

УДК 595.461: 574.43

## Сравнение трофического поведения скорпионов *Mesobuthus eupeus*, *Mesobuthus caucasicus*, *Androctonus crassicauda* (Scorpiones, Buthidae)

Новрузов Н. Э.

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

Исследовано питание трёх видов скорпионов семейства Buthidae – пёстрого скорпиона (*Mesobuthus eupeus* (C.L. Koch, 1839), кавказского скорпиона (*Mesobuthus caucasicus* (Nordmann, 1840) и толстохвостого скорпиона (*Androctonus crassicauda* (Oliver, 1807)). Полевые исследования проводились на полупустынной территории в предгорной части юго-восточных склонов Малого Кавказа (в пределах Нахчыванской Автономной Республики Азербайджана), где синтопично обитают все три указанных вида. Таксономический состав и количество съеденных объектов устанавливались по их хитиновым фрагментам, найденным в длительно используемых укрытиях скорпионов и при визуальном обнаружении жертв на хелицерах хищников. Для оценки значимости тех или иных объектов в питании скорпионов вычислялся индекс избирательности (элективности). В составе пищи скорпионов отмечены беспозвоночные шести классов: поясковые черви (Clitellata), брюхоногие моллюски (Gastropoda), ракообразные (Crustacea), паукообразные (Arachnida), губоногие многоножки (Chilopoda) и насекомые (Insecta). Основу рациона всех трёх видов скорпионов составляли насекомые. *Mesobuthus eupeus* имел сравнительно более широкий спектр питания, чем *M. caucasicus* и *A. crassicauda*, уступая им по биомассе съеденных жертв. Для *A. crassicauda*, ведущего преимущественно норный образ жизни, базовой стратегией было выжидание жертвы в засаде внутри укрытия. Кавказский скорпион чаще использовал стратегию случайного поиска на поверхности. Пёстрый скорпион выделялся использованием самого широкого спектра выжидательных и поисковых стратегий. Различия спектров питания скорпионов, предположительно, связаны с разной степенью проявления элективности к определённым группам кормов и особенностями пищедобывательного поведения каждого из рассматриваемых видов, предопределяющего круг их жертв. Основными критериями выбора объектов питания, предположительно, являлись их морфо-экологические параметры (размеры и форма добычи, степень подвижности, вид передвижения).

**Ключевые слова:** пёстрый скорпион, кавказский скорпион, толстохвостый скорпион, спектр питания, охотничьи стратегии, пищевая избирательность.

### ВВЕДЕНИЕ

Семейство Buthidae C.L. Koch, 1837 – наиболее представительное среди 17 семейств отряда Scorpiones, включает 96 родов и 1184 вида (Fet et al., 2000; Soleglad, Fet, 2003). В южном Закавказье обитают представители двух родов этого семейства: *Mesobuthus* Vachon, 1950 – пёстрый скорпион *Mesobuthus eupeus* (C.L. Koch, 1839), кавказский скорпион *Mesobuthus caucasicus* (Nordmann, 1840); и *Androctonus* Ehrenberg, 1828 – толстохвостый скорпион *Androctonus crassicauda* (Oliver, 1807). В Азербайджане пёстрый скорпион (*M. eupeus*) встречается почти повсеместно в аридных и семиаридных ландшафтах, а кавказский (*M. caucasicus*) и толстохвостый (*A. crassicauda*) скорпионы – исключительно на территории Нахчыванской Автономной Республики (Бялыницкий-Бирула, 1917; Тертышников, 1949; Юсубов, 1984b; Гаджиев, 1996).

Вопросы, связанные с питанием этих видов, преимущественно рассматривались в контексте установления таксономического состава их жертв (Рихтер, 1945; Тертышников, 1949; Юсубов, 1978; 1984a; Гусейнов и др., 2004). Сведения о пищедобывательном поведении весьма ограничены, и базируются на наблюдениях, выполненных в инсектариях (Юсубов, 1983; Чеботарев, 2007; Жилин, 2007). Изучение поведенческих аспектов их трофической организации возможно только в естественных или приближенных к ним условиях и могло бы

позволить объективнее рассматривать роль скорпионов в трофических цепях аридных биоценозов.

Цель настоящего исследования заключалась в сравнении трофических спектров скорпионов, выявлении интенсивности питания, основных критериев выбора жертв, оценке эффективности добывания пищи при использовании различных охотничьих стратегий.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу статьи легли материалы, собранные в весенне-летний период 2016 и 2018 годов в предгорной части юго-восточных склонов Малого Кавказа в пределах Нахчыванской Автономной Республики Азербайджана. Исследованы естественные и антропогенные, равнинные и предгорные участки территорий двух районов: Джульфинского – окрестности города Джульфы, села Ашагы Яйджи; Ордубадского – окрестности города Ордубад и сёл Даста, Ашагы Айлис, Юхары Айлис.

Объектами исследования были скорпионы трёх видов: *M. eurus*, *M. caucasicus*, *A. crassicauda*. Всего за период исследований было отмечено 439 экз. скорпионов. Из них 271 экз. составляли – *M. eurus*, 114 экз. – *M. caucasicus*, 54 экз. – *A. crassicauda* (табл. 1).

Таблица 1

Количество и некоторые метрические данные исследованного материала

Вид	N	Длина (мм)			
		общая		метасома	
		min–max	m±m	min–max	m±m
<i>Mesobuthus eurus</i>	271	38,55–47,20	42,81±0,35	21,8–27,7	25,80±0,22
<i>Mesobuthus caucasicus</i>	114	41,42–59,44	50,73±0,22	24,6–37,0	31,28±0,16
<i>Androctonus crassicauda</i>	54	65,70–81,45	71,18±0,22	32,8–46,7	42,77±0,12

Исследовано более 1800 укрытий естественного и антропогенного происхождения. В большинстве укрытий, длительно используемых скорпионами, обнаруживались хитиновые фрагменты тел различных членистоногих, большая часть из которых была пригодна для идентификации. Состав и количество съеденных объектов устанавливали по совокупности обнаруженных фрагментов их тел, а также при визуальном обнаружении жертв на хелицерах хищников. Объекты питания в основном определялись до отрядов и семейств, реже до рода и вида. Визуально отмечено 290 случаев поимки и поедания скорпионами случайной (138 экз.) и подсаженной (152 экз.) добычи. Для выяснения интенсивности питания скорпионов объекты исследования взвешивались до и после ночной активности на портативных электронных весах с точностью до 0,01 г. Всего произведено около 300 взвешиваний 140 особей (66 – *M. eurus*, 30 – *M. caucasicus* 12 – *A. crassicauda*). На одинаковых по площади участках исследованной местности устанавливался состав фауны беспозвоночных, учёт которых проводился общепринятыми методами (Фасулати, 1971; Гиляров, 1975).

