | Pisauridae | 35 | 11 | 12 | 2 | 1 | 2 |
| | Salticidae | 434 | 96 | 652 | 5 | 5 | 5 |
| | Theridiidae | 108 | 17 | 95 | 3 | 1 | 3 |
| | Thomisidae | 952 | 524 | 992 | 7 | 4 | 7 |
| | Titanoecidae | 80 | 58 | 5 | 1 | 1 | 1 |
| | Dysderidae | 33 | 11 | 17 | 1 | 1 | 1 |
| Opiliones | Phalangiidae | 11 | - | 11 | 1 | - | 1 |

Продовження табл. 2

| Таксон | Родина | Кількість | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | особин по роках | | | видів по роках | | |
| | | 2013 | 2014 | 2015 | 2013 | 2014 | 2015 |
| Insecta | | | | | | | |
| Coleoptera | Aphodiidae | 17 | 27 | 34 | 1 | 1 | 1 |
| | Buprestidae | 29 | - | 22 | 1 | - | 1 |
| | Byrrhidae | 52 | - | 35 | 1 | - | 1 |
| | Cantharididae | 12 | 2 | 9 | 1 | 1 | 1 |
| | Carabidae | 5870 | 5825 | 4866 | 47 | 39 | 46 |
| | Cerambycidae | 196 | 55 | 57 | 5 | 2 | 4 |
| | Cetoniidae | 75 | 43 | 14 | 3 | 3 | 2 |
| | Chrysomelidae | 73 | 69 | 75 | 1 | 1 | 1 |
| | Coccinellidae | 78 | 20 | 81 | 2 | 2 | 1 |
| | Curculionidae | 319 | 257 | 483 | 9 | 7 | 7 |
| | Dermestidae | 3314 | 2421 | 3047 | 2 | 2 | 2 |
| | Dynastidae | 190 | 94 | 284 | 1 | 1 | 1 |
| | Elateridae | 245 | 212 | 287 | 3 | 2 | 3 |
| | Geotrupidae | 101 | 5 | 54 | 1 | 1 | 1 |
| | Histeridae | 1510 | 1330 | 1598 | 6 | 5 | 6 |
| | Lucanidae | 20 | 44 | - | 1 | 1 | - |
| | Meloidae | 518 | 505 | 172 | 4 | 3 | 4 |
| | Scarabaeidae | 682 | 395 | 624 | 7 | 5 | 7 |
| | Silphidae | 750 | 555 | 1371 | 6 | 5 | 6 |
| | Staphilinidae | 507 | 165 | 695 | 4 | 2 | 4 |
| | Tenebrionidae | 9000 | 4489 | 7455 | 12 | 11 | 12 |
| | Trogidae | 109 | 81 | 107 | 3 | 2 | 3 |
| | Melolonthidae | 8 | 25 | - | 1 | 1 | - |
| Hemiptera | Pyrrhocoridae | 1473 | 1358 | 1467 | 1 | 1 | 1 |
| Lepidoptera | Noctuidae | 633 | 848 | 732 | 1 | 1 | 1 |
| Orthoptera | Acrididae | 5778 | 7764 | 4324 | 1 | 1 | 1 |
| Mollusca | | | | | | | |
| Gastropoda | | | | | | | |
| Pulmonata | Enidae | 422 | 267 | 428 | 2 | 2 | 2 |
| | Hygromiidae | 8 | 16 | - | 1 | 1 | - |

середньоквадратичних оцінок за чисельністю видів тварин показників умісту доступної для рослин вологи є бімодальним та може бути представлений як суміш двох нормальних розподілів (Kolmogorov–Smirnov d = 0,027; p = 0,99) – рис. 3B. Складова зі середнім 12,6 та середньоквадратичним відхиленням 3,0 становить 17,0% від варіювання суміші. Складова зі середнім 33,5 та середньоквадратичним відхиленням 9,9 становить 83,0% від варіювання суміші.

*Моделювання патернів відгуків видів на градієнт вологості*

HOFJO-підхід надає можливості для моделювання відгуків видів за допомогою великої кількості альтернативних моделей (рис. 4). Найчастіше оптимальною моделлю відгуку видів є модель IV, менш частіше оптимальними є моделі III, V та VII (рис. 5). Таким чином, найчастіше відгук видів на вплив умісту вологи в ґрунті може бути описаний Гаусовою кривою (модель IV) або наближеною до неї асиметричною дзвінкоподібною кривою (модель V). Для монотонних патернів відгуків видів більш придатною є ординаційна процедура RDA-аналізу, а для патернів із дзвінкоподібним відгуком придатною є ординаційна процедура CCA-аналізу. DCA показав, що довжина градієнта першої осі переважає 2 стандартних відхилення (2,49), що вказує на доречність застосування аналізу відповідностей (CA) та умовного аналізу відповідностей як ординаційних процедур (CCA).

Осі, які виокремлені в результаті CA-ординації угруповання безхребетних, можуть бути пояснені за допомогою факторів середовища, часових та просторових змінних, а також типу технозему (табл. 3).

