

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Южный научный центр

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Southern Scientific Centre



Кавказский Энтомологический Бюллетень

CAUCASIAN ENTOMOLOGICAL BULLETIN

Том 18. Вып. 1

Vol. 18. No. 1



Ростов-на-Дону
2022

Материалы по изменчивости окраски *Mesobuthus eupeus* (C.L. Koch, 1839) (Arachnida: Scorpiones) в Юго-Восточном Ширване и Гобустане (Восточный Азербайджан)

© Н.Э. Новрузов

Институт зоологии НАН Азербайджана, проезд 1128, квартал 504, Баку AZ 1073 Азербайджан. E-mail: niznovzoo@mail.ru

Резюме. Представлены предварительные результаты изучения изменчивости окраски пестрого скорпиона *Mesobuthus eupeus* (C.L. Koch, 1839) в биотопах восточной части Азербайджана. Окраска пестрого скорпиона – сложный многоэлементный признак, в состав которого входят цвет и рисунок дорсальной и вентральной поверхностей тела. При изучении материала в основном учитывались общий цветовой фон тела и отдельные элементы рисунка дорсальной поверхности мезосомы: медиальная, парамедиальные и маргинальные продольные полосы, поперечные полосы и пигментированные участки. Изменчивость сочетания отдельных элементов рисунка приводит к образованию широкого многообразия окраски особей. По совокупности элементов рисунка дорсальной поверхности мезосомы все особи были сгруппированы в 11 морф, каждая из которых имела от 2 до 8 (всего 54) цветовых aberrаций. Полиморфизм окраски и рисунка тела пестрого скорпиона предположительно является результатом адаптации вида к микробиотическим условиям в местообитаниях каждого из поселений путем изменения соотношений между представленными в них фенотипами. Проявление полиморфизма окраски пестрого скорпиона на относительно небольших по площади территориях может объясняться пространственной дифференциацией разнотипных местообитаний, обусловленной гетерогенностью ландшафта.

Ключевые слова: пестрый скорпион, *Mesobuthus eupeus*, окраска, рисунок, изменчивость, морфы.

Materials on the colour pattern variability of *Mesobuthus eupeus* (C.L. Koch, 1839) (Arachnida: Scorpiones) in southeastern Shirvan and Gobustan (Eastern Azerbaijan)

© N.E. Novruzov

Institute of Zoology of the National Academy of Sciences of Azerbaijan, passage 1128, district 504, Baku AZ 1073 Azerbaijan. E-mail: niznovzoo@mail.ru

Abstract. The article presents preliminary results of study of the colour pattern variability of mottled scorpion *Mesobuthus eupeus* (C.L. Koch, 1839) in habitats of the eastern part of Azerbaijan. The studies were carried out on the basis of material from five samples taken in the southeastern part of the Shirvan Plain, northwestern, northeastern, central and southeastern Gobustan. The colouration of the mottled scorpion is a complex of multi-element characters, which includes the colour and pattern of the dorsal and ventral surfaces of the body. When studying the material, the general colour of background of the body and individual elements of the pattern of the dorsal surface of the mesosome, medial, paramedial and marginal longitudinal stripes, transverse stripes and pigmented areas (spots), were mainly taken into account. Most specimens in samples had all or only part of the pattern elements, the variability of a combination of which led to the formation of a wide variety of colour options. In about 1.2% of specimens, the absence of pattern elements was noted. According to the totality of features (pattern elements) of the dorsal surface of the mesosome, all variable specimens of *M. eupeus* in the studied material were grouped into 11 morphs, each of which had from 2 to 8 (54 in total) colour aberrations. The frequencies of the variability of the main elements of the pattern were in the range of 0.33–0.84. The relative pigmentation index used to quantify the level of pigment on the mesosomal segments also varied widely (0–0.89; $M = 0.36$). The polymorphism of colouration and colour pattern of the mottled scorpion, presumably, is the result of adaptation of the species to microbiotopic conditions in habitats in each conglomeration by changing the ratio between the phenotypes presented in them. The manifestation of polymorphism in the colour pattern of the mottled scorpion in a relatively small area can be explained by the spatial differentiation of different types of habitats due to the heterogeneity of a landscape.

Key words: mottled scorpion, *Mesobuthus eupeus*, colouration, colour pattern, variability, morphs.

Введение

Полиморфизм окраски и рисунка тела или отдельных его частей у животных может возникать в результате влияния микроклиматических условий среды (температуры, влажности) при формировании в эмбриогенезе, комбинативной или мутационной изменчивости, географической изоляции популяционных групп друг от друга и отсутствия скрещиваний между ними [Васильев, 1984]. Исследование изменчивости

и полиморфизма видов в связи с пространственной дифференциацией их популяций позволяет выявить популяционную структуру, провести оценку внутривидовой изменчивости и уточнить подвидовой таксономический статус вида.

Окраска хитинового покрова представителей рода *Mesobuthus* Vachon, 1950 (Scorpiones: Buthidae) в большинстве случаев сочетается с общим цветовым фоном субстрата в характерных местообитаниях, но может иметь вариации в различных географически

изолированных популяциях [Бялыницкий-Бируля, 1917; Kovařík, 1997; Mirshamsi et al., 2011]. Среди 14 известных науке видов рода *Mesobuthus* один из наиболее полиморфных его представителей – пестрый скорпион *M. eurus* (C.L. Koch, 1839) – имеет широкий ареал в Палеарктике, охватывающий юг России, Закавказье, Восточную Турцию, северную часть Сирии, Восточный Ирак, Иран, Казахстан, Среднюю Азию, Афганистан, Пакистан, Южную Монголию и Северный Китай [Бялыницкий-Бируля, 1917; Fet, 1994; Gromov, 2001; Teruel, 2002; Shi et al., 2007]. Традиционная таксономия *M. eurus*, основанная преимущественно на фоновой окраске и морфоскульптуре тела, по последним данным, включает 14 подвидов, распространенных в Турции, Иране и Китае, и до 23 подвидов – на протяжении всего ареала [Россок, 1889; Бялыницкий-Бируля, 1917; Farzanpay, 1987; Fet, 1994; Fet et al., 2000; Teruel, 2002]. Принято считать, что на Кавказе, в том числе и в Азербайджане, почти повсеместно на равнинных, предгорных и горных участках распространен номинативный подвид – *M. eurus eurus* (C.L. Koch, 1839) [Юсубов, 1984; Fet et al., 2000]. Однако установление статуса таксона по внешним морфологическим признакам нельзя считать завершённым, пока не будут охвачены географические популяции на всем пространстве его ареала, в том числе в Восточном Закавказье. Поэтому существовала необходимость проведения полной ревизии данного вида [Kovařík, 1997; Gantenbein et al., 2003]. Исследования в этом направлении, начатые несколько лет назад и проводимые по настоящее время в Карловом университете в Праге, показали, что некоторые роды семейства Vuthidae парафилетичны, и для сохранения монофилии необходимо установить дополнительные роды. Так, были добавлены два рода: *Olivierus* Farzanpay, 1987 (восстановлен из синонимов) и *Aegaeobuthus* Kovařík, 2019 [Kovařík, 2019].

Морфологическое описание пестрого скорпиона впервые привел в 1839 году К. Кох, затем в 1840 году дополнил А. Нордман (предположительно, по экземплярам с Кавказа) [Бялыницкий-Бируля, 1917].



Рис. 1. Район исследования: 1 – Северо-Западный Гобустан; 2 – Северо-Восточный Гобустан; 3 – Центральный Гобустан; 4 – Юго-Восточный Гобустан; 5 – Юго-Восточный Ширван.

