УДК 595.461: 591.52

Использование укрытий скорпионами *Mesobuthus eupeus*, *Mesobuthus caucasicus*, *Androctonus crassicauda* (Arachnida, Scorpiones, Buthidae) в Восточном Закавказье

Новрузов Н. Э.

Институт зоологии НАН Азербайджана
Баку, Азербайджан
niznovzoo@mail.ru

Исследовано отношение к укрытиям скорпионов семейства Buthidae: пёстрого скорпиона (*Mesobuthus eupeus*), кавказского скорпиона (*Mesobuthus caucasicus*) и толстохвостого скорпиона (*Androctonus crassicauda*). Кавказский скорпион проявлял синантропность, численно превалируя в укрытиях селитебных зон. Скрытно живущий, отрицательно фототропный толстохвостый скорпион отмечался в естественных ландшафтах в норах грызунов. Экологически пластичным в выборе укрытий являлся пёстрый скорпион, использующий разные убежища в зависимости от сезона, ландшафтных условий и высотности местности. В низменных и предгорных участках исследованных территорий скорпионы этого вида отмечались в пустотах под камнями и другими наземными объектами, норы использовались реже, в основном, в период зимовки. В среднегорных и высокогорных районах скорпионы этого вида преимущественно локализовались в норах. Исследованы размерные параметры и микроклимат основных типов укрытий скорпионов. Представлена классификация укрытий по трем независимым группам признаков: этиологическим, морфологическим, функциональным. Установлена топическая и трофическая связь скорпионов с другими беспозвоночными в укрытиях. В питании скорпионов отмечены моллюски, мокрицы, пауки и насекомые, временно или постоянно использующие их укрытия в защитных, пищевых и репродуктивных целях. Сравнение процентного соотношения представителей мезофауны и оставшихся фрагментов беспозвоночных в укрытиях скорпионов показало значимую их роль в спектрах питания скорпионов.

Ключевые слова: скорпионы, *Mesobuthus eupeus*, *Mesobuthus caucasicus*, *Androctonus crassicauda*, укрытия, микроклимат, спектр питания.

ВВЕДЕНИЕ

Отряд Scorpiones – древнейшие представители наземных хищных членистоногих, живших ещё в силурийском периоде (440–405 млн. лет назад) (Sissom, 1990). В процессе эволюции, захватывая все новые участки суши, они адаптировались к самым разным условиям. В итоге в современном мире скорпионы обитают на всех континентах, за исключением Антарктиды, в самых разных средах и климатах, как в областях с влажным тропическим и субтропическим климатом (гигрофильные формы), так и в горах, пустынях и полупустынях (ксерофильные формы) (Polis, 1990; Sissom, 1990). Большинство скорпионов предпочитают температуры от 18 до 35 °C, но могут переносить и экстремальные их значения (Hadley, 1974, 1990). Своего рода эволюционной адаптацией этих паукообразных является ведение ими сумеречно-ночного образа жизни и использование разнородных укрытий. С самого рождения скорпионы ведут скрытный образ жизни, прячась в течение дня в норах, под камнями, скалами и в других убежищах, чтобы избежать обнаружения хищниками и действия неблагоприятных климатических факторов (Polis, 1990).

Естественные укрытия, обеспечивая безопасность этим животным, создавая им необходимый микроклиматический комфорт, не должны нарушать при этом связей с внешней средой необходимых для их полного жизнеобеспечения. Будучи легкодоступными для самих хозяев, укрытия в то же время должны быть труднодоступны для потенциальных врагов (Харченко, 2002). Укрытия играют особо важную роль в жизни тех видов скорпионов, которые обитают в условиях жаркого и континентального климата, так как обеспечивают им защиту от неблагоприятных абиотических факторов (высокого уровня инсоляции, экстремальных температур, низкой влажности).

Если учесть, что все современные представители отряда Scorpiones характеризуются низким уровнем активности на поверхности, то роющие их виды проводят в норах большую часть своей жизни, за исключением репродуктивного периода (Williams, 1966; Hadley, Williams, 1968; Tourtlotte, 1974; Koch, 1978; Polis, 1980; Bradley, 1982; Shachak, Brand 1983; Warburg, Polis, 1990). Даже те из роющих видов, которые предпочитают охотиться на поверхности, все же большую часть своего времени проводят в норах. Исследованиями установлено, что многие виды скорпионов для охоты используют всего от 20 до 50 % времени суток и находятся на поверхности в среднем около 4 часов (Hadley, Williams, 1968; Tourtlotte, 1974; Polis, 1980; Bradley, 1982; Polis, 1990). Таким образом, если брать в расчёт все сезоны года, то время, проведённое скорпионами в укрытиях, составляет 90–95 % всего времени их существования (Polis, 1990). Этот аспект поведения скорпионов подтверждает важную роль укрытий в их экологии.

Отряд Scorpiones представлен в мировой фауне более чем 2400 существующих видов относящихся к 17 семействам и 216 родам (Rein, 2019). Данных по использованию большинством современных видов скорпионов укрытий всё еще недостаточно. Например, факт создания этими паукообразными собственных нор в почве, хорошо известен, но морфология нор многих видов и влияние условий окружающей среды (тип почвы, температура, влажность почвы, осадки) на морфологию норы не выяснено. Так же неясно, имеются ли различия в выборе укрытий у особей в пределах одного семейства. Остается открытым вопрос и о том, все ли скорпионы в процессе рытья норы используют одни и те же методы и части тела.

В Азербайджане обитает 3 вида скорпионов семейства Buthidae: пёстрый скорпион *Mesobuthus eupeus* (Koch, 1839), кавказский или жёлтый скорпион *Mesobuthus caucasicus* (Nordmann, 1840), толстохвостый или черный скорпион *Androctonus crassicauda* (Oliver, 1807) (Бялыницкий-Бируля, 1917; Юсубов, 1984; Vachon, Kinzelbach, 1987; Fet et al., 2000). Сведения по их поведению при выборе, оборудовании и использовании укрытий весьма ограниченны и разноречивы. Так, например, Э. Юсубов отмечает, что у *M. eupeus* слабая роющая активность, а у *M. caucasicus* она вообще отсутствует. По данным того же автора *A. crassicauda* предпочитает рытье собственных или заимствование чужих нор другим укрытиям, занимая таким образом относительно двух других видов как норник ведущую позицию (Юсубов, 1984). Иранские исследователи, разделяя скорпионов Buthidae местной фауны на три категории (не роющие, полу-роющие и роющие), причисляют *M. eupeus* к не роющим, а *A. crassicauda* и *M.caucasicus* к полу-роющим видам (Vazirianzadeh, Tirgari, 1989).

Отсутствие данных, по каким принципам и критериям происходит выбор укрытий у скорпионов указанных видов, оставляет открытым вопрос об их биотопическом и ярусном распределении, степени защищённости от факторов среды. Недостаточная изученность питания скорпионов в укрытиях не позволяет дать объективную оценку их роли в трофических цепях.

Целью настоящего исследования стало изучение отношения к укрытиям трёх видов скорпионов, особенностей выбора и использования укрытий каждым из них, систематизация и классификация укрытий по структуре, функциональности, длительности использования, значению в жизнедеятельности, выявление состава обитающих в них беспозвоночных и их значения в питании скорпионов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы материалы полевых исследований, проведённых в разные годы (1986–1987, 2012–2014 и 2016–2018 гг.) в предгорной, низкогорной и среднегорной частях южных склонов Малого Кавказа и юго-восточных склонов Большого Кавказа (рис.1).