Перші чотири CA-осі здатні пояснити 19,1% від загальної варіабельності угруповання. Вісь 1 найбільш скорельована з

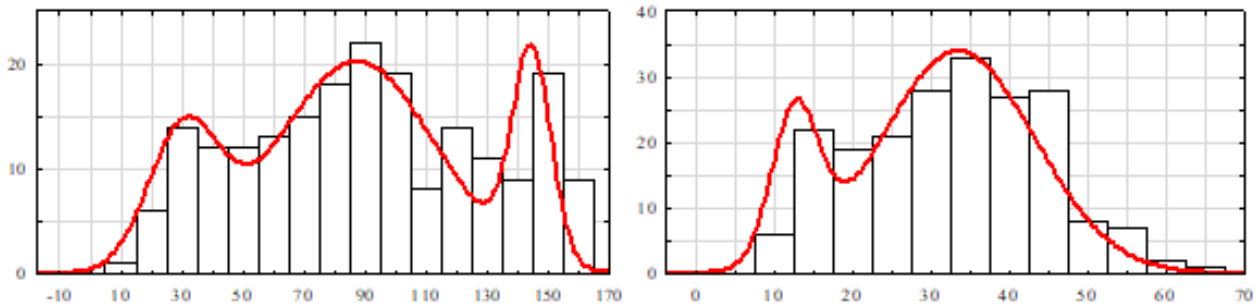


**Рис. 3.** Гістограми розподілів зважених за чисельністю видів тварин показників умісту доступної для рослин вологи (A: вісь абсцис – уміст доступної вологи, мм; вісь ординат – кількість видів) та зважених оцінок середньоквадратичного відхилення цього показника (B: вісь абсцис – середньоквадратична оцінка оптимуму вмісту доступної вологи, мм; вісь ординат – кількість видів)

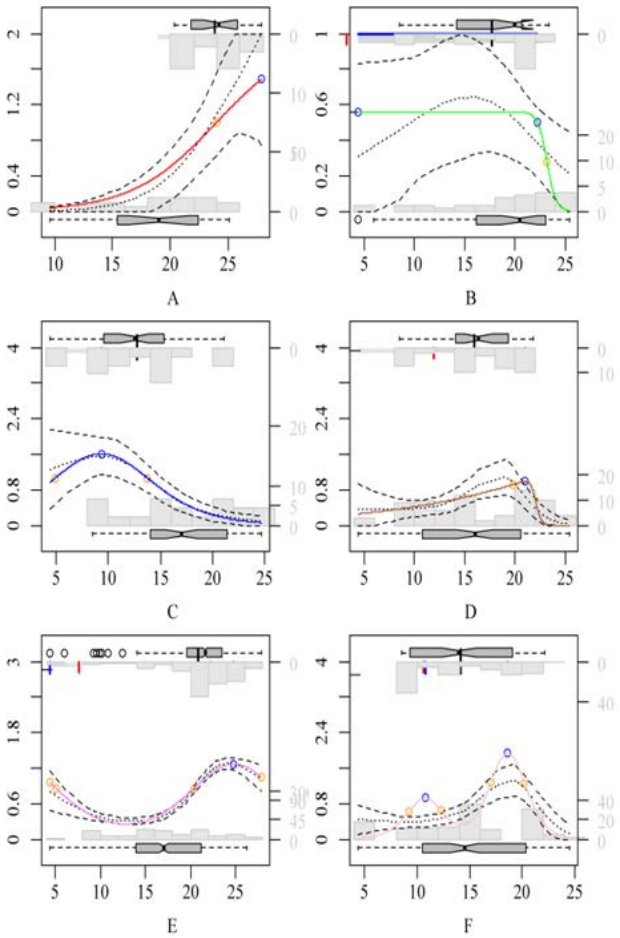


**Рис. 4.** Різноманітні моделі відгуку чисельності видів у градієнті вологості ґрунту: вісь абсцис – уміст вологи, доступної для рослин, мм у шарі ґрунту 1 м; вісь ординат – кількість індивідуумів. HOFJO-моделі: A – модель II (Anoxia pilosa), B – модель III (Asida lutosa), C – модель IV (Galeruca tanaceti), D – модель V (Haplodrassus bohemicus), E – модельVI (Harpalus serripes), F – модель VII (Onthophagus vitulus)