Проведён полный хронометраж процессов добывания и поедания пищи у 91 особи скорпионов (43 – *M. eurus*, 31 – *M. caucasicus* и 17 – *A. crassicauda*). Проведена дифференцировка по биомассе и линейным размерам, подвижности и способам передвижения наиболее часто встречающихся объектов питания (преимущественно насекомых). Часть наблюдений проведена на опытных площадках полевого стационара и в условиях лаборатории. Для определения ширины ниш рассчитывался индекс полидоминантности Симпсона (Pianka, 1973; Бигон и др., 1989):

$$D = 1 / \sum (p_i^2),$$

где  $p_i$  – доля ресурса  $i$  в общем спектре используемых видом ресурсов. Сравнение состава пищи скорпионов (перекрывания экологических ниш) проводили по индексу сходства Чекановского – Сёрнсена:

$$I_{CS} = 2a/2a + b + c,$$

где  $a$  – число вариантов, общих для обоих сравниваемых списков;  $b$  – число вариантов, имеющих только в первом списке;  $c$  – число вариантов, имеющих только во втором списке (при сравнении двух списков). Для выяснения значимости тех или иных представителей фауны беспозвоночных в питании скорпионов вычислялся индекс избирательности (элективности) по Ивлеву (Ивлев, 1955):

$$I_E = (r - p)/(r + p),$$

где  $r$  – процентное значение объекта в составе пищи;  $p$  – процентное содержание объекта в биотопе. Диапазон изменений индекса находился в пределах от  $-1$  до  $+1$ . Нулевое значение индекса указывало на отсутствие избирательности. Первичные данные обработаны методами вариационной статистики в программе Microsoft Excel 2010.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Спектр питания.** В составе пищи скорпионов отмечены беспозвоночные 6 классов: Clitellata, Gastropoda, Crustacea, Arachnida, Chilopoda, Insecta, преимущественно членистоногие (Arthropoda), принадлежавшие к последним четырём классам. Спектр питания *M. eupeus* включал представителей 21 отряда, с преобладанием Isopoda, Aranei, Coleoptera, Lepidoptera, Hemiptera. В спектрах питания *M. caucasicus* и *A. crassicauda* отмечены беспозвоночные 15 и 12 отрядов соответственно, с преобладанием (для обоих видов) – Isopoda, Aranei, Coleoptera, Orthoptera, Blattodea (табл. 2).

Основную роль в питании скорпионов играли представители класса насекомые (Insecta). Доля этого класса составляла в рационе для разных видов примерно 75–80 %. Среди отрядов данного класса предпочтение отдавалось Coleoptera (26–34 %), Lepidoptera (7–13 %), Orthoptera (2–10 %). Из отряда Coleoptera в питании скорпионов преобладали представители семейств Carabidae, Tenebrionidae, Curculionidae, Staphylinidae. Отряд Orthoptera в рационе был представлен семействами Acrididae, Gryllidae, Gryllotalpidae, Tettigonidae. Из отряда Lepidoptera отмечались представители семейств Psychidae, Sphingidae, Noctuidae, Arctiidae и Phycitidae. Положительные значения индекса элективности ( $I_E$ ) указывали на проявление избирательности в отношении представителей отрядов Isopoda, Aranei, Opiliones, Coleoptera, Lepidoptera, Blattodea, Orthoptera, Dermaptera. Общим для всех трёх видов скорпионов было проявление избирательности в отношении отрядов Coleoptera, Lepidoptera, Blattodea. Ширина трофической ниши по спектру питания у *M. eupeus* (0,04) превалирует над двумя другими видами (0,06 и 0,08). Спектры питания в парах *M. eupeus* – *M. caucasicus* и *M. caucasicus* – *A. crassicauda* перекрывались в меньшей степени (индекс Чекановского-Сёрнсена) – 0,40 и 0,52 соответственно, чем в паре *M. eupeus* – *A. crassicauda* – 0,67.

**Стратегия и тактика охотничьего поведения.** Скорпионы характеризуются низким уровнем активности на поверхности, проводя большую часть жизни в укрытиях. Большинство видов используют для охоты 20–50 % лимита времени тёмного времени суток и находятся на поверхности в среднем в течение 4 часов (Hadley, Williams, 1968; Koch, 1978; Polis, 1980; Bradley, 1982; Polis, 1990). В процессе эволюции у Scorpionida выработались две базовые стратегии пищевого поведения: поисковая и выжидательная (Polis, 1990). Исследованиями было установлено использование нескольких модификаций этих стратегий: 1) произвольный поиск (использование пространства случайным образом), осуществляемый передвижением по открытой поверхности почвы (running); 2) селективный поиск (выборочное использование

Таблица 2

Встречаемость объектов питания (%) в биотопе и в пище скорпионов *Mesobuthus eupeus*, *Mesobuthus caucasicus*, *Androctonus crassicauda* и индекс элективности ( $I_E$ ) для каждой группы жертв

Таксон	M. eupeus			M. caucasicus			A. crassicauda		
	Биотоп	Пища	$I_E$	Биотоп	Пища	$I_E$	Биотоп	Пища	$I_E$
Mollusca: Gastropoda									
Pulmonata	11,84	3,11	-0,58	10,63	2,19	-0,65	11,89	1,66	-0,75
Annelida: Clitellata									
Lumbriculida	1,1	0,2	-0,69	2,8	-	-	3,4	-	-
Crustacea									
Isopoda	25,74	28,85	0,05	22,07	11,21	-0,32	21,93	18,35	-0,08
Chilopoda									
Scolopendromorpha	1,25	0,7	-0,28	0,61	-	-	1,31	0,78	-0,25
Lithobiomorpha	1,07	0,001	-0,99	0,6	-	-	1,15	-	-
Geophilomorpha	1,56	0,01	-0,98	1,8	-	-	1,3	0,03	-0,95
Scutigleromorpha	0,2	-	-	2,7	0,11	-0,92	0,3	-	-
Arachnida									
Aranei	13,68	14,03	0,01	16,39	7,56	-0,36	12,25	17,83	0,18
Opiliones	0,85	1,02	0,09	0,85	-	-	0,85	-	-
Solifugae	0,48	0,16	-0,50	0,56	0,12	-0,64	0,88	-	-
Scorpiones	1,02	-	-	2,08	0,6	-0,55	1,4	-	-
Insecta									
Coleoptera	16,36	26,67	0,23	11,89	33,65	0,47	19,15	34,93	0,29
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	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
Diptera	8,1	5,3	-0,20	6,7	2,1	-0,52	1,2	-	-
Homoptera	0,85	0,31	-0,46	0,40	-	-	0,09	-	-
Dermaptera	1,46	0,73	-0,33	1,46	1,1	-0,14	1,46	5,1	0,55
Mantodea	0,55	0,09	-0,71	0,47	-	-	0,51	-	-
Neuroptera	2,81	0,97	-0,48	1,10	-	-	0,78	-	-
Zygentoma	3,39	0,01	-0,99	2,3	0,3	-0,76	1,1	-	-

пространства) путём обследования укрытий и укромных мест, где может укрываться добыча (inspection); 3) ожидание жертвы в засаде на поверхности (sit and wait); 4) ожидание жертвы в засаде в укрытии (ambush).

Реализация охотничьего поведения скорпионов начинается с процедуры дистантного обнаружения жертвы. В литературе отмечено, что скорпионы могут регистрировать присутствие жертвы с расстояния до 30 см (Фролов, 2002). Вслед за обнаружением жертвы хищником и короткого её преследования происходит непосредственный контакт с объектом, в процессе которого объективно определяется соответствие данного пищевого объекта предпочитаемым параметрам добычи. Если жертва устраивает хищника, происходит её фиксация одной или обеими клешнями (chela) педипальп. После фиксации наносится укол иглой (aculeus) расположенной на концевом членике метасомы (telson). Представители разных родов семейства Buthidae осуществляют эту процедуру по-разному. Некоторые достаточно крупные виды скорпионов рода *Aristobuthus* наносят серию сильных ударов, способных пробить экзоскелет добычи. Скорпионы рода *Centruroides*, максимально сгибая среднюю часть переднебрюшья (мезосому), стремительно выбрасывают метасому далеко вперед, стараясь поразить жертву с большего расстояния (Жилин, 2007). Более мелкие и

среднего размера виды рода *Mesobuthus* определяют ощупыванием метасомой места сочленения сегментов тела и с осторожностью наносят в них одиночные хирургически точные уколы. Скорпионы рода *Androctonus* после укола не сразу извлекают иглу, оставляя её на некоторое время в теле жертвы, проворачивая чтобы расширить зону воздействия. В зависимости от морфо-экологических данных жертвы процедура укола также проводилась по-разному. Неподвижной и малоподвижной добыче уколы вообще не наносились. Достаточно крупной, но с мягкой кутикулой добыче доставались сильные удары иглой способные пробить её слабый хитин с оставлением на некоторое время иглы в теле жертвы. Добыче поменьше, но с плотным хитиновым покровом наносились точные уколы в места сочленения сегментов их тела, где покровы тоньше. После введения яда часть скорпионов (17 %) сразу приступала к поеданию добычи, не дождавшись полного действия токсина. Но в большинстве случаев скорпионы не приступали к трапезе, пока яд не обездвижит жертву.