Объектами изучения были скорпионы трёх видов: *Mesobuthus eupeus, Mesobuthus caucasicus, Androctonus crassicauda* (рис. 2).

В процессе работы на маршрутах и опытных площадках исследованы все наземные укрытия: норы, камни, трещины в почве, щели в скалах, случайные предметы на поверхности

почвы, объекты антропогенного происхождения. Часть укрытий была обследована при помощи USB эндоскопа AUTELMV 108. Проведены раскопы более 30 нор грызунов и ящериц. Скорпионы были обнаружены примерно в одной трети из всех исследованных укрытий. Всего за период исследований было отмечено 1033 экз. скорпионов. Большую часть из них (874 экз.) представляли *M. eupeus*. Кавказских скорпионов было обнаружено 114 экз., толстохвостых – 45 экз. Часть пёстрых скорпионов (230 экз.) была помечена и выпущена на ограниченной по площади территории (1,6 га) для проведения за ними длительных

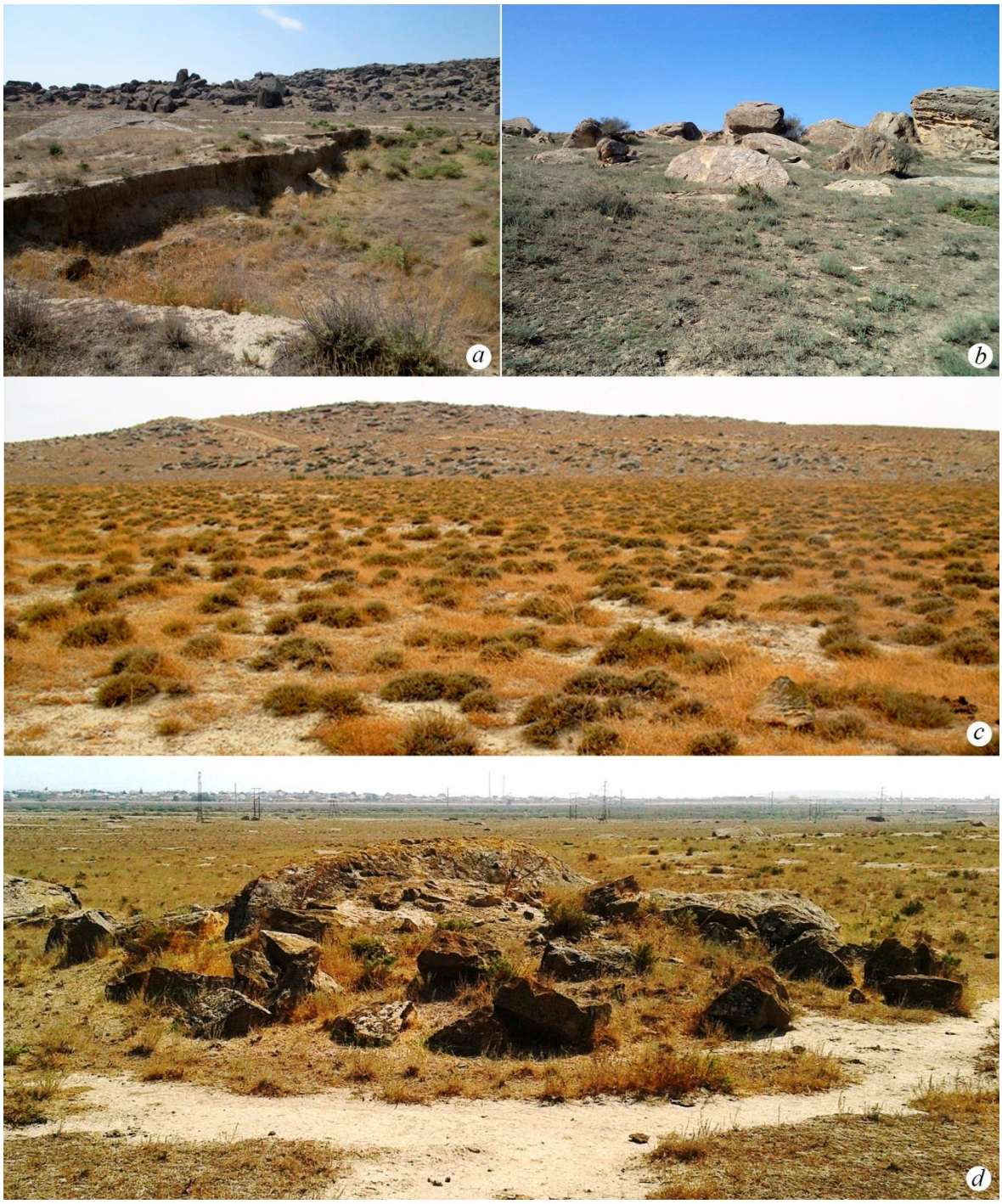

Рис. 1. Биотопы пёстрого скорпиона (*Mesobuthus eupeus*) в Восточном Закавказье
Юго-восточный Гобустан (*a*); Абшеронский полуостров (*b–c*); Центральный Гобустан (*d*).

Рис. 2. Скорпионы Восточного Закавказья

Кавказский или жёлтый скорпион *Mesobuthus caucasicus* (*a*); толстохвостый или черный скорпион *Androctonus crassicauda* (*b*); пёстрый скорпион *Mesobuthus eupeus* в поисках убежища (*c*–*d*) и в процессе брачного танца (*e*).

индивидуальных наблюдений. Метки ставились на сегменты метасомы акриловыми маркерами «Posca» используемыми в пчеловодстве. В большинстве укрытий скорпионов (около 85 %) обнаружены живые беспозвоночные и различные фрагменты их тел, большая часть из которых была пригодна для идентификации. Определение беспозвоночных проводилось в основном на уровне крупных таксонов: отрядов и семейств.

Исследован температурный режим и влажность почвы и воздуха снаружи и внутри укрытий двух типов (камень, нора). Измерения проводились комбинированным цифровым термометром-гигрометром НТС-2, оборудованным выносным датчиком с диапазоном измерений (T °C—10–70 °C, RH 10–99 %). Для выяснения значимости фауны беспозвоночных

укрытий в питании скорпионов вычислялся индекс избирательности (элективности) по Ивлеву (1977):

$$I_E = \frac{r-p}{r+p}, \text{ где}$$

r – процентное содержание объекта в составе пищи;
p – процентное содержание объекта в природном сообществе.

Диапазон изменений индекса находится в пределах от −1 до +1. Нулевое значение индекса указывает на отсутствие избирательности. Полученные цифровые данные обработаны с помощью программы Microsoft Excel 2007.

Все рисунки и фото авторские. В ходе съемок использовался камерофон Samsung Galaxy S4 и фотоаппарат Canon Power Shot A810, объектив 16.0 mp., 28 mm., ×10.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В естественных местообитаниях укрытиями скорпионам служили пустоты под камнями и другими наземными предметами, трещины в почве, щели в скалах, самостоятельно выкопанные полу-норы и норы, норы других животных, укрытия антропогенного происхождения (рис. 2).