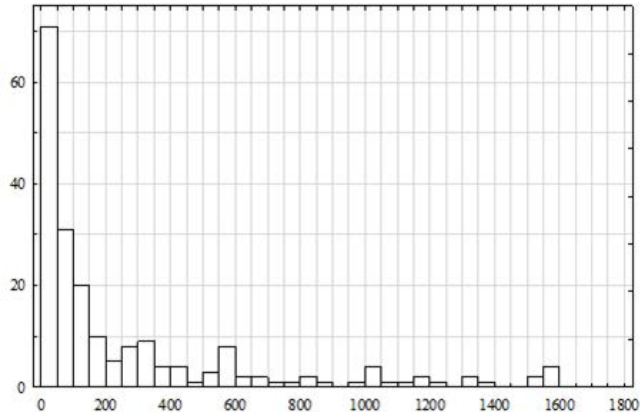

**Рис. 2.** Розподіл видів за кількістю зустрічей. Вісь абсцис – кількість зустрічей; вісь ординат – кількість видів

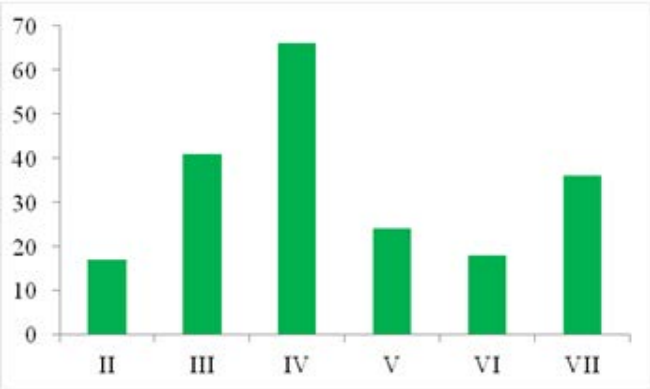


**Рис. 5.** Розподіл кількості оптимальних моделей відгуку видів на вплив вологості ґрунту. Модель I – не була оптимальною жодного разу. Вісь абсцис – HOF та дві додаткові моделі відгуку видів у градієнті умов вологості ґрунту; вісь ординат – кількість видів, для яких модель є найкращою за критерієм $AIC_c$

**Таблиця 3.** Оцінка впливу факторів середовища, часових і просторових змінних та типів техноземів на результати CA-ординації

| Предиктор | Осі, % поясненої варіації | | | | $R^2$ | Pr(>r) | Код статистичної вірогідності |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | CA1, 8,6 | CA2, 4,1 | CA3, 3,5 | CA4, 3,0 | | | |
| Кліматичні предиктори | | | | | | | |
| Опади | –0,63 | 0,74 | 0,03 | 0,23 | 0,09 | 0,001 | *** |
| Вітер | –0,25 | –0,55 | –0,08 | –0,79 | 0,07 | 0,001 | *** |
| $T_{min}$ | 0,40 | 0,89 | 0,04 | 0,18 | 0,33 | 0,001 | *** |
| $T_{max}$ | 0,30 | 0,86 | 0,08 | 0,40 | 0,29 | 0,001 | *** |
| T | 0,38 | 0,88 | 0,06 | 0,28 | 0,33 | 0,001 | *** |
| Вологість | –0,77 | –0,26 | –0,14 | –0,57 | 0,08 | 0,001 | *** |
| Тиск | 0,66 | –0,16 | –0,16 | –0,71 | 0,18 | 0,001 | *** |
| RAW | –0,96 | 0,09 | 0,01 | 0,27 | 0,93 | 0,001 | *** |
| Time predictors | | | | | | | |
| Time_1 | 0,94 | –0,20 | 0,06 | 0,26 | 0,56 | 0,001 | *** |
| Time_2 | –0,13 | –0,91 | –0,02 | –0,39 | 0,29 | 0,001 | *** |
| Time_3 | 0,90 | 0,35 | 0,05 | 0,26 | 0,15 | 0,001 | *** |
| Time_4 | –0,44 | –0,84 | –0,13 | –0,28 | 0,08 | 0,001 | *** |
| Time_5 | –0,97 | 0,16 | 0,12 | –0,16 | 0,07 | 0,001 | *** |
| Time_6 | –0,25 | –0,93 | –0,10 | –0,25 | 0,04 | 0,001 | *** |
| Time_7 | 0,95 | 0,23 | –0,09 | 0,17 | 0,02 | 0,001 | *** |
| Time_8 | –0,54 | –0,26 | –0,78 | –0,18 | 0,00 | 0,694 | - |
| Time_9 | –0,94 | –0,19 | 0,11 | –0,27 | 0,01 | 0,001 | *** |
| Time_10 | –0,11 | –0,97 | –0,17 | –0,11 | 0,01 | 0,013 | * |
| Time_11 | 0,95 | –0,05 | –0,15 | –0,27 | 0,00 | 0,339 | - |
| Time_12 | –0,14 | 0,87 | –0,21 | –0,43 | 0,00 | 0,617 | - |
| Spatial predictors | | | | | | | |
| Spat_1 | –0,06 | 0,16 | 0,91 | –0,39 | 0,38 | 0,001 | *** |
| Spat_2 | 0,02 | 0,04 | –0,97 | –0,24 | 0,45 | 0,001 | *** |
| Spat_3 | 0,06 | 0,22 | 0,56 | –0,80 | 0,09 | 0,001 | *** |
| Spat_4 | 0,14 | 0,51 | 0,37 | 0,76 | 0,03 | 0,001 | *** |
| Spat_5 | –0,06 | –0,72 | 0,32 | –0,61 | 0,01 | 0,007 | ** |
| Spat_6 | –0,43 | 0,09 | –0,40 | –0,81 | 0,01 | 0,044 | * |
| Spat_7 | 0,90 | 0,11 | 0,01 | 0,42 | 0,00 | 0,997 | - |
| Spat_8 | 0,00 | 0,84 | 0,53 | 0,15 | 0,00 | 0,678 | - |
| Spat_9 | 0,21 | –0,42 | 0,44 | 0,77 | 0,00 | 0,474 | - |
| Technosols types | | | | | | | |
| Technosols | - | - | - | - | 0,21 | 0,001 | *** |
| GG | 0,03 | –0,11 | 0,90 | 0,22 | - | - | - |
| LL | –0,07 | 0,12 | 0,75 | –0,47 | - | - | - |
| PZ | –0,03 | –0,26 | –0,81 | 0,39 | - | - | - |
| RB | 0,03 | 0,10 | 0,43 | 0,29 | - | - | - |
| TM | 0,07 | 0,03 | –1,25 | –0,27 | - | - | - |

