

УДК 595.423 : 574.34

© А. В. Жуков¹, А. Д. Штирц², Г. А. Задорожная³, О. Н. Кунах³

ФРАКЦИОНИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ВАРИАЦИИ СООБЩЕСТВА ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARI: ORIBATIDA) В ПОЧВЕ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОГО ПОЛЯ В УСЛОВИЯХ СТЕПНОЙ ЗОНЫ УКРАИНЫ

¹Днепропетровский государственный аграрный университет

49000, г. Днепропетровск, ул. Ворошилова, 25; e-mail: Zhukov_dnepr@rambler.ru

²Донецкий национальный университет; 83050, г. Донецк, ул. Щорса, 46; e-mail: shtirts@i.ua

³Днепропетровский национальный университет имени Олеса Гончара

49000, г. Днепропетровск, ул. Научная, 10, корп. № 17

Жуков А. В., Штирц А. Д., Задорожная Г. А., Кунах О. Н. Фракционирование пространственной вариации сообщества панцирных клещей (Acari: Oribatida) в почве сельскохозяйственного поля в условиях степной зоны Украины. – В работе исследованы пространственные структуры сообщества панцирных клещей агрозема и установлена роль маркеров механической обработки почвы (твердость и агрегатная структура) как факторов, определяющих экологическое пространство этой группы почвенных животных. Отбор проб проведен в пределах полигона, состоящего из 7 трансект, каждая трансекта составлена из 15 пробных точек. В каждой точке были отобраны пробы для выгонки орибатид, пробы для определения плотности сложения, агрегатного состава, влажности, твердости, температуры и электропроводности почвы. Сообщество орибатид представлено 21 видом, среди которых доминируют *Protoribates capucinus* (Berlese, 1908) и *Epilohmannia c. cylindrica* (Berlese, 1904). Применение канонического и детрендного анализов соответствий, а также многомерного шкалирования позволило провести ординацию сообщества орибатид и установить связь его структуры с факторами среды. Установлено, что значительная часть вариации сообщества не может быть объяснена влиянием факторами среды и имеет нейтральный характер. PCNM-анализ выявил соотношение ролей ниша-структурированных и нейтральных факторов в пространственной организации сообщества орибатид: на широкомасштабном уровне ключевое значение имеют факторы среды, а на детальном масштабе приоритет переходит к факторам нейтральной природы.

Ключевые слова: панцирные клещи, орибатиды, экологическая ниша, структура сообщества, физические свойства почвы.

Жуков О. В., Штирц А. Д., Задорожна Г. О., Кунах О. М. Фракціонування просторової варіації угруповань панцирних кліщів (Acari: Oribatida) у ґрунті сільськогосподарського поля в умовах степової зони України. – У роботі досліджено просторові структури угруповання панцирних кліщів агрозема та установлена роль маркерів механічної обробки ґрунту (твердість й агрегатна структура) як факторів, що визначають екологічний простір цієї групи ґрунтових тварин. Відбір проб проведений у межах полігону, що складається з 7 трансект, кожна трансекта складена з 15 пробних точок. У кожній точці були відібрані проби для обліку орибатид, проби для визначення щільності, агрегатного складу, вологості, твердості, температури та електропровідності ґрунту. Встановлено, що угруповання орибатид представлено 21 видом, серед яких домінують *Protoribates capucinus* (Berlese, 1908) і *Epilohmannia c. cylindrica* (Berlese, 1904). Застосування канонічного й детрендного аналізів відповідностей, а також багатомірного скейлінга дозволило провести ординацію угруповання орибатид і встановити зв'язок його структури з факторами середовища. Установлено, що значна частина варіації угруповання не може бути пояснена впливом факторів середовища та має нейтральний характер. PCNM-аналіз виявив співвідношення ролей ниша-структурованих і нейтральних факторів у просторовій організації угруповання орибатид: на широкомасштабному рівні ключові значення мають фактори середовища, а на детальному масштабі пріоритет переходить до факторів нейтральної природи.

Ключові слова: панцирні кліщі, орибатиди, екологічна ніша, структура угруповання, фізичні властивості ґрунту.

Введение

Пространственная структура рассматривается как ключевое понятие для объяснения процессов, влияющих на биотические сообщества [6]. Пространство выступает либо в качестве фактора, влияющего на экологическую структуру, либо в качестве переменной, искажающей интересующий процесс [19]. Пространственные паттерны сообществ возникают в результате действия факторов окружающей среды, или в результате биотических взаимодействий [15]. Поэтому для адекватного понимания экологических сообществ важным является идентифицировать пространственные структуры и сопоставить

с лежащими в их основе процессами [25]. Различные экологические процессы могут проявляться на различных масштабных уровнях [14].

Разнообразие видов в сообществе связано с абиотическими факторами среды [27, 28]. Этот эффект является следствием воздействия изменчивости свойств среды на интенсивность демографических процессов [21, 34] или конкурентного взаимодействия [18, 32]. Однако с помощью теории нейтрального разнообразия было показано, что многие паттерны, которые ранее считались следствием контроля окружающей среды, могут быть вызваны ограничениями распространения экологически идентичных видов [9–11, 22]. Как следствие, представление о дифференциации экологических ниш видов может не применяться для объяснения множества явлений сообществ живых организмов [32].

Процессы дифференциации ниши и нейтральные процессы приводят к подобным пространственным паттернам [32]. Распространение между соседними участками формирует автокорреляцию в нейтральных сообществах [22]. В ниша-структурированных сообществах сходство сообществ уменьшается с увеличением географического расстояния, так как свойства среды оказываются пространственно автокоррелированными [24]. Данные о сообществах как действительно нейтральных, так и ниша-структурированных могут иметь пространственную структуру, так как данные о сообществах и факторах среды могут быть пространственно автокоррелированными [32]. Одним из методов для различия между контролем факторов окружающей среды структуры сообщества и пространственной автокорреляцией, вызванной нейтральным расселением, является фракционирование вариации [16, 27, 31].

Географические координаты используются как предсказательные переменные в методах прямой ординации в виде полиномиальных членов (x , x^2 , x^3). Такой подход называется анализом трендовых поверхностей [23]. Недостатком этого метода является то, что он моделирует широкомасштабные паттерны, а детальные паттерны не могут быть учтены с его помощью. Метод главных координат матрицы соседства (PCNM – *principal coordinates of neighbor matrices*) способен идентифицировать пространственные паттерны в значительном диапазоне масштабных уровней [14]. При выполнении метода PCNM генерируется большое число ортогональных переменных (PCNM-функций), которые моделируют пространственные взаимоотношения точек отбора проб [12]. Для этой цели строится матрица евклидовых расстояний между точками отбора проб. Далее устанавливается граница, ниже которой оценивается расстояние, а выше расстояние принимается как «очень большое» и оценивается как четырехкратное превышение порогового значения. На основании модифицированной усеченной матрицы расстояний проводится анализ главных координат. Для дальнейшего анализа используются только главные координаты (они же PCNM-функции или PCNM-переменные), соответствующие положительным собственным числам усеченной матрицы расстояний [14]. Далее по принципу парсимонии производится отбор PCNM-переменных, которые наилучшим образом описывают наблюдаемые свойства биологических сообществ. Для этой цели наиболее часто используется процедура прямого выбора (*forward selection*) [15].

Целью нашего исследования является выделение ниша-структурированных и нейтральных составляющих, которые определяют пространственную вариабельность сообщества орибатид сельскохозяйственного поля.

Материал и методы исследования

Исследования проведены 22 октября 2012 г. на поле, расположенном на расстоянии 5 км на север от г. Синельниково Днепропетровской области (48°21'43.69" N, 35°31'10.17" E). В 2012 г. на поле возделывался семенной подсолнечник. 2 октября подсолнечник был убран, проведена механическая обработка.

Исследуемый полигон находится на южной стороне поля и примыкает к искусственной лесной полосе, состоящей преимущественно из дуба черешчатого, робинии псевдоакции и бузины черной в подросте. Ширина лесной полосы составляет 25 м. Южная часть полигона

расположена в 10 м от лесной полосы. Полигон состоит из 7 трансект, направленных с юга на север. Каждая трансекта состоит из 15 пробных точек. Расстояние между рядами в полигоне составляет 3 м. Левая нижняя точка принята как имеющая координаты (0; 0).

В каждой точке были отобраны пробы для выгонки почвенных орибатид, пробы для определения плотности сложения, агрегатного состава, влажности, твердости, температуры и электропроводности почвы. Для учета орибатид пробы отбирались из верхнего почвенного горизонта цилиндрическим пробоотборником объемом 250 см³. Сбор почвенных проб и выгонка клещей проводились по общепринятой методике Е. М. Булановой-Захваткиной [1]. Видовая принадлежность панцирных клещей устанавливалась при микроскопировании с помощью микроскопа Zeiss Primo Star (Германия), при этом использовались определители [3, 4, 7, 33], а также статьи с первоописаниями видов. Градации доминирования приведены по шкале Г. Энгельманна [20]. Жизненные формы панцирных клещей приведены по работам Д. А. Криволицкого [2, 5].

Измерение твердости почв производилось в полевых условиях с помощью ручного пенетromетра Eijkelkamp на глубину до 50 см с интервалом 5 см. Средняя погрешность результатов измерений прибора составляет ±8%. Измерения производились конусом с размером поперечного сечения 2 см². В пределах каждой точки измерения твердости почвы производились в однократной повторности.

Для проведения измерения электропроводности почвы *in situ* использовался сенсор HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, R. I.). Этот сенсор работает совместно с портативным прибором HI 993310. Тестер оценивает общую электропроводность почвы, т. е. объединенную проводимость почвенного воздуха, воды и частиц. Результаты измерений прибора представлены в единицах насыщенности почвенного раствора солями – г/л. Сравнение результатов измерений прибором HI 76305 с данными лабораторных исследований позволили оценить коэффициент перевода единиц как 1 дС/м = 155 мг/л [30].