По приверженности к той или иной охотничьей стратегии, исследуемые виды скорпионов отличались. Объединяла их схожесть алгоритмов тактических приёмов контакта и манипулирования жертвой. Для *A. crassicauda*, ведущего преимущественно норный образ жизни, локомоторная активность которого ограничивалась перемещениями в пространстве укрытий, стратегия выжидания в засаде в укрытии (ambush) была базовой (78 %). Скорпионы данного вида, обитающие в норах грызунов, имеющих значительные по протяжённости и сложности ходы, предположительно могут альтернативно использовать стратегию целенаправленного поиска добычи (inspection), обследуя лабиринты нор. Об этом свидетельствовали факты обнаружения при раскопах хитиновых фрагментов их жертв в разных частях норы, дистанцированных друг от друга на расстояние до 3–5 метров. *Androctonus crassicauda* покидают укрытия в исключительных случаях: ювенилы после второй линьки оставляют место своего рождения (нору самки) расселяясь по территории; взрослые самцы с наступлением периода размножения (июнь – июль) отправляются на поиски фертильной самки. Данное предположение основано на том, что в ночные часы на поверхности почвы отмечались исключительно ювенильные особи одной размерной категории и взрослые самцы этого вида. Кавказский скорпион помимо засадной стратегии (ambush) чаще (52 %) использовал стратегию случайного поиска на поверхности (running). Пёстрый скорпион выделялся использованием самого широкого спектра выжидательных и поисковых стратегий: ambush (43 %), sit and wait (22 %), running (25 %), inspection (9 %). Сочетанное использование *M. eupeus* и *M. caucasicus* выжидательной и поисковой стратегий, позволяло осуществлять выбор среди большего разнообразия жертв, чем, видимо, объясняется их более широкий таксономический спектр питания. Спектр питания *A. crassicauda* таксономически почти полностью формировался за счёт представителей норной фауны беспозвоночных и только примерно в 5 % случаев в нём присутствовали случайно проникшие в нору кормовые объекты.

Смена охотничьих стратегий отчасти носила сезонный характер, что вероятно связано с разницей температур на поверхности и в укрытии и сезонной активностью потенциальных жертв. Так, например, в конце апреля – начале мая, когда скорпионы на поверхности ещё не отмечались, в укрытиях обнаруживались питающиеся особи *M. eupeus*, начавшие охотиться, используя стратегию выжидания в засаде в укрытии (ambush). С середины мая отмечались редкие непродолжительные выходы на поверхность *M. eupeus* и *M. caucasicus*, охотничья деятельность которых в это период осуществлялась попеременным использованием двух выжидательных стратегий (ambush и sit and wait). В июне, когда выходы *M. eupeus* и *M. caucasicus* на поверхность становились частыми и более продолжительными по времени, использовались как выжидательные, так и поисковые стратегии. Первые питающиеся особи *A. crassicauda* отмечались в укрытиях со второй декады мая.

**Интенсивность питания.** По данным литературы интенсивность питания скорпионов отличается у особей разного пола и возраста и может меняться в зависимости от температурных условий, прохождения ими жизненно важных биологических циклов (линька, размножение, гибернация) (Юсубов, 1984b). Большинство скорпионов предпочитают температуры от 18 до 35 °С, но для каждого из видов отмечен свой диапазон температур, при



котором трофическая активность проявляется чаще (Hadley, 1974; Stewart, 2006). Наиболее благоприятный температурный градиент для пищевой активности *M. eupeus*, указанный в литературе составлял 25–30 °С (Юсубов, 1984b). По собственным данным пищевая активность пёстрого скорпиона в естественных условиях проявлялась в более широком диапазоне температур – 12–35 °С достигая своего максимума при температурах 26–28 °С (рис. 1). Кавказский скорпион проявлял трофическую активность в температурных пределах 19–31 °С. *A. crassicauda*, обитающий преимущественно в норах, где микроклиматический режим характеризуется меньшим колебанием температуры и влажности, проявлял трофическую активность в ещё более узком диапазоне температур – 19–26 °С.

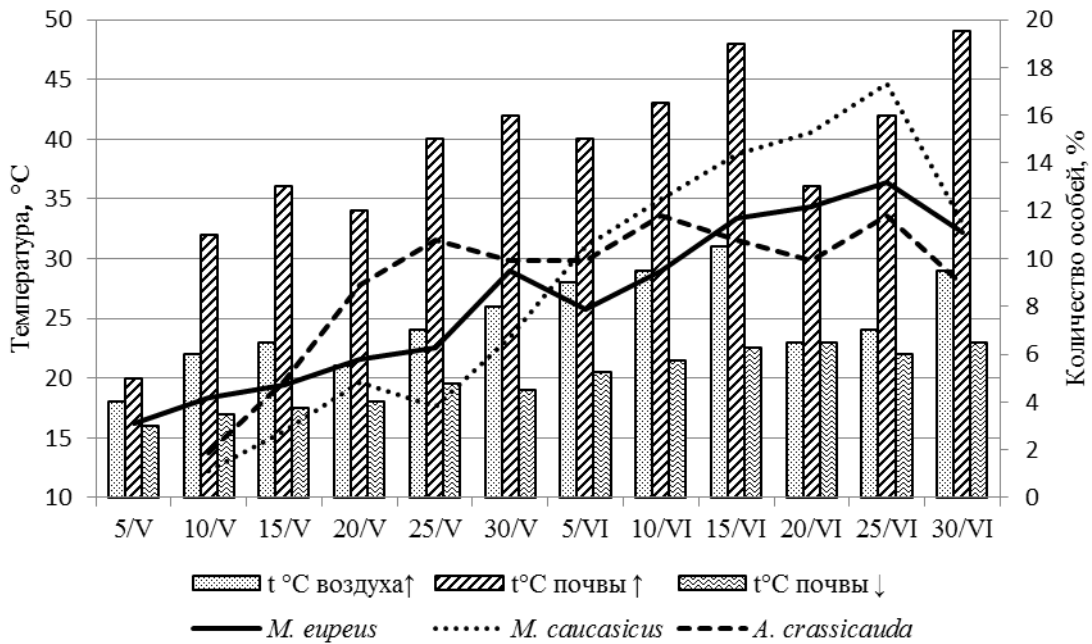


Рис. 1. Динамика температур среды обитания (май – июнь) и пищевая активность скорпионов *Mesobuthus eupeus*, *Mesobuthus caucasicus* и *Androctonus crassicauda*