Fig. 1. Study area: 1 – northwestern Gobustan; 2 – northeastern Gobustan; 3 – central Gobustan; 4 – southeastern Gobustan; 5 – southeastern Shirvan.

Морфологическое сравнение популяций пестрого скорпиона по материалам из Азербайджана было проведено Бялыницким-Бирулей [1917], который указывал на некоторую изменчивость в интенсивности пигментации покровов, в частности у экземпляров из Ленкорани, с острова Наргин, расположенного вблизи Апшеронского полуострова, и из окрестностей Ордубада в долине Аракса. Юсубов [1984], исследуя морфологическую изменчивость метрических и меристических признаков этого вида, также отмечал некоторые различия в окраске у особей из разных географически разобщенных популяций Азербайджана, в частности талышской, апшероно-ширванской, островной и нахичеванской. Однако специальных исследований по выявлению полиморфизма окраски *M. eurus* в условиях азербайджанской части ареала до настоящего времени еще не проводилось, что не позволяло установить фенотипическую структуру его популяций, выяснить адаптивность и функциональное значение изменяющихся признаков.

Цель настоящей работы – описание и первичный анализ комплекса признаков окраски и рисунка тела *M. eurus* на основе материала из разнотипных местообитаний в юго-восточной части Ширванской равнины и в Гобустанском низкогорном массиве для последующего сравнения с выборками из других регионов.

Материал и методы

Сбор материала проводили в 2020–2021 годах при прохождении маршрутов с выделением учетных площадок. Обследовано более 80 км² территории в юго-восточной части Ширванской равнины, в северо-западной, северо-восточной, центральной и юго-восточной частях Гобустана (рис. 1).

Материал собирали в светлое время суток при осмотре различных укрытий на поверхности почвы. Обследованные территории отличались по высотности местности (6–28 м н.у.м. – Юго-Восточный Ширван, 70–850 м н.у.м. – Гобустан). Для них характерны разнотипные биотопы с разными структурами ландшафта, преобладающим типом почвы и микростациональными условиями (наличие укрытий и неоднородность растительного покрытия). Скопления скорпионов встречались в 19 типах биотопов, которые в разных сочетаниях отмечены во всех исследованных областях:

- песчаные участки с редкими камнями, инжирником и псаммофитной растительностью;
- песчано-галечниковые участки с псаммофитной и эвгалофитной растительностью;
- сероземная равнина, скопление останцевых скал с гемигалофитной растительностью;
- суглинистые обрывы пересыхающих русел рек с полынно-солянковой растительностью;
- сероземные сухостепные участки с норами грызунов и ковыльно-типчачковыми формациями;
- суглинистые склоны эрозионных балок с разреженной полукустарниковой растительностью;
- закрепленные пески морского побережья с обломками скал и псаммофитной растительностью;

Таблица 1. Средние значения некоторых метрических признаков (мм) *Mesobuthus eupeus* в выборках.
Table 1. Average values of some metric characters (mm) of *Mesobuthus eupeus* in the samples.

Выборка Sample	n	Признак / Character			
		Tot.L	B.L	Car.L	Met.T.L
Северо-Западный Гобустан Northwestern Gobustan	57	49.84 ± 1.07	24.69 ± 0.58	6.09 ± 0.1	25.15 ± 0.55
Северо-Восточный Гобустан Northeastern Gobustan	40	47.12 ± 0.46	23.18 ± 0.31	5.77 ± 0.1	23.94 ± 0.25
Центральный Гобустан Central Gobustan	81	47.59 ± 0.8	23.54 ± 0.43	6.08 ± 0.18	24.13 ± 0.2
Юго-Восточный Гобустан Southeastern Gobustan	103	46.99 ± 0.77	23.26 ± 0.68	5.80 ± 0.12	23.73 ± 0.23
Юго-Восточный Ширван Southeastern Shirvan	86	45.7 ± 0.71	22 ± 0.99	5.65 ± 0.07	23.2 ± 0.9

– каменистые склоны плато с полынно-злаковой и мелкокустарниковой растительностью;
 – суглинисто-сероземные равнинные участки с полынно-разнотравными формациями;
 – суглинисто-сероземная каменистая равнина с оврагами, ксерофитной растительностью;
 – серо-бурые почвы, пологие склоны холмов с норами грызунов и разнотравными формациями;
 – закрепленные пески с обломками скал и вкраплениями полынно-солянковых участков;
 – сероземная равнина с редкими камнями, норами грызунов и разнотравными формациями;
 – суглинистая волнистая равнина с редкими камнями и полынно-солянковой растительностью;
 – каменистые склоны холмов с вкраплениями скальных останцев и разнотравной растительностью;
 – каменистые плато с грядой скальных обнажений и ксерофитно-злаковыми формациями;
 – каменисто-песчаная волнистая равнина с псаммофитами и диким виноградником;
 – суглинисто-сероземная речная долина с норами птиц и ксерофитной растительностью;
 – сероземные сухостепные участки с разнотравными формациями и редким кустарником.

Все ранее проводимые морфологические исследования и описания *M. eupeus* осуществлялись по материалам частных и музейных коллекций. Как известно, при фиксации экземпляров не удается в полной мере сохранить их естественную окраску. Поэтому сбор первичных данных по окраске скорпионов проводился нами в полевых условиях при естественном освещении с помощью налобной бинокулярной лупы с 13-кратным увеличением. Затем объекты измеряли цифровым штангенциркулем (с точностью до 0.01 мм) и фотографировали, поместив в небольшой плоский прозрачный контейнер. Измерялись общая длина тела от переднего края головогрудного щитка до конца 5-го членика метасомы (Tot.L), длина тела без метасомы (B.L), длина головогрудного щитка (Car.L), общая длина метасомы (Met.T.L) (табл. 1).

Всего таким образом было обработано 367 экземпляров взрослых скорпионов, которые после произведенных манипуляций были выпущены в природу. Дальнейшее изучение материала проводили в лаборатории по цифровым макрофотографиям. При изучении окраски скорпионов учитывали следующие

параметры: общий цветовой фон дорсальной и вентральной поверхности, наличие, форма и цвет отдельных элементов рисунка – продольных (медиальной, парамедиальных и маргинальных) полос, поперечных полос и пигментированных участков (пятен) (рис. 2).

Цвет фона поверхности тела и отдельных элементов рисунка устанавливали по его соответствию шкале цветов Бондарцева [1954], где названия представленных цветовых оттенков в основном составлены из сочетания двух тонов. В каждой из выборок определяли долю особей с отличительными признаками окраски по формуле:

$$p = \frac{n_i}{n} \cdot 100\%,$$

где n_i – количество особей с отличительным признаком; n – общее количество особей. Для количественной оценки степени пигментации сегментов мезосомы использовали индекс относительной пигментации (PI) –

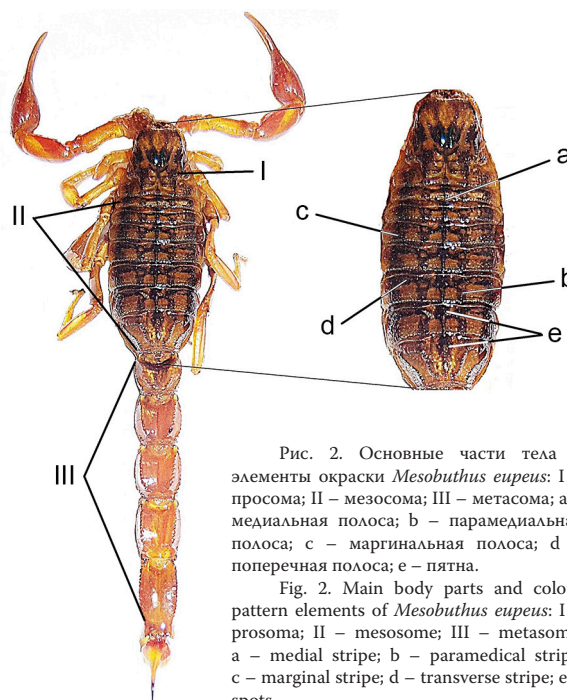


Рис. 2. Основные части тела и элементы окраски *Mesobuthus eupeus*: I – просома; II – мезосома; III – метасома; а – медиальная полоса; б – парамедиальная полоса; с – маргинальная полоса; д – поперечная полоса; е – пятна.