Почвенную температуру измеряли в период с 13 до 14 часов цифровыми термометрами WT-1 (ПАО «Стеклоприбор», точность – 0,1°C) на глубине 5–7 см.

Влажность почвы определялась весовым методом, агрегатная структура – методом сухого просеивания через систему сит. Коэффициент структуры почвы (КС) определен как:

$$КС = \frac{\sum Agr_{0,25-10}}{Agr_{<0,25} + Agr_{>10}},$$

где $Agr_{0,25-10}$ – агрегаты размером от 0,25 до 10 мм (мезоагрегаты); $Agr_{<0,25}$ – агрегаты размером менее 0,25 мм (микроагрегаты); $Agr_{>10}$ – агрегаты размером более 10 мм (макроагрегаты) [8].

Статистическая обработка данных проведена с помощью программы Statistica 7.0, обработка пространственных данных проведена с помощью программы ArcMap 10.0, процедуры экологической ординации выполнены в среде R 2.15.3 с помощью пакетов *adehabitat*, *maptools*, *lattice*. Построение карт выполнено с помощью системы картографирования поверхностей Surfer 11.4.958.

Результаты и обсуждение

Видовой состав, численность, жизненные формы, индексы доминирования и экологического разнообразия исследуемого сообщества панцирных клещей сельскохозяйственного поля представлены в табл. 1.

Орибатиды являются типично почвенными обитателями, поэтому эдафические характеристики могут рассматриваться как детерминанты экологического пространства сообщества орибатид (табл. 2).

Видовой состав, численность, жизненные формы, индексы доминирования и экологического разнообразия панцирных клещей сельскохозяйственного поля в окр. г. Синельниково Днепропетровской области (октябрь 2012 г.)

№ п/п	Жизненная форма	Вид	Численность – индекс доминирования, %
1	ГФ	<i>Papilacarus akimovi</i> Sergienko, 1992	2–0,36 SR
2	НФ (п)	<i>Hypochthonius luteus luteus</i> Oudemans, 1917	3–0,55 SR
3	НФ (п)	<i>Sphaerochthonius dilutus</i> Sergienko, 1991	1–0,18 SR
4	ОТП	<i>Rhysotritia ardua affinis</i> Sergienko, 1989	21–3,083% R
5	ГФ	<i>Epilohmannia cylindrica cylindrica</i> (Berlese, 1904)	128–23,36% D
6	НФ (в)	<i>Tectocephus velatus</i> (Michael, 1880)	1–0,18 SR
7	ОМПС	<i>Anomaloppia chitinofincta</i> (Kulijew, 1962)	77–14,05 SD
8	ОМПС	<i>Lauroppia neerlandica</i> (Oudemans, 1900)	1–0,18 SR
9	ГФ	<i>Micropopia minus</i> (Paoli, 1908)	27–4,93 SD
10	ОМПС	<i>Medioppia obsoleta</i> (Paoli, 1908)	56–10,22 SD
11	ОМПС	<i>Oppia krivolutskyi</i> Kulijew, 1966	3–0,55 SR
12	ОМПС	<i>Ramusella clavipectinata</i> (Mihelcic, 1885)	9–1,64 R
13	ОМПС	<i>Ramusella mihelcici</i> (Perez–Inigo, 1965)	8–1,46 R
14	ОМПС	<i>Subiasella quadrimaculata</i> (Evans, 1952)	2–0,36 SR
15	НФ (в)	<i>Zygoribatula exarata</i> Berlese, 1917	8–1,46R
16	НФ (в)	<i>Zygoribatula frisiae</i> (Oudemans, 1900)	6–1,09 SR
17	НФ (в)	<i>Zygoribatula terricola ucrainica</i> Iordansky, 1990	16–2,92% R
18	НФ (в)	<i>Protoribates capucinus</i> (Berlese, 1908)	177–32,3% D
19	НФ (в)	<i>Ceratozetes minutissimus</i> Willmann, 1951	4–0,73% SR
20	НФ (в)	<i>Chamobates cuspidatus</i> (Michael, 1884)	2–0,36 SR
21	НФ (в)	<i>Tectoribates ornatus</i> (Schuster, 1958)	2–0,36 SR
Число проб			105
Общая численность (экз.)			548
Средняя плотность (экз./м ²)			2088
Индекс Шеннона			1,97
Индекс Пиелу			0,68
Индекс Симпсона			5,17
Индекс Маргалефа			2,69
Индекс Менхиника			0,76
Индекс Бергера–Паркера			3,09

Примечания:

1. E – эудоминант (>40%), D – доминант (12,5–39,9%), SD – субдоминант (4,0–12,4%), R – рецедент (1,3–3,9%), SR – субрецедент (<1,3%) [20].

2. Жизненные формы: ОПП – обитатели поверхности почвы, ОТП – обитатели толщи подстилки, ОМПС – обитатели мелких почвенных скважин, ГФ – глубокопочвенные формы, НФ (п) – первично неспециализированные формы, НФ (в) – вторично неспециализированные формы.

Детерминанты экологического пространства орибатид

Параметры среды	Среднее	Доверительный интервал		CV, %
		- 95 %	+ 95 %	
Твердость почвы на глубине, МПа				
0–5 см	0,47	0,44	0,50	29,55
5–10 см	0,49	0,47	0,52	25,50
10–15 см	0,59	0,55	0,63	32,04
15–20 см	0,86	0,79	0,94	43,39
20–25 см	1,30	1,21	1,40	36,92
25–30 см	1,92	1,80	2,03	31,26
30–35 см	2,40	2,30	2,50	20,78
35–40 см	2,59	2,51	2,66	15,43
40–45 см	2,82	2,75	2,89	13,41
45–50 см	2,62	2,56	2,67	10,76
Глубина (см), с которой начинается твердость почвы				
2 МПа	31,17	30,17	32,17	16,61
3 МПа	48,11	46,32	49,90	19,25
Агрегатная структура слоя почвы 0–10 см (%)				
Агрегаты > 10 мм	38,59	36,04	41,13	34,13
Агрегаты 7–10 мм	10,59	10,09	11,10	24,53
Агрегаты 5–7 мм	8,66	8,34	8,98	19,21
Агрегаты 3–5 мм	12,16	11,69	12,62	19,69
Агрегаты 1–3 мм	21,90	20,56	23,24	31,70
Агрегаты 0,5–1 мм	3,57	3,18	3,97	57,00
Агрегаты 0,25–0,5 мм	3,00	2,62	3,38	64,77
Агрегаты < 0,25 мм	1,53	1,31	1,74	72,54
КС	1,75	1,58	1,92	50,52
Физические свойства				
Электропроводность, дСм/см	0,68	0,65	0,72	26,99
Температура слоя почвы 5–7 см, °С	12,15	11,87	12,44	12,02

Для изученного участка поля характерно монотонное увеличение твердости с ростом глубины вплоть до слоя 40–45 см. Твердость изменяется от 0,47 (слой 0–5 см) до 2,82 МПа (слой 40–45 см). Орибатиды отобраны только из слоя 0–10 см, однако нельзя исключать влияние свойств более глубоких слоев на сообщество панцирных клещей. Панцирные клещи совершают вертикальные миграции, а твердость почвы зависит от структуры порового пространства, по которому совершаются миграции. Влияние может быть косвенным, так как твердость почвы может оказывать влияние на перераспределение влаги. При наличии плужной подошвы (слоя с резким возрастанием твердости) сильно изменяется скорость инфильтрации воды, что может приводить к резкому росту содержания влаги в верхнем почвенном слое до состояния полной влагоемкости при интенсивных осадках. При полной влагоемкости в почве содержится только заземленный воздух, а условия в целом в почве являются анаэробными, что неблагоприятно сказывается на жизнедеятельности почвенных обитателей.

Коэффициент вариации твердости имеет сложную динамику по профилю почвы. В слое 0–5 см этот показатель равен 29,55%, в следующем слое коэффициент вариации снижается до 25,50%, после чего наблюдается возрастание вариабельности твердости почвы до локального максимума в слое 15–20 см, который составляет 43,39%. После локального

максимума наблюдается монотонное снижение коэффициента вариации твердости почвы с глубиной вплоть до значения 10,76% на глубине 45–50 см.

Твердость также регулирует глубину проникновения корней растений в почву. Для многих видов растений граничной является твердость почвы 3 МПа. Глубина проникновения корней является глубиной попадания растительной органики в почву. Очевидно, что пространственное размещение сапротрофных орибатид также будет регулироваться твердостью почвы. В этом смысле особое значение имеет такой показатель, как глубина возникновения граничной твердости почвы (в нашем случае это 2 и 3 МПа). Твердость 2 МПа в среднем возникает с глубины 31,17 см, а твердость 3 МПа – с 48,11 см.

Агрегатная структура имеет безусловное значение в формировании экологического пространства орибатид. Микроагрегаты соразмерны с размерами панцирных клещей. Межагрегатная порозность формирует пространство, в пределах которого эти почвенные животные могут перемещаться. Внутриагрегатное пространство является вместилищем влаги и является фактором стабильности микросреды орибатид. Проведенный анализ позволил установить, что преобладающей фракцией в агрегатной структуре почвы полигона являются макроагрегаты (агрегаты размером более 10 мм). Их доля в среднем составляет 38,59%, что определяет относительно низкий уровень структурности почвы – коэффициент структуры составляет 1,75. Второй по значимости фракцией являются агрегаты размером 1–3 мм (относятся к категории мезоагрегатов, являются агрономически ценными). Они составляют 21,90% от общей суммы. Наименьшей вариабельностью характеризуются агрегаты размером 3–5 и 5–7 мм (19,69 и 19,21% соответственно). Наибольший коэффициент вариации характерен для микроагрегатов и составляет 72,54%. Следует отметить, что микроагрегаты являются весьма динамичной фракцией, способной существенно изменять свойства почвы как среды обитания микрофауны. Прежде всего, это закупорка относительно крупных пор микроагрегатами (пылевой фракцией), поэтому вариабельность микроагрегатов маркирует значительную изменчивость экологических свойств почвы для существования сообщества орибатид.

