

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Южный научный центр
RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Southern Scientific Centre



Кавказский Энтомологический Бюллетень

CAUCASIAN ENTOMOLOGICAL BULLETIN

Том 13. Вып. 2
Vol. 13. No. 2



Ростов-на-Дону
2017

**Сравнение трофических спектров и охотничьих стратегий
некоторых крупных паукообразных
(Arachnida: Scorpiones, Solifugae, Aranei)
в полупустынных биоценозах Гобустана (Восточный Азербайджан)**

**Comparison of trophic spectra and hunting strategies
of some large arachnids (Arachnida: Scorpiones, Solifugae, Aranei)
in semi-desert biocenoses of Gobustan (Eastern Azerbaijan)**

**Н.Э. Новрузов
N.E. Novruzov**

Институт зоологии НАН Азербайджана, проезд 1128, квартал 504, Баку AZ 1073 Азербайджан
Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Azerbaijan, passage 1128, district 504, Baku AZ 1073 Azerbaijan. E-mail: niznovzoo@mail.ru

Ключевые слова: Arachnida, *Mesobuthus eupeus*, *Galeodes araneoides*, *Lycosa praegrandsis*, спектр питания, аридные биоценозы, Восточный Азербайджан.

Key words: Arachnida, *Mesobuthus eupeus*, *Galeodes araneoides*, *Lycosa praegrandsis*, spectrum of food, arid biocenoses, Eastern Azerbaijan.

Резюме. Изучен состав питания трех синтопических видов паукообразных – пестрого скорпиона *Mesobuthus eupeus* (C.L. Koch, 1839), обыкновенной сольпуги *Galeodes araneoides* (Pallas, 1772), тарантула *Lycosa praegrandsis* (C.L. Koch, 1836). Исследования проводили в аридных биоценозах междуречья Пирсагат – Джейранкечмез (Гобустан, Восточный Азербайджан). Сбор материала осуществлялся преимущественно в летние месяцы 2012–2013, 2016 годов на участках трех типов: полупустынная суглинисто-сероземная равнина, пологие каменистые склоны плато, всхолмленная долина с грядовыми скоплениями скальных останцев. Состав и количество съеденных объектов устанавливался по их остаткам, найденным в укрытиях, и при обнаружении на хелицерах хищников. Разнообразие диеты (ширина ниши) рассчитывалось с использованием обратной величины индекса полидоминантности Симпсона. Сравнение состава пищи паукообразных проводилось по индексу сходства Чекановского – Сёренсена. Для оценки избирательности (элективности) вычислялся индекс элективности по Ивлеву. Установлено, что основу рациона паукообразных составляют членистоногие четырех классов (Crustacea, Arachnida, Chilopoda, Insecta). *Mesobuthus eupeus* имел сравнительно более широкий спектр питания, но по биомассе съеденных жертв существенно уступал *G. araneoides* и *L. praegrandsis*. Спектры питания в парах *M. eupeus* – *G. araneoides* и *M. eupeus* – *L. praegrandsis* перекрывались в меньшей степени. В наибольшей степени перекрывание наблюдалось в паре *G. araneoides* – *L. praegrandsis*. Различия в спектрах питания паукообразных в разных местообитаниях, предположительно также

связаны с расхождением по времени периодов их пищевой активности, элективностью к определенным группам кормов, особенностями стратегии и тактики пищедобывательного поведения каждого из хищников.

Abstract. Prey composition has been studied for the three syntopic species of arachnids. These were the mottled scorpion *Mesobuthus eupeus* (C.L. Koch, 1839), the common solifuge (camel-spider) *Galeodes araneoides* (Pallas, 1772), and the tarantula (wolf-spider) *Lycosa praegrandsis* (C.L. Koch, 1836). The investigations were carried out in arid biocenoses of the interfluvium of Pirsagat-Jeyrankechmez (Gobustan, Eastern Azerbaijan).

These species were chosen for study because of their high importance in communities, a wide range of methods of obtaining food, relatively high abundance, co-habitation in this area, mainly the night activity and their quality as generalized predators. All this made them convenient model objects for studying the mechanisms of ecological segregation.

Despite the fact that a significant number of publications have been devoted to these species in which various aspects of their biology and ecology have been examined, there is no holistic view of the structure of ecological niches of these arachnids in the literature. So far, some specific aspects of their biology which determine peculiar role of each species in nature have not been sufficiently studied. Ecological difference among these species discovered by previous studies does not allow us to fully determine the conditions for their cohabitation and to establish the presence or absence of any significant competition.

Collection of data and visual observations were carried out from May to September in 2012, 2013 and 2016.

The main part of the material was collected in the summer months in biotopes of three types: semi-desert loamy plain, stony slopes of the plateau, hilly valley with ridged clusters of residual rock. The composition and quantity of prey was estimated from the remains found in permanent shelters of the respective predators, as well as during direct observations of predators with a prey in chelicera.

The remains of consumed organisms from the depth of predator's burrows were extracted manually or by an aspirator (exhauster). Arachnids were weighed on electronic scales with precision to within 0.01 g before and after night activity. For this purpose, they were extracted from the shelters, placed in the plastic containers, weighed and then returned back. The next day they were caught again and re-weighed. In total, about 380 weightings of 126 individuals of arachnids were produced. Data on the mass of 90 specimens of arachnids (35 scorpions, 25 solifuges and 30 tarantulas) were the most representative. We examined 365 permanent shelters of arachnids (235 scorpions, 86 solifuges, 44 tarantulas). 1754 chitin residues and fragments of prey were found suitable for identification. They were determined mainly up to detachment and family, less often up to the genus.

In addition, in the same areas invertebrate fauna composition was investigated by combining three traditional methods such as: 1) application of the biocenometer; 2) installation of soil traps; 3) visual accounting.

The variety of diet (niche breadth) was calculated for each species using the reciprocal of the Simpson's polydominant index. Comparison of food composition of arachnids was carried out with the Czekanowski-Sørensen similarity index as less dependent on the sample size. The evaluation of electivity was carried out by calculating by Ivlev's electivity index.

It has been established that arthropods of four classes (Crustacea, Arachnida, Chilopoda, Insecta) make up the basis of the ration of the arachnids. The taxonomic composition of prey in food spectrum was mainly determined by which invertebrates are having a similar rhythm of seasonal activity. *Mesobuthus eupeus* had a relatively wider range of prey, but its biomass was significantly lower than for *G. araneoides* and *L. praegransis*. The feeding spectrum in the pairs *M. eupeus* – *G. araneoides* and *M. eupeus* – *L. praegransis*, respectively, overlapped to a lesser extent. Most overlap was observed in the pair *G. araneoides* – *L. praegransis*.

The breadth of the trophic niche of arachnids, established according to the Simpson's polydominancy index, had the highest values of this parameter for the tarantula on stony areas and for the solifuge on rocky sites. Dependence of niche breadth from the landscape features are well expressed only for the solifuge (for all three biotopes).