Интенсивность питания в период линьки также претерпевает изменения. В литературе отмечено, что за несколько дней до линьки и несколько дней после неё скорпионы *Buthus occitanus* (без указания возраста) не проявляют пищевую активность (Berge, 1979). Нами в полевых и лабораторных условиях для *M. eupeus* и *A. crassicauda* получены аналогичные данные, с той лишь оговоркой, что каждая последующая линька увеличивала продолжительность периода отказа от пищи у молодых скорпионов в среднем на 2,5 дня, достигая к последней (6-ой или 7-ой) линьке 21–26 дней. К снижению и даже прекращению пищевой активности могут приводить и такие объективные причины, как отсутствие в пределах досягаемости предпочитаемых пищевых объектов и различные стрессовые факторы (например, сезонный выпас скота). Полное отсутствие охотничьего поведения продолжительностью в 2–3 недели отмечено у самок *M. eupeus* после отрождения потомства, биологический смысл которого, видимо, состоит в том, чтобы исключить случайный инфантицид у самок. Кроме того, отмечено немотивированное снижение интенсивности питания у отдельных взрослых особей *M. eupeus* и *M. caucasicus* (преимущественно самок) предположительно достигших 6-летнего возраста. Есть предположение, что снижением метаболизма особи завершающих стадий онтогенеза воздерживаются от излишнего расхода энергии. При содержании *M. eupeus* в лабораторных условиях было отмечено, что взрослые особи с низкой пищевой активностью почти всегда на год-два переживали своих активно питающихся сверстников. Отметим, что максимальная установленная в условиях

лаборатории продолжительность жизни для *M. eupeus* достигала 7 лет – у самцов и 8 лет – у самок.

По литературным данным, при содержании скорпионов в лабораторных условиях, паукообразные потребляют пищу составляющую от 25,0 % до 37,0 % от массы своего тела (Юсубов, 1978; 1984b). Взвешиванием скорпионов до и после их ночной активности в естественных условиях нами установлено, что *M. eupeus* за сутки потребляют в среднем до 17,6 %, *A. crassicauda* – до 21,1 %. По массе съеденной пищи лидировал *M. caucasicus* в среднем потребляя за сутки до 22,5 % пищи от собственной массы.

**Адаптивность трофического поведения.** Адаптивность питания скорпионов проявлялась по двум основным направлениям: в избирательности по отношению к объектам питания и в выборе тактики охотничьего поведения. Проявление адаптивности трофического поведения в направлении пищевой избирательности позволяет осуществлять выбор среди множества потенциальных объектов питания преимущественно тех, которые более всего привлекают по своим морфо-экологическим параметрам. Говоря об адаптивности охотничьей стратегии, следует отметить, что всякий раз, пребывая на открытой поверхности почвы в ожидании или во время поиска жертвы, скорпионы не только расходовали определённо большее количество времени и энергии, но и подвергали себя риску получить повреждение во время охоты или даже стать жертвой другого хищника. При использовании скорпионами стратегии активного поиска пищи на поверхности риск самим подвергнуться нападению хищника резко возрастает. В связи с этим, их пищедобывательное поведение часто было сопряжено с элементами защитного поведения (Мак-Фарленд, 1988). Тактика пищедобывательного поведения *M. eupeus* при обнаружении им жертвы длиной более 30 мм предварялась элементами оборонительного поведения: соблюдение безопасной дистанции с объектом, принятие позы угрозы (широко расставленные педипальпы с раскрытыми клешнями и высоко поднятая метасома). При встрече с объектами ещё более крупных размеров скорпионы наносили укол, тотчас дистанцируясь, или вовсе избегали с ними прямого контакта. Не вступали они в контакт и с теми объектами питания, которые оказывали активное сопротивление или изначально вели себя агрессивно. Следовательно, скорпиону в процессе охоты приходится одновременно решать сразу две задачи – добыть пищу и при этом самому не стать жертвой. Как известно, сочетание оборонительной и пищевой мотиваций могут оказывать значительное влияние на процедуру питания в целом, приводя к повышенному и не всегда оправданному расходу энергии (Мантейфель, 1987; Бигон и др., 1989). Первой реакцией хищника на принесённый извне пищевой объект была: 1) защитная – восприятие его как источник опасности (74 %); 2) исследовательски-ознакомительная (14 %); 3) как на возможный объект питания (12 %). Своего рода приспособлением для безопасного добывания пищи можно считать переход скорпионов на добывание малоподвижных и неподвижных объектов – моллюски, куколки насекомых, падаль (*M. eupeus*), а также беспозвоночных, постоянно обитающих или случайно проникших в используемые скорпионами укрытия (*A. crassicauda*). Это, несомненно, приводит к существенному изменению их пищевого спектра (некоторому расширению его у *M. eupeus* и сужению у *A. crassicauda*), в обоих случаях снижая риск и исключая излишний расход энергии. На наш взгляд, именно в этой связи у *A. crassicauda* почти в 100 % случаев, а у *M. eupeus* и *M. caucasicus* в 46 и 35 % случаев соответственно использовалась стратегия ожидания добычи в укрытии. Стратегия охоты в укрытиях позволяет скорпионам с большей продуктивностью и с меньшей долей риска, чем на поверхности добывать себе пищу (Hadley, 1974; Polis, 1990). Поэтому, совершенно очевидно, что разные способы добывания пищи скорпионами почти всегда неравноценны, как с точки зрения общей приспособленности животных к конкретным условиям, так и состояния их энергобаланса, и связаны с распределением кормовых объектов в биотопах и степенью прессинга со стороны потенциальных врагов (McCormick, Polis, 1990).

**Оптимальность трофического поведения.** Для обретения пищи хищник должен сначала израсходовать определённое время и энергию на поиск своей жертвы, затем на её преследование, поимку и поедание (MacArthur, Pianka, 1966). Полифаги, у которых происходит частая смена объектов питания, затрачивают всегда разное количество энергии и

потому в общей сложности теряют чуть больше энергии на обречение и потребление пищи, чем стенофаги и олигофаги, так как каждый раз дополнительно расходуют некоторую часть энергии на адаптацию к особенностям каждой новой жертвы (Бигон и др., 1989). Для скорпионов, как и других генеральных консументов, проблема выбора объекта питания также заключается в том, что если они предпочитают охотиться только на выгодных им жертв, то на их поиск расходуют слишком много времени и энергии. Если же скорпионы проявляют меньшую селективность, то они, затрачивая на их поиск сравнительно меньше времени, будут преследовать как выгодных, так и невыгодных жертв. Оптимальность питания в обоих случаях заключается в том, что охотящийся хищник своим выбором должен уравнивать все минусы и плюсы своих пищевых предпочтений, чтобы добиться максимального и быстрого получения энергии. Достигается это отчасти благодаря пластичному применению различных тактических приёмов контакта с жертвой.

Поисковая охотничья деятельность скорпионов, как уже отмечалось, представлена двумя составляющими: 1) дистанционное реагирование на объект; 2) контакт с объектом, проходящий по различным сценариям. В зависимости от степени подвижности и внешних параметров добычи скорпионы выбирали наиболее адекватную тактику нападения, быстро реагируя на любые изменения в поведении со стороны жертвы. Так, например, при подсадке к *M. eurus* добычи, вдвое уступающей ему по размерам он, захватив добычу клешнями, почти сразу приступал к её поеданию без применения укола иглой. При подсадке добычи почти равной ему по размерам, способной оказывать сопротивление, скорпионы вначале наносили укол иглой и только затем приступали к поеданию. Если добыча превосходила его по размерам, и её не удавалось парализовать с первой попытки, скорпион после нанесения укола из предосторожности бросал добычу, удалялся от неё на некоторое расстояние и выжидал некоторое время. Дождавшись, когда жертва, ослабев, потеряет подвижность, скорпион вновь приближался к ней, заходя с безопасной стороны, фиксировал клешнями и наносил «контрольные» уколы иглой. В каждом из представленных вариантов сценария чисто гипотетически должно расходоваться разное количество времени и энергии.