Пустоты под камнями, пожалуй, самый доступный тип укрытия для разных животных. Сами камни, внешне являя собой более или менее плотные образования осадочного, магматического или метаморфического происхождения, различаются по размерам, форме (плиты, глыбы, валуны), структуре, рельефу поверхности. Неровности обращённой к грунту поверхности камня и рельеф самого участка почвы, где он расположен, образуют пустоты, которые могут служить жизненным пространством для животных. Для пустот под камнями характерен свой индивидуальный температурный режим. Так, например, плоские камни (плиты) быстрее нагреваются от солнечных лучей и так же быстро остывают. Видимо этим объясняется использование их скорпионами в качестве укрытий при наружных температурах в пределах 16–28 °C. Объёмные по габаритам камни (глыбы, валуны), нагреваются медленнее, и так же долго остывают, а потому используются животными ограниченно, только при экстремально высоких температурах на поверхности. Для пережидания экстремально низких температур пустоты под камнями (даже объёмными) менее подходят, а лучшими из укрытий являются норы, так как температура почвы на глубине всегда выше нижнего порога внешней температуры на 5–7 °C. Экстремальные температуры (ниже 0 °C и выше 35 °C) смягчаются только на глубине почвы, начиная с 5 см от её поверхности, где относительная влажность намного выше, а показатели суммарного испарения значительно ниже (Polis, 1990).

Весной и осенью температура воздуха в пустотах под камнями за сутки меняется в узких пределах. Поэтому для животных с ночной активностью камни в указанные сезоны года являются хорошим укрытием. Но в жаркие летние месяцы такие убежища сильно нагреваются, а в холодные зимние – промерзают, что делает невозможным их комфортное использование. В связи с этим большинство членистоногих используют камни лишь в тёплое время года, с наступлением жары или холодов переселяясь в подземные укрытия. Резкое отличие микроклимата пустот под камнями и в норах связано с тем, что теплопроводность камня ввиду его большей плотности во много раз выше, чем почвы.

Полевые исследования показали, что скорпионы используют в качестве укрытия множество типов нор. Некоторые постоянно используют норы других животных, таких как крупные пауки, ящерицы или грызуны. Другие сами роют простые норы, представляющие собой широкие отверстия с коротким ходом под камнями или другими предметами, которые могут располагаться горизонтально или почти вертикально поверхности. Входы в норы, как правило, бывают плоскими у основания и в виде полумесяца на вершине, что соответствует форме поперечного сечения тела скорпиона. Длина и глубина погружения норы, по-видимому, зависит от возраста и пола скорпиона; молодые особи и взрослые самцы строят

более короткие и мелкие норы, чем взрослые самки (Polis, 1990). Некоторые исследования также показали, что глубина норы варьирует в зависимости от среднего количества осадков. Так, в засушливых регионах, норы обычно располагаются несколько глубже, чем в более влажных (Koch, 1978).

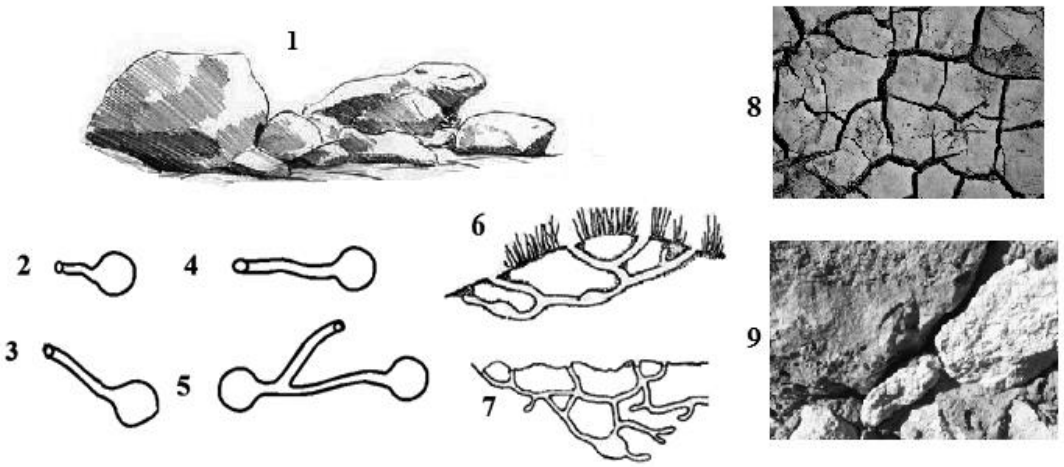

Рис. 2. Естественные укрытия, используемые скорпионами
1 – камни; 2 – полу-нора; 3, 4 – простые норы; 5 – сложная нора; 6, 7 – норы грызунов (вертикальный разрез); 8 – трещины почвы; 9 – щели в скалах.

Полу-норы – небольшие, всего в 4–5 раз превышающие длину тела обитателя, ходы в почве с небольшим расширением в конце, выкопанные под прикрытиями. Располагаются полу-норы под крупными камнями, корнями кустарников и деревьев, дерниной и случайными предметами.

Самостоятельно выкопанные норы – горизонтальные или диагональные туннели длиной 12–35 см и небольшим овальным расширением в конце. Глубина залегания в пределах 8–15 см от поверхности. Отличие нор от полу-нор не только в бóльших размерах, но и в отсутствии связи с прикрытиями.

Укрытия других животных. К этому типу относятся норы ящериц, птиц, грызунов, которые используются скорпионами частично или на всем протяжении.

Укрытия антропогенного происхождения. Щели и трещины в фундаменте жилых и хозяйственных построек, надгробных плитах кладбищ, каменных заборах, пустоты под крупными предметами на поверхности почвы.

Отношение к типу, расположению и функциональности укрытия у исследуемых видов скорпионов значительно различалось, что, видимо, объясняется разными требованиями, предъявляемыми к ним каждым из видов. Так, например *M. caucasicus* проявлял синантропность, всегда численно превалируя в укрытиях селитебных зон. *A. crassicauda* отмечался преимущественно в естественных ландшафтах, используя в качестве укрытий норы грызунов (песчанка *Meriones vinogradovi*). Наиболее экологически пластичным в отношении укрытий являлся *M. eupeus*, осваивающий разнообразные убежища в определённой зависимости от сезона, ландшафтных условий и высотности местности. В низменных и предгорных каменистых участках скорпионы этого вида в период активности локализовались в пустотах под камнями и другими наземными объектами, норы использовались ими в основном в период зимовки. На участках, где камни редки, они укрывались под случайными предметами, рыли полу-норы и норы в насыпях и в дернине. В среднегорной и высокогорной частях они преимущественно локализовались в норах. При всей своей экологической пластичности пёстрые скорпионы были чрезвычайно требовательны к выбору участка поверхности почвы, на котором располагалось убежище. В процессе индивидуальных наблюдений за мечеными особями этого вида отмечено, что во время поиска укрытия они

инспектируют множество самых разных наземных предметов и структурных образований рельефа поверхности почвы, прежде чем определятся с выбором какого-либо из них. Главным, на наш взгляд, критерием при выборе подходящего укрытия служит его месторасположение. Укрытия, располагающиеся на ровных или слегка возвышенных участках поверхности почвы, не имеющих густого и сплошного растительного покрова, выбирались этими скорпионами чаще других. В низинах и ложбинах, где после схода талых вод или осадков весной скапливается вода, они не обнаруживались. Тип почв также определял выбор месторасположения укрытия. Скорпионы избегали участков с преобладанием сыпучих песков, галечника и суглинков, отдавая предпочтение плотным пескам и серозёмам.

Из других общих факторов, влияющих на выбор скорпионами убежища, играют роль рельеф, высота местности и фактор беспокойства (например, регулярный выпас скота). На территориях особо часто посещаемых людьми и животными скорпионы *M. eupeus* и *A. crassicauda* отмечались реже и только в самых трудно досягаемых укрытиях (щели у основания останцевых скал, лабиринты нор грызунов). Скорпионы *M. caucasicus* напротив проявляли толерантность к присутствию людей и животных и потому успешнее осваивали селитебные зоны. В естественных ландшафтах их численность всегда была на порядок ниже, чем в антропогенно трансформированных.