Электропроводность и температура почвы тесным образом зависят от условий влажности почвы. Температура является очевидным экологическим фактором, который определяют скорость протекания химических процессов в почве и интенсивность метаболизма в живых организмах. Электропроводность в исследуемом участке составила 0,68 дСм/см, что свидетельствует об отсутствии явлений засоления. Температура почвы в момент отбора проб в среднем составила 12,15°C.

Дисперсионный анализ свидетельствует о достоверном характере влияния факторов среды на структуру сообщества, определяемую с помощью канонического анализа соответствий ($F = 2,28$, $p = 0,005$) (рис. 1). Структура и твердость почвы являются важнейшими аспектами среды, структурирующими сообщество орибатид. Сайты с наиболее оструктуренной почвой предпочитают такие виды, как *Ceratozetes minutissimus* и *Ramusella clavipectinata*. Напротив, в локалитеты, где доля глыбистой фракции наибольшая, маркируют *Zygoribatula terricola ucrainica* и *Ramusella mihelcici*. Из показателей твердости наибольшее значение для сообществ орибатид на изучаемом участке имеет твердость на глубинах 15–20, 20–25 и 25–30 см. Участки с повышенной твердостью на указанных глубинах маркируются такими панцирными клещами, как *Papilacarus akimovi* и *Tectocepheus velatus*.

Канонический анализ соответствий хорошо проявляет себя при наличии четко выделенного градиента. В ситуации с наличием зоны оптимума, что предполагает нелинейность отклика сообщества на действие факторов, этот подход дает некорректные результаты, что проявляется в эффекте «подковы». Детрендовый анализ лишен этого недостатка. Он позволил выявить роль электропроводности в структурировании сообщества орибатид. Такие виды, как *Subiasella quadrimaculata* и *Ceratozetes minutissimus* характеризуются наличием зоны оптимума в пределах изучаемого полигона. Детрендовый анализ соответствий также свидетельствует о важной роли структуры и твердости почвы в формировании сообщества орибатид.

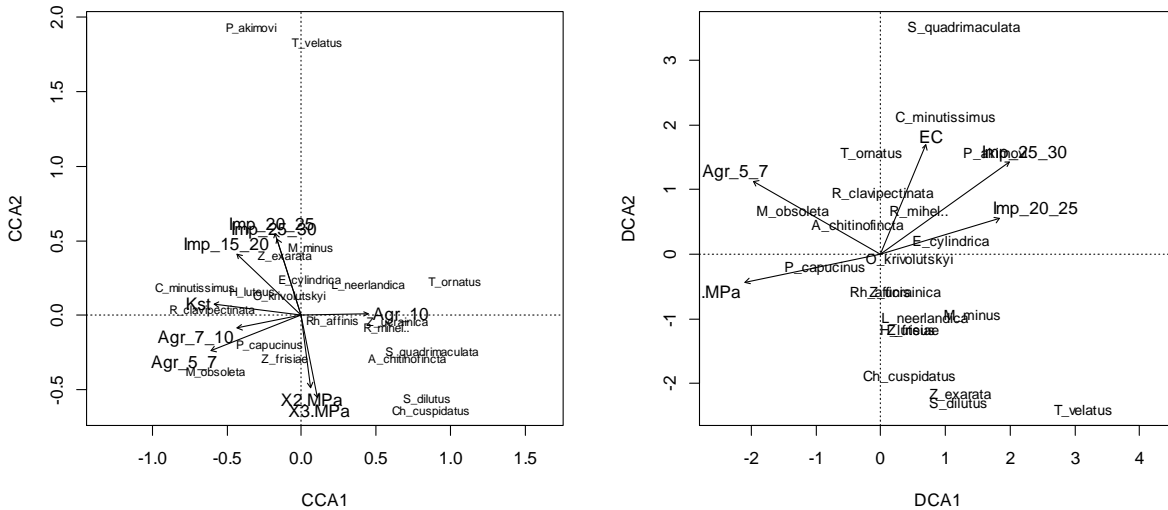


Рис. 1. Ординация сообщества орибатид методом канонического анализа соответствий (слева) и детрендного анализа соответствий (справа).

Для ординации сообщества орибатид было использовано неметрическое многомерное шкалирование, которое считается одной из самых лучших и робастных процедур непрямого ординации [29]. Под робастностью понимается способность метода давать надежные результаты даже тогда, когда нарушаются предположения, лежащие в его основе. Неметрическое шкалирование может применяться для ситуаций с любым характером отклика сообществ живых организмов на факторы окружающей среды.

Однако применение этого метода сопряжено с некоторыми особенностями. Прежде всего, это выбор матрицы мер связи между объектами. Известен широкий перечень мер связи и в зависимости от выбора результат проведенного анализа может сильно различаться. Кроме того, расчетная процедура выполнения неметрического шкалирования является итерационной без гарантированного сходящегося решения. Это значит, что пользователь должен рассмотреть несколько альтернативных результатов и некоторым образом распознать и выбрать лучшее решение.

Решение для каждого числа измерений не является подмножеством решения большей размерности, т. е. является в некотором смысле самостоятельным вариантом ординации сообщества.

Для определения лучшей метрики различия–подобия можно исходить из предположения о том, что полученная на её основе матрица должна характеризоваться наибольшей ранговой корреляцией с факторами внешней среды. Выбор был сделан среди следующих метрик: Евклидова, Манхеттеновская, Гувера, Брея-Куртиса, Кульчинского, Морисита, Горна-Морисита, Биномиальная, Као, Жаккара, Маунфорда, Рауп-Крика, Канберра, Чао.

Предварительное преобразование экспериментальных данных также влияет на результаты анализа [26]. Наряду с непосредственным использованием полученных данных практикуются такие формы преобразования, как извлечение логарифма либо корня квадратного, хи-квадрат преобразование, трансформация Хеллинджера и висконсианская трансформация.

В табл. 3 приведены результаты вычисления корреляции Спирмена с матрицами дистанций между сайтами отбора проб, установленными по видовой структуре сообществ орибатид и матрицами дистанций, найденными на основе факторов окружающей среды.

Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена матриц мер различия-подобия и переменных окружающей среды (нормированы к 1)

Метрика	1	2	3	4	5	6
Евклидова	0,05	0,03	0,05	0,02	0,06	0,04
Манхеттеновская	0,05	0,06	0,07	0,05	0,08	0,05
Гувера	0,14	0,04	0,13	0,09	0,07	0,12
Брея-Куртиса	0,04	0,06	0,06	0,04	0,06	0,05
Кульчинского	0,03	0,06	0,06	0,04	0,07	0,04
Горна-Морисита	-0,01	0,08	0,02	0,02	0,07	0,00
Биномиальная	0,10	0,10	0,10	0,10	0,10	0,10
Као	0,04	-0,03	0,05	0,00	0,05	0,04
Жаккара	0,04	0,06	0,06	0,04	0,06	0,05
Маунфорда	0,09	0,09	0,09	0,09	0,09	0,09
Раупа-Крика	0,09	0,09	0,09	0,10	0,09	0,09
Канберра	0,07	0,05	0,08	0,07	0,06	0,08
Чао	0,02	0,07	0,04	0,05	0,07	0,03

Примечания:

- 1 – данные обилия видов не трансформированы; 2 – после висконсианской трансформации; 3 – извлечен корень квадратный; 4 – преобразование Хеллинджера; 5 – хи-квадрат; 6 – логарифмирование;
2. Полу жирным выделены максимальные значения по столбцу.

Анализ полученных данных свидетельствует о том, что наибольшей корреляцией с факторами среды характеризуется матрица на основе метрики Гувера без предварительной трансформации данных. Однако иерархический кластерный анализ данных на основе этой метрики дает очень несбалансированное решение: для пяти кластеров подавляющее число видов принадлежит к одному кластеру, а три кластера представлены по одному виду. Аналогичные решения получены и для других метрик (Евклидовой, Брея-Куртиса и некоторых других) (рис. 2).

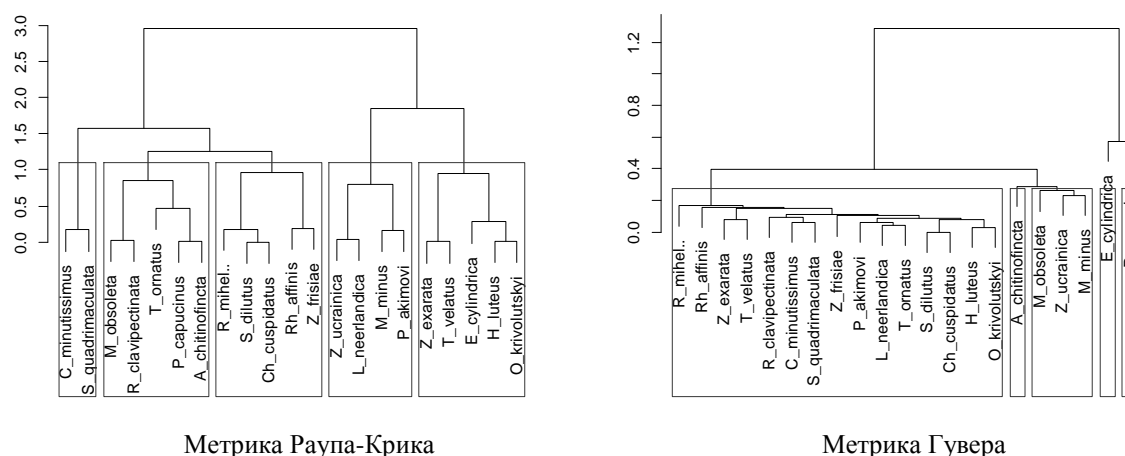


Рис. 2. Кластерный анализ на основе метрик Раупа-Крика и Гувера (метод Варда).
 Прямоугольниками отмечены решения, состоящие из 5 кластеров.