Так как затрачиваемое на добывание и поедание однородной добычи количество времени у скорпионов разных видов всегда было различным, его может условно рассматривать как некий критерий эффективности добывания пищи для каждого вида, обозначив его как «время взаимодействия» (interaction time) (табл. 3, 4).

Таблица 3

Вид пищи, масса и время, затрачиваемое на её добывание и потребление у скорпионов *Mesobuthus eurus* (19 экз.), *Mesobuthus caucasicus* (13 экз.), *Androctonus crassicauda* (7 экз.) в естественных условиях

Вид пищи	n	Масса пищи	Время взаимодействия (мин.)		
			<i>M. eurus</i>	<i>M. caucasicus</i>	<i>A. crassicauda</i>
Isopoda	26	0,20±0,01	129±0,79	–	94±1,75
Aranei	39	0,17±0,01	202±1,14	163±1,29	115±1,56
Coleoptera (larvae)	39	0,82±0,02	170±0,74	150±1,27	186±0,74
Coleoptera (imago)	39	0,42±0,02	215±1,52	205±0,65	109±1,46
Diptera (larvae)	39	0,79±0,01	120±0,79	138±0,57	135±0,42
Diptera (imago)	26	0,21±0,02	85±0,96	–	82±2,27
Lepidoptera (larvae)	39	0,24±0,02	105±0,57	109±1,56	110±1,29
Lepidoptera (imago)	39	0,22±0,02	87±0,57	94±2,02	75±1,39
Orthoptera	39	0,78±0,01	246±0,74	207±2,36	220±0,96
Blattodea	39	0,80±0,03	180±0,74	186±0,74	165±0,61



Таблица 4

Скорость добывания и поедания пищи *Mesobuthus eupeus* (24 экз.), *Mesobuthus caucasicus* (18 экз.), *Androctonus crassicauda* (12 экз.) в условиях лаборатории

Длина тела жертвы (мм)	Масса (г)	n	Производимое действие	Время взаимодействия (мин.)		
				M±m		
				<i>M. eupeus</i>	<i>M. caucasicus</i>	<i>A. crassicauda</i>
15–20	0,14–0,19	54	добывание	3,62±0,13	5,68±0,08	2,80±0,10
			манипуляции жертвой	3,32±0,11	8,40±0,09	5,1±0,12
			поедание	241±4,16	222,7±1,03	221,2±3,79
21–25	0,21– 0,25	54	добывание	6,48±0,08	2,41±0,07	3,20±0,14
			манипуляции жертвой	3,53±0,11	5,76±0,08	3,30±0,13
			поедание	373,9±4,98	177,4±1,34	231,8±1,78
26–30	0,27– 0,35	54	добывание	6,56±0,08	6,72±0,09	6,52±0,05
			манипуляции жертвой	8,72±0,09	8,40±0,09	4,11±0,20
			поедание	289,4±2,25	194,1±1,47	208,2±1,59
35–45	0,42– 0,75	54	добывание	6,71±0,18	4,64±0,12	3,80±0,05
			манипуляции жертвой	11,2±0,04	8,6±0,11	4,3±0,11
			поедание	314±3,35	286±1,22	213±1,69

Как видно из табличных данных (табл. 3, 4), разные виды скорпионов (в естественных и лабораторных условиях), при добывании жертвы, расходуют различное количество времени и энергии на то, чтобы поймать и съесть её. Эти энергетические затраты могут компенсироваться двумя путями – выбором энергетически ценной добычи или снижением энергетических затрат на её поиск, поимку и переваривание. Для проверки этого предположения анализировались результаты ночных наблюдений за охотой *M. eupeus* на различные, случайные и подсаженные жертвы в биотопе, на опытной площадке полевого стационара и в условиях лаборатории. В стационаре скорпионам подсаживали объекты, на 90 % состоящие из представителей энтомофауны данного региона. В лабораторных условиях скорпионам в равной степени предлагались как отловленные в природе, так и искусственно культивируемые кормовые насекомые. Все добытые скорпионами объекты питания (с учётом стратегии их добывания) были сгруппированы по биомассе, размерам тела, по степени подвижности и способу передвижения. Было установлено, что в более суровых естественных условиях скорпионы менее разборчивы при выборе жертвы по её подвижности и способам передвижения и, напротив, более требовательны к её размерным параметрам, чем в двух других случаях (рис. 2, 3). В условиях стационара и террариума избирательность была выражена в отношении размеров и подвижности жертв.

**Основные критерии выбора жертв.** Сравнение селективности каждого из видов скорпионов показало, что морфо-экологические критерии при выборе жертв имеют для них разную степень значимости. Так, например, если у *M. eupeus* проявлялся больший интерес к добыче небольших (10–15 мм) и средних (20–30 мм) размеров, с удлинённой формой тела и мягким хитиновым покровом, то *M. caucasicus* и *A. crassicauda* более всего привлекала добыча средних и крупных размеров (35–50 мм), с различными формами тела и плотностью хитинового покрова. Высокая степень подвижности жертвы ограничивала её выбор у

*M. eureus*, тогда как для *M. caucasicus* и *A. crassicauda* этот критерий не имел решающего значения. Способ передвижения жертвы как критерий имел значимость только в том случае, когда объекты обладали исключительными локомоторными способностями (Diptera, Orthoptera). В этом случае самой результативной для поимки жертвы оказывалась засадная стратегия на поверхности (sit and wait), не ограничивающая хищника в свободе действий. Охотясь в естественных условиях на подвижную, передвигающуюся по открытой поверхности добычу (мокрицы, жуки чернотелки, тараканы), *M. eureus* успешнее использовали стратегию засады на поверхности, дополняемую тактикой короткого преследования (catching), а *M. caucasicus* – стратегию свободного поиска (табл. 5).

Однако в лабораторных условиях при раздельном содержании в пластиковых террариумах особями всех видов из предлагаемых кормовых насекомых чаще выбирались средние по величине, мало- или среднеподвижные объекты с мягким хитиновым покровом. Крупные объекты (>45 мм) избегались, а слишком мелкие (<10 мм) игнорировались. Имели значение и такие критерии, как форма тела и размах конечностей жертвы. Предпочитались объекты с удлинённой формой тела (42 %) которые легче фиксировались клешнями, и с небольшим размахом конечностей (<20 мм). Стандартная предпочитаемая длина жертвы, установленная для *M. eureus* была 15–20 мм (17,6±0,53), для *M. caucasicus* и *A. crassicauda* – 24,0±1,76 и 30,4±1,91 соответственно.