The diet of arachnids in areas with different landscape conditions was determined by the forage conditions of the biotope, as well as the morphological and behavioral characteristics of potential prey. Differences in the prey composition of the studied species, partial overlapping of their trophic spectra are not only caused by the state of the habitat, but also by the food selectivity of the respective arachnids.

Введение

Важнейшими компонентами экологической ниши считаются трофическая, пространственная и временная составляющие [Одум, 1986]. Перекрытие экологических ниш в природных сообществах происходит при использовании видами одних и тех же ресурсов или параметров среды. Выявление механизмов экологической сегрегации видов в условиях совместного обитания позволяет установить факторы и условия, обеспечивающие их совместное существование на одной территории, определить степень экологической дифференциации, охарактеризовать структуру их экологических ниш. Наиболее значимыми трофическими факторами, по которым происходит разделение ресурсов и расхождение по нишам, является состав пищи, разнообразие объектов питания в местообитаниях, стратегия и тактика пищедобывательного поведения исследуемых видов [Schoener, 1974; Пианка, 1981; Одум, 1986]. При этом кормодобывающее (охотничье) поведение можно рассматривать в качестве основного признака, в котором отражаются другие трофические факторы – состав пищи и кормовая структура биотопа [Schoener, 1989], которая, в свою очередь, может определять неоднородность распределения в нем видов. Исследование вышеуказанных трофических факторов позволит выявить специфические черты, дающие возможность синтопичным видам занимать характерные экологические ниши, избегать или смягчать конкуренцию друг с другом и сосуществовать с видами других таксономических групп.

К настоящему времени представления о структуре экологической ниши у беспозвоночных разработаны преимущественно для насекомых. Механизмам дифференциации экологических ниш паукообразных уделено меньше внимания. Причем в большинстве случаев исследования такого рода проводились с представителями отдельных таксономических групп паукообразных [Shook, 1978; Polis, 1990; Punzo, 1998]. Сравнительное рассмотрение паукообразных разных таксономических групп в литературе встречается реже [Сергеева, 1994; Punzo, 2007]. Между тем многие из представителей этого класса, например скорпионы, сольпуги и пауки, могут служить перспективными модельными объектами для проведения подобных исследований в силу своей высокой значимости как хищников в природных сообществах и широкого спектра способов добывания пищи. Сложность задачи состоит в том, что выполнение ее возможно только в естественных или максимально приближенных к ним условиях, так как в эксперименте невозможно учесть и смоделировать влияние всех факторов и ситуаций, с которыми сталкиваются живые объекты в природе. Но тем ценнее могут оказаться полученные результаты.

В качестве модельных объектов для изучения механизмов экологической сегрегации нами были выбраны представители трех отрядов Arachnida – Scorpiones, Solifugae, Aranei: пестрого скорпиона *Mesobuthus eupeus* (C.L. Koch, 1839), обыкновенной сольпуги *Galeodes araneoides* (Pallas, 1772) и тарантула

Lycosa praegrandis (C.L. Koch, 1836). Все эти виды принадлежат примерно к одной размерной категории, совместно обитают на большей части аридных территорий Азербайджана [Бялыницкий-Бируля, 1917, 1938; Fet, 1988; Гаджиев, 1996; Mikhailov, 1997; Алиева, 2010а, б], герпетобионты, имеют преимущественно ночную активность и питаются беспозвоночными разных групп. Несмотря на то, что двум из этих видов (*M. eupeus*, *G. araneoides*) посвящено значительное количество публикаций, в которых рассмотрены различные аспекты их биологии и экологии, целостное представление о структуре экологических ниш этих паукообразных в литературе отсутствует [Тертышников, 1949; Юсубов, 1984; Дунин, 1989; Гаджиев, 1996]. Данные предыдущих исследований не позволяют в полной мере определить условия их совместного обитания, установить наличие или отсутствие сколько-нибудь значительной конкуренции. Вопросы, связанные с их питанием, в той или иной степени рассматривались рядом авторов [Юсубов, 1978; Алиев, Гаджиев, 1983; Алиев, 1984; Гусейнов и др., 2004]. В указанных публикациях внимание исследователей не акцентировано на установлении различий в их экологии при совместном обитании в идентичных условиях. Представленные в настоящей статье материалы – первая попытка сравнительного изучения спектров питания и степени их перекрывания у паукообразных *M. eupeus*, *G. araneoides* и *L. praegrandis* в условиях семиаридных биоценозов восточной части Азербайджана.

Материал и методы

Полевые исследования проводились с мая по сентябрь в 2012–2013, 2016 годах в междуречье Пирсагат – Джейранкечмез (Гобустан, Восточный Азербайджан), сравнительно мало посещаемого и слабо антропогенно трансформированного участка площадью около 30 га. Для данной территории, на которой сочетаются пустынный, полупустынный и степной ландшафты, характерен специфический холмистый рельеф с оврагами, балками, грядово-агрегированными скоплениями скальных останцев, со скудным растительным покровом, состоящим главным образом из весенних эфемеров, полыней, солянок и мелких кустарников [Будагов, Микаилов, 1985].

Сбор материала и наблюдения проводились в биотопах трех типов: полупустынная суглинисто-сероземная равнина с редкими камнями и многочисленными норами грызунов, пологие каменистые склоны плато, всхолмленная долина с грядовыми скоплениями останцевых скальных пород. В процессе работы сборы и фиксация самих паукообразных для дальнейшего хранения в качестве коллекционного материала не производились по двум причинам: 1) работа носила сугубо экологический характер, и изъятие из биотопа даже малой части исследуемых объектов могло отрицательно сказаться на результатах; 2) фауна беспозвоночных этой территории была относительно неплохо изучена, и обитание на ней исследуемых видов неоднократно подтверждено устными сообщениями коллег-арахнологов и коллекционными сборами [Алиева, 2010б]. В рассматриваемом регионе, предположительно, может обитать несколько видов тарантулов, но на исследуемых участках нами отмечен только *L. praegrandis*. Видовая принадлежность тарантулов установлена по 2 выловленным в начале исследований экземплярам и подтверждена Э.Ф. Гусейновым (Институт зоологии НАН Азербайджана, Баку).

В процессе выполнения работы не всегда удавалось установить пол и возраст паукообразных, поэтому сравнительные данные по половозрастному принципу в статье не отражены. В таблице 1 приведены количественные и некоторые метрические данные исследованного материала.

Сезонные различия в питании не устанавливались, так как большая часть материала (80%) была собрана в летние месяцы.

Состав и количество съеденных объектов определяли по их остаткам, найденным в постоянных укрытиях в светлое время суток, а также во время ночных визуальных наблюдений при обнаружении жертв на хелицерах хищников. Постоянными считались те укрытия, в которых исследуемые паукообразные при ежедневном осмотре отмечались не менее 5 раз. Крупные остатки жертв извлекали из глубины нор (7–15 см) вручную механическим эндоскопическим корнцангом (280 мм), мелкие – эксгаустером.

Паукообразных взвешивали на портативных электронных весах с точностью до 0.01 г до и после

Таблица 1. Количество и некоторые метрические данные исследованного материала.
Table 1. Number and some metric data of the studied material.