Fig. 2. Main body parts and colour pattern elements of *Mesobuthus eupeus*: I – prosoma; II – mesosoma; III – metasoma; a – medial stripe; b – paramedical stripe; c – marginal stripe; d – transverse stripe; e – spots.

отношение суммы площади пигментированных участков к площади всей поверхности сегмента. Площадь определяли условно методом подсчета количества квадратов в зонах пигментации после наложения на цифровое изображение масштабной сетки в графическом редакторе Microsoft Paint 2010. Наличие связи между частотой изменчивости отдельных элементов рисунка, степенью пигментации с количеством и размерами особей в выборках определяли при помощи коэффициента ранговой корреляции Спирмена. Достоверность различий средних значений признаков устанавливали с помощью *t*-критерия Стьюдента. Для определения характера пространственного распределения объектов использован индекс агрегированности [Гиляров, 1983]:

$$I_A = S/\sqrt{M},$$

где *S* – дисперсия, *M* – среднее арифметическое. Агрегированному распределению особей соответствовали значения индекса $I_A > 1$. Статистическая обработка данных проведена в программах Microsoft Excel и PAST 3.26.

Результаты и обсуждение

Пестрый скорпион на исследованных территориях отмечался преимущественно агрегированно (то есть скоплениями) ($I_A = 1.09-1.21$), образуя разные по

численности, половозрастному составу скопления (поселения), дистанция между которыми на маршрутах в зависимости от ландшафтных условий местности составляла от нескольких сотен метров до 3 км. Всего при прохождении маршрутов было обнаружено 67 поселений, из которых 12 – в Северо-Западном, 8 – в Северо-Восточном, по 16 – в Центральном и Юго-Восточном Гобустане и 15 поселений – в Юго-Восточном Ширване. Поселения локализовались на сравнительно небольших по площади пространствах поверхности почвы (0.09–0.15 га), видимо, являющихся областями с экологическими условиями, к которым данный вид был наиболее толерантен. Общее количество особей в поселениях варьировало в широких пределах (28–71). По окраске и рисунку дорсальной поверхности мезосомы особи некоторых поселений имели отличительные особенности. Доля таких особей в выборках составляла 18–26%.

Окраска дорсальной поверхности тела скорпионов варьировала от светло-песочного, песочно-желтого и темно-песочного до буровато-желтого, табачно-бурого и буро-коричневого (табл. 2). Педипальпы – от светло- или медово-желтого до яично-желтого, ходильные конечности – от бледно-песочного и соломенно-желтого до абрикосово-желтого цвета.

На дорсальной поверхности мезосомы выделяется до 5 рядов продольных полос, одна из которых, медиальная, расположена на срединной линии тела, а

Таблица 2. Сводная таблица цветовых вариаций окраски тела и элементов рисунка мезосомы *Mesobuthus eupeus*.
Table 2. Summary table of variations in body colouration and pattern elements on mesosoma of *Mesobuthus eupeus*.

Цвет Colour	Обозначение по шкале цветов Бондарцева [1954] / Designation according to the Bondartsev's colour scale [1954]	Поверхность тела Body surface		Конечности Limbs	Элементы рисунка Elements of the colour pattern	
		сверху dorsal	снизу ventral		полосы stripes	пятна spots
Pallido-arenicolor	к3	+	+	+	–	–
Atro-arenicolor	з6	+	+	–	–	–
Areni-flavus	л7 + б5	+	–	–	+	–
Fumosus-flavus	л1 + б5	+	+	–	–	–
Cerinus	з3 + к6	–	+	–	–	–
Croceus	м7–о3	+	–	–	–	–
Argillaceus	б5 + б5	–	+	–	–	–
Gilvus	б5–к6	+	+	–	–	–
Stramineus	л2	–	–	+	–	–
Sulfurius	и1	–	+	–	–	–
Olivaceo-flavus	б7	–	+	–	–	–
Flavido-fuscatus	д4	+	–	–	+	+
Flavido-griseus	в3	–	+	–	–	–
Fulvescens	б4–п3	+	–	–	+	+
Fuscatus, subfuscus	к7–б7	–	–	–	+	+
Nicotianeus	д7	+	–	–	+	+
Armeniacus	д2	–	–	+	–	–
Atro-cinnamomeus	л5	–	–	–	+	+
Mellinus	к6	–	–	+	–	–
Vitellinus	м7	–	–	+	–	–
Atro-castaneus	о7	+	–	–	+	+
Atrato-brunneus	в6	–	–	–	+	+