Классификация, структура, параметры укрытий. Укрытия скорпионов по аналогии с убежищами других животных можно классифицировать по происхождению, сложности строения, размерам, характеру и длительности использования, по обитаемости (Харченко, 2002). Более совершенной, применительно к укрытиям скорпионов, нам представляется приведённая ниже классификация одновременно по трём независимым группам признаков: этиологическим, морфологическим, функциональным.

Большинство укрытий скорпионов этиологически (по происхождению), так или иначе, связаны с рельефом, типом почвы, высотностью местности, степенью антропогенных изменений. По сложности строения среди укрытий выделяются: пустоты под камнями, трещины в почве, щели в скалах, случайные наземные объекты, полу-норы, простые норы (с одним ходом и камерой), сложные норы (с 2–3 ходами и камерами).

Структурно бóльшая часть естественных укрытий скорпионов была представлена следующими элементами: входное отверстие, проход (туннель), расширение в конце норы (основная камера), отнорок располагающийся чуть выше и в стороне от основной камеры. Каждый из этих элементов определённо имеет и своё функциональное назначение. Так, входное отверстие несёт своего рода пропускную функцию (access system), то есть по ширине и высоте оно должно строго соответствовать индивидуальным параметрам скорпиона. Проход укрытия – туннель, ведущий в основную камеру, обычно располагается диагонально, реже почти вертикально или горизонтально. Длина и глубина туннеля меняются в зависимости от плотности почвы и градиента окружающих температур и влажности. Основная камера должна иметь достаточный объём для размещения обитателя и давать ему возможность свободно изменять положение тела при необходимости.

Параметры укрытий широко варьировали, но в целом находились в пределах требуемого индивидуального пространства необходимого для полного жизнеобеспечения скорпионов каждого из видов (табл. 1). Минимальное пространство укрытия для комфортного размещения в нём скорпиона, на наш взгляд, должно в 3–4 раза превышать собственную длину его тела. Для *M. eupeus* длина такого пространства составляла 7,5–8 см, для *M. caucasicus* – 8–9 см, а для *A. crassicauda* – 12,5–13 см.

По длительности использования укрытия скорпионов разделяются на 3 категории:
1) эпизодические (кратковременные), используемые скорпионами в период активности не более 3–4 часов для охоты в засаде;
2) временные – используемые в течение суток и более для укрытия от врагов и от перегрева;
3) постоянные – используемые весь сезон активности, реже на протяжении всей жизни. Эпизодические и временные укрытия играют преимущественно защитную, реже – кормовую роль, а постоянные используются в максимально широком спектре – как защитные, кормовые, линьковые, репродуктивные и зимовочные.

Таблица 1

Параметры нор скорпионов *Mesobuthus eupeus, Mesobuthus caucasicus, Androctonus crassicauda*

Параметры норы	Данные измерений					
	M. eupeus		*M. caucasicus*		*A. crassicauda*	
	min–max	M±m	min–max	M±m	min–max	M±m
LT (см)	7–36	19,86±2,54	9–27	18,11±2,27	13–47	30,80±3,14
D (см)	2,8–12,4	5,68±0,62	3,9–12,5	6,84±0,77	4,3–16,0	8,56±1,12
W (см)	1,9–4,2	3,32±0,15	2,8–4,1	3,45±0,10	2,9–7,9	4,85±0,26
H (см)	0,8–1,9	1,36±0,08	1,4–2,8	2,02±0,10	1,6–3,1	2,26±0,11
W/H	1,7–5,1	2,58±0,13	1,3–4,8	1,67±0,26	1,7–3,1	2,41±0,10
S	10–40°	23,05±2,60	20–50°	31,55±2,36	20–80°	33,65±3,12
LC (см)	3,0–4,9	4,22±0,36	4,7–6,5	5,35±0,22	5,2–10,2	6,47±0,84
WC (см)	5,6–8,0	6,63±0,41	5,7–9,0	7,26±0,45	6,5–13,5	8,73±1,11
LC/WC	0,5–0,7	0,63±0,04	0,6–0,9	0,74±0,04	0,6–0,8	0,74±0,03

Примечание к таблице: LT – общая длина норы; D – глубина расположения камеры от поверхности почвы; W – ширина входного отверстия; H – высота входа; W/H – соотношение ширины и высоты входного отверстия; S – угол уклона; LC – длина камеры; WC – ширина камеры; LC/WC – соотношение длины и ширины камеры.

Большинство скорпионов, находясь на поверхности, не удаляются от входа в укрытие, хотя отдельные особи могут в поисках добычи или брачного партнёра отходить от укрытий на несколько десятков метров (Polis et al., 1986; Polis, 1990). Некоторые виды роющих скорпионов после ночных прогулок возвращаются в ранее построенные норы, преодолевая значительные расстояния, что позволяет предположить у них способность к хомингу, механизм которого ещё не совсем понятен (Polis, 1990). Ценность хоминга как формы поведения, видимо, существенна, иначе в процессе эволюции скорпионы утратили бы эту способность. Нельзя совсем исключать возможное участие в этом поведении и других механизмов, например оставление скорпионами на почве и предметах по ходу движения следовых и контактных феромонов (trail-marking pheromones). В любом случае возврат скорпионов в прежнее убежище энергетически оправдан. При таких низких скоростях метаболизма как у скорпионов рытьё новой норы энергетически слишком дорого обходится, особенно тем из них, которые охотятся в засаде в укрытии, и большую часть времени не выходят на поверхность (Marples, Shorthouse, 1982; Polis, 1990; Lighton et al., 2001; White, 2001).

По составу обитателей условно выделены укрытия трёх типов: одиночных самцов, одиночных взрослых самок с выводком и без него, укрытия группового использования (зимовочные). Одиночными самцами и самками укрытия использовались в защитных, кормовых, и зимовочных целях. Самки с выводком могут использовать готовые и специально вырытые ими выводковые норы. Групповое использование нор носило эпизодический, временный или сезонный характер.

По функциональному назначению укрытия скорпионов по аналогии с другими животными (Кучерук, 1983), с некоторыми дополнениями можно классифицировать следующим образом:

1. Защитные укрытия. Используются периодически короткие промежутки времени для защиты от неблагоприятных климатических факторов и потенциальных врагов.

2. Кормодобывательные (засадные) укрытия. Используются для охоты в режиме засады в укрытии (ambush).

3. Выводковые укрытия. Используются беременными самками для выведения и сохранения потомства до первой линьки.

4. Линьковые укрытия (у молодых скорпионов).

5. Зимовочные укрытия. У кавказского и толстохвостого скорпионов они индивидуальные, то есть используются одной особью. У пёстрого скорпиона зимовочные укрытия могут быть

как индивидуальными, так и групповыми. Служат для пережидания низких температур с ноября до середины марта.

6. Многофункциональные укрытия. Выполняют одновременно несколько функций: защитную, кормовую, выводковую, зимовочную. Укрытия такого типа отмечены у взрослых особей пёстрого и толстохвостого скорпионов.

По обитаемости укрытия подразделялись на недавно освоенные (с наличием животного, но без следов его пребывания), брошенные (без животного, но со следами его пребывания), жилые (с присутствием животного и следов его пребывания).

По происхождению выделяются: собственная нора скорпиона (с характерными признаками обитателя); позаимствованная нора (со следами пребывания прежнего жильца), импровизированные убежища естественного или искусственного происхождения (щели в скалах, трещины в почве, пустоты под камнями и др. предметами) занимаемые по случаю.