***Примітки:*** коди статистичної значимості: '***' – <0.001; '**' – <0.01; '*' – <0.05; RAW – діапазон доступної вологи; Time_1, …, Time_12 – часові предиктори в порядку скорочення періоду та підвищення частоти коливального процесу; Spat_1, …, Spat_9 – просторові змінні в порядку від широкомасштабних до детальномасштабних; GG – дерново-літогенні ґрунти на сіро-зелених глинах; LL – дерново-літогенні ґрунти на лесоподібних суглинках; PZ – педоземи; RB – дерново-літогенні ґрунти на червоно-бурих глинах; TM дерново-літогенні ґрунти на технологічній суміші гірських порід різного походження

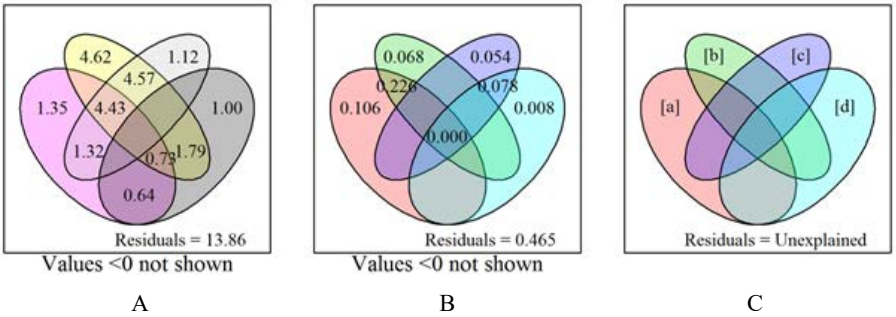


**Рис. 6.** Фракціонування варіації угруповання тварин між змінними часу, простору, метеорологічними показниками та типом технозему: А – фракціонування $\chi^2$ в обмеженому аналізі відповідностей (CCA); В – фракціонування $R^2$ в аналізі надлишковості; С – значення символів

***Примітки:*** [a] – варіація пояснена виключно метеорологічними показниками; [b] – варіація пояснена виключно змінними часу (часові dbMEM); [c] – варіація пояснена виключно просторовими змінними (просторові dbMEM); [d] – варіація пояснена типом технозему; [a]+[b] – варіація пояснена метеорологічними та часовими змінними; [a]+[c] – варіація пояснена метеорологічними та просторовими змінними; [b]+[c] – варіація пояснена просторовими та часовими змінними; [c]+[d] – варіація пояснена просторовими змінними та типом техноземів. Усі наведені фракції варіації є статистично вірогідними ($p$ <0,001)

вологістю ґрунту (RAW), але вірогідна кореляція встановлена також між умістом вологи та CA-віссю 4. Температура та атмосферний тиск є важливими предикторами варіювання угруповання безхребетних. Важливість часових предикторів строго ранжована в порядку зменшення часових dbMEMs-змінних. Цей результат указує на те, що важливість часових коливальних процесів зменшується зі збільшенням їх частоти. Просторові змінні значно впливають на варіювання угруповання. Як свідчать результати HOFJO-підходу, відгуки видів у градієнті умов вологості ґрунту є переважно дзвоноподібними (для яких найкращою ординаційною процедурою слугує CCA), але відгуки значної кількості видів є монотонними (найкраща ординаційна процедура – RDA).

Фракціонування варіабельності угруповання відносно метеорологічних даних, просторових та часових предикторів, а також типу техноземів виконано як на основі CCA, так і на основі RDA (рис. 6). Фракціонування варіювання угруповання на основі CCA-процедури вказує на найбільшу роль комплексних факторів, які є результатом взаємодії часових і просторових факторів, а також часових, просторових та метеорологічних факторів. Результати на основі RDA-процедури також свідчать про суттєву роль взаємодії метеорологічних і часових факторів. Ці результати підтверджують необхідність вичленування ролі взаємодії фактора вологості ґрунту з іншими факторами для оцінки саме впливу вологості ґрунту на динаміку угруповання безхребетних.