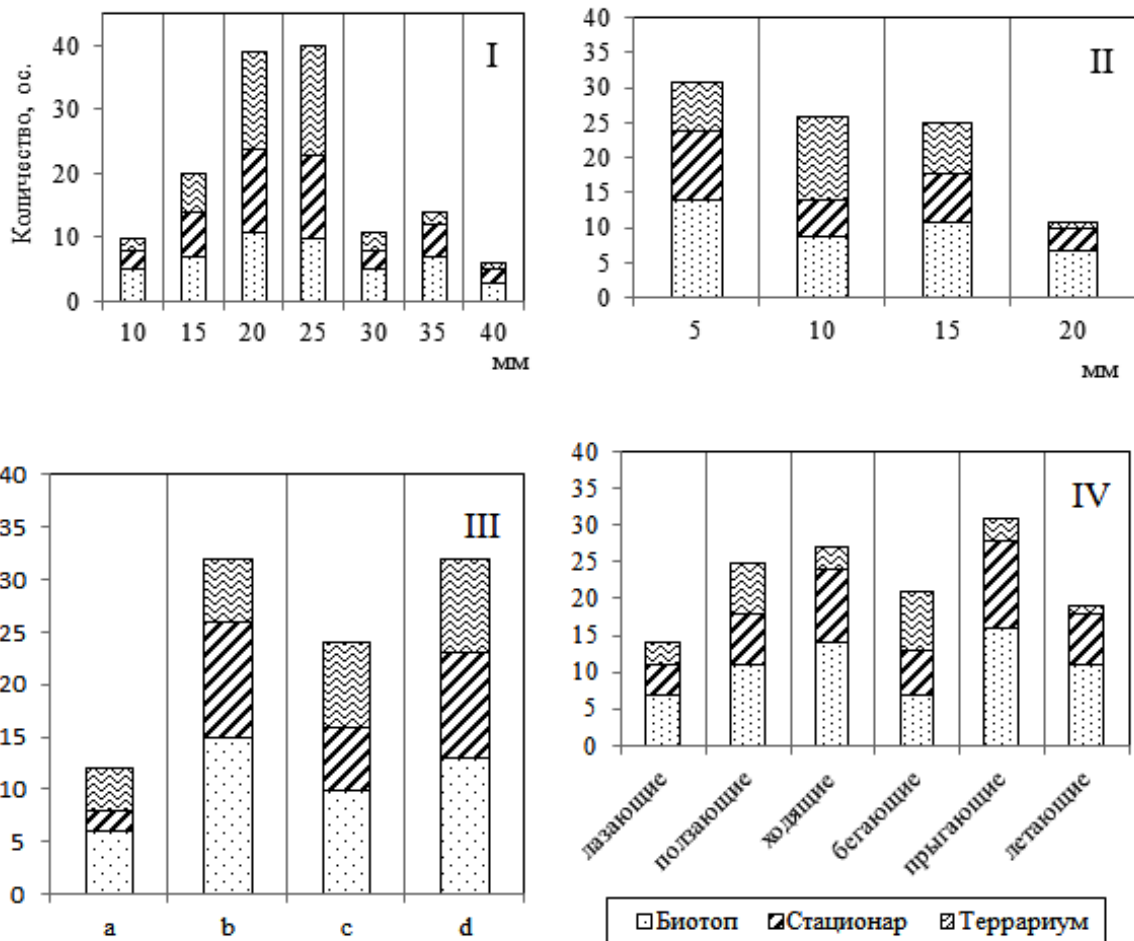


Рис. 2. Избирательное отношение к объектам питания *Mesobuthus eureus* в естественной среде, стационарных и лабораторных условиях по некоторым морфо-экологическим параметрам жертв

I – длина; II – ширина; III – подвижность (a – неподвижные; b – малоподвижные; c – средне подвижные; d – подвижные); IV – способ передвижения жертвы.

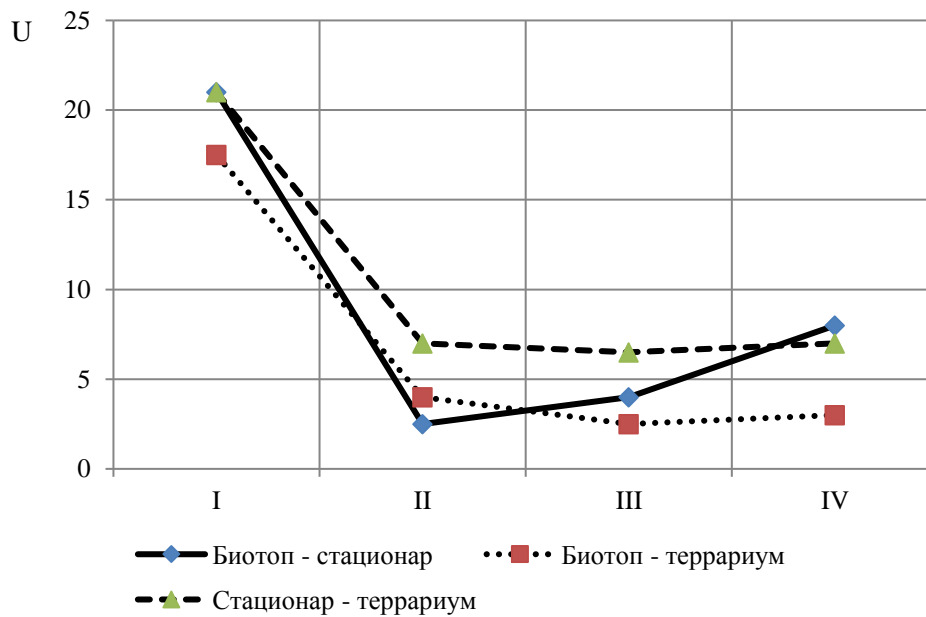


Рис. 3. Попарное сравнение данных проявления избирательности *Mesobuthus eupeus* полученных при разных условиях проведения наблюдений  
U – критерий Манна – Уитни: I – IV – параметры жертвы (I – длина; II – ширина; III – подвижность; IV – способ передвижения жертвы).

Таблица 5

Доля жертв (%), добытых скорпионами трех видов (*Mesobuthus eupeus*, *Mesobuthus caucasicus* и *Androctonus crassicauda*) при использовании разных охотничьих стратегий

Тип добычи	<i>M. eupeus</i>			<i>M. caucasicus</i>		<i>A. crassicauda</i>	
	Ambush	Sit and wait	Running	Ambush	Running	Ambush	Inspection
I	32,67	5,88	1,83	0,3	0,34	2,97	6,4
II	5,31	29,9	28,13	6,92	5,82	7,92	7,2
III	0,6	1,96	0,61	5,57	10,95	14,35	12,2
IV	5,31	0,49	0,61	0,15	0,68	0,49	3,5
V	1,06	0,98	0,3	0,6	1,36	1,48	6,5
VI	0,45	1,96	3,66	25,75	32,87	5,44	10,1
VII	3,19	3,43	1,22	6,92	11,64	1,48	17,0
VIII	46,96	50,98	62,69	15,81	8,56	8,41	14,3
IX	2,73	0,98	0,3	21,08	13,35	30,69	18,3
X	0,6	2,94	0,3	10,54	10,27	18,81	4,4
XI	1,06	0,49	0,3	6,32	4,1	7,92	0,1

Примечание к таблице. I – малые размеры; II – средние размеры; III – крупные размеры; IV – неподвижные; V – малоподвижные; VI – подвижные; VII – ползающие; VIII – ходящие; IX – бегающие; X – прыгающие; XI – летающие. Ambush – ожидание жертвы в укрытии; Sit and wait – ожидание жертвы в засаде на поверхности; Running – произвольный поиск; Inspection – обследование укрытий.

Пищевые связи хищных членистоногих могут складываться не только на основе внешнеморфологической приемлемости кормовых объектов для их добычи и питания, но и на основе их биохимического соответствия (Воронцов, 1975; Carson, 1995), определяемого

сенсорными органами, роль которых у большинства Arachnida выполняют чувствительные волоски (трихоботрии), щетинки (соленидии) и лироморфные органы (Barth, Wadepuhl, 1975; Barth, Stagl, 1976; Krapf, 1986; Carson, 1995). Следовательно, в зависимости от набора содержащихся в них веществ, в той или иной степени необходимых для жизнедеятельности хищников, одни пищевые объекты могут ими приниматься, другие – отвергаться. Входящие в состав живых кормовых объектов пищевые компоненты, представляют разнообразные по химической природе и пищевой ценности вещества – белки, жиры, углеводы, макро и микроэлементы, витамины и другие (Аликаев и др., 1982; Ткачева, Лифанова, 1997; Jansson, Berggren, 2015). Данные по частоте выбора скорпионами кормовых объектов с обозначением их пищевой и биоэнергетической ценности (по литературным данным) представлены в таблице (табл. 6).