Для метрики Раупа-Крика кластерное решение можно признать наиболее сбалансированным: распределение числа видов по пяти выделенным кластерам является наиболее выровненным из всех кластерных решений, полученных для различных метрик. Корреляция с факторами среды матрицы, полученной на основе метрики Раупа-Крика ниже, чем наилучшее значение для метрики Гувера, но в отличие от последней, корреляция является более стабильной, так как практически со всеми вариантами предварительного

преобразования данных эта метрика показывает высокие значения корреляции. Таким образом, для проведения процедуры многомерного шкалирования были выбраны метрика Гувера, как дающая наибольшую корреляцию с факторами среды и метрика Раупа-Крика с предварительным преобразованием Хеллинджера исходных данных, как дающая сбалансированное кластерное решение.

Многомерное шкалирование позволяет в пространстве меньшей размерности отобразить исходный многомерный массив данных. Вопрос о числе измерений может быть решен путем оценки скорости изменения стресса при увеличении числа измерений. Стресс является мерой точности отображения исходных данных в пространстве меньшей размерности. Если при увеличении числа измерений уменьшение стресса происходит медленно, то такой прирост числа не дает существенного улучшения качества отображения. Таким образом, резкий перегиб кривой стресс-число измерений может указывать на оптимальное число измерений. Четкость перегиба усиливается, если использовать дифференциальный стресс – разницу значений стресса между соседними числами измерений (рис. 3).

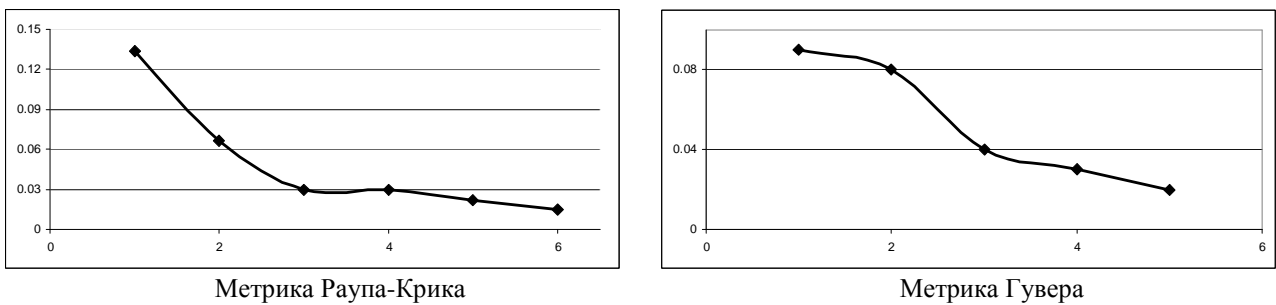


Рис. 3. Зависимость дифференциального стресса от числа измерений.

Условные обозначения: ось абсцисс – число измерений; ось ординат – дифференциальный стресс.

Проведенные расчеты свидетельствуют о том, что двухмерный вариант многомерного шкалирования достаточен для точного отображения исходного массива данных о структуре сообщества ориватид как для метрики Гувера, так и Раупа-Крика, так как увеличение числа измерений выше указанного не приводит к существенному приросту точности отображения.

Результаты отображения исходного массива данных в измерениях, полученных с помощью многомерного шкалирования, представлены на рис. 4.

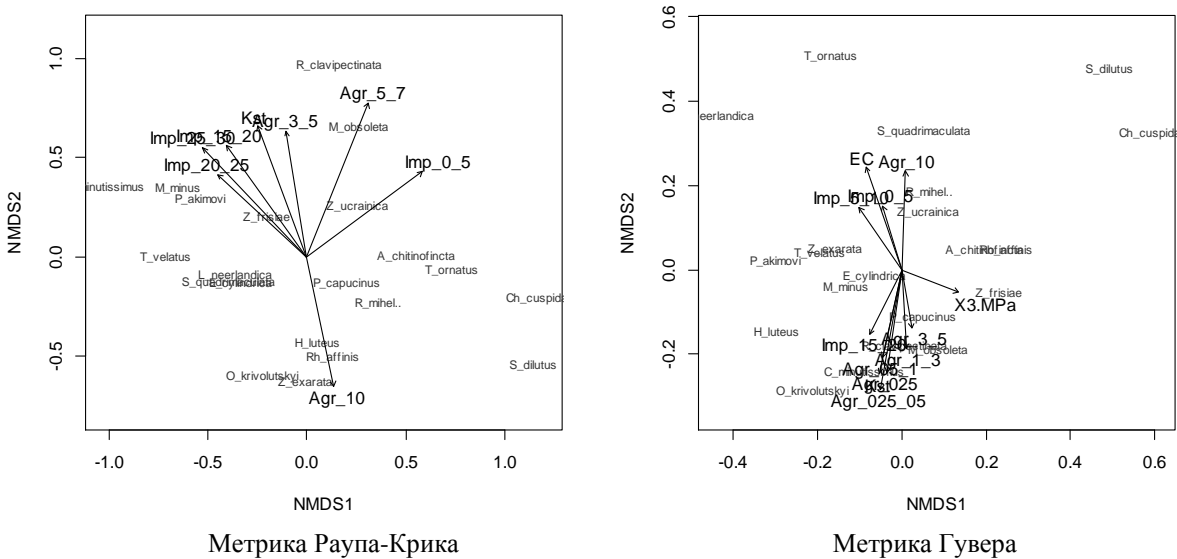


Рис. 4. Ординация сообщества ориватид методом многомерного шкалирования и факторы среды, корреляция которых с осями многомерного шкалирования достоверна ($p < 0,05$)

При детальном рассмотрении полученных диаграмм можно найти некоторые черты сходства и различия в размещении видов в пространстве полученных измерений. Общий результат сводится к следующему. Структура почвы и связанная с этим показателем твердость верхних почвенных горизонтов является существенным фактором, который определяет пространственную организацию сообщества орибатид. Однако на обеих диаграммах эдафические переменные сильно коррелированы со вторым измерением, а первое измерение отражает изменчивость сообщества орибатид, которая не связана с измеренными почвенными свойствами. Это позволяет предположить наличие других экзогенных факторов, которые влияют на сообщество, либо наличие нейтральной динамики (динамика, которая не определяется факторами среды). В качестве модели закономерных компонент пространственной динамики могут выступать PCNM-переменные.

Данные перед применением процедуры PCNM-анализа предварительно были подвергнуты трансформации Хелинджера [26], так они содержат большое количество проб с отсутствующими некоторыми видами. Было выделено 55 PCNM-переменных, которые отвечали собственным числам, превышающим 1. Эти PCNM-переменные могут описать 26,86% изменчивости структуры сообщества орибатид (найденно с помощью функции *RsquareAdj* пакета *vegan*). Этот критерий с помощью процедуры прямого выбора позволил выделить 21 наиболее информативных для объяснения пространственной структуры сообщества PCNM-переменных (рис. 5).