Вид Species	n	Длина (мм) Length (mm)									
		Общая Total		Карапакс Carapace		Головогрудь Cephalothorax		Метасома Metasoma		Хелицеры Chelicera	
		min – max	средняя average	min – max	средняя average	min – max	средняя average	min – max	средняя average	min – max	средняя average
<i>Mesobuthus eupeus</i>	165	39.3–51.8	45.1	–	–	–	–	22.3–28.3	25.5	–	–
<i>Galeodes araneoides</i>	71	36.2–52.6	44.5	–	–	14.2–21.3	17.9	–	–	6.4–10.2	7.3
<i>Lycosa praegrandis</i>	55	13.8–34	23.4	6.6–14.2	9.3	5–14	9.8	–	–	–	–

ночной активности. С этой целью их извлекали из укрытий, помещали в пластиковые контейнеры, взвешивали и затем возвращали обратно. Укрытие помечали, на следующий день объект отлавливали и повторно взвешивали. Всего таким образом было произведено около 380 взвешиваний 126 особей паукообразных. Результативными сочли данные по массе 90 экз. паукообразных (35 скорпионов, 25 сольпуг и 30 тарантулов). Обследовано 365 постоянных укрытий паукообразных (235 – скорпионов, 86 – сольпуг, 44 – тарантулов). Обнаружены хитиновые остатки и фрагменты 1754 жертв, пригодных для идентификации до отряда и семейства.

На территории исследований скорпионы использовали в качестве укрытий в основном камни, реже норы ящериц и грызунов. Сольпуги встречались в небольших углублениях под камнями, в неглубоких норках на поверхности почвы (видимо, выкопанных самими животными), у оснований скал и на склонах оврагов. Тарантулы отмечались в норках глубиной 3–5 см под камнями и в почти вертикальных норках глубиной 7–15 см на открытых участках поверхности почвы. Различная глубина нор пауков, предположительно, связана с неодинаковой плотностью субстрата в данной местности.

Дополнительно на одинаковых по площади участках устанавливали состав фауны беспозвоночных, учет которых проводился с помощью трех методов [Фасулати, 1971; Гиляров, 1975]:

1) применение биоценометра: исследуемый участок поверхности почвы накрывался деревянной рамкой площадью 1 м² со съёмным мешком из легкой плотной ткани, стянутым в верхней части веревкой. Затем через горловину мешка проводился сбор всех обнаруженных беспозвоночных;

2) установка почвенных ловушек: на участках площадью 25 м² через каждые 50 м устанавливали почвенные ловушки (пластиковые стаканы объемом 500 мл и диаметром 80 мм) по 5 на каждый (по углам и в центре квадрата) с экспозицией 2 суток. В ловушки заливали 2% -й раствор формальдегида;

3) визуальный учет на пеших маршрутах: метод использовали для учета отдельных групп беспозвоночных (прямокрылых, равнокрылых). Протяженность маршрута 500 м, ширина маршрутной ленты 2 м.

Учет вышеуказанными методами проводился в мае, июле и сентябре при благоприятной погоде. При обработке данных выясняли общее количество собранных беспозвоночных, количество особей отдельных групп, определяли их процентное соотношение в каждом биотопе. За 100% принимали общее количество встреченных экземпляров в каждом из трех биотопов.

Разнообразие диеты (ширина ниши) было рассчитано для каждого вида с использованием обратной величины индекса полидоминантности Симпсона [Pianka, 1973; Begon et al., 1986]:

$$S = \frac{1}{\sum p_j^2},$$

где S – ширина трофической ниши, p_j – доля пищевого компонента.

Сравнение состава пищи паукообразных проводили по индексу сходства Чекановского – Сёренсена, менее зависимого от объема выборки [Песенко, 1982]:

$$I_{GS} = \frac{2a}{2a+b+c},$$

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).

Оценка избирательности проводилась путем вычислением индекса элективности [Ивлев, 1955]:

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

где r – процентное значение объекта в составе пищи, p – процент объекта в природном сообществе.

Диапазон изменений индекса находится в пределах от -1 до $+1$. Нулевое значение индекса указывает на отсутствие избирательности.

Все первичные цифровые данные статистически обработаны при помощи Microsoft Office Excel.

Результаты и обсуждение

В составе пищи исследуемых паукообразных отмечены беспозвоночные шести классов: Oligochaeta, Gastropoda, Crustacea, Arachnida, Myriapoda, Insecta. Ведущую роль в питании играли членистоногие, принадлежавшие к последним четырем классам.

Соотношение жертв разных таксономических групп. Во всех биотопах основную роль в питании исследуемых видов играли насекомые. В среднем доля этого класса среди других членистоногих составляла не менее 70%. Среди отрядов этого класса наиболее охотно потреблялись Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Orthoptera, Diptera, Hemiptera. К второстепенным кормовым объектам относились представители отрядов Neuroptera, Dermaptera, Homoptera, Blattodea, Mantodea, к редко отмечающимся – Odonata.

Из отряда Coleoptera наиболее часто в питании паукообразных отмечались представители семейств Carabidae, Tenebrionidae, Scarabaeidae, Curculionidae. Отряд Orthoptera был представлен в питании исследуемых видов семействами Acrididae, Tettigonidae, Gryllidae, Gryllotalpidae. Из отряда Lepidoptera отмечались представители семейств Psychidae, Sphingidae, Noctuidae, Arctiidae.

Единочно отмечено питание мелкими позвоночными (Reptilia) у *M. eupeus* (*Eirenis collaris* (Ménétriés, 1832); *Eremias velox* (Pallas, 1771)) и у *G. araneoides* (*Cyrtopodion caspius* (Eichwald, 1831), *Ophisops elegans* Ménétriés, 1832).

Трофические спектры исследуемых видов. Спектр питания скорпиона был наиболее широк и включал представителей 20 отрядов, из которых преобладали Isopoda, Aranei, Coleoptera, Lepidoptera,

Таблица 2. Спектры питания *Mesobuthus eupeus*, *Galeodes araneoides*, *Lycosa praegrandis* в различных биотопах Гобустана.
Table 2. Trophic spectra of *Mesobuthus eupeus*, *Galeodes araneoides*, *Lycosa praegrandis* in various biotopes of Gobustan.