Таблица 6

Пищевая и энергетическая ценность некоторых кормовых насекомых, и частота их выбора скорпионами в качестве жертв

№	Объект питания	Белки, %	Жиры, %	Углеводы, %	Кальций, мг%	Фосфор, мг%	Железо, мг%	Цинк, мг%	Ккал/г	Частота выбора, %		
										I	II	III
1	<i>Lumbricus terrestris</i>	72	19	2,2	0,11	0,1	0,09	0,08	2,1	0,6	0,8	1,1
2	<i>Tenebrio molitor</i> (larvae)	53	33	6	0,11	0,77	0,15	0,16	6,49	9,6	7,1	10,3
3	<i>Tenebrio molitor</i> (imago)	25	3,5	1,2	0,13	0,15	0,09	0,26	1,38	1,6	4,5	3,1
4	<i>Gryllus bimaculatus</i>	23	12	3,06	0,19	0,99	0,05	0,09	2,2	4,1	3,8	8,1
5	<i>Locusta migratoria</i>	33	5,7	2,5	0,5	0,16	0,08	0,08	1,79	4,7	5,6	4,3
6	<i>Calliphora erythrocephala</i>	15,3	5,9	8,4	0,12	0,16	0,17	0,25	3,6	9,5	8,6	7,9
7	<i>Hermetia illucens</i>	18,2	4,3	6,7	0,17	0,23	0,21	0,17	3,2	9,7	5,3	7,8
8	<i>Sitotroga cerealella</i>	68	20	2,5	0,5	0,14	0,07	0,10	1,6	3,6	8,7	2,5
9	<i>Shelfordella tartara</i>	21,8	5,7	5,8	0,1	0,16	0,12	0,19	2,6	7,8	8,2	9,0
10	<i>Acheta domestica</i>	8,5	6,5	4,1	0,32	0,13	0,10	0,14	5,34	7,7	6,6	8,7
11	<i>Chortoicetes terminifera</i>	12,6	5,0	3,2	0,07	0,7	0,20	0,21	4,9	11,8	10,1	9,8
12	<i>Blatta orientalis</i>	14	3,6	2,1	0,14	0,15	0,04	0,10	2,1	4,2	4,6	5,1
13	<i>Galleria mellonella</i> (larvae)	22	2,8	2,0	0,2	0,34	0,20	0,23	7,06	12,4	9,7	11,3
14	<i>Achrola grisella</i> (larvae)	12	3,5	2,3	0,4	0,11	0,23	0,19	2,8	8,4	12,8	8,2
15	<i>Porcellio pruinosus</i>	20	4	3,8	1,1	0,12	0,11	0,13	3,2	4,3	3,6	2,8

Примечание к таблице. I – *Mesobuthus eupeus*, II – *Mesobuthus caucasicus*, III – *Androctonus crassicauda*.

Частота выбора объектов отрицательно коррелировала с их пищевой ценностью (содержанием белков, жиров, углеводов и микроэлементов) и положительно коррелировала с их энергетической ценностью (рис. 4). Причём корреляция между частотой выбора объекта и его энергетической составляющей была сильнее выражена у *M. eupeus* и *A. crassicauda*.

Можно предположить, что скорпион, выбирая добычу, оценивает её по совокупности морфо-экологических, пищевых и биоэнергетических параметров благодаря способностям, возникшим у него в ходе эволюции и отчасти в результате приобретённого опыта. Проще говоря, скорпион из потенциальных жертв, предпочитает выбирать те объекты, которые обеспечивают ему поступление наибольшего количества питательных веществ и энергии, покрывающие затраты на добывание пищи и другие биологические функции. Выяснение механизма этого процесса – тема отдельного исследования.

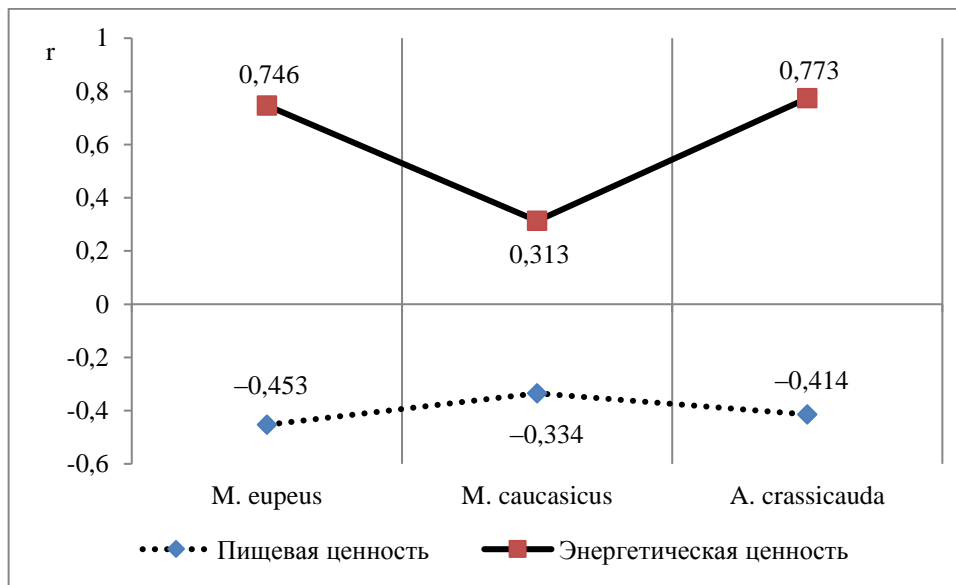


Рис. 4. Корреляционная связь между частотой выбора объектов питания и их пищевой и энергетической ценностью ( $r$  – коэффициент корреляции Пирсона)

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В составе объектов питания у трёх изученных видов скорпионов отмечены беспозвоночные шести классов: поясковые кольчатые черви (Clitellata), брюхоногие моллюски (Gastropoda), ракообразные (Crustacea), паукообразные (Arachnida), губоногие многоножки (Chilopoda) и насекомые (Insecta). Пёстрый скорпион (*Mesobuthus eupeus*) при сравнении с двумя другими видами (*Mesobuthus caucasicus* и *Androctonus crassicauda*) лидирует по ширине спектра питания, но уступает по биомассе съеденных жертв.

Для *A. crassicauda* базовой стратегией является выжидание жертвы в засаде (ambush). *M. caucasicus* использует две стратегии: выжидание жертвы в засаде и случайный поиск (running). Пёстрый скорпион использует широкий спектр выжидательных и поисковых стратегий.

Отмечена в разной степени выраженная селективность хищников при выборе жертв. Основными критериями при выборе объектов питания являются морфо-динамические параметры (размеры и форма добычи, степень её подвижности, вид передвижения).

Различия спектров питания скорпионов определенно связаны с проявлением элективности к определённым группам кормов и особенностями пищедобывательного поведения каждого из видов.

## Список литературы

- Аликаев В. А., Петухова Е. А., Халенева Л. Д., Емелина Т. Н., Бессарабова В. Ф. Справочник по контролю кормления и содержания животных. – М.: Колос, 1982. – 320 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2-х томах. Т. I. – М.: Мир, 1989. – 667 с.
- Бялыницкий-Бируля А. А. Членистоногие паукообразные Кавказского края. Часть I. Скорпионы // Записки Кавказского Музея. Серия А. – 1917. – № 5. – 258 с.
- Воронцов А. И. Лесная энтомология. – М.: Высшая школа, 1975. – 368 с.
- Гиляров М. С. Методы почвенно-зоологических исследований. – М.: Наука, 1985. – 280 с.
- Гаджиев А. Т. Скорпионы / Мусаев М. А. (ред.): Животный мир Азербайджана. Том 2. – Баку: Элм, 1996. – 412 с.
- Гусейнов Э. Ф., Алиев Х. А., Топчиева Ш. А., Мусаева Н. Н. Сравнение питания пауков (Araneae) и скорпионов (Scorpiones) // Экология. Философия. Культура. – 2004. – Вып. 38. – С. 25–26.