Экологическая характеристика основных типов укрытий. Рассмотрим два основных типа укрытий: пространства (пустоты) под камнями и норы. Как уже отмечалось, одна из важных функций укрытий – поддержание в них устойчивого микроклиматического режима. Главными составляющими микроклимата являются температура и влажность. В качестве примера на диаграммах приведены данные почасовой динамики температурного режима и относительной влажности в укрытиях типа камень и нора в мае-июне (рис. 3).

Среднесуточная температура в мае-июне на поверхности почвы менялась от 19 до 49 °С, в укрытиях от 13 до 21 °С. Пик максимума среднесуточной температуры на поверхности почвы в мае приходился на 15–16 часов, а в июне поверхность почвы максимально прогревалась к 13 часам. В укрытиях за всё время наблюдений температура достигалась своего максимума только к 17 часам. Минимум суточной температуры в мае на поверхности почвы приходился на 2 ч, в укрытиях – на 6 часов, а в июне на 4 и 8 часов, соответственно. Коэффициент корреляции температур на поверхности почвы и в укрытиях составлял 0,72.

За период наблюдений амплитуда колебаний температуры на поверхности почвы повысилась с 19–41 °С в мае до 33–49 ºС в июне. Среднее значение амплитуды температуры на поверхности почвы за два месяца составляло 39,27±2,47 ºС. За это же время амплитуда колебаний в укрытиях изменялась с 1 ºС до 5 ºС (M=3±1 ºС). Следовательно, амплитуда колебаний температуры в укрытиях меньше, чем на поверхности почвы. В дневные часы температура на поверхности в среднем была на 20,2±5,1 ºС выше, чем в укрытиях, а в ночное время температура воздуха в норах на 4,3±2,3 ºС выше, чем на поверхности почвы. В мае температура поверхности почвы доходила до 41 ºС, тогда как в норах она не поднималась выше 17 °С и не опускалась ниже 13 ºС. Сравнение температур поверхности почвы и укрытий показывает, что в последних она характеризуется большей стабильностью (рис. 3).

Среднесуточная температура в мае-июне на поверхности почвы менялась от 19 до 49 ºС, в укрытиях от 13 до 21 ºС. Пик максимума среднесуточной температуры на поверхности почвы в мае приходился на 15–16 часов, а в июне поверхность почвы максимально прогревалась к 13 часам. В укрытиях за всё время наблюдений температура достигалась своего максимума только к 17 часам. Минимум суточной температуры в мае на поверхности почвы приходился на 2 ч, в укрытиях – на 6 часов, а в июне на 4 и 8 часов, соответственно. Коэффициент корреляции температур на поверхности почвы и в укрытиях составлял 0,72.

За период наблюдений амплитуда колебаний температуры на поверхности почвы повысилась с 19–41 °С в мае до 33–49 ºС в июне. Среднее значение амплитуды температуры на поверхности почвы за два месяца составляло 39,27±2,47 ºС. За это же время амплитуда колебаний в укрытиях изменялась с 1 ºС до 5 ºС (M=3±1 ºС). Следовательно, амплитуда колебаний температуры в укрытиях меньше, чем на поверхности почвы. В дневные часы температура на поверхности в среднем была на 20,2±5,1 ºС выше, чем в укрытиях, а в ночное время температура воздуха в норах на 4,3±2,3 ºС выше, чем на поверхности почвы. В мае температура поверхности почвы доходила до 41 ºС, тогда как в норах она не поднималась выше 17 °С и не опускалась ниже 13 ºС. Сравнение температур поверхности почвы и укрытий показывает, что в последних она характеризуется большей стабильностью (рис. 4).

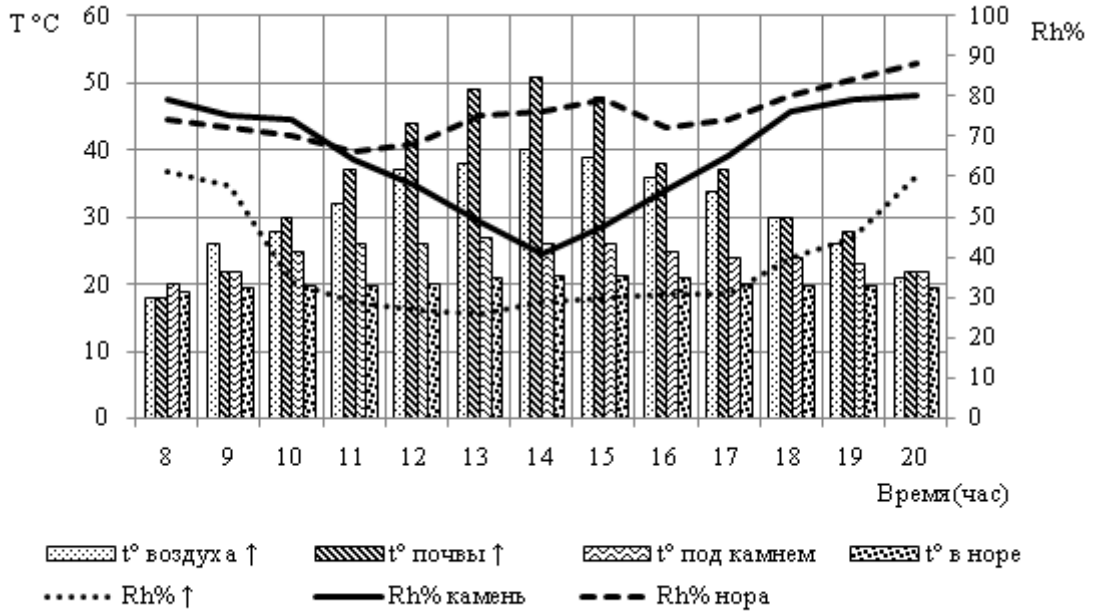

Рис. 3. Суточная динамика температур почвы, воздуха и относительная влажность (Rh) на поверхности и в укрытиях двух типов (камень, нора)