Вплив вологості ґрунту з урахуванням як умовних змінних часу, простору, типу технозему та метеорологічних показників, здатний пояснити 2,1% варіювання угруповання тварин ($F$ = 44,04; $p$ < 0,001). Ординаційна CCA-вісь статистично вірогідно корелює з показником умісту доступної для рослин вологи ($r$ = –0,53; $p$ < 0,001). Із метеорологічними показниками, змінними часу та просторовими змінними статистично вірогідної кореляції цієї осі не встановлено. Відсутній також статистично вірогідний вплив типу технозему на цю вісь ($F$ = 0,04; $p$ = 0,99). Ваги видів на ординаційну CCA-вісь слугують оцінками оптимуму видів у градієнті умов вологості, а середньоквадратичні відхилення – показниками толерантності до умов вологості.

**Обговорення**

Тваринне населення ділянки рекультивації представлене комплексом, який характеризується високим видовим різноманіттям. Протягом вегетаційного періоду відбувається зміна видового складу та чисельності видів безхребетних. Для кожного виду характерним є певний перебіг життєвого циклу. Події життєвого циклу пов'язані з відкладенням яєць, переходом в ювенільну фазу, а потім у дорослий стан та знову на етап розмноження. Тривалість кожної з фаз життєвого циклу залежить від стратегії виду та умов середовища. Форми з короткими циклом ($r$-стратеги) мають дуже значний репродуктивний потенціал, але порівняно швидкоплинний перебіг фаз життєвого циклу. Як правило, це малі за розміром види тварин. Форми з тривалим життєвим циклом ($K$-стратеги) характеризуються незначним репродуктивним потенціалом, тривалістю фаз життєвого циклу в них довша, оскільки потребують більше часу для росту (тварини, як правило, більші за розміром). Очевидно, що $r$-стратегам притаманні переваги в мінливому середовищі, коли час, сприятливий для закінчення життєвого циклу та розмноження, обмежений. У стабільному середовищі перевагу мають $K$-стратеги. Для цих форм властиві конкурентні переваги, пов'язані з більш ефективним використанням ресурсів та здатністю до зміни середовища в напряму, сприятливому до них. Саме серед $K$-стратегів зустрічається переважна більшість екосистемних інженерів. Крім тривалості етапів життєвого циклу, на стан популяцій впливають міграційна здатність тварин у різні періоду онтогенезу, а також смертність внаслідок впливу факторів середовища або тиску хижаків, або через хвороби. У кінцевому підсумку в екосистемному контексті динаміка видів в угрупованні визначається особливостями їх життєвого циклу, впливом факторів середовища та міжвидовою взаємодією.

В аридних умовах зволоження середовища проживання є найважливішим екологічним чинником. Вплив цього фактора є безпосереднім – тварини втрачають вологу внаслідок дихання або випаровування через поверхню тіла, але ця втрата повинна поповнюватися. Вплив може бути опосередкованим через стан рослинного покриву, який є або джерелом трофічних ресурсів, або формує умови життя безхребетних. З режимом вологи тісно корелюють температурний режим та режим освітлення, що обумовлене значною залежністю стану рослинного покриву від умов вологості. Таким чином, режим опадів у певній місцевості визначає режим вологості ґрунтового покриву, який у свою чергу залежить від ґрунтових особливостей конкретного типу ґрунту, стану рослинності на ньому.

Відгук видів безхребетних підкоряється різним закономірностям, які можна описати за допомогою моделей з переліку HOFJO. Найчастіше відгук видів на вплив умісту вологи в ґрунті описаний симетричною або асиметричною дзвоноподібною

кривою. Ця обставина вказує на те, що оптимальне значення вмісту вологи в ґрунті для встановлених у межах полігону видів безхребетних знаходиться в діапазоні значень вмісту вологи, які найчастіше спостерігаються в ґрунтах після їх рекультивації. Тобто екосистеми після техногенної трансформації та їх рекультивації формують фільтри середовища, які дозволяють проникати на знов утворені оселища видів, екологічний стандарт яких відповідає типовим умовам. Цю тезу можна переформулювати: у результаті рекультивації формуються екосистеми, умови в яких є сприятливими для значної кількості видів безхребетних.

Для аридних територій характерним є загальний тренд зменшення вмісту вологи в ґрунті протягом вегетаційного періоду, мінімум якого, як правило, припадає на кінець літа (Gritsan et al., 2019). Такий тип часової динаміки обумовлений тим, що переважне вологонакопичення відбувається в осінньо-зимовий період, а навесні, влітку та на початку осені відбувається переважна втрата вологи з ґрунту через випаровування. Такий хід динаміки може суттєво змінюватися внаслідок зливових опадів, які спостерігаються протягом вегетаційного періоду. Терміни таких подій та їх інтенсивність значно варіюють рік від року та здебільшого характеризуються як непередбачувані. Зливові опади здатні значно поповнити запаси вологі в ґрунті й за певних умов можуть сприяти зростанню фітомаси рослинного покриву. Адаптацією до аридного типу ходу динаміки вологи в ґрунті є пік активності безхребетних навесні або значно менший пік активності восени. Більшість безхребетних, ювенільні фази яких мешкають у ґрунті, навесні переходять до імагінальної фази. Ювенільні (личинкові) фази, як правило, належать до трофічних фаз у розвитку тварин, тоді як імагінальні є міграційними фазами. Облік безхребетних за допомогою пасток Барбера є найбільш чутливим саме до форм, що найбільш рухливі.