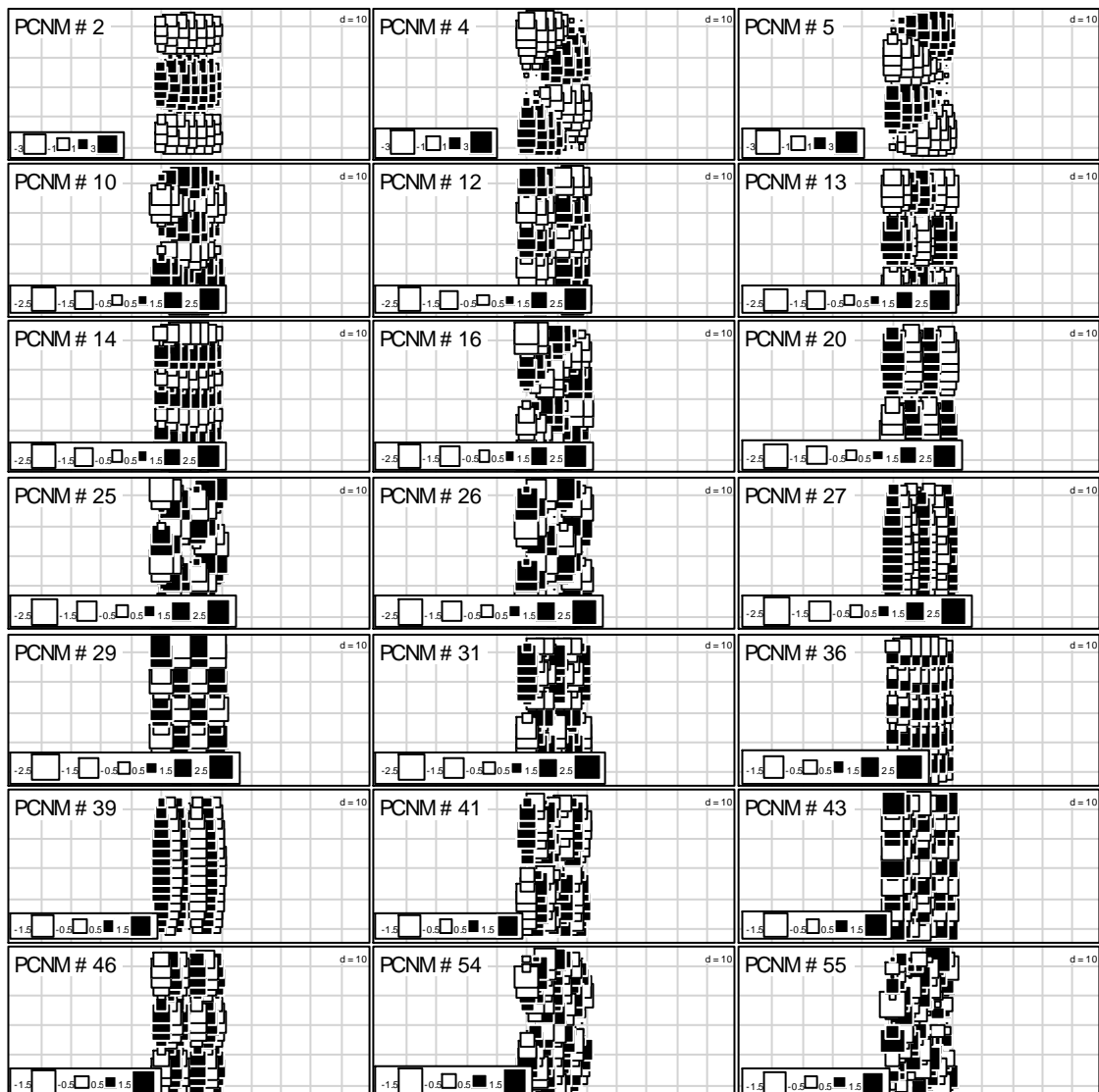


Рис. 5. Пространственное размещение значений PCNM-переменных.

Переменные, оставленные после прямого выбора, описывают 21,38% изменчивости структуры сообщества орибатид.

Одной из целей создания PCNM-анализа является выявление пространственных паттернов на различных пространственных уровнях. С увеличением порядка PCNM-переменных увеличивается детальность отображения пространственных паттернов от глобального тренда, которые отражают первые переменные, до детальных особенностей, которые отражаются последующими переменными. Нет общего правила, с помощью которого можно определить, где именно проходит граница между широким, средним и детальным масштабом отображения пространственных паттернов. Основываясь на данных, представленных на рис. 6, можно визуально выделить три группы масштабных уровней. Основываясь на этом приеме, мы отнесли к категории широкомасштабных 2, 4, 5, 10, 12, 13, 14 PCNM-переменные, к категории среднимасштабных – 16, 20, 25, 26, 27, 29, 31 и к категории детальномасштабных – 36, 39, 41, 43, 46, 54, 55. Для каждого подмножества PCNM-переменных была проведена процедура RDA и выделены канонические оси, пространственная изменчивость которых представлена на рис. 6.

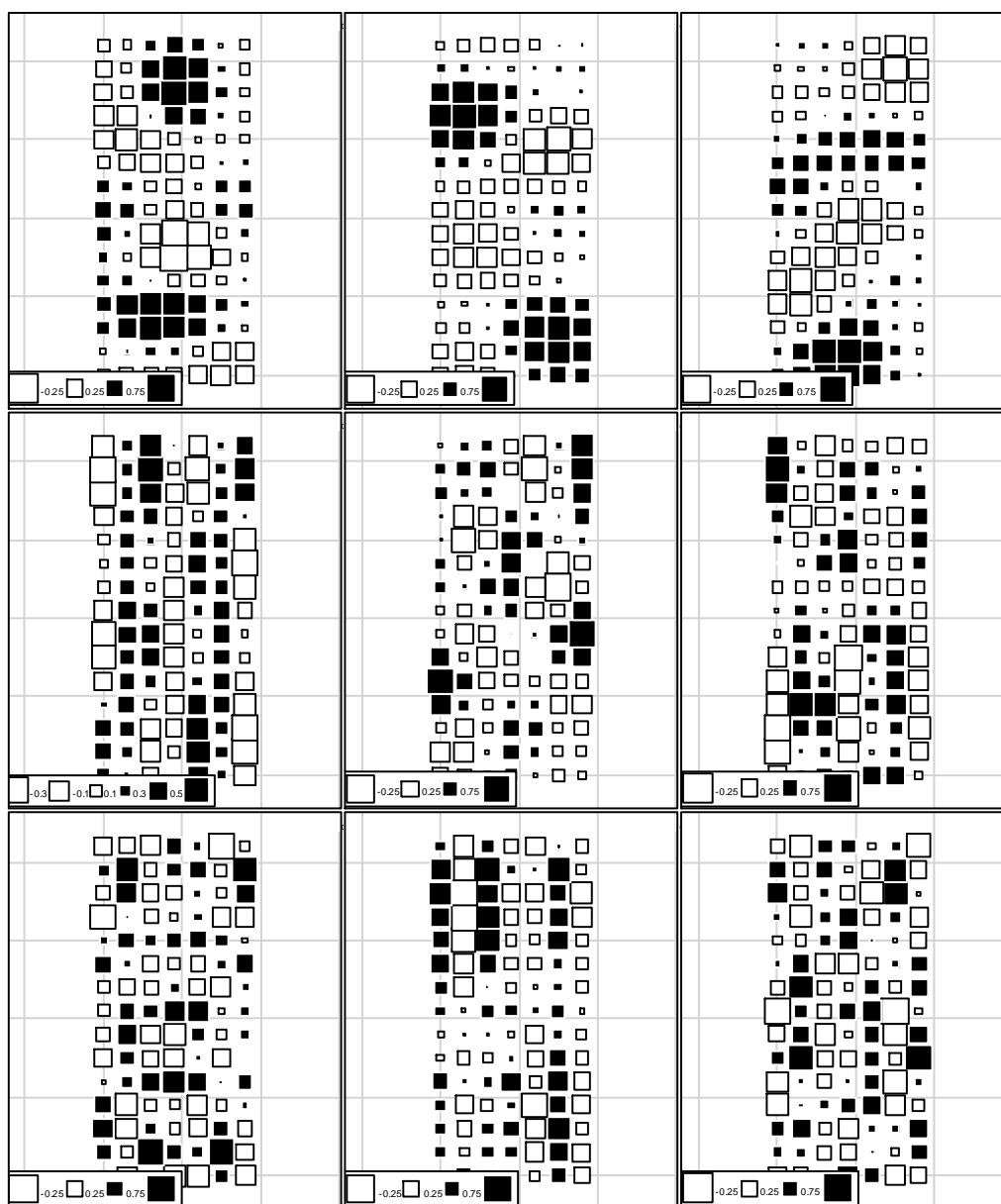


Рис. 6. Пространственное размещение канонических осей 1–3.

Верхний ряд – широкомасштабная компонента, средний ряд – среднимасштабная компонента;
нижний ряд – детальномасштабная компонента

Для выяснения характера связи канонических осей, отображающих паттерны пространственной изменчивости сообщества орибатид на различных пространственных уровнях, с факторами среды, был проведен регрессионный анализ (табл. 4).

Таблица 4

Регрессионный анализ влияния эдафических характеристик на значения канонических осей 1–3 PCNM-анализа
(показаны достоверные регрессионные коэффициенты при $p < 0,05$)

Переменная	Широкий масштаб			Средний масштаб			Детальный масштаб		
	Ось 1 ($R^2 = 0,15$)	Ось 2 ($R^2 = 0,22$)	Ось 3 ($R^2 = 0,30$)	Ось 1 ($R^2 = 0,28$)	Ось 2 ($R^2 = 0,16$)	Ось 3 ($R^2 = 0,18$)	Ось 1 ($R^2 = 0,19$)	Ось 2 ($R^2 = 0,23$)	Ось 3 ($R^2 = 0,15$)
Константа	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Твердость почвы на глубине, МПа									
0–5 см	1,45	–	–	1,39	1,52	–	–	2,10	–
5–10 см	–	–	–	–	–1,68	–	–	–1,99	–
10–15 см	–	–	–	1,11	–	–1,25	–	–	–
15–20 см	–	–	0,58	–	–	0,63	–	–	–
20–25 см	–	–	–	–	–	–	–	–	–
25–30 см	–	–	–0,49	–	–	–	–0,39	–	–
30–35 см	0,40	–	–0,34	0,42	0,36	–	–	0,34	–
35–40 см	–0,77	–0,68	–	–0,56	–0,94	–	–0,67	–	–
40–45 см	–	–	–1,06	1,01	–	–	–0,61	–	–
45–50 см	–	–	1,82	–	–	–1,59	1,62	–	–
Твердость с глубины, см									
2 МПа	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3 МПа	–	–0,02	–	–	–0,02	–	–	0,01	–
Агрегаты размером, мм									
> 10	–	–	–	–	–	5,09	–	–	–
7–10	–	–	–	1,06	–	–	–	–	–
5–7	–	–	–	–	–	2,40	–	1,76	–3,11
3–5	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1–3	–	–	–	–	–	–	–	–	–
0,5–1	–	0,78	–1,09	0,90	–	–	–	–	–
0,25–0,5	–	–	0,90	–	–	–	–	–	–
< 0,25	–	0,75	–	–	–	0,82	–	–	–
K_{st} (коэфф. структуры)	–	–	–	–	–	0,88	–	–	–
Электропроводность (ЕС, дСм/см) и температура (Temp, °C) слоя почвы 5–7 см									
ЕС	–	–	–0,70	–	–	0,90	–0,73	–	–
Temp	–	–	–0,13	–	–	–	–	–	0,13

В результате регрессионного анализа установлено, что в наибольшей степени детерминированными факторами среды являются паттерны пространственной изменчивости на среднемасштабном (19 значимых регрессионных коэффициентов) и на широкомасштабном (16 значимых коэффициентов) уровнях, тогда как на детальном уровне

степень детерминированности ниже (12 значимых коэффициентов). Значения твердости почвы на глубине 0–5, 30–35 и 35–40 см определяют паттерны пространственной изменчивости структуры сообщества орибатид (4, 5 и 5 значимых регрессионных коэффициентов соответственно). Из агрегатных фракций существенное влияние на орибатид оказывают фракции размером 0,5–1 и 5–7 мм.