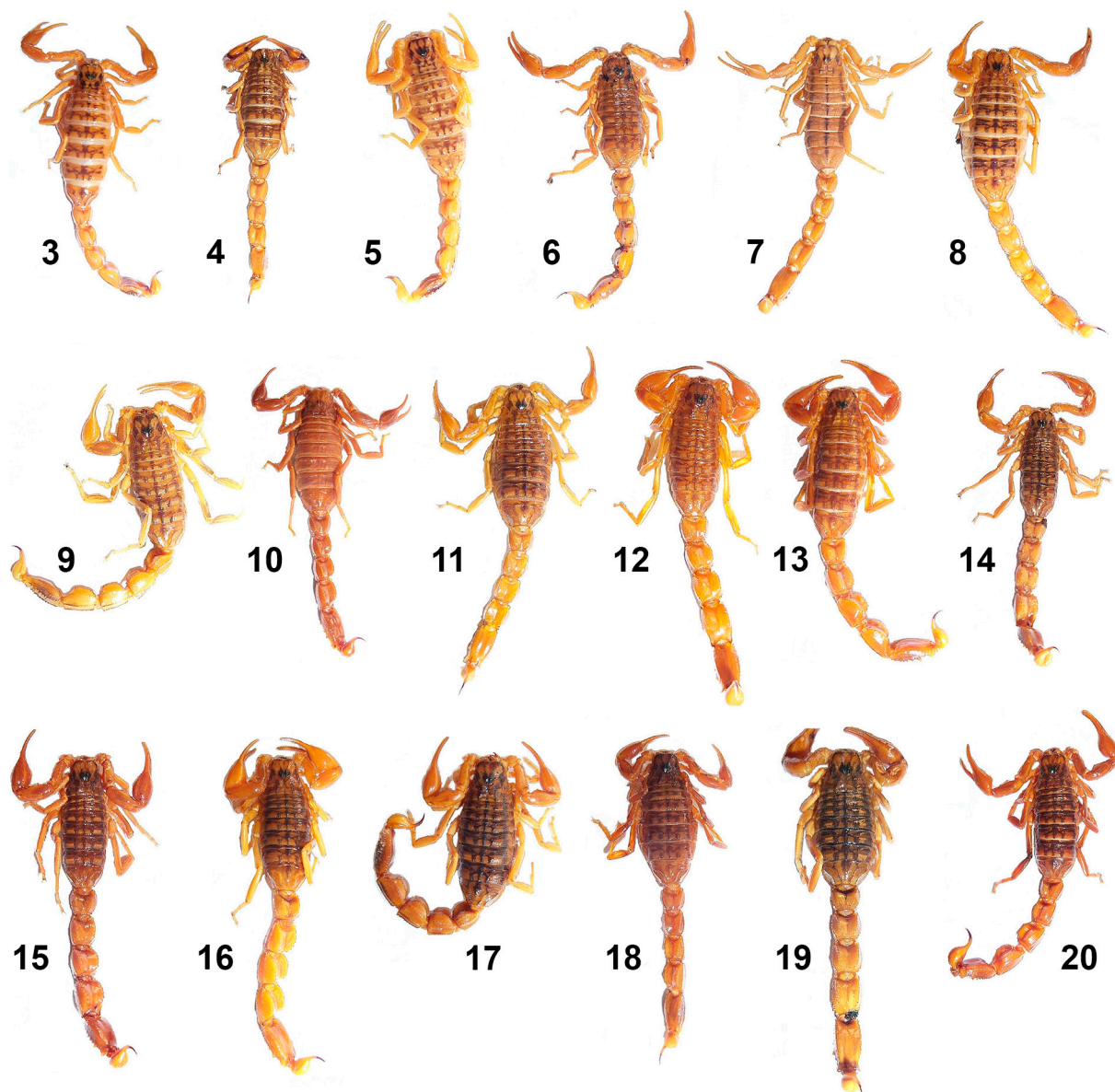


Рис. 3–20. Варианты окраски *Mesobuthus eupeus*.

3–7 – Северо-Западный Гобустан; 8–10 – Северо-Восточный Гобустан; 11–14 – Центральный Гобустан; 15–17 – Юго-Восточный Гобустан; 18–20 – Юго-Восточный Ширван.

Figs 3–20. Colour pattern variation in *Mesobuthus eupeus*.

3–7 – northwestern Gobustan; 8–10 – northeastern Gobustan; 11–14 – central Gobustan; 15–17 – southeastern Gobustan; 18–20 – southeastern Shirvan.

парамедиальные и маргинальные – симметрично по обе стороны от медиальной полосы. Расположение медиальной и парамедиальных полос во всех случаях проективно совпадает с киями, образованными скоплениями мелких зернышек (грануляций). Базовый цвет полос почти всегда темнее фоновой окраски поверхности тела – светло-коричневый, табачно-бурый, бурый, черновато-бурый. Помимо полос на тергитах мезосомы отмечаются разные по форме и величине пигментированные участки (пятна). Причем чем меньше площадь пигментированных участков, тем четче выражены основные элементы рисунка на мезосоме.

Общий цветовой фон и продольные полосы на дорсальной поверхности мезосомы у самок чуть светлее, чем у самцов. Тергитные полукольца у самок равномерно окрашены, у самцов по переднему краю тергитных колец проходит более или менее выраженная поперечная полоса бурого или темно-коричневого цвета, отсутствующая у самок. Встречались самцы с узкой светло-желтой поперечной полосой, окаймляющей пигментированные участки в верхней или нижней части I–VI тергитов. Брюшные полукольца у самок глинисто-желтого, буровато-желтого цвета, у самцов – восково-желтые и грязно-желтые. Продольные полосы на вентральной

Таблица 3. Варианты окраски *Mesobuthus eupeus* по сочетаниям основных элементов рисунка дорсальной поверхности мезосомы и их встречаемость.

Table 3. Variants of colouration of *Mesobuthus eupeus* by combinations of main elements of the pattern of the dorsal surface of the mesosome, and their occurrence.

№	Морфа Morph	Элементы рисунка (полосы, пятна) Elements of pattern (stripes, spots)					Цветовые aberrации Colour aberrations	
		A	B	C	D	E	количество number	встречаемость, % occurrence, %
1	ABCE	+	+	+	–	+	8	14.8
2	AB	+	+	–	–	–	3	9.4
3	0	–	–	–	–	–	2	1.2
4	AC	+	–	+	–	–	4	8.2
5	ABDE	+	+	–	+	+	7	7.6
6	ABD	+	+	–	+	–	5	7
7	ACE	+	–	+	–	+	3	4.8
8	ABCDE	+	+	+	+	+	6	16.2
9	ABE	+	+	–	–	+	4	6.2
10	ABCD	+	+	+	+	–	5	15.5
11	ABC	+	+	+	–	–	7	9
Прочие / Others							2	0.1

Примечание. Полосы: А – медиальная, В – парамедиальные, С – маргинальные, D – поперечная; E – пятна; 0 – отсутствие всех элементов рисунка. Прочие – особи с уникальной окраской, которых нельзя было причислить к какой-либо из морф.

Note. Stripes: A – medial, B – paramedical, C – marginal, D – transverse; E – spots; 0 – the absence of all elements of pattern. Others – specimens with a unique colouration which could not be attributed to any of the morphs.

поверхности мезосомы у самок выражены четче, чем у самцов. Отмечено присутствие и некоторых других, более мелких, различий, которые не удалось систематизировать. При статистическом сравнении материала различия в окраске тела и рисунке мезосомы у разных полов не учитывались, так как количественное соотношение самцов и самок в отобранных группах особей не позволяло проводить объективное сравнение.

Продольные полосы. Медиальная полоса присутствовала у большинства особей (96%). Полоса сплошная или прерывистая (пунктирная) на всем протяжении, четко следующая срединной линии мезосомы, часто в передней или средней части тергитов имеет ответвления, направленные к парамедиальным полосам, почти вплотную

приближающиеся или соединяющиеся с ними. Парамедиальные полосы, беря начало от задней части просомы, проходят по внешнему краю дорсальной поверхности I–VI тергитных полуколец мезосомы проксимально. Сами базовые полосы сплошные (по всей длине тергитов) или прерывистые (в центре тергитов). Парамедиальные полосы более чем в 55% случаев были представлены сплошной линией, а примерно в 37% случаев – прерывистой (пунктирной) линией, соответствующей сегментации мезосомы. Маргинальные полосы – самые широкие среди всех продольных полос дорсальной поверхности мезосомы, представленность которых не всегда соответствовала сегментации мезосомы.

Поперечные полосы. Встречаются значительно реже (у 19% особей), чем продольные полосы, и

Таблица 4. Представленность морфотипов окраски *Mesobuthus eupeus* в выборках (%).

Table 4. Representations of *Mesobuthus eupeus* colour morphotypes in samples (%).

Морфа Morph	Северо-Западный Гобустан / Northwestern Gobustan	Северо-Восточный Гобустан / Northeastern Gobustan	Центральный Гобустан Central Gobustan	Юго-Восточный Гобустан / Southeastern Gobustan	Юго-Восточный Ширван / Southeastern Shirvan
1	15.6	53.5	16.6	10.5	12
2	3.1	–	8.3	5.2	–
3	12.5	–	8.3	–	–
4	3.1	–	2.7	5.2	4
5	18.7	–	13.8	–	–
6	21.8	–	22.2	–	8
7	9.3	–	13.8	–	–
8	6.2	38.1	–	36.8	32
9	–	–	11.1	10.5	8
10	6.2	–	2.7	31.5	28
11	3.1	8.3	–	–	8