Объекты питания Food objects	Состав пищи, % Prey composition, %								
	<i>M. eupeus</i>			<i>G. araneoides</i>			<i>L. praegrandis</i>		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
MOLLUSCA: Gastropoda									
Pulmonata	2.9	1.9	1.43	–	–	–	–	–	–
ANNELIDA: Oligochaeta									
Lumbricidae	0.3	0.13	–	–	–	–	–	–	–
ARTHROPODA									
Crustacea									
Isopoda	18.3	20.1	15.7	1.6	0.69	8.69	1.38	1.7	1,8
Myriapoda									
Chilopoda	0.7	1.13	0.55	–	0.95	–	–	0.78	–
Arachnida									
Aranei	7.3	8.9	10.6	14.8	3.05	11.6	12.2	10.7	10,2
Opiliones	1.02	1.4	2.15	0.83	0.76	0.97	–	2.3	1,18
Solifugae	0.34	0.16	–	–	–	–	–	–	–
Scorpiones	0.17	0.08	–	–	–	–	–	–	–
Insecta									
Coleoptera	26.4	25.7	32.2	10.3	3.94	19.8	8.5	9.68	11,5
Lepidoptera	7.8	8.8	11.2	4.46	1.01	13.9	15.2	17.8	24,3
Orthoptera	5.2	3.9	2.71	8.1	2.41	18.6	6.68	5.9	16,3
Hemiptera	6.5	5.2	2.87	21.2	28.3	6.85	17.5	8.75	11,8
Diptera	6.1	5.3	4.3	11.7	6.93	1.83	9.67	17.03	8,38
Neuroptera	0.34	0.97	0.31	–	–	0.12	–	1.56	1,07
Dermaptera	0.51	0.73	0.39	1.11	2.03	5.87	–	5.0	5,1
Homoptera	0.34	0.56	0.31	–	–	–	4.1	3.1	0,75
Hymenoptera	13.7	12.3	13.3	25.6	49.6	11.6	21.1	14.8	6,02
Blattodea	0.94	1.13	0.79	–	0.12	–	–	0.31	–
Odonata	0.08	–	–	–	–	–	–	–	0,1
Mantodea	0.68	0.97	0.63	–	–	–	3.45	0.31	1,29
Reptilia									
Lacertilia	0.08	0.08	–	–	0.06	–	–	–	–
Ophidia	–	0.07	–	–	0.06	–	–	–	–

Примечание. I – суглинистая равнина; II – каменистые склоны плато; III – холмистая долина со скальными скоплениями.

Note. I – loamy plain; II – stony slopes of the plateau; III – hilly valley with rocky clusters.

Hymenoptera (табл. 2). В спектре питания сольпуги отмечены представители 13 отрядов с преобладанием Aranei, Hemiptera, Orthoptera, Hymenoptera, Coleoptera. Спектр питания тарантула представлен наименьшим количеством отрядов (12), из которых наиболее многочисленными были представители Aranei, Lepidoptera, Hemiptera, Diptera.

Спектр питания скорпиона шире не только по наличию в его рационе моллюсков, червей и др., но и насекомых на стадиях личинки, куколки, имаго. В питании сольпуги и тарантула преобладают имаго насекомых.

По объему съеденной пищи лидировала сольпуга, в среднем потребляя за сутки 49.6% от собственной массы. Есть данные, что в лабораторных условиях сольпуги способны съесть количество пищи, в 1.5–2 раза превышающее их собственную массу [Алиев, 1984]. Скорпионы за сутки потребляют в пищу в среднем 11.5%, тарантулы – 24.5% от собственной массы (табл. 3).

Отмечено явное предпочтение паукообразными жертв определенных таксонов. Так, к примеру, доля остатков сенокосцев, жесткокрылых, чешуекрылых (гусениц), перепончатокрылых и мокриц по

Таблица 3. Масса тела паукообразных до и после ночной активности.
Table 3. Body mass of arachnids before and after night activity.

Вид Species	n	Масса тела, г Body mass, g					
		До охоты Before hunting			После охоты After hunting		
		Min	Max	Среднее значение с ошибкой / Average with error	Min	Max	Среднее значение с ошибкой / Average with error
<i>Mesobuthus eupeus</i>	35	0.95	2.7	1.99 ± 0.17	1.03	3.16	2.21 ± 0.21
<i>Galeodes araneoides</i>	25	2.3	3.6	2.92 ± 0.41	3.5	5.4	4.37 ± 0.64
<i>Lycosa praegrandidis</i>	30	1.2	2.4	1.59 ± 0.46	1.6	2.85	1.98 ± 0.55

отношению к другим группам в укрытиях скорпионов превышала долю этих беспозвоночных по отношению к другим группам в биотопе. В укрытиях сольпуг и тарантулов с большей частотой отмечались остатки прямокрылых, пауков, жесткокрылых, двукрылых и перепончатокрылых. По коэффициенту элективности определена положительная избирательность к указанным группам жертв (табл. 4). Выбор жертвы у скорпиона, видимо, происходит с учетом ее морфологических и поведенческих особенностей (небольшие и средние размеры, сопоставимые с размером хищника; продолговатая, удобная для захвата и удержания, форма тела; умеренная подвижность, наземные способы перемещения).

В период пищевой активности паукообразные использовали три базовые стратегии: 1) активный поиск добычи; 2) ожидание добычи в засаде на поверхности почвы; 3) ожидание добычи в засаде внутри укрытия. Скорпиона отличало применение альтернативных способов – выкапывание жертв (черви, личинки), питание малоподвижными и неподвижными живыми объектами (моллюски, куколки насекомых), некрофагия. Сольпуги добывали преимущественно подвижных жертв, в том числе активно летающих и прыгающих. Для тарантула характерным являлось нападение из засады или медленное подкрадывание

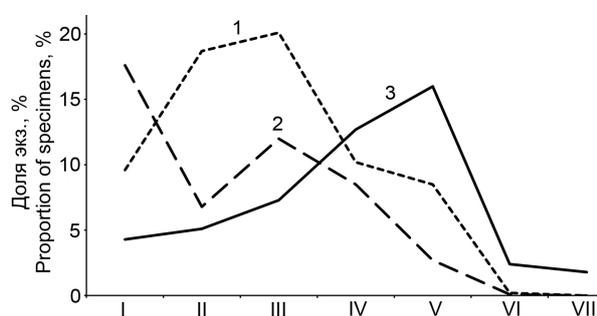


Рис. 1. Предпочтительное отношение паукообразных (1 – *Galeodes araneoides*, 2 – *Lycosa praegrandidis*, 3 – *Mesobuthus eupeus*) к объектам питания по способу передвижения жертвы: I – летающие; II – прыгающие; III – бегающие; IV – ходящие; V – ползающие; VI – малоподвижные; VII – неподвижные.

Fig. 1. Preferred attitude of arachnids (1 – *Galeodes araneoides*, 2 – *Lycosa praegrandidis*, 3 – *Mesobuthus eupeus*) to food objects by the method of movement of prey: I – flying; II – jumping; III – running; IV – walking; V – crawling; VI – sluggish; VII – motionless.

к жертве с внезапным броском, активный поиск на поверхности был менее результативен.

В биотопах всех трех типов скорпионы питались Hymenoptera, составляющими 12.3–13.7% от всех объектов питания. Помимо перепончатокрылых в значительном количестве они потребляли имаго и личинок Coleoptera (25.7–32.2%), Lepidoptera (7.8–11.2%), Isopoda (15.7–20.1%) и некрупных представителей Aranei (7.3–10.6%). Остальные группы беспозвоночных в их пище встречались реже (Gastropoda, Blattoptera, Homoptera) или были представлены единичными экземплярами (Odonata, Reptilia).