Общий уровень детерминации PCNM-переменных факторами среды невелик (значения R^2 регрессионных моделей находятся в диапазоне от 0,15 до 0,30). Это позволяет предположить существенную роль нейтральных механизмов в формировании пространственной организации сообщества орибатид.

Ординация сообщества орибатид с помощью многомерного шкалирования и значимые канонические PCNM-оси представлены на рис. 7.

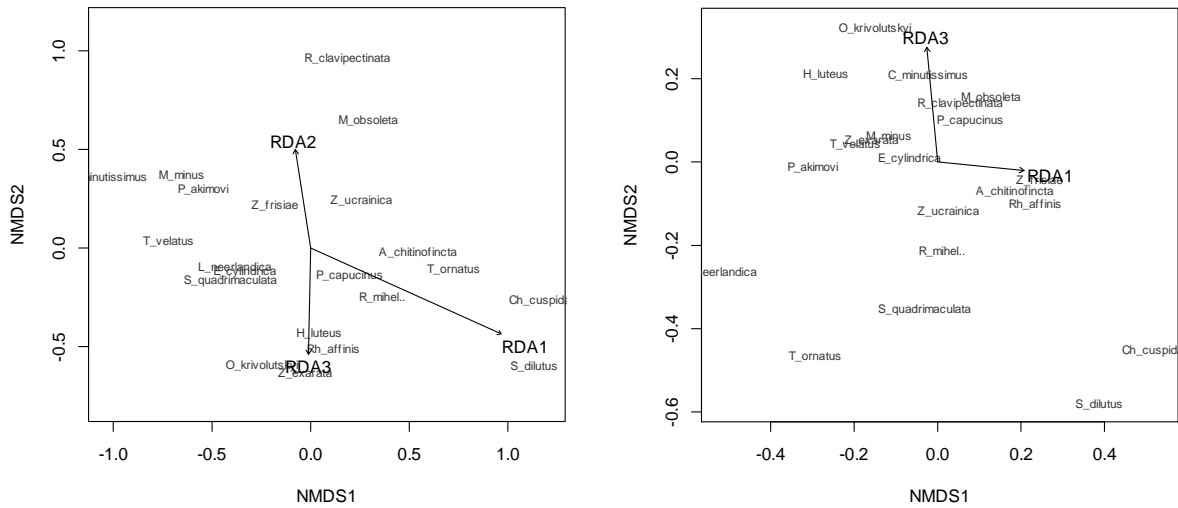
Широкомасштабный аспект пространственной организации, представленный осями 2 и 3, в наибольшей степени коррелирует с измерением 2, что свидетельствует о преимущественной роли факторов среды в структурировании этого типа пространственных паттернов. Ось 1 коллинеарна с измерением 1, что свидетельствует о преимущественно нейтральном характере формирования этого паттерна. Общий характер закономерностей наблюдается при ординации как с помощью метрики Раупа-Крика, так и Гувера.

Среднемасштабный аспект пространственной организации обусловлен как ниша-структурированными факторами, так и факторами нейтральной природы, так как среднемасштабные PCNM-оси коррелируют как с измерением 1, так и измерением 2. В детальном масштабе очевидно преобладание факторов нейтральной природы.

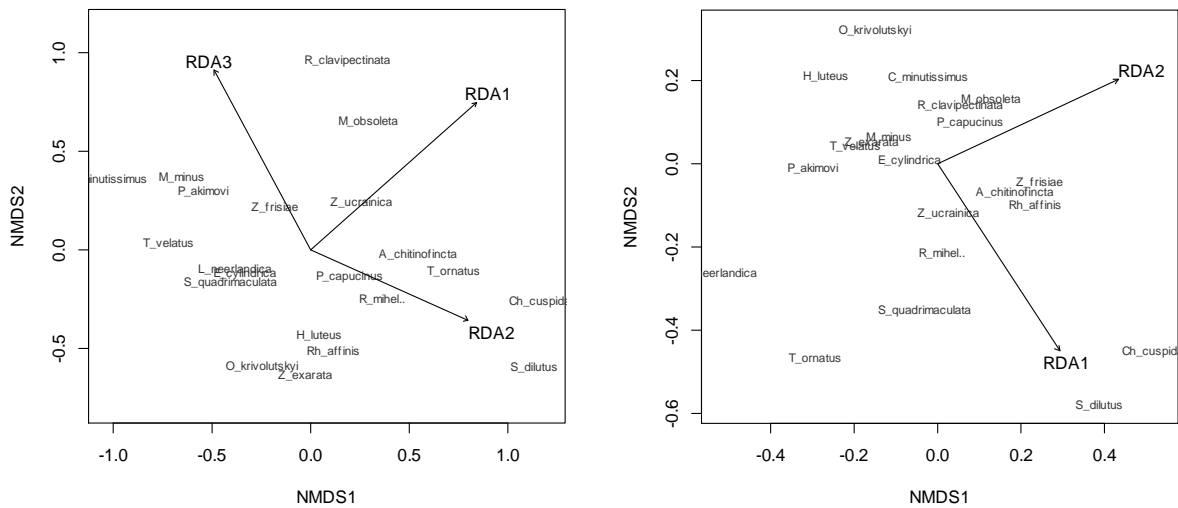
Для фракционирования вариабельности сообщества орибатид PCNM-компоненты были разделены на две группы: широкомасштабные (2, 4, 5, 10, 12, 13, 14, 16, 20) и детальномасштабные (25, 26, 27, 29, 31, 36, 39, 41, 43, 46, 54, 55). Фракционирование вариабельности сообщества орибатид показало, что 31,84 % изменчивости может быть объяснено с помощью эдафических факторов и PCNM-компонент (рис. 8).

Анализ показал, что роль тренда несущественна в структурировании сообщества. Это говорит стационарности эдафических условий и структуры сообщества орибатид в пределах изучаемого полигона, что закономерно для выровненного участка сельскохозяйственного поля после вспашки. Роль измеренных эдафических факторов (11,28%) несколько ниже, чем PCNM-компонент (8,00 и 5,84% соответственно для широко- и детальномасштабных компонент). Процедура выделения PCNM-компонент такова, что они являются независимыми переменными, поэтому закономерно взаимосвязи между различными иерархическими уровнями пространственной изменчивости не выявлено. Взаимодействие между факторами внешней среды и широкомасштабной компонентой определяет 2,51% изменчивости сообщества орибатид, а с детальномасштабной – 6,50%.

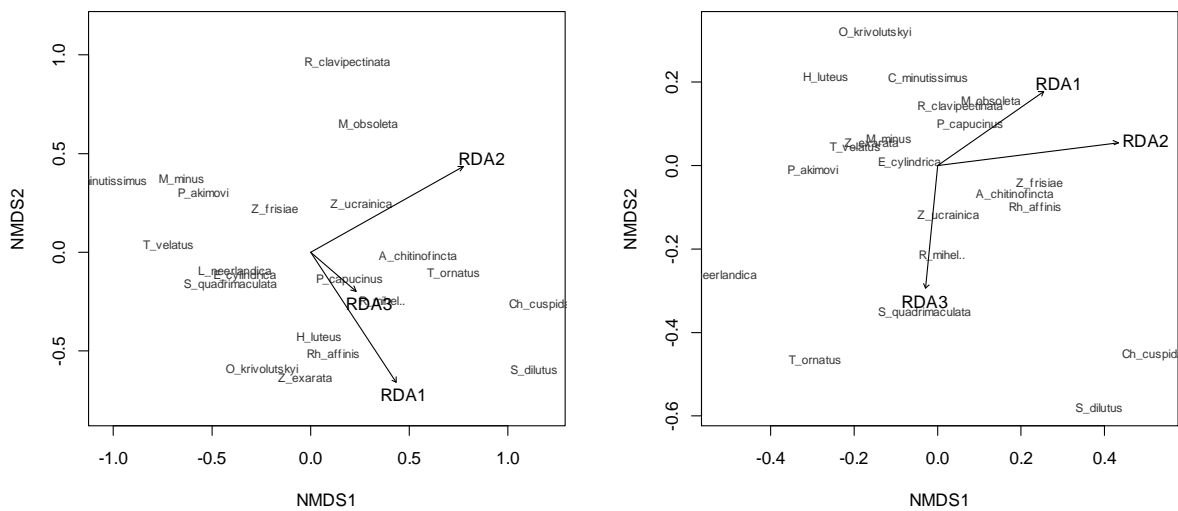
В работе [13] было показано, что 12,2% матрицы численности орибатид могут быть объяснены пространственной компонентой. В комплексе пространственных компонент авторы выделяют три группы признаков. Это совокупность свойств среды, количественно не охарактеризованных в исследовании (физические и химические характеристики, пищевые ресурсы). Также это антропогенное влияние и процессы, связанные с динамикой популяций, такие как социальное поведение или взаимодействия «хищник – жертва». PCNM-компоненты на различных масштабных уровнях могут по-разному быть связаны с факторами среды. Широко- и среднемасштабные пространственные компоненты могут быть отражением некоторых факторов среды, тогда как детальный уровень в большей степени связан с паттернами, вызванными взаимодействиями между видами [17]. В нашем исследовании также наблюдается снижение роли факторов среды и увеличение факторов нейтральной природы с широкомасштабного иерархического уровня пространственной организации к детальномасштабному.