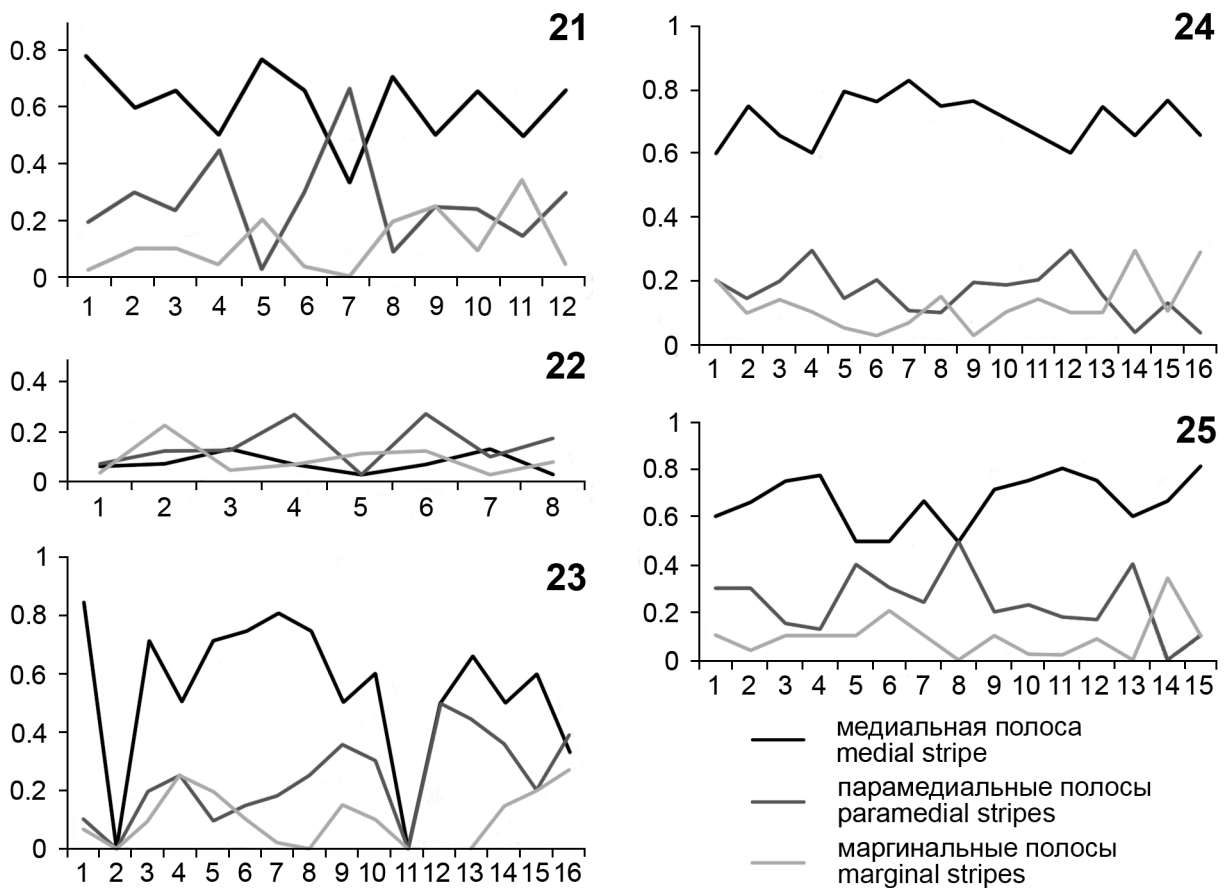


Рис. 21–25. Частота изменчивости основных элементов рисунка (медиа́льной, пара́медиа́льных и ма́ргинальных полос) дорса́льной поверхности мезосомы *Mesobuthus eupeus* в поселениях каждой из выборок.

21 – Северо-Западный Гобустан ($n = 57$); 22 – Северо-Восточный Гобустан ($n = 40$); 23 – Центральный Гобустан ($n = 81$); 24 – Юго-Восточный Гобустан ($n = 103$); 25 – Юго-Восточный Ширван ($n = 86$). По оси абсцисс указаны поселения, по оси ординат – частота изменчивости.

Figs 21–25. Frequency of variability of the main elements of pattern (medial, paramedical and marginal stripes) of dorsal surface of mesosome of *Mesobuthus eupeus* in conglomerations of each sample.

21 – northwestern Gobustan ($n = 57$); 22 – northeastern Gobustan ($n = 40$); 23 – central Gobustan ($n = 81$); 24 – southeastern Gobustan ($n = 103$); 25 – southeastern Shirvan ($n = 86$). Abscissas show conglomerations, ordinates – the frequency of variability.

проходят по всему переднему или заднему краю тергитов мезосомы. Цвет полос желтовато-бурый, бурый или темно-коричневый.

Пигментированные участки, сопутствующие медиа́льной полосе, отмечаются в передней или задней части I–VI тергитных полуколец и не всегда соответствуют сегментации мезосомы. Пара́медиа́льным полосам иногда сопутствует цельная или разорванная цепочка темных пятен в виде чётков. К ма́ргинальным полосам в нижней части тергитов также часто примыкают пигментированные участки (пятна), которые в большинстве случаев соответствуют сегментации мезосомы. Очертание пятен – оформленное или размытое, форма – округлая или неправильная, часто слегка вытянутая в направлении просомы; пятна редко сливаются с базовыми полосами, чаще несколько от них обособлены.

Отсутствие полос и пигментированных участков. Чаще отмечалось отсутствие ма́ргинальных (у 42% особей) и пара́медиа́льных полос (8%), реже отсутствовала медиа́льная полоса (4%). Отсутствие одновременно всех элементов рисунка (продольных

и поперечных полос и пятен) отмечено примерно у 1.2% особей. Отсутствие пятен при наличии всех продольных полос отмечено у 9% особей.

Окраска вентра́льной поверхности тела грязно-желтая, восково-желтая, желтовато-серая, серно-желтая или оливково-желтая, без полос и пятен на брюшных полукольцах (стернитах). Продольные полосы на вентра́льной поверхности тела присутствуют только на метасоме, проективно ее киям. Полосы не всегда соответствуют сегментации метасомы. Пара́медиа́льные и ма́ргинальные полосы чаще отмечаются на 1–3 сегментах метасомы, на 4 ее сегменте присутствуют только пара́медиа́льные полосы, на 5 – медиа́льная и пара́медиа́льные полосы. Кроме того, в задней части 5-го сегмента метасомы расположены размытые пятна желтовато-бурого или темно-коричневого цвета. В редких случаях (у 0.9% особей) метасомальные кили и продольные полосы едва различимы или отсутствуют. Элементы рисунка метасомы при сравнительном изучении материала нами не учитывались в связи с незначительной широтой проявления изменчивости.

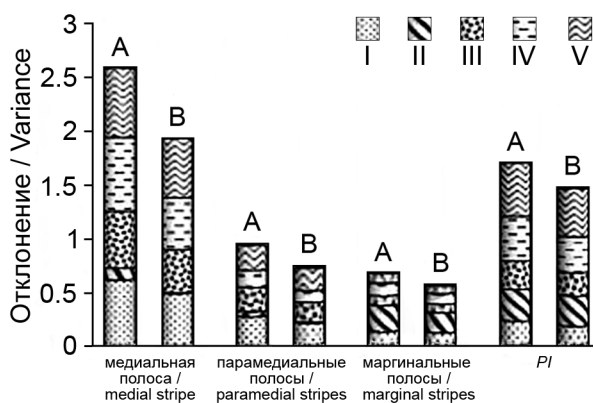


Рис. 26. Сравнение средних значений частоты изменчивости элементов рисунка и индекса пигментации *Mesobuthus eupeus* в поселениях из разнотипных (А) и однотипных (В) биотопов в каждой из выборок: I – Северо-Западный Гобустан; II – Северо-Восточный Гобустан; III – Центральный Гобустан; IV – Юго-Восточный Гобустан; V – Юго-Восточный Ширван. Индекс корреляции r в пределах 0.744–0.989; $p < 0.05$.

