

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОСНОВНЫХ ПАРАМЕТРОВ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ ЗМЕЙ КОМСОМОЛЬСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Обсуждаются данные по биотопическому распределению и составу пищи *Elaphe dione*, *Gloydius intermedius* и *Gloydius ussuriensis*. Приводятся индексы ширины и сходства ниш популяций этих видов с территории Нижнего Приамурья (Хабаровский край).

Data on *Elaphe dione*, *Gloydius intermedius* and *Gloydius ussuriensis* habitat distribution and diet composition are discussed. Indexes of niche width and similarity of the populations of this species from Lower Amur River territory (Khabarovsk Region) are given.

Ширина и перекрывание экологических ниш видов, таксономически относительно близких и входящих в одно сообщество (мы имеем в виду популяции, использующие более или менее совместно одну территорию с неким набором различных местообитаний), — важнейшие показатели, позволяющие оценить как экологическую пластичность видов, так и способы разделения (совместного использования) условий среды (ресурсов).

В умеренных широтах популяции таких наземных позвоночных, как змеи (*Reptilia*, *Squamata*, *Serpentes*), приспособлены к использованию мозаичности средовых факторов, в первую очередь топических: типов местообитаний, микроместообитаний, характеризующихся различными пространственными условиями, сезонной и суточной динамикой температуры, влажности, инсоляции и т. п. Наличие сезонной цикличности, варьирующейся в зависимости от колебаний климатических факторов, половой и возрастной принадлежности, репродуктивного состояния, требует, с одной стороны, некоторого разнообразия условий среды и, с другой стороны, вызывает пересечение близких видов в совокупном пространстве этих условий. При достаточности ресурса последнее не обязательно приводит к конкуренции.

Определяющими осями пространства ресурсов считаются трофическая, пространственная и временная ниши. Причем характеристика трофической ниши включает обычно таксономический и размерный состав кормов (у хищников — жертв), а пространственной — описание местообитаний и собственно пространственного распределения [4].

Нами сравниваются параметры трофической и топической ниш трех совместно обитающих видов змей. Изучены популяции узорчатого полоза (*Elaphe dione*, *Colubridae*), каменистого (*Gloydius intermedius*) и восточного (*Gloydius ussuriensis*) щитомордников (*Viperidae*, *Crotalinae*) с северо-восточной периферии ареалов — с территории Комсомольского района Хабаровского края (Комсомольский заповедник и прилегающие участки, Нижнее Приамурье). По статусу обилия эти виды являются обычными, а по типу питания — хищниками. Размерный состав их жертв не различается, связан лишь с размерами тела змей. Все три вида характеризуются сходным циклом сезонной активности, неежегодным размножением самок. Поэтому мы не рассматриваем временной компонент ниши.

Материал и методы

Учеты обилия змей проводились с мая по сентябрь (1987—1991 гг.) маршрутным методом (общий объем учетов 1900 км), однако в настоящей работе анализируются данные по летнему распределению. Показателем, отражающим численность, выбрано относительное обилие — число особей, учтенных в оптимальные для вида часы суток в среднем на 1 км трансекта шириной 3 м.

Питание изучалось путем анализа содержимого желудка и кишечника 105 экз. змей, у которых пищеварительные тракты были с пищей: 31 экз. узорчатого полоза, 41 экз. каменистого и 33 экз. восточного щитомордников. Остатки насекомых еще в 8 пищеварительных трактах, вероятно, являлись содержимым желудков жертв — насекомоядных позвоночных.

Для описания ширины ниши рассчитывались следующие показатели [1, 4, 5]:

1) индекс полидоминантности (показатель разнообразия) Симпсона: $D = 1/\sum (p_i)^2$, где p_i — доля ресурса i в общем спектре используемых видов ресурсов (компонентов типа ресурса). Верхний предел D определяется числом выбранных вариантов ресурса (числом таксонов добычи, числом местообитаний). Индекс разнообразия на основе формулы Симпсона чаще всего применяется в фаунистических работах, реже — в анализе спектра питания, еще реже — при анализе использования топических ресурсов одним видом;

2) равномерность распределения (индекс выровненности) по Симпсону: $E = D/D_{max} = 1/S\sum (p_i)^2$, где S — верхний предел числа вариантов ресурса. E изменяется от 0 до 1.