В отличие от скорпионов, пища сольпуг состояла из трех хорошо выраженных доминирующих компонентов – Hymenoptera (до 49.6%), Hemiptera (до 28.3%), Orthoptera (до 18.6%). Остальную часть объектов питания у них представляло несколько таксономических групп, соотношение которых варьировалось в зависимости от типа биотопа. Так, в равнинной части этот вид потреблял еще и пауков, жесткокрылых, двукрылых. На каменистых участках в составе пищи преобладали жесткокрылые и двукрылые. На скалах к компонентам «равнинного» рациона добавлялись чешуекрылые и мокрицы. Некоторые отличия в спектрах питания в разных биотопах были выявлены и у тарантула. Общим для этого вида во всех местообитаниях было наличие в рационе значительного количества пауков, чешуекрылых, клопов, двукрылых и перепончатокрылых. В составе пищи тарантула доминировали перепончатокрылые (до 21.1%), двукрылые (до 17%) и чешуекрылые (до 24.3%).

Спектр питания у тарантула, так же как и у сольпуги, варьировал в зависимости от биотопа. Основная доля объектов питания (50.8%) в равнинной части приходилась на пауков, клопов и перепончатокрылых, тогда как на каменистых склонах преобладали жесткокрылые, чешуекрылые (гусеницы) и двукрылые (44.4%). На скальном участке в пище тарантула доминировали жесткокрылые, чешуекрылые (имаго) и прямокрылые (52.1%).

Распределение жизненных форм жертв в трофических спектрах. Основную часть рациона скорпионов во всех биотопах составляли бегающие и ползающие формы. Жертвы с другим типом подвижности были представлены в меньшей степени (рис. 1).

Таблица 4. Сравнение встречаемости пищевых объектов в природе и в питании паукообразных и индекс элективности (I_E) для каждой группы жертв.Table 4. Comparison of proportion of food component in nature and in trophic spectra of arachnids, and the index of electivity (I_E) for each group of preys.

Объекты питания Food objects	Доля кормовых объектов, % Proportion of food objects, %						
	В природе In nature	В составе пищи In the composition of food					
		<i>Mesobuthus eupeus</i>	I_E	<i>Galeodes araneoides</i>	I_E	<i>Lycosa praegrandis</i>	I_E
MOLLUSCA / Gastropoda							
Pulmonata	7.8	2.07	-0.58	-	-	-	-
ANNELIDA / Oligochaeta							
Lumbricidae	1.1	0.2	-0.69	-	-	-	-
ARTHROPODA							
Crustacea							
Isopoda	9.05	15.7	0.26	8.69	-0.02	1.8	-0.66
Myriapoda							
Chilopoda	1.25	0.7	-0.28	0.95	-0.13	0.78	-0.23
Arachnida							
Aranei	7.8	7.3	-0.03	11.6	0.19	10.7	0.15
Opiliones	0.85	1.02	0.09	0.76	-0.05	1.18	0.16
Solifugae	0.48	0.16	-0.5	-	-	-	-
Scorpiones	0.97	0.17	-0.7	-	-	-	-
Insecta							
Coleoptera	18.6	25.7	0.33	19.8	0.03	11.5	-0.23
Lepidoptera	7.64	8.8	0.07	13.9	0.29	24.3	0.52
Orthoptera	10.1	5.2	-0.32	18.6	0.29	5.9	-0.26
Hemiptera	7.7	6.5	-0.08	6.8	-0.06	11.8	0.21
Diptera	8.1	5.3	-0.2	9.6	0.08	17.03	0.35
Neuroptera	2.81	0.97	-0.48	0.12	-0.91	1.56	-0.28
Dermaptera	1.46	0.73	-0.33	1.1	-0.14	5.1	0.55
Homoptera	0.85	0.31	-0.46	-	-	0.75	-0.06
Hymenoptera	9.17	12.3	0.14	11.6	0.11	14.8	0.23
Blattodea	1.34	0.79	-0.25	0.12	-0.83	0.31	-0.62
Odonata	0.85	0.08	-0.82	0.1	-0.78	0.1	-0.78
Mantodea	0.55	0.09	-0.71	-	-	0.31	-0.27
Reptilia							
Lacertilia	0.85	0.08	-0.82	0.08	-0.82	-	-
Ophidia	0.18	0.07	-0.44	-	-	-	-

В составе пищи сольпуг общим для всех биотопов являлось преобладание бегающих и прыгающих форм среди прочих объектов питания. Однако в равнинной части и на каменистых склонах не менее значимое место занимали также летающие формы, в частности чешуекрылые, перепончатокрылые и двукрылые. В скальной части территории бегающие, прыгающие и летающие формы были представлены схожим соотношением.

В составе пищи тарантулов на каменистых склонах плато бегающие и прыгающие формы членистоногих

занимали первую позицию. В других сравниваемых местообитаниях основная доля приходилась на ходящие, бегающие и летающие формы. При этом вторую позицию на равнинном участке и на каменистых склонах занимали ходящие, а на скалистом участке – летающие формы.

Некоторые отличия выявлены и в пространственном распределении пищевых объектов разных жизненных форм по микробиотопам. Так, на равнинном участке рацион сольпуги в основном состоял из обитателей нор и поверхности почвы, на

Таблица 5. Перекрытие спектров питания паукообразных (индекс сходства Чекановского – Сёренсена) в разных биотопах (%).
Table 5. Overlapping of trophic spectra of arachnids (Czekanowski-Sørensen index) in different biotopes (%).

Сравниваемая пара видов Comparable pair of species	Суглинистая равнина Loamy plain	Каменные склоны Stony slopes	Скопления скальных останцев / Rocky clusters
<i>M. eupeus</i> – <i>G. araneoides</i>	60.6	72.7	75.8
<i>M. eupeus</i> – <i>L. praegrandsis</i>	57.1	76.9	71.7
<i>G. araneoides</i> – <i>L. praegrandsis</i>	84.2	88.8	92.3

каменистом участке из герпетобионтов и атмобионтов. На скальном участке в пище этого вида преобладали в основном петробиионты и представители летающих форм.

Сравнительный анализ спектров питания. Особый интерес представляют результаты сравнения спектров питания паукообразных (табл. 5). Спектры питания в парах *M. eupeus* – *G. araneoides* и *M. eupeus* – *L. praegrandsis* во всех биотопах перекрывались не так значительно, как в паре *G. araneoides* – *L. praegrandsis*. Перекрытие трофических спектров в паре *M. eupeus* – *L. praegrandsis* в среднем было меньше такового в паре *G. araneoides* – *L. praegrandsis* (68.56 и 88.43% соответственно). Индекс Чекановского – Сёренсена в паре *M. eupeus* – *G. araneoides* показал более высокую положительную тенденцию (в среднем 69.7) по сравнению с парой *M. eupeus* – *L. praegrandsis* (68.5), а в паре *G. araneoides* – *L. praegrandsis* он составил 88,4. Наименьшие значения индекса Чекановского – Сёренсена имел при сравнении всех трех пар видов на равнинном участке.