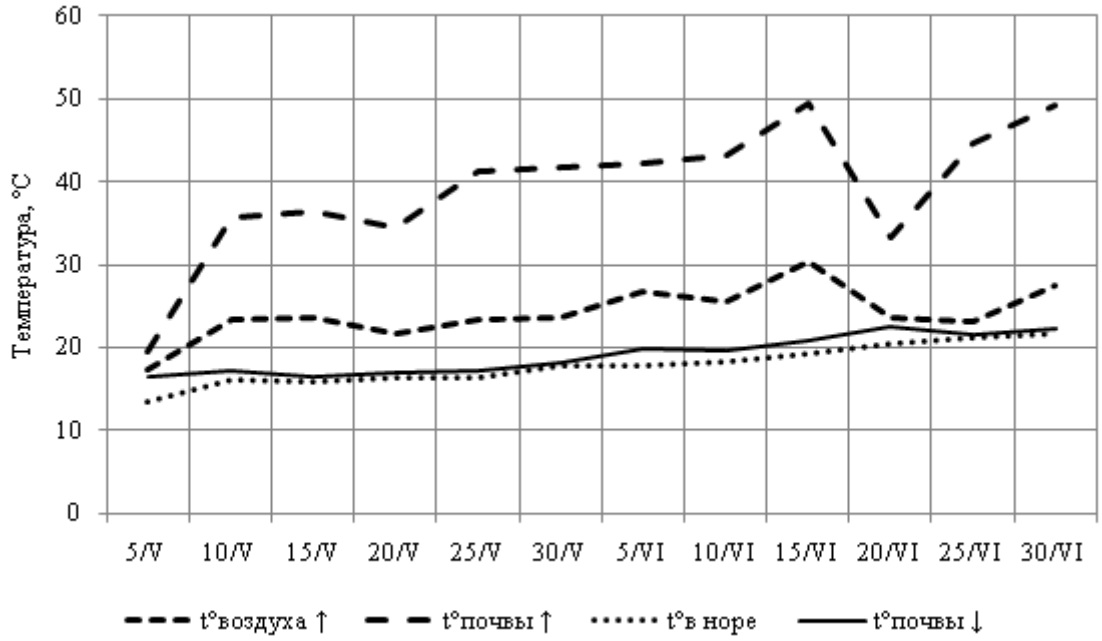

Рис. 4. Динамика температуры на поверхности и в норе в мае – июне

Стабильность условий температурного режима наиболее привлекательна для животных, скрывающихся в ходах от экстремального действия температур на поверхности почвы. Значения температур воздуха в норах и почвы на той же глубине достоверно не различались ($t=1,16$; $p=0,26$). Сравнение динамики температур в норах и в толще почвы показало, что за период наблюдений среднесуточная температура в норах всегда была выше, чем температура в почве в среднем на 0,7±0,2 ºС. Амплитуда изменения температуры в норах и в почве совпадает по максимумам и минимумам. Первый приходился обычно на 16 часов, а второй –

на 4 или 8 часов. Днём температура в норах за весь период наблюдения была выше, чем в почве в среднем на 0,7±0,3 ºС. В ночное же время в мае температура в норах совпадала с температурой в почве (среднее значение разницы температуры 0,0±0,2 ºС). В июне температура в норах опускалась ниже температуры в почве в среднем на 0,2±0,4 ºС.

Таким образом, в отличие от нор, температурный режим в пустотах под камнями в большей степени определяется температурой воздуха на поверхности, чем температурой почвы.

Температурный режим в укрытиях характеризуется меньшим колебанием температур, чем на поверхности почвы, что создаёт благоприятные микроклиматические условия, привлекающие беспозвоночных.

В пустотах под камнями, различными по размерам, форме и структуре, создаются разные микроклиматические условия. Плоские камни быстрее нагреваются от солнечных лучей и так же быстро остывают, а потому используются в качестве укрытий при наружных температурах в пределах 16–28 ºС. Объёмные камни нагреваются медленнее и так же долго остывают и потому используются при экстремально высоких температурах. При экстремально низких температурах лучшим укрытием является нора, где температура почвы на глубине всего 5 см всегда выше нижнего порога внешней температуры на 5–7 ºС.

Весной и осенью температура воздуха в пустотах под камнями за сутки меняется в узких пределах. Поэтому для животных с ночной активностью камни в указанные сезоны года являются хорошим укрытием. Но в жаркие летние месяцы такие убежища сильно нагреваются, а в холодные зимние – промерзают, что делает невозможным их комфортное использование. В связи с этим большинство членистоногих используют камни лишь в тёплое время года, с наступлением жары или холодов переселяясь в подземные укрытия. Резкое отличие микроклимата пустот под камнями и в норах связано с тем, что теплопроводность камня ввиду его большей плотности во много раз выше, чем почвы.

ОБСУЖДЕНИЕ

На основании полученных данных представим краткую экологическую характеристику скорпионов по типу используемых ими укрытий. У пёстрого скорпиона синантропность отсутствует или не выражена. Ближе чем 200 м от селитебной зоны этот вид не встречался. На поверхности отмечался в вечерние, ночные и ранние утренние часы. В пасмурные безветренные дни выходил на поверхность и в дневное время. Выбор укрытий во многом зависит от рельефа и высотности местности. Так, на Апшеронском полуострове укрытиями служат преимущественно камни (81 %), реже норы и случайные предметы на поверхности почвы. На участках с сыпучим песчаным грунтом застигнутые врасплох скорпионы способны вибрируя всем телом быстро зарываться в песок, как это проделывают ящерицы псаммобионты (*Phrynocephalus*). Зимовка проходит в норках 8–12 см длиной вырытых под крупными полувросшими в почву камнями и скальными останцами.

В Гобустане укрытиями им служат камни (76 %), трещины почвы, щели в скалах, норы краснохвостой песчанки, тушканчика, полёвки (24 %). Зимовка в собственных норках 8–12 см длиной под крупными камнями или в норах грызунов. Под одним камнем часто встречались по 2–3 зимующие особи каждая в собственной отдельно вырытой норке.

В Кура-Араксинской низменности укрытиями служат норы грызунов (20 %), норы под корнями кустарниковых растений (32 %), сухие навозные лепёшки и случайные предметы в основном антропогенного происхождения (15 %). Зимовка в норах песчанок и полёвок, в небольших собственных норках, вырытых под камнями и в насыпях.

В условиях Нахичеванской Автономной Республики, для большей части территории которой, характерен резко континентальный климат, основными укрытиями служат норы грызунов (Бялыницкий-Бируля, 1917; Халилова, Монина, 1973), реже пустоты под камнями, собственные норы, вырытые под крупными камнями и корнями кустарников. Зимовка в норах грызунов и в собственных норках длиной 25–30 см под камнями (Юсубов, 1984).

На островах Каспийского моря (о-ва Булла, Дуванный, Жилой) укрытиями им служат в основном предметы выброшенные волнами на берег, а также камни. Зимовка проходит в тех же укрытиях, где скорпионы отмечались в период активности (Юсубов, 1978).

В Талыше (Лерик) и Губинском районе (сс. Хаши, Хыналыг) укрытиями им служат собственные норы (12–15 см) вырытые у оснований скал и под крупными камнями, а также норы грызунов (песчанки, полёвки). Зимовка в норках 25–35 см под камнями и в норах грызунов (собственные наблюдения).

Поведенческая пластичность при выборе укрытий отмеченная у скорпионов этого вида проявлялась в сезонной смене укрытий (рис. 5). Мечением с последующей регистрацией особей *M. eupeus* в укрытиях разного типа было установлено, что в норах скорпионы данного вида отмечались в холодное (с ноября до конца марта), в полу-норах под крупными камнями – в жаркое время года (июль – август). В тёплое время года (с апреля до середины июня и весь сентябрь до середины октября) они локализовались в пустотах под плоскими камнями.

Типичная нора пёстрого скорпиона выглядела следующим образом. Вход в нору был всегда овальный или полукруглый. Входя в нору, скорпионы всегда вытягивают педипальпы перед собой. Минимальная длина норы от 8–12 см (низменность) до 18–36 и 45 см (среднегорье). Сама нора архитектурно устроена в виде короткого прямого или чуть изогнутого туннеля с грушевидным расширением в конце, или длинного туннеля с 1–2 ответвлениями и расширениями в конце основного туннеля и в каждом из его ответвлений. Уклон нор не превышал 40°. Сложность архитектуры нор, по-видимому, связана с разной плотностью и структурой почвы на разных глубинах. По нашим наблюдениям, в относительно однородной по структуре почве норы пёстрого скорпиона всегда имели один более или менее прямой туннель без каких-либо ответвлений.