Величина перекрытия экологических ниш по двум основным ресурсам оценивалась следующими показателями:

1) мерой пересечения сравниваемых множеств, рассчитываемой по формуле Шенера [3]: $I = 1 - 0,5\sum |p_{ij} - p_{ik}|$, где p_{ij} и p_{ik} — вероятности использования ресурса i видами j и k (= доли вариантов ресурса в суммарном использовании его видом);

2) индексом сходства (перекрытия) двух множеств, определяемым на основе формулы Мориситы [1, 3]: $I_{\chi} = 2\sum p_{ij} \cdot p_{ik} / \sum (p_{ij}^2 + p_{ik}^2)$. Этот индекс чаще применяется для определения степени перекрытия пищевых спектров, так как слабо чувствителен к сходству по редким компонентам, что важно при анализе неизбирательного или слабо избирательного питания. У змей пищедобывание весьма избирательно в отличие, например, от земноводных и многих ящериц. Поэтому мы использовали для сравнения трофических ниш и формулу Шенера.

Результаты и обсуждение

Для качественного анализа биотопической ниши вида, а не просто приуроченности к определенным местообитаниям важно выделить на занимаемой популяцией (группой популяций) территории типы биотопов с учетом потребностей данной группы животных. В отношении, например, рептилий и млекопитающих дробность и типология такой классификации могут несколько различаться.

Биотопическое распределение трех видов змей на территории Комсомольского заповедника демонстрирует табл. 1, которая дает представление и о биотопической структуре района исследований. Приводимые пределы средних значений относительного обилия означают различия их в крайних вариантах каждого типа биотопа. Ранее на основе анализа обилия змей и процента заселяемых ими биотопов нами была показана эвритопность узорчатого полоза, политопность восточного щитомордника и мезотопность каменистого щитомордника [2].

Таблица 1

Средние показатели относительного обилия змей в летние месяцы в основных типах биотопов Комсомольского заповедника

Биотоп	Среднее обилие видов, экз./км		
	E. dione	G. inter-medius	G. ussuriensis
1	2	3	4
Биотопы лесной гористой части заповедника			
Темнохвойные леса	0	0	0
Горные лиственничные леса	0,0—0,03	0,0—0,2	0
Кедрово-широколиственные леса	0,05—0,3	0,2—0,67	0,0—0,1
Смешанные леса	0,07—0,33	0,1—0,28	0,0—0,17
Березовые леса	0,0—0,5	0,0—0,1	0
Ольшанники по лесным ручьям	0	0,0—0,2	0
Невозобновившиеся гари и вырубки	0	0	0
Зарастающие гари и вырубки	0,1—8,0	0,07—0,2	0,0—0,05
Лесные биотопы долин крупных рек			
Широколиственные пойменные леса	0,05—0,2	0	0,5—5,0
Широколиственно-мелколиственные пойменные леса	0,13—0,25	0,05—0,1	0,3—1,3
Смешанные пойменные леса	0,1—0,8	0	0,07—0,2