Наибольшим перекрытием трофических спектров характеризовались *G. araneoides* и *L. praegrandsis* (92.3%) на скальном участке. Невысокое разнообразие кормовых групп беспозвоночных на равнинной части территории, возможно, является главной причиной низкой степени перекрытия их в парах потребителей. Приведенные выше расчеты перекрытия производились на уровне отрядов. На уровне же семейств спектры их питания различались

значительнее: у сольпуг в рационе чаще присутствовали крупные представители семейств жесткокрылых (Tenebrionidae, Carabidae) и прямокрылых (Acrididae, Gryllotalpidae), у скорпионов – перепончатокрылых (Sphecidae, Formicidae), чешуекрылых (Noctuidae, Psychidae, Sphingidae), полужесткокрылых (Nepidae, Reduviidae).

Анализ ширины трофической ниши паукообразных по индексу полидоминантности Симпсона (рис. 2) показал наиболее высокие значения данного параметра у тарантула на каменистых участках (8.39) и у сольпуги на скальных участках (7.34). Различия ширины трофической ниши паукообразных во всех трех биотопах хорошо были выражены только у сольпуг, скорпионы и тарантулы имели различия только в одном биотопе.

Основные причины отмеченных различий, вероятно, связаны как с особенностями использования кормовой базы каждым из видов, так и с индивидуальными различиями в их рационах.

Охотничьи стратегии исследуемых видов. Ночной период пищевой активности рассматриваемых видов паукообразных отличался по продолжительности и характеру протекания (рис. 3). По данным на июнь – июль, их ночная активность вне укрытий начиналась после 18:00 часов и завершалась к 5–6 часам утра. Максимальные, пиковые ее значения отмечались у каждого вида в определенные временные интервалы: пики активности у скорпионов 3–4 раза (в 20:00, 23:00, 3:00, 4:00), у сольпуг с 23:00 до 2:00 часов, у тарантулов с 21:00 до 22:00 часов.

На постоянных маршрутах первыми на поверхности (преимущественно возле укрытий) в 18–19 часов отмечались скорпионы. В промежутке с 23:00 до полуночи начинали встречаться сольпуги. Период их активности независимо от результатов охоты завершался к 3:00 часам. В лунные ночи появление этих паукообразных на поверхности смещалось на более ранние часы (22:00–23:00). Тарантулы из дневных укрытий выходили ближе к заходу солнца и в сумерках (20:00–21:00) и отмечались на поверхности примерно до 23:00 часов. Таким образом, к периоду массового появления на поверхности сольпуг активность скорпионов была снижена, а тарантулы практически не встречались.

Как известно, существует несколько измерений ресурсов в порядке убывания их роли в сегрегации ниш: макробиотоп, микробиотоп, тип кормовых объектов, суточная активность [Schoener, 1974].

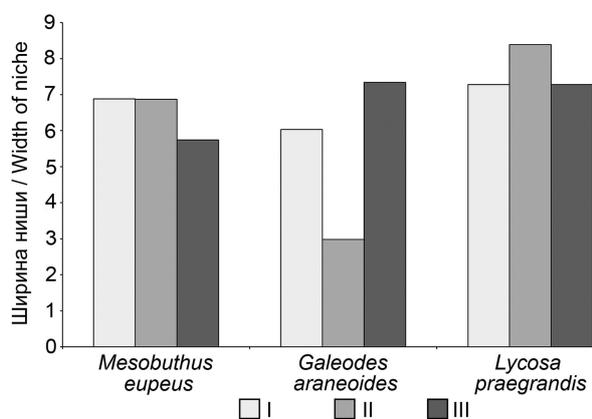


Рис. 2. Ширина трофической ниши паукообразных в биотопах трех типов: I – полупустынная равнина; II – каменистые склоны плато; III – долина со скоплениями скальных останцев.

Fig. 2. The width of the trophic niche of arachnids in biotopes of three types: I – semidesert plain; II – stony slopes of the plateau; III – valley with clusters of rocks.

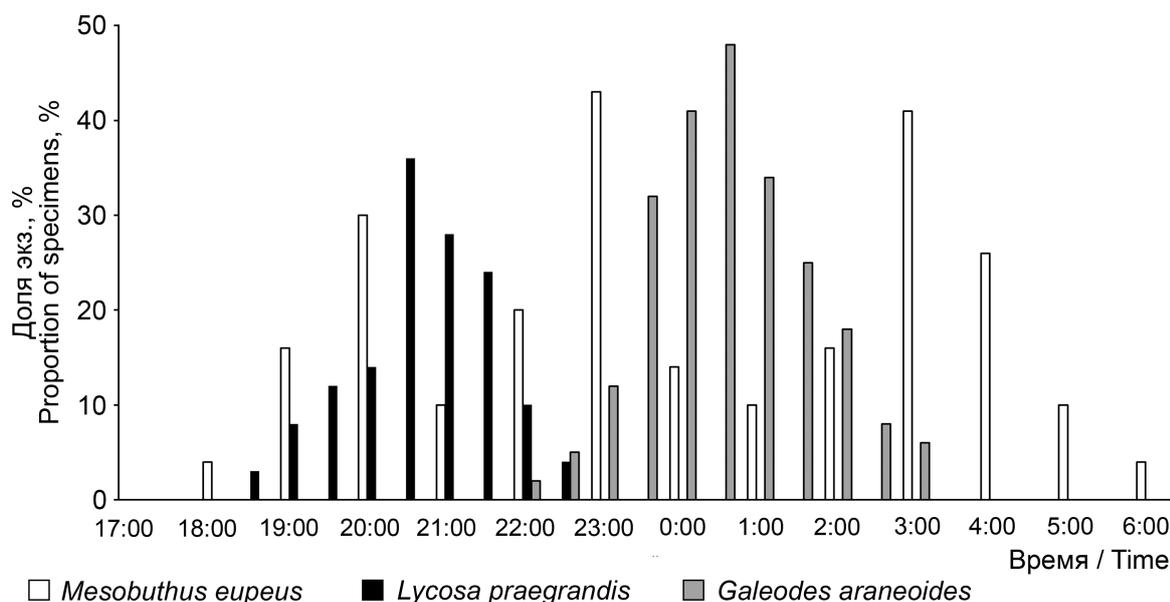


Рис. 3. Ритм ночной активности паукообразных *Mesobuthus eupeus*, *Galeodes araneoides*, *Lycosa praegrandidis*.
Fig. 3. The rhythm of the night activity of arachnids *Mesobuthus eupeus*, *Galeodes araneoides*, *Lycosa praegrandidis*.

Частичное перекрытие экологических ниш паукообразных возможно в случаях их совместного обитания в микробиотопах, что должно приводить к межвидовой конкуренции за ресурсы среды. Однако этого не происходило вследствие разного выбора подходящих укрытий и кормовых объектов в биотопе, некоторой пищевой специализации при выборе жертв определенного размера и способа передвижения, неодинаковой продолжительности и пиков ночной активности, особенностей стратегий пищедобывательного поведения каждого из сравниваемых видов рассматриваемого таксоцена.