Таким чином, існує певний патерн життєвого циклу тварин, який є результатом адаптації їх до регулярного повторення динаміки вмісту води в ґрунті як найбільш вагомого екологічного фактора в аридних умовах. Для аридних умов також існують явища інтенсивних опадів зливового характеру, точна дата яких рік від року непередбачувана. Ці явища можуть суттєво впливати на перебіг подій життєвого циклу тварин. Суперпозиція фенологічних подій сукупності популяцій формує сезонну динаміку угруповання в цілому. Патерни, які повторюються з року в рік, формують динаміку, яка задає біологічний час угруповання. Типова динаміка екологічних умов, передусім – режиму вологості та подій у біологічному часі, є погодженими, та є результатом адаптації тварин до повторюваних явищ у навколишньому середовищі. Різноманіття угруповання тварин створює спектри видів, які заповнюють діапазон оптимальних значень до певного екологічного фактора. Відхилення умов середовища створює певні переваги для окремих видів унаслідок того, що фактори довкілля стають сприятливими для тих або інших видів. Такий діапазон оптимальних значень є одним з механізмів стійкості екосистеми. У даному випадку йдеться про ”плавні” щорічні відхилення від деякого типового значення. Окремі популяції та угруповання в цілому володіють різним рівнем чутливості до відхилення умов середовища від типового рівня залежно від конкретного біологічного часу. Це розкривається в тому, що на певних етапах життєвого циклу тварини можуть бути дуже чутливими до відхилень умов середовища, а на деяких фазах чутливість може бути вельми малою. Отже, генералізоване уявлення про дзвоноподібний характер відгуку виду та вплив певного фактора суттєво змінюється залежно від фази життєвого циклу, що може бути ідентифіковане як біологічний час. Міжвидові взаємодії можуть суттєво впливати на форму відгуку виду на вплив факторів.

Нами показано, що опади значно поступаються за своїм впливом умісту доступної для рослин вологи. Доступна для рослин волога є більш прогнозованим показником, який є результатом, з одного боку, накопичення вологи, яка потрапляє в ґрунт з опадами, а з іншого – випаровування з поверхні ґрунту. Хід умісту доступної для рослин вологи протягом року підкоряється закономірності, від якої відхилення рік від року стають незначними. Ця закономірність є вагомим структуруючим фактором, який встановлює послідовність біологічних подій, або біологічний час. Підкреслимо також важливу роль температури та тиску повітря, які відчутно впливають на швидкість випаровування вологи з ґрунту.

Роль часових змінних зменшується зі збільшенням їх частотних характеристик. Сезонна послідовність змін у структурі тваринного населення є найголовнішим трендом динаміки структури угруповання. Тому не дивно, що взаємопов’язана динаміка часових та кліматичних змін є найголовнішим драйвером мінливості структури угруповання, якщо взаємозв’язок розглядати в контексті аналізу надлишковості. Щорічна погоджена динаміка структури угруповання безхребетних та кліматичних умов дозволяє говорити про те, що кліматичні умови визначають, а не впливають на перебіг фенологічних подій. У контексті аналізу відповідностей, який чутливий до дзвоноподібного типу відгуків видів на вплив факторів середовища, на виняткову увагу заслуговує взаємозв’язок кліматичних, часових та просторових предикторів. Із просторових предикторів особливого значення набувають великомасштабні складові.

## Висновки

В умовах аридного клімату та в екосистемі, яка сформована в результаті процесу рекультивації, вміст вологи в ґрунті є найважливішим фактором, який визначає динаміку угруповання наземних безхребетних у часі. Вміст доступної для рослин вологи в ґрунті формує регулярний у часі патерн, який є погодженим зі змінами в структурі угруповання наземних безхребетних. Низькочастотні процеси є найбільш важливими складовими коливальної динаміки вмісту вологи, на які чутливо реагує угруповання тварин. Широкомасштабні просторові складові варіювання структуру угруповання безхребетних підтверджують важливу роль факторів нейтральної природи.

У подальшому перспективним напрямом досліджень є визначення ролі просторової складової в часовій динаміці угруповань безхребетних.

## References

Adjeroud, M., Augustin, D., Galzin, R., & Salvat, B. (2002). Natural disturbances and interannual variability of coral reef communities on the outer slope of Tiahura (Moorea, French Polynesia): 1991 to 1997. Marine Ecology Progress Series, 237, 121–131. doi: 10.3354/meps237121

Baho, D. L., Futter, M. N., Johnson, R. K., & Angeler, D. G. (2015). Assessing temporal scales and patterns in time series: Comparing methods based on redundancy analysis. Ecological Complexity, 22, 162–168. doi: 10.1016/j.ecocom.2015.04.001

Bertness, M. D., & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. Trends in Ecology, Evolution, 9(5), 191–193. doi: 10.1016/0169-5347(94)90088-4