- Жилин Н. М. Особенности содержания скорпионов семейства Buthidae (Scorpionida) в домашних условиях / Материалы III Международного семинара Беспозвоночные в коллекциях зоопарков. – 2007. – С. 92–95.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. – М.: Пищепромиздат, 1955. – 252 с.
- Макфарленд Д. Поведение животных: психофизиология, этология и эволюция. – М.: Мир, 1988. – 520 с.
- Мантейфель Б. П. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. – М.: Наука, 1987. – 270 с.
- Рихтер А. А. Скорпионы Армении. – Ереван: Издательство Академии Наук Армянской ССР, 1945. – 44 с.
- Тертышников Н. Н. Скорпионы Азербайджана // Труды Естественно-исторического музея имени Г. Зардаби. – 1949. – Том 3. – С. 105–120.
- Ткачева Е. Ю., Лифанова О. Б. Химический состав некоторых нетрадиционных кормов, используемых в зоопарке // Научные исследования в зоологических парках. – 1997. – Вып. 9. – С. 104–111.
- Чеботарев С. О. О содержании азиатских скорпионов: *Mesobuthus caucasicus*, *Mesobuthus eupeus* и *Orthochirus scorobiculosus* (Scorpionida) в экспозициях Ташкентского зоопарка / Материалы III Международного семинара Беспозвоночные в коллекциях зоопарков. – 2007. – С. 210–213.
- Фасулати К. К. Полевое изучение наземных беспозвоночных. – М.: Высшая школа, 1971. – 424 с.
- Фролов Ю. Как скорпион находит жертву // Наука и жизнь. – 2002. – № 5. – С. 23–24.
- Юсубов Э. Б. Питание скорпионов в условиях Азербайджана // Вестник сельскохозяйственной науки. – 1978. – № 2. – С. 60–63.
- Юсубов Э. Б. Материалы по изучению питания скорпионов / Деп. в ВИНТИ. 1984а, № 2 (148). – С. 144.
- Юсубов Э. Б. Скорпионы (Arachnidae, Scorpiones) Азербайджана: дис. ... на соиск. учёной степени канд. биол. наук: спец. 03.00.08 Зоология. – Баку: Азербайджанский государственный университет. – 1984б. – 238 с.
- Barth F.G., Wadepuhl M. Sense organs with a cut on the scorpion's leg (*Androctonus australis* L., Buthidae) // Journal of Morphology. – 1975. – Vol. 145. – P. 209–228.
- Barth F.G., Stagl J. Slit-sensory organs of arachnids // Zoomorphology. – 1976. – Vol. 86. – P. 1–23.
- Berre M.L. Analyse sequentielle du comportement alimentaire du scorpion *Buthus occitanus* (Arachnida, Scorpiones, Buthidae) // Biology Behavior. – 1979. Vol. 4, N 2. – P. 97–122.
- Bradley P. The time of digestion and revival in the desert meadows of the scorpion *Paruroctonus utahensis* (Williams) (Scorpionida, Vaejovidae) // Oecologia. – 1982. – Vol. 55. – P. 316–318.
- Carson A. C. Extra-oral digestion in predaceous terrestrial Arthropoda // Annual Review Entomology. – 1995. Vol. 40. – P. 85–103.
- Fet V. Ya., 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., Williams S. K. Surface activity of some North American scorpions in connection with feeding // Ecology. – 1968. – Vol. 49. – P. 726–734.
- Jansson A., Berggren A. Insects as Food – Something for the Future? – A report from Future Agriculture. Uppsala, Swedish University of Agricultural Sciences (SLU). – 2015. – 36 p.
- Koch L. E. Comparative study of the structure, function, and adaptation to various habitats of burrows in the genus *Scorpions Urodacus* (Scorpionida, Scorpionidae) // Records of the Museum of Western Australia – 1978. – Vol. 6. – P. 119–146.
- Krapf D. Contact Chemoreception of Prey in Hunting Scorpions (Arachnida: Scorpiones) // Zoologischer Anzeiger. – 1986. – Vol. 217. – P. 119–129.
- MacArthur R. H., Pianka E. R. On optimal use of patchy environment // The American Naturalist. – 1966. – Vol. 100, 916. – P. 603–609.
- MacCormick S. J., Polis G. A. Prey, predators and parasites of scorpions. – In The Biology of Scorpions, ed. GA Polis. Stanford, CA: Stanford Univ. Press. – 1990. – 587 p.
- Pianka E. R. The structure of lizard communities // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1973. – Vol. 4. – P. 53–74.
- Polis G. A. Seasonal patterns and age-related fluctuations in the surface activity of desert scorpion populations depending on environmental factors // Journal of Animal Ecology. – 1980. – Vol. 49. – P. 1–18.
- Polis G. A. Ecology // The biology of scorpions. Stanford, California: Stanford University Press. – 1990. – P. 247–293.
- Soleglad M. E., Fet V. Ya. High-level systematics and phylogeny of the extant scorpions (Scorpiones: Orthosterni) // Euscorpius. – 2003. – Vol. 11. – P. 1–175.
- Stewart A. K. Observations on prey-capture behavior of *Androctonus crassicauda* (Olivier, 1807) (Scorpiones: Buthidae) in northern Iraq // Euscorpius – Occasional Publications in Scorpology. – 2006. – N 37. – P. 1–9.

**Novruzov N. E. Comparison of trophic behavior of scorpions *Mesobuthus eupeus*, *Mesobuthus caucasicus*, *Androctonus crassicauda* (Scorpiones, Buthidae) // Ekosistemy. 2021. Iss. 26. P. 91–105.**

The diet of three species of scorpions of the Buthidae family: the mottled scorpion (*Mesobuthus eupeus* (C. L. Koch, 1839), the Caucasian scorpion (*Mesobuthus caucasicus* (Nordmann, 1840), and the fat-tailed scorpion (*Androctonus crassicauda* (Oliver, 1807) was researched. Field research was conducted on a semi-desert territory in the foothills of the South-Eastern slopes of the Lesser Caucasus (within the Nakhchivan Autonomous Republic of Azerbaijan), where all three studied scorpion species live syntopically. The taxonomic composition and number of eaten objects were identified by their chitin fragments found in long-used scorpion shelters, and by visual detection of preys on predator chelicerae. To assess the significance of certain objects in the diet of scorpions, the index of electivity was calculated. Six classes of invertebrates have been recorded in scorpion food: worms, mollusks, crustaceans, arachnids, millipedes and insects. The basis of the diet of all three types of scorpions were insects. *Mesobuthus eupeus* had a relatively wider range of food than *M. caucasicus* and *A. crassicauda*, but it lagged behind them in the biomass of eaten prey. The main hunting strategy for *A. crassicauda* leading a predominantly burrowing lifestyle was to wait for prey in ambush inside the shelter. The *M. caucasicus* more often used the strategy of random search on the surface. The *M. eupeus* was distinguished by using a wide variety of waiting and searching strategies. Differences in the feeding spectra of scorpions are presumably associated with different degrees of electivity to certain groups of food and features of the food-gathering behavior of each of the species under consideration. The main criteria for selecting food items were presumably their morpho-ecology parameters (size and shape of prey, degree of its mobility, type of movement).

*Key words:* mottled scorpion, Caucasian scorpion, fat-tailed scorpion, spectrum of food, hunting strategies, food selectivity.

*Поступила в редакцию 17.12.20*

*Принята к печати 08.02.21*