Заключение

Установлено, что таксономический состав жертв в пищевых спектрах паукообразных в основном формируется за счет беспозвоночных, имеющих сходную с ними ритмику сезонной активности. Спектр питания у *M. eupeus* сравнительно более широкий, но по биомассе съеденных жертв он существенно уступал *G. araneoides* и *L. praegrandidis*. Состав рациона паукообразных в разных биотопах определяется численным и видовым составом фауны беспозвоночных, морфологическими и поведенческими особенностями потенциальных жертв. К различиям в трофических спектрах исследованных видов и их частичному перекрытию приводит не только состояние кормовых ресурсов местообитаний, но и пищевая избирательность паукообразных. Смещение периодов пищевой активности, элективность по отношению к объектам питания и некоторые отличительные особенности в стратегии добычи пищи, видимо, обеспечивают паукообразным устойчивую позицию в рассматриваемом таксоцене, снижая конкуренцию между ними.

Благодарности

Автор выражает свою искреннюю признательность заведующему отделом наземных беспозвоночных Института зоологии НАН Азербайджана д.б.н. Х.А. Алиеву и старшему научному сотруднику к.б.н. Э.Ф. Гусейнову, а также рецензентам за ценные советы и замечания, сделанные в процессе работы над рукописью.

Литература

- Алиев Ш.И. 1984. Сольпуги (Arachnida, Solifugae) Азербайджана. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев: 24 с.
- Алиев Ш.И., Гаджиев А.Т. 1983. Питание сольпуг в Азербайджане. В кн.: Материалы симпозиума «Полезные насекомые и охрана их в Азербайджане» (Баку, 16 декабря 1982 г.). Баку: ЭЛМ: 31–32.
- Алиева Т.В. 2010а. История и перспективы изучения фауны пауков (Arachnida: Araneae) Гобустана. В кн.: АМЕА aspirantların elmi konfransının materialları. Bakı: 219–224.
- Алиева Т.В. 2010б. К изучению фауны пауков (Arachnida: Aranei) Гобустанского заповедника Азербайджана. Кавказский энтомологический бюллетень. 6(2): 133–142.
- Будагов Б.А., Микаилов А.А. 1985. Развитие и формирование ландшафтов Юго-Восточного Кавказа в связи с новейшей тектоникой. Баку: ЭЛМ: 176 с.
- Бялыницкий-Бируля А.А. 1917. Фауна России и сопредельных стран, преимущественно по коллекциям Зоологического музея Российской академии наук. Паукообразные (Arachnoidea). Том 1. Скорпионы. Выпуск 1. Петроград: типография А. Бенке. 227 с.
- Бялыницкий-Бируля А.А. 1938. Фауна СССР. Паукообразные. Т. 1, вып. 3. Фаланги (Solifuga). М. – Л.: Изд-во АН СССР. 178 с.
- Гаджиев А.Т. 1996. Класс паукообразные или арахниды – Arachnida. Отряд пауки – Aranei. В кн.: Животный мир Азербайджана. Т. 2. Тип членистоногие. Баку: ЭЛМ: 50–60.
- Гиляров М.С. 1975. Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука. 280 с.
- Гусейнов Э.Ф., Алиев Х.А., Гопчиева Ш.А., Мусаева Н.Н. 2004. Сравнение пищи пауков (Araneae) и скорпионов (Scorpiones). В кн.: Экология. Философия. Культура. Вып. 38. Баку: 25–26.
- Дунин П.М. 1989. Фауна и высотное распределение пауков (Arachnida, Aranei) азербайджанской части южного макросклона Большого

- Кавказа. В кн.: Фауна и экология пауков и скорпионов: арахнологический сборник. М.: Наука: 31–39.
- Ивлев В.С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат: 252 с.
- Одум Ю. 1986. Экология. Т. 2. М.: Мир: 376 с.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 288 с.
- Пианка Э.Р. 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Сергеева Т.К. 1994. Трофические отношения, структура и механизмы устойчивости сообществ хищных беспозвоночных. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ: 61 с.
- Тертышников Н.Н. 1949. Скорпионы Азербайджана. В кн.: Труды Естественно-исторического музея имени Г. Зардаби. Т. 3. Баку: Эам: 105–120.
- Фасулати К.К. 1971. Полевое изучение наземных беспозвоночных. М.: Высшая школа. 424 с.
- Юсубов Э.Б. 1978. Питание скорпионов в условиях Азербайджана. Вестник сельскохозяйственной науки. 2: 60–63.
- Юсубов Э.Б. 1984. Скорпионы (Arachnida, Scorpiones) Азербайджана. Дис. ... канд. биол. наук. Баку: 238 с.
- Begon M., Harper J., Townsend C. 1986. Ecology – individuals, populations and communities. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Palo Alto, Melbourne: Blackwell Scientific Publications. 876 p.
- Fet V. Ya. 1988. A catalogue of scorpions (Chelicerata: Scorpiones) of the USSR. *Rivista del Museo Civico di Scienze Naturali "Enrico Caffi"*. 13: 73–171.
- Mikhailov K.G. 1997. Catalogue of the spiders of the territories of the former Soviet Union (Arachnida, Aranei). Moscow: Zoological Museum of the Moscow State University. 416 p.
- Pianka E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 4: 53–74.
- Polis G.A. 1990. Ecology. In: The biology of scorpions. Stanford, California: Stanford University Press: 247–293.
- Punzo F. 1998. Natural history and life cycle of the solifuge *Eremobates marathoni* Muma & Brookhart (Solifugae, Eremobatidae). *Bulletin of the British Arachnological Society*. 11(3): 111–118.
- Punzo F. 2007. Microhabitat utilisation, diet composition, intraguild predation, and diel periodicity in five sympatric species of desert arachnids: a wolf spider (*Hogna carolinensis*), tarantula spider (*Aphonopelma steindachneri*), solifuge (*Eremobates palpisetulosus*), giant whipscorpion (*Mastigoproctus giganteus*), and scorpion (*Diplocentrus bigbendensis*). *Bulletin of the British Arachnological Society*. 14(2): 66–73.
- Schoener T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*. 185(4145): 27–39.
- Schoener T.W. 1989. The ecological niche. In: Ecological concepts: the contribution of ecology to an understanding of the natural world. Boston: Blackwell Scientific: 79–113.
- Shook R.S. 1978. Ecology of the wolf spider *Lycosa carolinensis* (Walckenaer) (Araneae: Lycosidae) in a desert community. *Journal of Arachnology*. 6(1): 53–64.