Blanchet, F. G., Legendre, P., & Borcard, D. (2008). Forward selection of explanatory variables. Ecology, 89(9), 2623–2632. doi: 10.1890/07-0986.1

Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet, C., & Tuomisto, H. (2004). Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. Ecology, 85(7), 1826–1832. doi: 10.1890/03-3111

Bowker, M. A., Soliveres, S., & Maestre, F. T. (2010). Competition increases with abiotic stress and regulates the diversity of biological soil crusts. Journal of Ecology, 98(3), 551–560. doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01647.x

Buchori, D., Rizali, A., Rahayu, G. A., & Mansur, I. (2018). Insect diversity in post-mining areas: Investigating their potential role as bioindicator of reclamation success. Biodiversitas Journal of

Biological Diversity, 19(5), 1696–1702. doi: 10.13057/biodiv/d190515

Carlisle, D. M., Meador, M. R., Moulton, S. R., & Ruhl, P. M. (2007). Estimation and application of indicator values for common macroinvertebrate genera and families of the United States. *Ecological Indicators*, 7(1), 22–33. doi: 10.1016/j.ecolind.2005.09.005

Chang, L. W., Zelený, D., Li, C. F., Chiu, S. T., & Hsieh, C. F. (2013). Better environmental data may reverse conclusions about niche- and dispersal-based processes in community assembly. Ecology, 94(10), 2145–2151. doi: 10.1890/12-2053.1

Cottenie, K. (2005). Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. Ecology Letters, 8(11), 1175–1182. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x

Desender, K., Ervynck, A., & Tack, G. (1999). Beetle diversity and historical ecology of woodlands in Flanders. *Belgian Journal of Zoology*, 129, 139–156.

Didukh, Y. P. (2011). The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Kyiv: Phytosociocentre, 176. doi: 10.1080/10889868.2012.687414

Diekmann, M., & Dupré, C. (1997). Acidification and eutrophication of deciduous forests in northwestern Germany demonstrated by indicator species analysis. *Journal of Vegetation Science*, 8(6), 855–864. doi: 10.2307/3237030

Dray, S., Legendre, P., & Peres-Neto, P. R. (2006). Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling*, 196(3–4), 483–493. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2006.02.015

Dvorský, M., Macek, M., Kopecký, M., Wild, J., & Doležal, J. (2017). Niche asymmetry of vascular plants increases with elevation. *Journal of Biogeography*, 44(6), 1418–1425. doi: 10.1111/jbi.13001

Entling, W., Schmidt, M. H., Bacher, S., Brandl, R., & Nentwig, W. (2007). Niche properties of Central European spiders: Shading, moisture and the evolution of the habitat niche. *Global Ecology and Biogeography*, 16(4), 440–448. doi: 10.1111/j.1466-8238.2006.00305.x

Ge, B., Daizhen, Z., Jun, C., Huabin, Z., Chunlin, Z., & Boping, T. (2014). Biodiversity Variations of Soil Macrofauna Communities in Forests in a Reclaimed Coast with Different Diked History. *Pakistan Journal of Zoology*, 46(4), 1053–1059.

Gilbert, B., & Bennett, J. R. (2010). Partitioning variation in ecological communities: Do the numbers add up? *Journal of Applied Ecology*, 47(5), 1071–1082. doi: 10.1111/j.1365-2664.2010.01861.x

Gritsan, Y. I., Kunah, O. M., Fedushko, M. P., Babchenko, A. V., Sirovatko, V. O., Zhukov, O. V., & Kotsun, V. I. (2019). Albedo of the soil cover as a factor of the temporal dynamics of readily available soil moisture in the technosols of the Nikopol manganese ore basin. *Agrology*, 2(3), 161–169. doi: 10.32819/019024

Guisan, A., Weiss, S. B., & Weiss, A. D. (1999). GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution. *Plant Ecology,* 143(1), 107–122. doi: 10.1023/A:1009841519580

Heegaard, E. (2002). The outer border and central border for species - Environmental relationships estimated by non-parametric generalised additive models. *Ecological Modelling*, 157(2–3), 131–139. doi: 10.1016/S0304-3800(02)00191-6

Hendrychová, M., Šálek, M., Tajovský, K., & Řehoř, M. (2012). Soil Properties and Species Richness of Invertebrates on Afforested Sites after Brown Coal Mining. *Restoration Ecology*, 20(5), 561–567. doi: 10.1111/j.1526-100X.2011.00841.x

Huisman, J., Olff, H., & Fresco, L. F. M. (1993). A hierarchical set of models for species response analysis. *Journal of Vegetation Science*, 4(1), 37–46. doi: 10.2307/3235732

Jansen, F., & Oksanen, J. (2013). How to model species responses along ecological gradients – Huisman-Olff-Fresco models revisited. *Journal of Vegetation Science*, 24(6), 1108–1117. doi: 10.1111/jvs.12050

Legendre, P., Borcard, D., & Peres-Neto, P. R. (2005). Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 75(4), 435–450. doi: 10.1890/05-0549

Legendre, P., & Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2), 271–280. doi: 10.1007/s004420100716