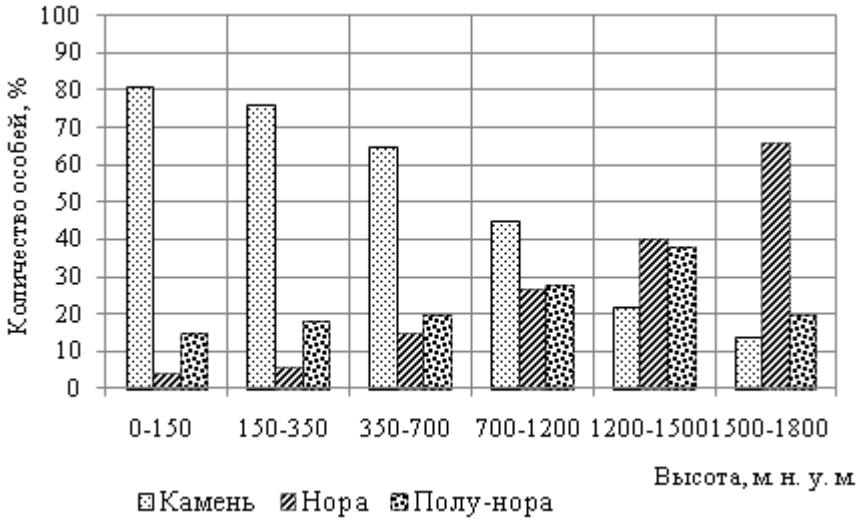

Рис. 5. Доля особей *M. eupeus* в укрытиях разного типа в зависимости от высотности местности

Кавказский скорпион выражено синантропный вид. В Джульфинском и Ордубадском районах Нахичеванской АР он отмечался в основном в сельской местности и на окраинах городов, где концентрировался в подворьях, вблизи жилых и хозяйственных построек. В естественных ландшафтах встречается редко, отмечаясь в небольших собственных норах под камнями и в норах ящериц. В рекреационных участках укрытиями служат почти все производные антропогенного происхождения (трещины и щели в каменных заборах, фундамент жилых и хозяйственных строений, стога сена, надгробные плиты захоронений, крупные камни, случайные предметы). Зимует в пустотах фундамента хозяйственных и жилых построек (Юсубов, 1984). Проявляет агрессию к представителям своего и других видов. Не встречались более одной особи в одном укрытии. Из укрытий выходит в более

поздние ночные часы, чем *M. eupeus* (после 23 часов). Активен на поверхности 2–3 часа. У самок после рождения потомства отмечался выраженный инфантицид (поедание собственных нимф).

У толстохвостого скорпиона тенденция к синантропности слабо выражена. В селитебной зоне отмечался единично. Присутствие этого вида возле человека скорее было вынужденное и связанное с антропогенными преобразованиями их естественных местообитаний. В естественных ландшафтах укрытиями преимущественно служат собственные норы (28 %) и норы песчанок (62 %), еще реже крупные камни и случайные предметы (10 %). Охотится преимущественно в укрытиях, на беспозвоночных постоянно там обитающих или проникающих снаружи. Отрицательно фототропичен. Исключительно редко выходит на поверхность. Зимует только в норах грызунов (Юсубов, 1984). В последнее время в результате масштабного освоения естественных территорий численность вида резко снизилась.

Мезофауна укрытий скорпионов. Наземные прикрытия почвы (камни, скалы, дерновины) и внутрипочвенные укрытия (щели, трещины, полу-норы и норы) являются обособленной средой обитания, которая привлекает помимо скорпионов многие другие группы беспозвоночных животных особенными температурно-влажностными, световыми и трофическими условиями.

В укрытиях скорпионов отмечены представители следующих трофических групп: копрофаги, сапрофаги, хищники и эврифаги. При совместном использовании укрытий с видами других таксонов соседями скорпионов по укрытию отмечались беспозвоночные, относящиеся к 5 классам (Gastropoda, Crustacea, Myriapoda, Arachnida, Insecta) и 12 отрядам (Stylommatophora, Isopoda, Chilopoda, Pseudoscorpiones, Aranei, Coleoptera, Hemiptera, Orthoptera, Hymenoptera, Dermaptera, Blattodea, Thysanura). Из отряда Coleoptera наиболее часто отмечались представители семейств Scarabaeidae, Staphylinidae, Carabidae, Tenebrionidae, Curculionidae и Histeridae. Из отряда Aranei отмечались представители семейств Dysderidae, Pholicidae, Theridiidae, Thomisidae, Lycosidae, Salticidae, Dictynidae, Gnaphosidae, Linyphiidae, Desidae.

Трофическое поведение скорпионов в укрытиях. В большинстве из обследованных укрытий скорпионов отмечались живые беспозвоночные и их фрагменты – остатки жертв охоты скорпионов. Есть предположение, что во многих из укрытий скорпионам гораздо продуктивнее, чем на поверхности и практически без риска для жизни удаётся добывать себе пищу (Polis, 1990).

Сравнительный таксономический анализ состава беспозвоночных и состава жертв по их фрагментам показал отрицательные значения индекса элективности по таким отрядам как Stylommatophora, Hemiptera, Hymenoptera и положительные значения по отрядам Isopoda, Aranei, Coleoptera, Lepidoptera, Blattodea, Orthoptera. В целом полученные данные могут свидетельствовать о том, что многие из постоянных обитателей укрытий становятся жертвами скорпионов (табл. 2).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе исследований укрытий скорпионов трёх видов: пёстрого скорпиона (*Mesobuthus eupeus*), кавказского скорпиона (*Mesobuthus caucasicus*) и толстохвостого скорпиона (*Androctonus crassicauda*) установлено, что кавказский скорпион в большей мере проявлял синантропность и был привязан к укрытиям в селитебных зонах, толстохвостый скорпион предпочитал заселять норы грызунов в естественных ландшафтах. Наиболее экологически пластичным в отношении выбора укрытий являлся пёстрый скорпион, использующий широкий спектр убежищ соответственно сезону, ландшафтным условиям и высотности местности.

Определены размерные параметры и микроклимат укрытий пёстрых скорпионов. Микроклимат в пустотах под камнями и норах в почве отличался ввиду разной плотности и теплопроводности камня и почвы.

Таблица 2

Сравнение численности живых беспозвоночных и их фрагментов в укрытиях скорпионов

Таксон	Беспозвоночные в укрытии скорпионов, %								
	M. eupeus			*M. caucasicus*			*A. crassicauda*		
	Ж	Ф	IE	Ж	Ф	IE	Ж	Ф	IE
Gastropoda									
Stylommatophora	11,84	7,11	− 0,24	10,63	2,19	− 0,65	11,89	1,66	− 0,75
Crustacea									
Isopoda	25,74	28,85	0,05	22,07	11,21	− 0,32	21,93	18,35	− 0,08
Arachnida									
Aranei	13,68	14,03	0,01	16,39	7,56	− 0,36	12,25	17,83	0,18
Insecta									
Coleoptera	16,36	26,67	0,23	11,89	33,65	0,47	19,95	34,93	0,27
Hemiptera	10,43	6,32	− 0,24	10,54	5,12	− 0,34	9,49	2,81	− 0,54
Lepidoptera	6,06	7,11	0,07	7,74	13,65	0,27	8,77	10	0,06
Hymenoptera	8,67	3,95	− 0,37	11,53	9,51	− 0,09	8,95	2,91	− 0,50
Blattodea	3,10	3,35	0,03	2,16	6,58	0,50	3,84	5,94	0,21
Orthoptera	4,09	2,56	− 0,23	7,02	10,48	0,19	2,88	5,52	0,31

Примечание к таблице: Ж – живые беспозвоночные; Ф – фрагменты беспозвоночных; IE – индекс элективности.