Поступила / Received: 6.09.2017

Принята / Accepted: 4.11.2017

References

- Aliiev Sh.I. 1984. Sol'pugi (Arachnida, Solifugae) Azerbaydzhana [Solifugae (Aracnida) of Azerbaijan. PhD Abstract]. Kiev: 24 p. (in Russian).
- Aliiev Sh.I., Gadzhiev A.T. 1983. [Nutrition of Solifugae in Azerbaijan]. *In: Materialy simpoziuma Poleznye nasekomye i okhrana ikh v Azerbaydzhanе* [Materials of the Symposium "Useful insects and their protection in Azerbaijan"]. Baku: Elm: 31–32. (in Russian).
- Aliyeva T.V. 2010. History and perspectives of studying the spider fauna (Arachnida: Araneae) of Gobustan. *In: AMEA aspirantlarının elmi konfransının materialları*. Baku: 219–224 (in Russian).
- Aliyeva T.V. 2010. To the study of spider fauna (Arachnida: Aranei) of Gobustan Reserve, Azerbaijan. *Caucasian Entomological Bulletin*. 6(2): 133–142 (in Russian).
- Begon M., Harper J., Townsend C. 1986. Ecology – individuals, populations and communities. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Palo Alto, Melbourne: Blackwell Scientific Publications. 876 p.
- Budagov B.A., Mikailov A.A. 1985. Razvitiye i formirovanie landshaftov Yugo-Vostochnogo Kavkaza v svyazi s noveyshey tektonikoy [The development and formation of landscapes of the South-Eastern Caucasus in relation with the latest tectonics]. Baku: Elm: 176 p. (in Russian).
- Byalynitskiy-Birulya A.A. 1917. Fauna Rossii i sopredel'nykh stran, preimushchestvenno po kollektiyam Zoologicheskogo muzeya Rossiyskoy akademii nauk. Paukoobraznye (Arachnoidea). Tom 1. Skorpiony. Vypusk 1 [Fauna of Russia and neighboring countries, mainly on the collections of the Zoological Museum of the Russian Academy of Sciences. Arachnid (Arachnoidea). Volume 1. Scorpions. Issue 1]. Petrograd: A. Benke typography. 227 p. (in Russian).
- Byalynitskiy-Birulya A.A. 1938. Fauna SSSR. Paukoobraznye. T. 1, vyp. 3. Falangi (Solifuga) [Fauna of the USSR. Arachnida. Vol. 1, iss. 3. Phalanges (Solifuga)]. Moscow, Leningrad: Academy of Sciences of the USSR. 178 p. (in Russian).
- Dunin P.M. 1989. Fauna and altitude distribution of spiders (Arachnidae, Aranei) of the Azerbaijanian part of the southern macroslope of the Greater Caucasus. *In: Fauna i ekologiya paukov i skorpionov: arakhnologicheskii sbornik* [Fauna and ecology of spiders and scorpions]. Moscow: Nauka: 31–39 (in Russian).
- Fasulati K.K. 1971. Polevoye izuchenie nazemnykh bespozvonochnykh [Field study of terrestrial invertebrates]. Moscow: Vysshaya shkola. 424 p. (in Russian).
- Fet V.Ya. 1988. A catalogue of scorpions (Chelicerata: Scorpiones) of the USSR. *Rivista del Museo Civico di Scienze Naturali "Enrico Caffi"*. 13: 73–171.
- Gilyarov M.S. 1975. Metody pochvenno-zoologicheskikh issledovaniy [Methods of soil zoological researches]. Moscow: Nauka. 280 p. (in Russian).
- Guseynov E.F., Aliiev Kh.A., Topchieva Sh.A., Musaeva N.N. 2004. Comparison of food of spiders (Araneae) and scorpions (Scorpiones). *In: Ekologiya. Filosofiya. Kultura. Vyp. 38* [Ecology. Philosophy. Culture. Iss. 38]. Baku: 25–26 (in Russian).
- Hajiyev A.T. 1996. Class Arachnida, order Aranei. *In: Zhivotnyy mir Azerbaydzhana. T. 2. Tip chlenistonogie* [Fauna of Azerbaijan. Vol. 2. Arthropoda]. Baku: Elm: 50–60 (in Russian).
- Ivlev V.S. 1955. Eksperimentalnaya ekologiya pitaniya ryb [Experimental ecology of fish nutrition]. Moscow: Pishchepromizdat. 252 p. (in Russian).
- Mikhailov K.G. 1997. Catalogue of the spiders of the territories of the former Soviet Union (Arachnida, Aranei). Moscow: Zoological Museum of the Moscow State University. 416 p.
- Odum Yu. 1986. Ekologiya. T. 2 [Ecology. Vol. 2]. Moscow: Mir: 376 p. (in Russian).
- Pesenko Yu.A. 1982. Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh [Principles and methods of quantitative analysis in faunistic studies]. Moscow: Nauka. 288 p. (in Russian).
- Pianka E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 4: 53–74.
- Pianka E.R. 1981. Evolyutsionnaya ekologiya [Evolutionary ecology]. Moscow: Mir. 400 p. (in Russian).
- Polis G.A. 1990. Ecology. *In: The biology of scorpions*. Stanford, California: Stanford University Press: 247–293.
- Punzo F. 1998. Natural history and life cycle of the solifuge *Eremobates marathoni* Muma & Brookhart (Solifugae, Eremobatidae). *Bulletin of the British Arachnological Society*. 11(3): 111–118.
- Punzo F. 2007. Microhabitat utilisation, diet composition, intraguild predation, and diel periodicity in five sympatric species of desert arachnids: a wolf spider (*Hogna carolinensis*), tarantula spider (*Aphonopelma steindachneri*), solifuge (*Eremobates palpisetulosus*), giant whipscorpion (*Mastigoproctus giganteus*), and scorpion (*Diplocentrus bigbendensis*). *Bulletin of the British Arachnological Society*. 14(2): 66–73.
- Schoener T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*. 185(4145): 27–39.
- Schoener T.W. 1989. The ecological niche. *In: Ecological concepts: the contribution of ecology to an understanding of the natural world*. Boston: Blackwell Scientific: 79–113.
- Sergeeva T.K. 1994. Troficheskie otnosheniya, struktura i mekhanizmy ustoychivosti soobshchestv khishchnykh bespozvonochnykh [Trophic relations, structure and mechanisms of stability of communities of predatory invertebrates. SciD Abstract]. Moscow: Institute of Evolutionary Morphology and Ecology of Animals. 61 p. (in Russian).
- Shook R.S. 1978. Ecology of the wolf spider *Lycosa carolinensis* (Walckenaer) (Araneae: Lycosidae) in a desert community. *Journal of Arachnology*. 6(1): 53–64.
- Tertyshnikov N.N. 1949. Scorpions of Azerbaijan. *In: Trudy estestvenno-istoricheskogo muzeia imeni G. Zardabi* [Proceedings of the G. Zardabi Natural History Museum]. Vol. 3. Baku: Elm: 105–120 (in Russian).
- Yusubov E.B. 1978. Nutrition of scorpions in Azerbaijan. *Vestnik selskokhozyaystvennoy nauki*. 2: 60–63 (in Russian).
- Yusubov E.B. 1984. Scorpiony (Arachnidae, Scorpiones) Azerbaydzhana [Scorpions (Arachnidae, Scorpiones) of Azerbaijan. PhD Thesis]. Baku: 238 p. (in Russian).