Fig. 26. Comparison of the average values of the frequency of variability of pattern elements and the pigmentation index of *Mesobuthus eupeus* in conglomerations from habitats of different types (A) and of the same type (B) in each sample: I – northwestern Gobustan; II – northeastern Gobustan; III – central Gobustan; IV – southeastern Gobustan; V – southeastern Shirvan. Correlation index $r = 0.744-0.989$; $p < 0.05$.

Окраска особей в выборках из северо-западной, северо-восточной и центральной частей Гобустана, как правило, более светлая, чем у особей в выборках из юго-восточной части Гобустана и Юго-Восточного Ширвана (рис. 3–20).

Высокая степень пигментации тергитов и некоторая размытость рисунка у особей в Юго-Восточном Ширване иногда приводила к кажущемуся слиянию всех элементов окраски, вследствие чего дорсальная поверхность мезосомы скорпионов выглядела однотонно-бурой или темно-коричневой. У таких экземпляров на общем темном фоне дорсальной поверхности мезосомальные кили едва просматривались. Особи из Гобустана имели более отчетливый мезосомальный рисунок. Экземпляры с отсутствием всех элементов рисунка (депигментированные особи) и слабым развитием мезосомальных килей были отмечены в двух поселениях – в выборках из Северо-Западного и Центрального Гобустана.

По совокупности отдельных элементов рисунка дорсальной поверхности мезосомы все особи *M. eupeus* были сгруппированы в 11 морф (табл. 3). С учетом всех отмеченных выше цветовых вариаций общего фона тела и отдельных элементов рисунка мезосомы (табл. 2) для каждой из морф дополнительно выделены от 2 до 8 (всего 54) цветовых aberrаций. Аберрантные экземпляры каждой из морф составляли 1.2–16.3% (в среднем 9.1%) от общего количества особей.

В выборках из Северо-Западного и Центрального Гобустана доминирующими являлись морфы № 1 (ABCE), № 5 (ABDE) и № 6 (ABD); из Юго-Восточного Гобустана и Ширвана – № 8 (ABCDE) и № 10 (ABCD) (табл. 4).

Изменчивость основных элементов рисунка (медиа́льной, пара́медиа́льных и маргина́льных полос)

дорсальной поверхности мезосомы *M. eupeus* в выборках отмечалась с разной частотой (рис. 21–25): медиа́льной полосой – с частотой 0.33–0.84, маргина́льных и пара́медиа́льных полос – с частотой 0.01–0.34 и 0.03–0.45 соответственно. Наибольшие значения частоты изменчивости медиа́льной полосы были зарегистрированы в выборках из Юго-Восточного и Центрального Гобустана – 0.83 и 0.84 соответственно. Частота изменчивости пара́медиа́льных полос имела максимальные значения в выборках из Центрального и Северо-Западного Гобустана – 0.44 и 0.67 соответственно. Наибольшие значения частоты изменчивости маргина́льных полос зафиксированы в выборках из Юго-Восточного Ширвана (0.34) и Северо-Западного Гобустана (0.35).

У особей из разнотипных биотопов даже при их визуальном сравнении всегда отмечались заметные расхождения в окраске и рисунке дорсальной поверхности тела в отличие от особей из однотипных биотопов. При более детальном рассмотрении этих отличий установлено, что особи из разнотипных биотопов в большей степени отличаются по средним значениям частоты изменчивости основных элементов рисунка мезосомы. В частности, отмечены различия частоты изменчивости медиа́льной (0.62 против 0.48; $t = 9.9$; $p = 0$, где t – критерий Стьюдента, p – уровень значимости) и пара́медиа́льных полос (0.22 против 0.17; $t = 3.54$; $p < 0.01$) (рис. 26). Различия средних значений частоты изменчивости маргина́льных полос в разнотипных и однотипных биотопах были в меньшей степени выражены – 0.1 против 0.09 ($t = 0.71$; $p > 0.05$). Исходя из этого, можно предположить, что частота проявления изменчивости маргина́льных полос в меньшей мере зависит от типа биотопа. Средние значения индекса пигментации в сравниваемых поселениях разнотипных и однотипных биотопов также имели достоверные различия – 0.35 против 0.29 ($t = 4.24$; $p < 0.01$).

Корреляционный анализ частоты изменчивости попарно сравниваемых элементов рисунка мезосомы скорпионов каждой из выборок показал наличие слабой положительной связи между медиа́льной и пара́медиа́льными, медиа́льной и маргина́льными, пара́медиа́льными и маргина́льными полосами в выборке из Центрального Гобустана ($p > 0.05$); сильной отрицательной связи между маргина́льными и пара́медиа́льными, медиа́льной и пара́медиа́льными полосами в остальных трех выборках ($p < 0.05$). Между медиа́льной и маргина́льными полосами в выборках из Северо-Западного, Центрального Гобустана и Юго-Восточного Ширвана статистически значимая зависимость также не выявлена ($p > 0.05$) (табл. 5).

Изменчивость площади пигментированных участков на дорсальной поверхности мезосомы оценивали с использованием индекса относительной пигментации PI (степень меланизации). Распределение темного пигмента на тергитах мезосомы было неравномерным. Так, на I–III тергитах индекс пигментации менялся в пределах 0.75–0.89, а на IV–VI и VII тергитах – 0.35–0.68 и 0.19–0.24 соответственно. Поэтому при сравнении выборок по этому показателю

Таблица 5. Связь между частотой изменчивости основных элементов окраски дорсальной поверхности мезосомы *Mesobuthus eupeus* при их попарном сравнении в каждой из выборок.

Table 5. Correlation between the frequency of variability of main colour elements on the dorsal surface of the mesosome of *Mesobuthus eupeus* in their pairwise comparison in each sample.

Выборка Sample	Элементы окраски (полосы) Elements of pattern (stripes)		
	медиальная – парамедиальные medial – paramedial	медиальная – маргинальные medial – marginal	парамедиальные – маргинальные paramedical – marginal
Северо-Западный Гобустан Northwestern Gobustan	-0.771	-0.011	-0.627
Северо-Восточный Гобустан Northeastern Gobustan	0.007	-0.328	0.069
Центральный Гобустан Central Gobustan	0.220	0.051	0.166
Юго-Восточный Гобустан Southeastern Gobustan	-0.418	-0.537	-0.540
Юго-Восточный Ширван Southeastern Shirvan	-0.754	-0.116	-0.563

использовали его средние значения (M). У особей из поселений Северо-Западного Гобустана индекс пигментации имел самые низкие значения – 0–0.21 ($M = 0.16$). У особей из поселений Северо-Восточного и Центрального Гобустана на медиальной и маргинальных полосах в большинстве случаев (57%) имелись в разной степени выраженные пятна продолговатой (24%) или неправильной формы (9%), а в 10% случаев наблюдалось их полное отсутствие. Индекс пигментации в этих выборках имел средние по сравнению с другими выборками значения (0.28–0.37; $M = 0.31$). У особей из поселений Юго-Восточного Гобустана медиальная и маргинальные полосы в основном контактировали с пятнами продолговатой формы, реже – с пятнами неправильной формы. Индекс пигментации составлял 0.31–0.65 ($M = 0.36$). Максимальные значения индекс пигментации имел у особей из поселений Юго-Восточного Ширвана – 0.55–0.82 ($M = 0.67$).