Исследование таксономической структуры живых сообществ в укрытиях скорпионов выявило присутствие беспозвоночных относящихся к 5 классам (Gastropoda, Crustacea, Myriapoda, Arachnida, Insecta) и 11 отрядам (Stylommatophora, Isopoda, Chilopoda, Aranei, Coleoptera, Hemiptera, Orthoptera, Hymenoptera, Dermaptera, Blattodea, Thysanura). Среди выявленных беспозвоночных отмечены все основные трофические группы: фитофаги, копрофаги, сапрофаги, хищники и эврифаги, использующие укрытия в защитных, пищедобывательных и репродуктивных целях, а также являющиеся потенциальными объектами питания скорпионов. Результаты сравнительного анализа фрагментов (остатков) беспозвоночных, обнаруженных в укрытиях, свидетельствовали о существенной роли мезофауны укрытий в формировании трофического спектра скорпионов.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность своим коллегам по институту за помощь в определении энтомологического материала и рецензентам за их ценные замечания.

Список литературы

Бялыницкий-Бируля А. А. Членистоногие паукообразные Кавказского края. Часть I. Скорпионы // Записки Кавказского Музея. Серия А. – 1917. – № 5. – 258 с.

Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. – М.: 1955. – 252 с.

Кучерук В. В. Норы млекопитающих – их создание, использование и типология // Фауна и экология грызунов. – 1983. – Вып. 15. – С. 5–54.

Халилова С. Г., Монина Е. М. Изучение фауны членистоногих в норах песчанки Виноградова в Ильичевском районе Нахичеванской АССР // Ученые записки Азербайджанского государственного университета. Серия биол. наук. – 1973. – № 3.– С. 33–37.

Харченко Н. Н. Норы животных, их строение, функции, типология // Лесной вестник. – 2002. – № 2. – С. 72–84.

Юсубов Е. Б. Скорпионы Бакинского и Апшеронского архипелагов // Ученые записки Азербайджанского государственного университета. Серия биол. наук. – 1978. – № 3. – С. 49–50.

Юсубов Е. Б. Скорпионы (Arachnidae, Scorpiones) Азербайджана: дис. ... на соиск. учён. степени канд. биол. наук: спец. 03. 00. 08 Зоология. – Баку: Азерб. государственный университет. – 1984. – 238 с.

Bradley R. Digestion time and reemergence in the desert grassland scorpion Paruroctonus utahensis (Williams) (Scorpionida, Vaejovidae) // Ecologica. – 1982. – Vol. 55. – P. 316 – 318.

Fet V., Sissom W. D., Lowe G., Braunwalder M. E. Catalog of the scorpions of the world (1758–1998). – New York: The New York Entomological Society, 2000. – 690 p.

Hadley N. F. Adaptational biology of desert scorpions // Journal of Arachnology. – 1974. – Vol. 2. – P. 11–23.

Hadley N. F. The Biology of Scorpions // Environmental physiology / [In Polis, G. A. ed.]. – Stanford University Press, Stanford, 1990. – P. 321–340.

Hadley N. F., Williams S. C. Surface activities of some North American scorpions in relation to feeding // Ecology. – 1968. – Vol. 49. – P. 726–734.

Koch L. E. A comparative study of the structure, function, and adaptation to different habitats of burrows in the scorpion genus Urodacus (Scorpionida, Scorpionidae) // Records of the Western Australian Museum. – 1978. – Vol. 6. – P. 119–146.

Lighton J. R. B, Brownell P. H., Joos B., Turner R. J. Low metabolic rate in scorpions: implications for population biomass and cannibalism // The Journal of Experimental Biology. – 2001. – Vol. 204. – P. 607–613.

Marples T. G., Shorthouse D. J. An energy and water budget for a population of arid zone scorpion Urodacus yaschenkoi (Birula, 1903) // Australian Journal of Ecology. – 1982. – Vol. 7. – P. 119–127.

Polis G. A. Seasonal patterns and age specific variation in the surface activity of a population of desert scorpions in relation to environmental factors // Journal of Animal Ecology. – 1980. – Vol. 49. – P. 1–18.

Polis G. A. The Biology of Scorpions // Ecology / [In Polis, G.A. ed.]. – Stanford University Press, Stanford, 1990. – P. 247–293.

Polis G. A., Myers C., Quinlan M. Burrowing biology and spatial distribution of desert scorpions // Journal of Arid Environments. – 1986. – Vol. 10. – P. 137–146.

Shachak M., Brand S. The relationship between sit and wait foraging strategy and dispersal in the desert scorpion, Scorpio maurus palmatus // Oecologica. – 1983. – Vol. 60. – P. 371–377.

Sissom W. D. The Biology of Scorpions // Systematics, biogeography, and paleontology. – Stanford University Press, Stanford, 1990. – P. 64–160.

Tourtlotte G. Studies on the biology and ecology of the northern scorpion Paruroctorus boreus (Girard) // Great Basin Naturalist. – 1974. – Vol. 34. – P. 167–179.

Vachon M., Kinzelbach R. On the taxonomy and distribution of the scorpions of the Middle East. Proc. Symp. Fauna and Zoogeography of the Middle East (Krupp, Schneider &Kinzelbach eds.), ser. A, 1987. – Vol. 28. – P. 91–103.

Vazirianzadeh B., Tirgari S. Taxonomy, morphology and comparative study of Bio-Ecology and night promenade of three species of scorpions (Khuzestan, Iran) [MS thesis in Medical Entomology]. School of Public Health, Tehran University of Medical Sciences, Tehran, 1989. – P. 115.

Warburg M. R., Polis G. A. The Biology of Scorpions // Behavioral responses, rhythms, and activity patterns. – Stanford University Press, Stanford, 1990. – P. 224–246.

White C. R. The energetics of burrow excavation by the inland robust scorpion, Urodacus yaschenkoi (Birula, 1903) // Australian Journal of Zoology. – 2001. – Vol. 49. – P. 663–674.

Williams S. C. Burrowing activities of the scorpion Anuroctonus phaeodactylus (Wood) (Scorpionida: Vaejovidae) // Proceedings of the California Academy of Sciences. – 1966. – Vol. 34. – P. 419–428.

Novruzov N. E. The use of shelters by scorpions *Mesobuthus eupeus, Mesobuthus caucasicus, Androctonus crassicauda* (Arachnida, Scorpiones, Buthidae) in Eastern Transcaucasia // Ekosistemy. 2019. Iss. 19. P. 142–156.

The selection and use of shelters in which scorpions spend most of their life is one of the least studied aspects of their ecology. The use of shelters by the scorpions of the family Buthidae: *Mesobuthus eupeus*, *Mesobuthus caucasicus*, *Androctonus crassicauda* was researched. The synanthropic *Mesobuthus caucasicus* was confirmed to be numerically dominant in the shelters in residential areas. The highly secretive lifestyle of *Androctonus crassicauda* was found mainly in natural landscapes in rodent burrows. *Mesobuthus eupeus* was the most environmentally diverse in its choice of shelters, using different shelters depending on the season, landscape, and the altitude. In the lowlands and foothills, *M. eupeus* was registered in the hollows under stones and other ground objects, using the burrows less often, mainly during the wintering period. In the mid-mountain and high-mountain areas, *M. eupeus* localized mostly in burrows. The dimensions and microclimate of the main types of shelters of scorpions are analyzed. The classification of shelters is made in accordance with three main groups of criteria: ethological, morphological, and functional. The taxonomic structure of invertebrate communities inhabiting scorpion shelter was studied. It was proved that shelters were used by mollusks, woodlice, spiders and insects for protection, feeding and reproduction.

Key words: scorpions, *Mesobuthus eupeus*, *Mesobuthus caucasicus*, *Androctonus crassicauda*, shelters, microclimate, prey.

Поступила в редакцию 06.04.19