Окончание табл. 1

1	2	3	4
Долинные лиственничные леса	0,2—0,5	0,1—0,3	0,0—0,1
Березово-лиственничные леса	0,1—0,3	0,17	0,14
Мелколиственные пойменные леса	0,1—0,33	0,05—0,2	0,1—0,25
Дубовое редколесье по крутым каменистым склонам	0	+	+
Дубовый и дубово-березовый ленточный лес по склонам	0,2—0,5	0,5—2,0	0,0—0,1
Дубняк (с примесью других пород) основания береговых склонов южной экспозиции	1,0—2,5	2,5—11,0	1,0—2,5
Зимовочный склон южной экспозиции с древесно-кустарниковой растительностью	3,6—48,0	12,3—90,0	8,0—82,0
Лиственничные мари	0,0—0,03	0	0
Мелколесья и кустарниковые биотопы			
Прирусловые ивняки берегов Амура и Горина	0	0	+
Мелколесье в низовьях притоков Горина и Амура	0,07—0,3	0,1—0,2	1,0—3,0
Мелколесье и кустарники в пойме Амура и Горина	0,1—0,33	0	0,0—0,3
Кустарниковые заросли оснований приречных склонов	0,2—0,7	0,1—1,0	0,2—2,0
Мелколесье по гарям и обочинам дорог	0,0—0,2	0	0,0—0,1
Открытые луговые и лугово-болотные биотопы			
Вейниковые и вейниково-осоковые луга	0,0—2,0	0	0,0—0,05
Травяные болота, кочкарники	0,0—0,1	0,0—0,03	0,0—1,0
Луговые участки и опушки на границах биотопов	0,3—8,0	0,2—1,0	1,0—4,0
Открытые береговые биотопы			
Берега стоячих водоемов с луговой и болотно- луговой растительностью, кочкарники	0,2—2,0	0	0,0—1,3
Кочкарниковые и луговые берега рек и ручьев	0,2—1,0	0,0—0,1	0,0—1,1
Открытые берега крупных рек со слабо развитым травяным покровом	0,02—0,5	0	0,0—1,0
Галечники, песчаные отмели	+	0	0
Берега стариц рек, озер, ручьев с древесно-кустарниковой растительностью	0,2—2,0	0,1—0,33	0,2—5,0
Иные сухопутные биотопы			
Скалистые обнажения по берегам Амура и Горина	0	+	+
Выходы скал и осыпи в сопках	0	+	0
Территории кордонов	4,0—12,0	0,0—1,0	0,5—4,0
Территория разрушенного поселка (до 70)	6,0—15,0	4,0—10,0	6,0—25,0
Грунтовые дороги в лесных биотопах	0,1—0,3	0,16—0,33	0,05—0,25

Анализ спектра питания змей показывает, что узорчатый полоз и каменистый щитомордник являются преимущественно миофагами (табл. 2). В рационе первого отмечены грызуны (75 %), ящерицы, змеи и лягушки, второго — грызуны (80 %), птицы и ящерицы. Восточный щитомордник имеет самый широкий спектр питания: ящерицы (52 %), грызуны, лягушки, рыбы, змеи и птицы. Общими кормами всех трех видов являются грызуны и ящерицы (*Lacerta vivipara*). Последние у узорчатого полоза и каменистого щитомордника поедаются чаще ювенильными особями. В одном пищеварительном тракте обнаруживается от 1 до 4 экз. добычи. Выделение 6 групп добычи, а не большего их числа связано с тем, что обычно именно на уровне классов позвоночных (в качестве жертв) более значительно различается пищедобывательное поведение вследствие сильных экологических различий этих групп.

**Индекс доминирования групп добычи в рационе змей
Комсомольского заповедника**

Группа добычи	Доля группы добычи в рационе, %		
	Elaphe dione	Gloydus intermedius	Gloydus ussuriensis
Мышевидные грызуны (<i>Mammalia, Rodentia</i>)	75,0	80,3	23,8
Птицы (<i>Aves</i>)	0	11,5	2,4
Ящерицы (<i>Reptilia, Squamata, Sauria</i>)	16,7	8,2	52,4
Змеи (<i>Reptilia, Squamata, Serpentes</i>)	2,1	0	2,4
Лягушки (<i>Amphibia, Anura, Ranidae</i>)	6,2	0	14,3
Рыбы (<i>Pisces</i>)	0	0	4,7

Ширина трофической ниши по спектру питания значительно больше у восточного щитомордника, чем у двух других видов, хотя в целом индекс разнообразия диеты всех змей невысок (1,50—2,82 из возможного 6 при данном наборе кормов) (табл. 3).