Отмечена сильная отрицательная корреляционная связь между степенью пигментации PI и размерными характеристиками особей в выборках из Северо-Западного и Юго-Восточного Гобустана ($r = -0.744$ – 0.767 ; $p < 0.05$); положительная – в выборке из Юго-Восточного Ширвана ($r = 0.725$; $p < 0.05$). В выборках из Северо-Восточного и Центрального Гобустана корреляционная связь между этими показателями имела статистически не значимые значения ($r = 0.227$ и $r = 0.022$; $p > 0.05$). В целом светлоокрашенные особи отличались несколько большими общими размерами (Tot.L), длиной тела (B.L), головогрудного щитка (Car.L) и метасомы (Met.T.L) по сравнению с темноокрашенными особями.

Поселения, представленные темноокрашенными особями (Юго-Восточный Гобустан, Юго-Восточный Ширван), почти всегда на 12–16% превосходили по численности поселения со светлоокрашенными особями (Северо-Западный и Центральный Гобустан) (рис. 27). Такое численное превосходство поселений, состоящих из темноокрашенных особей, возможно, объясняется их более высоким адаптивным потенциалом, повышенной эндокринной активностью и большим репродуктивным успехом [Корзун, Гречаный, 2009].

Отчасти в пользу сказанного могут свидетельствовать некоторые фактические данные из собственного опыта изучения репродуктивной деятельности пестрого скорпиона в условиях лаборатории. При содержании в идентичных условиях маточного поголовья количество потомства, производимого темноокрашенными самками, было выше (23–42 экз.; $M = 33.82 \pm 1.54$; $n = 53$), чем у светлоокрашенных самок (14–25 экз.; $M = 19.0 \pm 0.77$; $n = 34$). Выживаемость приплода, полученного от темноокрашенных самок, также была несколько выше, чем у потомства от светлоокрашенных особей – 70.6 и 64.7% соответственно.

Известно, что в популяциях многих животных регуляция постоянных взаимодействий со средой обитания поддерживается благодаря системе полиморфизма, приводящей к образованию разного количества полиморфных групп [Котт, 1950; Сергиевский, 1988]. Популяции пестрого скорпиона

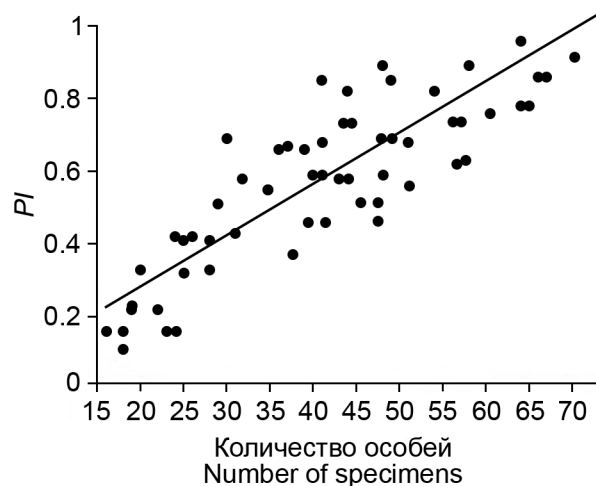


Рис. 27. Связь степени пигментации PI дорсальной поверхности мезосомы *Mesobuthus eupeus* с количеством особей в поселениях ($r = 0.854$; $p < 0.05$).

Fig. 27. Correlation between the degree of pigmentation PI of the dorsal surface of the *Mesobuthus eupeus* mesosome and the number of specimens in conglomerations ($r = 0.854$; $p < 0.05$).

в Гобустане и Юго-Восточном Ширване были широко представлены обитающими в разнотипных биотопах полиморфными группами (поселениями), особи из которых по-разному реагировали на макро- и микробиотические условия внешней среды путем использования разных поведенческих стратегий освоения пространства в целях собственного жизнеобеспечения. Так, например, прослеживалась некоторая связь степени пигментации дорсальной поверхности мезосомы скорпионов с особенностями их стратегии пространственного распределения. Темноокрашенные особи ($PI > 0.35$) чаще отмечались в биотопах с суглинисто-сероземным типом почвы и при наличии широкого выбора укрытий примерно в 80% случаев предпочитали использовать норы грызунов. Светлоокрашенные особи ($PI < 0.35$) преимущественно встречались в биотопах с песчаным и сероземным типом почв, предпочитая использовать в качестве укрытий различные наземные прикрытия почвы. Особи со слабо выраженными или вовсе отсутствующими элементами рисунка и пигментацией дорсальной поверхности тела (депигментированные) ($PI < 0.15$) были отмечены в биотопах с преобладанием серо-бурых почв и чаще использовали в качестве укрытий глубокие трещины в земле и самостоятельно вырытые норки в прикорневой части растений. Однако вышесказанное – всего лишь наше предположение, основанное на разрозненных фактах полевых наблюдений, и потому требует дополнительных исследований с привлечением большего количества материала.

Заключение

В окраске дорсальной поверхности тела *M. eureus* выделено несколько основных элементов: продольные (медиальная, парамедиальные и маргинальные) полосы, поперечные полосы и пигментация, – изменчивость проявления которых в сочетании с вариабельностью общего цветового фона отмечалась чаще всего.

Установлена преимущественно отрицательная корреляционная связь между частотой изменчивости основных элементов окраски дорсальной поверхности мезосомы. Более или менее сопряженно варьируют медиальная и парамедиальные, парамедиальные и маргинальные полосы. Изменчивость продольных полос в большей степени присутствовала в поселениях, которые локализовались в разнотипных биотопах независимо от степени их дистанционности. Это может свидетельствовать об относительной обособленности поселений (отсутствии контактов между ними) в исследованном регионе и определяющей роли условий среды обитания в изменении соотношений представленных в них фенотипов.

Высокая степень изменчивости окраски *M. eureus* выражалась в образовании устойчивых морф рисунка, с разной степенью встречаемости в поселениях из разных выборок. Всего на исследованной территории выделено 11 морф и от 2 до 8 (всего 54) их цветовых aberrаций с более или менее различимыми отличиями в сочетаниях

окраски фона тела и элементов рисунка мезосомы. Частота изменчивости признаков имела более низкие значения в поселениях, обитающих в сходных биотопических условиях. Полиморфизм окраски *M. eureus* является характерной особенностью вида, носит адаптивный характер и может быть обусловлен характером среды обитания: типом субстрата, цветовой гаммой и микроклиматическими условиями биотопов. Проявление полиморфизма окраски пестрого скорпиона на сравнительно небольшой территории может быть связано с относительной изоляцией поселений ввиду пространственной дифференциации разнотипных местообитаний и низкой способности вида к пространственным перемещениям. Полученные данные свидетельствуют о том, что на ограниченных участках ареала вида могут обнаруживаться микрогеографические тенденции проявления полиморфизма с образованием множества вариантов окраски.

Благодарности

Автор искренне признателен коллегам за ценные советы и замечания, сделанные в процессе работы и при подготовке рукописи.