Lososová, Z., Šmarda, P., Chytrý, M., Purschke, O., Pyšek, P., Sádlo, J., Tichý, L., & Winter, M. (2015). Phylogenetic structure of plant species pools reflects habitat age on the geological time scale. *Journal of Vegetation Science*, 26(6), 1080–1089. doi: 10.1111/jvs.12308

Maamar, B., Nouar, B., Soudani, L., Maatoug, M., Azzaoui, M., Kharytonov, M., Wiche, O., & Zhukov, O. (2018). Biodiversity and dynamics of plant groups of Chebket El Melhassa region (Algeria). *Biosystems Diversity*, 26(1), 62–70. doi: 10.15421/011810

Michaelis, J., &, Diekmann, M. R. (2017). Biased niches – Species response curves and niche attributes from Huisman-Olff-Fresco models change with differing species prevalence and frequency. *PLoS ONE*, 12(8), 1–16. doi: 10.1371/journal.pone.0183152

Økland, R. H., & Eilertsen, O. (1994). Canonical Correspondence Analysis with variation partitioning: some comments and an application. *Journal of Vegetation Science*, 5(1), 117–126. doi: 10.2307/3235645

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., … Wagner, H. (2018). Community Ecology Package. R package version 2.5-2. Retrieved from https://cran.r-project.org/package=vegan

Pakhomov, O. Y., Kunakh, O. M., Babchenko, A. V., Fedushko, M. P., Demchuk, N. I., Bezuhla, L. S., & Tkachenko, O. S. (2019). Temperature effect on the temporal dynamic of terrestrial invertebrates in technosols formed after reclamation at a post-mining site in Ukrainian steppe drylands. *Biosystems Diversity*, 27(4), 322–328. doi: 10.15421/011942

Pontégnie, M., Du Bus De Warnaffe, G., & Lebrun, P. (2005). Impacts of silvicultural practices on the structure of hemi-edaphic macrofauna community. *Pedobiologia*, 49(3), 199–210. doi: 10.1016/j.pedobi.2004.09.005

Rao, C. R. (1965). A Review of Canonical Coordinates and an Alternative to Correspondence Analysis Using Hellinger Distance. *Questiio*, 19, 23–63.

Sadler, J. P., Small, E. C., Fiszpan, H., Telfer, M. G., & Niemelä, J. (2006). Investigating environmental variation and landscape characteristics of an urban-rural gradient using woodland carabid assemblages. *Journal of Biogeography*, 33(6), 1126–1138. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01476.x

Santika, T., & Hutchinson, M. F. (2009). The effect of species response form on species distribution model prediction and inference. *Ecological Modelling*, 220(19), 2365–2379. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2009.06.004

Silvertown, J., McConway, K., Gowing, D., Dodd, M., Fay, M. F., Joseph, J. A., & Dolphin, K. (2006). Absence of phylogenetic signal in the niche structure of meadow plant communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1582), 39–44. doi: 10.1098/rspb.2005.3288

Sklenicka, P., Prikryl, I., Svoboda, I., & Lhota, T. (2004). Non-productive principles of landscape rehabilitation after long-term opencast mining in north-west Bohemia. *Journal of the South African Institute of Mining and Metallurgy*, 104(83–88).

ter Braak, C.J.F., & Prentice, I. C. (1988). A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research*, 18(C), 271–317. doi: 10.1016/S0065-2504(08)60183-X

ter Braak, C.J.F., & Šmilauer, P. (2002). CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows. User's guide: software for canonical ordination (version 4.5). Microcomputer power.

ter Braak, Cajo J.F., & Looman, C. W. N. (1986). Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model. *Vegetatio*, 65(1), 3–11. doi: 10.1007/BF00032121

Thioulouse, J., Simier, M., & Chessel, D. (2004). Simultaneous analysis of a sequence of paired ecological tables. Ecology, 85(1), 272–283. doi: 10.1890/02-0605

Widenfalk, L. A., Malmström, A., Berg, M. P., & Bengtsson, J. (2016). Small-scale Collembola community composition in a pine forest soil – Overdispersion in functional traits indicates the importance of species interactions. Soil Biology and Biochemistry, 103, 52–62. doi: 10.1016/j.soilbio.2016.08.006

Yorkina, N. V., Podorozhniy, S. M., Velcheva, L. G., Honcharenko, Y. V., & Zhukov, O. V. (2020). Applying plant disturbance indicators to reveal the hemeroby of soil macrofauna species. Biosystems Diversity, 28(2), 181–194. doi: 10.15421/012024

Zelený, D., & Schaffers, A. P. (2012). Too good to be true: Pitfalls of using mean Ellenberg indicator values in vegetation analyses. Journal of Vegetation Science, 23(3), 419–431. doi: 10.1111/j.1654-1103.2011.01366.x

Zhukov, O. V., Kunakh, O. M., Taran, V. O., & Lebedinska, M. M. (2016). Spatial variability of soils electrical conductivity within arena of the river dnepr valley (territory of the natural reserve "Dniprovsko–Orilsky"). Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy Melitopol State Pedagogical University, 6(2), 129–157. doi: 10.15421/201646