Таблица 3

**Индексы ширины и выровненности экологических ниш змей
Комсомольского заповедника**

Показатель	Величина индекса для видов		
	Elaphe dione	Gloydus intermedius	Gloydus ussuriensis
Индекс полидоминантности (разнообразия) по формуле Симпсона			
спектра питания	1,68	1,50	2,82
спектра заселяемых биотопов:			
по максимальным показателям обилия (в более благоприятных вариантах биотопов)	4,06	1,71	2,63
по минимальным показателям обилия (в менее благоприятных вариантах биотопов)	4,40	2,46	3,50
Индекс выровненности по формуле Симпсона:			
спектра питания	0,280	0,250	0,470
спектра заселяемых биотопов:			
по максимальным показателям обилия (в более благоприятных вариантах биотопов)	0,110	0,046	0,071
по минимальным показателям обилия (в менее благоприятных вариантах биотопов)	0,119	0,066	0,095

Узорчатый полоз и каменистый щитомордник характеризуются сходно низким разнообразием диет, для этих двух видов свойственна высокая степень перекрытия трофических ниш: 0,83 по формуле Шенера и 0,98 по формуле Мориситы (табл. 4). Восточный же щитомордник, при более разнообразном наборе кормов, в значительно меньшей степени пересекается в использовании пищевых ресурсов с другими змеями ($I = 0,34—0,48$), особенно с близким видом — каменистым щитомордником.

Таблица 4

**Индексы перекрытия экологических ниш змей
Комсомольского заповедника**

Показатель	Величина индекса для видов		
	E. dione. – G. intermedius	E. dione. – G. ussuriensis	G. intermedius – G. ussuriensis
Индекс перекрытия (сходства) по формуле Шенера			
спектра питания	0,832	0,488	0,344
спектра заселяемых биотопов:			
по максимальным показателям обилия (в более благоприятных вариантах биотопов)	0,606	0,733	0,727
по минимальным показателям обилия			

(в менее благоприятных вариантах биотопов)	0,529	0,674	0,704
Индекс перекрытия (сходства) по формуле Мориситы			
спектра питания	0,978	0,580	0,464
спектра заселяемых биотопов			
по максимальным показателям обилия			
(в более благоприятных вариантах биотопов)	0,852	0,940	0,951

Перекрытие ниш по биотопам для трех видов более ровное, чем таковое по диетам, и для оптимальных вариантов биотопов составляет, по Шенеру, 0,61—0,73. То есть все три доминирующих вида змей Комсомольского заповедника имеют довольно сходные биотопические ниши (табл. 4). При этом они крайне неравномерно распределены, при разнообразии типов занимаемых местообитаний (табл. 1, 3). Наименее равномерно распределен мезотопный каменистый щитомордник, несколько выше показатели выровненности у политопного восточного щитомордника, еще больше они у эвритопного узорчатого полоза (табл. 3). Таким образом, существует прямая связь между равномерностью биотопического распределения и соответствующей составляющей экологической валентности вида, хотя значения самих показателей выровненности сами по себе не отражают эту валентность, а лишь помогают оценить ее при сравнении симпатричных популяций разных видов (причем, по-видимому, популяций с высоким уровнем численности).

Разделение ниш таксономически близких видов — щитомордников — идет в изученных популяциях в первую очередь по трофической оси. Это можно связать с важностью, а потому особой привлекательностью для обоих живородящих видов некоторых местообитаний (особенно заросших каменистых склонов южной экспозиции в долинах рек), обеспечивающих выживание значительной части популяций в период зимовок и благоприятные условия для вынашивания потомства в условиях северной периферии ареалов.

Библиографический список

1. Кузьмин С. Л. Трофология хвостатых земноводных. М.: Наука, 1992. 168 с.
2. Лазарева О. Г. Особенности структуры герпетокомплекса Комсомольского государственного заповедника (Хабаровский край) // Вопросы герпетологии: Материалы Первого съезда Герпетолог. об-ва им. А. М. Никольского, Пушино — Москва. М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 159—162.
3. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
4. Шенброт Г. И. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. 1986. Т. 14. С. 5—70.
5. Levins R. Evolution in changing environments. Princeton (N. J.): Princeton Univ. Press, 1968. 120 p.