Литература

- Бондарцев А.С. 1954. Шкала цветов (пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях). М. – Л.: Изд-во АН СССР. 28 с.
- Бяльницкий-Бирюля А.А. 1917. Arachnoidea Arthrogastra Caucasica. Часть I. Scorpiones. *Записки Кавказского музея*. А(5): 1–253.
- Васильев А.Г. 1984. Изоляция расстоянием и дифференциация популяций. *Журнал общей биологии*. 65(2): 164–176.
- Гиляров М.С. 1983. Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. М.: Наука. 216 с.
- Корзун В.М., Гречаный Г.В. 2009. Селекционно-генетический контроль динамики численности популяций животных. *Байкальский зоологический журнал*. 3: 110–126.
- Котт Х. 1950. Приспособительная окраска животных. М.: Издательство иностранной литературы. 544 с.
- Сергиевский С.О. 1988. Генетический полиморфизм и адаптивные стратегии популяций. В кн.: Фенетика природных популяций. М.: Наука: 190–200.
- Юсубов Э.Б. 1984. Скорпионы (Arachnida, Scorpiones) Азербайджана. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку. 26 с.
- Farzanpay R. 1987. Knowing scorpions. Teheran: Central University Publications. 231 p. (на фарси).
- Fet V.Y. 1994. Fauna and zoogeography of scorpions (Arachnida: Scorpiones) in Turkmenistan. In: Biogeography and Ecology of Turkmenistan (Monographiae Biologicae 72). Dordrecht – Boston: Kluwer Academic Publishers: 525–534.
- Fet V.Y., Sissom W.D., Lowe G., Braunwalder M.E. 2000. Catalog of the scorpions of the world (1758–1998). New York: The New York Entomological Society. 690 p.
- Gantenbein B., Fet V., Gromov A.V. 2003. The first DNA phylogeny of four species of *Mesobuthus* (Scorpiones, Buthidae) from Eurasia. *The Journal of Arachnology*. 31(3): 412–420. DOI: 10.1636/H01-23
- Gromov A.V. 2001. On the northern boundary of scorpions (Arachnida: Scorpiones) in Central Asia. In: Scorpions 2001: Memoriam Gary A. Polis. Burnham Beeches, Buckinghamshire: British Arachnological Society: 301–307.
- Kovařík F. 1997. Results of the Czech biological expedition to Iran. Part 2. Arachnida: Scorpiones, with descriptions of *Iranobuthus krali* gen. n. et sp. n. and *Hottentotta zagrosensis* sp. n. (Buthidae). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*. 61(1): 39–52.
- Kovařík F. 2019. Taxonomic reassessment of the genera *Lychas*, *Mesobuthus*, and *Olivierus*, with descriptions of four new genera (Scorpiones:

- Buthidae). *Euscorpius*. 288: 1–27. DOI: 10.18590/euscorpius.2019.vol2019.iss288.1
- Mirshamsi O., Sari A., Elahi E., Hosseinie S. 2011. *Mesobuthus eupeus* (Scorpiones: Buthidae) from Iran: a polytypic species complex. *Zootaxa*. 2929(1): 1–21. DOI: 10.11646/zootaxa.2929.1.1
- Pocock R.I. 1889. Notes on some Buthidae new and old. *Annals and Magazine of Natural History*. 6: 334–351.
- Shi Ch.-M., Huang Z.-S., Wang L., He L.-J., Hua Y.-P., Leng L., Zhang D.-X. 2007. Geographical distribution of two species of *Mesobuthus* (Scorpiones, Buthidae) in China: Insights from systematic field surveys and predictive models. *The Journal of Arachnology*. 35(2): 215–226. DOI: 10.1636/T06-20.1
- Teruel R. 2002. First record of *Mesobuthus eupeus* (Koch, 1839) from western Turkey (Scorpiones: Buthidae). *Revista Ibérica de Aracnología*. 5: 75–76.

Поступила / Received: 24.08.2021

Принята / Accepted: 31.10.21

Опубликована онлайн / Published online: 23.03.2022

References

- Bondartsev A.S. 1954. Shkala tsvetov (posobie dlya biologov pri nauchnykh i nauchno-prikladnykh issledovaniyakh) [Colour scale (a guide for biologists in scientific and applied research)]. Moscow – Leningrad: USSR Academy of Sciences. 28 p. (in Russian).
- Byalynitskiy-Birulya A.A. 1917. Arachnoidea Arthrogastra Caucasia. Part I. Scorpiones. *Zapiski Kavkazskogo muzeya*. A(5): 1–253 (in Russian).
- Cott H. 1950. Prispobitel'naya okraska zhivotnykh [Adaptive coloration in animals]. Moscow: Foreign Languages Publishing House. 544 p. (in Russian).
- Farzanpay R. 1987. Knowing scorpions. Teheran: Central University Publications. 231 p. (in Farsi).
- Fet V.Y. 1994. Fauna and zoogeography of scorpions (Arachnida: Scorpiones) in Turkmenistan. In: Biogeography and Ecology of Turkmenistan (Monographiae Biologicae 72). Dordrecht – Boston: Kluwer Academic Publishers: 525–534.
- Fet V.Y., Sissom W.D., Lowe G., Braunwalder M.E. 2000. Catalog of the scorpions of the world (1758–1998). New York: The New York Entomological Society. 690 p.
- Gantenbein B., Fet V., Gromov A.V. 2003. The first DNA phylogeny of four species of *Mesobuthus* (Scorpiones, Buthidae) from Eurasia. *The Journal of Arachnology*. 31(3): 412–420. DOI: 10.1636/H01-23
- Gilyarov M.S. 1983. Fauna i ekologiya pochvennykh bespozvonochnykh Moskovskoy oblasti [Fauna and ecology of soil invertebrates of Moscow Region]. Moscow: Nauka. 216 p. (in Russian).
- Gromov A.V. 2001. On the northern boundary of scorpions (Arachnida: Scorpiones) in Central Asia. In: Scorpions 2001: Memoriam Gary A. Polis. Burnham Beeches, Buckinghamshire British: Arachnological Society: 301–307.
- Korzun V.M., Grechany G.V. 2009. Selection-genetical control of numbers dynamics of animals' populations. *Baykal'skiy zoologicheskiy zhurnal*. 3: 110–126 (in Russian).
- Kovařík F. 1997. Results of the Czech biological expedition to Iran. Part 2. Arachnida: Scorpiones, with descriptions of *Iranobuthus krali* gen. n. et sp. n. and *Hottentotta zagrosensis* sp. n. (Buthidae). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*. 61(1): 39–52.
- Kovařík F. 2019. Taxonomic reassessment of the genera *Lychas*, *Mesobuthus*, and *Olivierus*, with descriptions of four new genera (Scorpiones: Buthidae). *Euscorpius*. 288: 1–27. DOI: 10.18590/euscorpius.2019.vol2019.iss288.1
- Mirshamsi O., Sari A., Elahi E., Hosseini S. 2011. *Mesobuthus eupeus* (Scorpiones: Buthidae) from Iran: a polytypic species complex. *Zootaxa*. 2929(1): 1–21. DOI: 10.11646/zootaxa.2929.1.1
- Pocock R.I. 1889. Notes on some Buthidae new and old. *Annals and Magazine of Natural History*. 6: 334–351.
- Sergievskiy S.O. 1988. Genetic polymorphism and adaptive strategies of populations. In: Fenetika prirodnykh populyatsiy [Phenetics of natural populations]. Moscow: Nauka: 190–200 (in Russian).
- Shi Ch.-M., Huang Z.-S., Wang L., He L.-J., Hua Y.-P., Leng L., Zhang D.-X. 2007. Geographical distribution of two species of *Mesobuthus* (Scorpiones, Buthidae) in China: Insights from systematic field surveys and predictive models. *The Journal of Arachnology*. 35(2): 215–226. DOI: 10.1636/T06-20.1
- Teruel R. 2002. First record of *Mesobuthus eupeus* (Koch, 1839) from western Turkey (Scorpiones: Buthidae). *Revista Ibérica de Aracnología*. 5: 75–76.
- Vasil'iev A.G. 1984. Isolation by distance and differentiation of populations. *Zhurnal obshchey biologii*. 65(2): 164–176 (in Russian).
- Yusubov E.B. 1984. Skorpioni (Arachnidae, Scorpiones) Azerbaydzhana [Scorpions (Arachnidae, Scorpiones) of Azerbaijan. PhD Abstract]. Baku. 26 p. (in Russian).