Широкий масштаб



Средний масштаб



Детальный масштаб

Метрика Раупа-Крика

Метрика Гувера

Рис. 7. Ординация сообщества орбитатид методом многомерного шкалирования и PCNM-переменные, корреляция которых с осями многомерного шкалирования достоверна ($p < 0,05$)

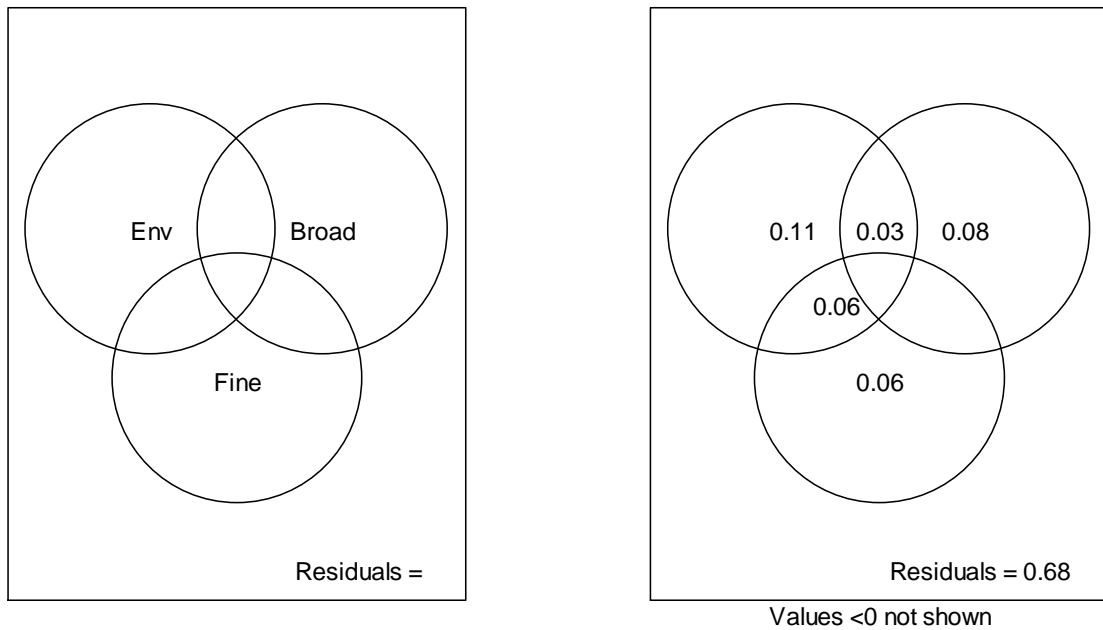


Рис. 8. Фракционирование вариации сообщества орибатид между различными компонентами (слева – условное размещение компонент, справа – оценка роли, приведены только статистически достоверные компонентеты).

Условные обозначения: ENV – эдафические факторы; Broad – широкомасштабная PCNM-компонента изменчивости, Fine – детальная PCNM-компонента.

Выводы

Такие процедуры ординации сообществ, как канонических анализ соответствий и детрендовый анализ соответствий оказались не способными дифференцировать ниша-структурированную и нейтральную компоненты изменчивости сообщества орибатид. Однако эти методы показали значение факторов среды в формировании организации сообщества. Твердость почвы, агрегатная структура, электропроводность и температура почвы способны объяснить варьирование комплекса орибатид в условиях сельскохозяйственного поля.

Факторы среды оказываются важной целевой функцией при выборе способа многомерного шкалирования. Выбор метрики сходства–различия в сообществе и способа предварительной трансформации данных в матрице видов производится из соображений максимизации связи с матрицей факторов среды. Такой метрикой оказалась мера Гувера. Однако оптимальное с такой точки зрения решение обладает несбалансированной иерархической структурой, о чем свидетельствуют результаты кластерного анализа структуры сообщества. Очевидно, что целевая функция, которая формулируется исходя из предположений теории ниши, не учитывает важных свойств организации сообщества. Простой перебор кластерных решений из ряда известных метрик позволил установить, что метрика Раупа-Крика дает структурированное кластерное решение в том смысле, что видовое богатство кластеров является достаточно выровнено (что можно подтвердить количественно, но результаты графического отображения и без того убедительны). Для двух метрик представление исходной матрицы видов в пространстве двух измерений, полученных в результате многомерного шкалирования, оказалось наиболее оптимальным решением. Установлено, что измерение 2 хорошо маркируется факторами среды. Измерение 1 имеет самостоятельное значение. Наиболее вероятной природой этого измерения мы считаем совокупность факторов нейтральной природы.

Дифференциацию нейтральной компоненты от ниша-структурированной можно провести с учетом характера пространственной изменчивости организации сообщества. Моделью пространственной изменчивости послужили PCNM-переменные. Применение этого подхода позволило установить, что сообщество орибатид сельскохозяйственного поля

в короткий період після распахки має ієрархічну просторову організацію. Широкомасштабна компонента просторової змінливості соціуму характеризується чітко вираженою детермінацією зі сторони факторів середовища. Для детальномасштабної компоненти роль факторів середовища виявляється второстепенною і головною є нейтральна варіабельність структури соціуму.

Список літератури

1. Буланова-Захваткина Е. М. Панцирные клещи – орибатидаы / Е. М. Буланова-Захваткина. – М.: Высш. шк., 1967. – 254 с.
2. Криволицкий Д. А. Морфо-екологические типы панцирных клещей (Acariformes, Oribatei) / Д. А. Криволицкий // Зоол. журн. – 1965. – Т. 44, вып. 8. – С. 1176–1189.
3. Определитель обитающих в почве клещей (Sarcoptiformes) / Е. М. Буланова-Захваткина, Б. А. Вайнштейн, В. И. Волгин и др. / Под ред. М. С. Гилярова. – М.: Наука, 1975. – 491 с.
4. Определитель цератозетоидных клещей (Oribatei, Ceratozetoidea) Украины / П. Г. Павличенко. – К.: Изд-во ин-та зоол. им. И. И. Шмальгаузена, 1994. – 143 с.
5. Панцирные клещи: морфология, развитие, филогения, экология, методы, исследования, характеристика модельного вида *Nothrus palustris* C. L. Koch, 1839 / [Д. А. Криволицкий, Ф. Лебрэн, М. Кунст и др.] / Под ред. Д. А. Криволицкого. – М.: Наука, 1995. – 224 с.
6. Пространственная экология почвенных животных / А. Д. Покаржевский, К. Б. Гонгальский, А. С. Зайцев, Ф. А. Савин. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – 174 с.
7. Сергиенко Г. Д. Фауна Украины. Низшие орибатидаы / Г. Д. Сергиенко. – К.: Наук. думка, 1994. – Т. 25, вып. 21. – 203 с.
8. Шеин Е. В. Курс физики почв / Е. В. Шеин. – М.: Изд-во МГУ, 2005. – 432 с.
9. Bell G. The distribution of abundance in neutral communities / G. Bell // Am. Nat. – 2000. – Vol. 155. – P. 606–617.
10. Bell G. The interpretation of biological surveys / G. Bell // Proc. R. Soc. – 2003. – Vol. 270. – P. 2531–2542.
11. Bell G. The co-distribution of species in relation to the neutral theory of community ecology / G. Bell // Ecology. – 2005. – Vol. 86. – P. 1757–1770.
12. Blanchet F. G. Forward selection of explanatory variables / F. G. Blanchet, P. Legendre, D. Borcard // Ecology. – 2008. – Vol. 89 (9). – P. 2623–2632.
13. Borcard D. Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using oribatid mites (Acari, Oribatei) / D. Borcard, P. Legendre // Environmental and Ecological Statistics. – 1994. – Vol. 1. – P. 37–61.
14. Borcard D. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices / D. Borcard, P. Legendre // Ecological Modelling. – 2002. – Vol. 153. – P. 51–68.
15. Borcard D. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales / D. Borcard, P. Legendre, C. Avois-Jacquet, H. Tuosimoto // Ecology. – 2004. – Vol. 85. – P. 1826–1832.
16. Borcard D. Partialling out the spatial component of ecological variation / D. Borcard, P. Legendre, P. Drapeau // Ecology. – 1992. – Vol. 73. – P. 1045–1055.
17. Brind'amour A. Multiscale spatial distribution of a littoral fish community in relation to environmental variables / A. Brind'amour, D. Boisclair, P. Legendre, D. Borcard // Limnology and Oceanography. – Vol. 50, N 2. – 2005. – P. 465–479.
18. Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity / P. Chesson // Annu. Rev. Ecol. Syst. – 2000. – Vol. 31. – P. 343–366.
19. Dray S. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM) / S. Dray, P. Legendre, P. Peres-Neto // Ecological Modelling. – 2006. – Vol. 196. – P. 483–493.

20. *Engelmann H.-D.* Zur Dominanzklassifizierung von Bodenartropoden / H.-D. Engelmann // *Pedobiologia*. – 1978. – Bd. 18, Hf. 5/6. – S. 378–380.
21. *Gause G.* The influence of ecological factors on the size of population / G. Gause // *Am. Nat.* – 1931. – Vol. 65. – P. 70–76.
22. *Hubbell S. P.* The unified neutral theory of biodiversity and biogeography / S. P. Hubbell. – Princeton, NJ: Princeton University Press, 2001. – 540 p.
23. *Legendre P.* Quantitative methods and biogeographic analysis / P. Legendre // *Evolutionary biogeography of the marine algae of the North Atlantic*. NATO. D. J. Garbary and R. G. South, editors. – Springer Verlag, Berlin, Germany. – 1990. – ASI series, Vol. G 22. – P. 9–34.
24. *Legendre P.* Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? / P. Legendre // *Ecology*. – 1993. – Vol. 74. – P. 1659–1673.
25. *Legendre P.* Spatial pattern and ecological analysis / P. Legendre, M. J. Fortin // *Vegetatio*. – 1989. – Vol. 80. – P. 107–138.
26. *Legendre P.* Ecologically meaningful transformations for ordination of species data / P. Legendre, E. D. Gallagher // *Oecologia*. – 2001. – Vol. 129. – P. 271–280.
27. *Legendre P.* Numerical ecology / P. Legendre, L. Legendre // 2nd English ed. Elsevier. – 1998.
28. *Leibold M. A.* The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology / M. A. Leibold // *Ecol. Lett.* – 2004. – Vol. 7. – P. 601–613.
29. *Oksanen J.* Community Ecology Package. R package version 2.0-2 / J. Oksanen, F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre et al. – 2011. – [Electronic resource]. Mode of access: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
30. *Pennisi B. V.* 3 ways to measure medium EC / B. V. Pennisi, M. van Iersel // *GMPro*. – 2002. – Vol. 22 (1). – P. 46–48.
31. *Peres-Neto P. R.* Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions / P. R. Peres-Neto // *Ecology*. – 2006. – Vol. 87. – P. 2614–2625.
32. *Smith T. W.* Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes / T. W. Smith, J. T. Lundholm // *Ecography*. – 2010. – Vol. 33. – P. 648–655.
33. *Weigmann G.* Hornmilben (Oribatida) / G. Weigmann // *Neubearbeitung der Hornmilben Deutschlands*. – Keltern: Goecke & Evers, 2006. – 520 p.
34. *Whittaker R.* Vegetation of the Great Smoky Mountains / R. Whittaker // *Ecol. Monogr.* – 1956. – Vol. 26. – P. 2–80.

Поступила в редакцію 16.08.2013

Принята в печать 17.09.2013

Zhukov A. V.¹, Shtirts A. D.², Zadorozhnaja G. A.³, Kunah O. N.³
FRACTIONATION OF ORIBATID MITES (ACARI: ORIBATIDA) COMMUNITY SPATIAL STRUCTURE
IN SOIL OF AGRICULTURAL FIELD IN UKRAINE STEPPE ZONE

¹*Dnepropetrovsk State Agrarian University, Voroshilov Str., 25, Dnepropetrovsk, 49000, Ukraine*

e-mail: Zhukov_dnepr@rambler.ru

²*Donetsk National University, Schorsa Str., 46, Donetsk, 83050, Ukraine; e-mail: shtirts@i.ua*

³*Olesya Gonchar Dnepropetrovsk National University, Nauchnaya Str., 10/17, Dnepropetrovsk, 49000, Ukraine*

Spatial structure of oribatid mites community in soil of agricultural field have been investigated and the role of markers of ploughing (penetration resistance and aggregate structure) as the factors defining ecological space of this group of soil animals have been established. Sampling is spent within the range consisting from 7 transects, every transect was made of 15 trial points. In each point tests for oribatid mites, tests for definition of soil density, an aggregate structure, humidity, soil penetration resistance, temperature and soils apparent electrical conductivity have been made.

The canonical correspondence analysis and detrended correspondence analysis have been found as not capable to differentiate niche-structured and neutral components of oribatid community variability. However these methods have been shown to evaluate environment factors effect in formation of oribatid community organization. Soil penetration resistance, aggregate structure, electrical conductivity and soil temperature have been revealed to be capable to explain oribatid complex variation within agricultural field.

Environment factors appear important target function at a choice of the multidimensional scaling way. The choice of metrics of similarity-distinction in community and way of preliminary transformation of species data matrix is

made from reasons of maximization of connection with a matrix of environment factors. Hoover's measure has appeared such metrics. However the optimum decision from such point of view possesses unbalanced hierarchical structure what results cluster analysis of community testify structure. It is obvious that criterion function that is formulated proceeding from assumptions of the theory of a niche, doesn't consider important properties of the community organization. Simple search cluster decisions from a number of known metrics allowed to establish that the Raup-Creack metrics gives structured cluster decision in the sense that the species riches of clusters are even enough (that it is possible to confirm quantitatively, but results of graphic display and without that are convincing). For two metrics representation of initial matrix of kinds in space of two measurements received as a result of multidimensional scaling appeared the optimal decision. It is established that measurement 2 is well marked by factors of environment. Measurement 1 has independent value. We consider as the most probable nature of this measurement set of factors of the neutral nature.

Differentiation neutral from niche-structured factors can be spent component taking into account character of community organization spatial variability. As model of spatial variability PCNM-variables served. Application of this approach allowed establishing that the oribatid community of agricultural field during the short period after ploughing possesses the hierarchical spatial organization. Large-scale component of spatial variability of community is characterized by accurately expressed determination from factors of environment. For fine scale components the role of factors of environment appears minor and neutral variability of structure of community is main.

Key words: oribatid mites, ecological niche, community structure, physical properties of soil.

References

1. Bulanova-Zakhvatkina, E.M. (1967). Oribatid mites. Moscow, 254 p.
2. Krivolutsky, D.A. (1965). Morpho-ecological types of oribatid mites (Acariformes, Oribatei). Journal of zoology, 8(44), 1176-1189.
3. Bulanova-Zakhvatkina, E.M., Vainshtein, B.A., & Volgin, V.I. et al. (1975). Key of soil mites (Sarcoptiformes). Moscow, 491 p.
4. Pavlichenko, P.G. (1994). Key of ceratozetoid mites (Oribatei, Ceratozetoidea) of Ukraine. Kiev, 143 p.
5. Krivolutsky, D.A., Lebren, F., & Kunst, M. (1995). Oribatid mites: morphology, development, phylogeny, ecology, methods, researching, characteristics of model species *Nothrus palustris* C.L. Koch, 1839. Moscow, 224 p.
6. Pokarzhevsky, A.D., Gongalskiy, K.B., Zaitsev, A., & Savin, F.A. (2007). The spatial ecology of soil animals. Moscow: KMK, 174 p.
7. Sergienko, G.D. (1994). Fauna of Ukraine. Lower oribatides. Kiev, 21(25), 203 p.
8. Shein, E.V. (2005). Soil physics course. Moscow, 432 p.
9. Bell, G. (2000). The distribution of abundance in neutral communities. Am. Nat., 155, 606-617.
10. Bell, G. (2003). The interpretation of biological surveys. Proc. R. Soc., 270, 2531-2542.
11. Bell, G. (2005). The co-distribution of species in relation to the neutral theory of community ecology. Ecology, 86, 1757-1770.
12. Blanchet, F.G., Legendre, P., & Borcard, D. (2008). Forward selection of explanatory variables. Ecology, 89(9), 2623-2632.
13. Borcard, D., & Legendre P. (1994). Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using oribatid mites (Acari, Oribatei). Environmental and Ecological Statistics, 1, 37-61.
14. Borcard, D., & Legendre P. (2002). All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. Ecological Modelling, 153, 51-68.
15. Borcard, D., Legendre P., Avois-Jacquet, C., & Tuosimoto, H. (2004). Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. Ecology, 85, 1826-1832.
16. Borcard, D., Legendre P., & Drapeau, P. (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. Ecology, 73, 1045-1055.
17. Brind'amour, A., Boisclair, D., Legendre, P., & Borcard, D. (2005). Multiscale spatial distribution of a littoral fish community in relation to environmental variables. Limnology and Oceanography, 50, 2, 465-479.
18. Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. Annu. Rev. Ecol. Syst., 31, 343-366.
19. Dray, S., Legendre, P., & Peres-Neto, P. (2006). Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbours matrices (PCNM). Ecological Modelling, 196, 483-493.
20. Engelmann, H.-D. (1978). Zur Dominanzklassifizierung von Bodenartropoden. Pedobiologia, 5/6(18), 378-380.
21. Gause, G. (1931). The influence of ecological factors on the size of population. Am. Nat., 65, 70-76.
22. Hubbell, S.P. (2001). The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton, NJ: Princeton University Press, 540 p.
23. Legendre, P. (1990). Quantitative methods and biogeographic analysis. Evolutionary biogeography of the marine algae of the North Atlantic. NATO. Springer Verlag, Berlin, Germany. ASI series, G 22, 9-34.
24. Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? Ecology, 74, 1659-1673.
25. Legendre, P., & Fortin, M. J. (1989). Spatial pattern and ecological analysis. Vegetatio, 80, 107-138.
26. Legendre, P., & Gallagher, E.D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. Oecologia, 129, 271-280.
27. Legendre, P., & Legendre, L. (1998). Numerical ecology. 2nd English ed. Elsevier.

28. Leibold, M.A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.*, 7, 601-613.
29. Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., & Legendre, P., et al. (2011). Community Ecology Package. R package version 2.0-2. Retrieved from <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
30. Pennisi, B.V., & van Iersel, M. (2002). 3 ways to measure medium EC. *GMPPro*, 22(1), 46-48.
31. Peres-Neto, P.R. (2006). Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87, 2614-2625.
32. Smith, T.W., & Lundholm, J.T. (2010). Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. *Ecography*, 33, 648-655.
33. Weigmann, G. (2006). Hornmilben (Oribatida). Neubearbeitung der Hornmilben Deutschlands. Keltern: Goecke & Evers, 520 p.
34. Whittaker, R. (1956). Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.*, 26, 2-80.

Received: 16.08.2013

Accepted: 17.09.2013