

Локомоторная активность и хоминг скорпиона *Mesobuthus eupeus* (C.L. Koch, 1839) (Arachnida: Scorpiones: Buthidae)

Н.Э. Новрузов

*Институт зоологии НАН Азербайджана, Баку, AZ 1073, Азербайджан.
E-mail: niznovzoo@mail.ru*

РЕЗЮМЕ: Исследовали локомоторную активность и хоминг пёстрого скорпиона (*Mesobuthus eupeus*) в естественных условиях. Проводились индивидуальные наблюдения за ночными передвижениями скорпионов разных половозрастных групп. Самцы удалялись на более значительные расстояния от постоянно используемых укрытий, чем самки. Среди вернувшихся после ночных маршей в укрытия скорпионов отмечались особи предимагинального и имагинального возраста с преобладанием последних. Сравнивался хоминг произвольно покидающих свои укрытия скорпионов и особей, отловленных с целью выпуска с разных дистанций от мест отлова. Установлено, что произвольно покидавшие свои укрытия скорпионы находили обратную дорогу к дому за более короткое время и с меньшим количеством ошибок. Особи, искусственно выпущенные с разных дистанций от мест отлова, совершали больше ошибок, количество которых возрастало, с увеличением дальности выпуска. Факт большей успешности хоминга у скорпионов первой группы свидетельствует об их лучшем ориентировании на местности при её повторном прохождении, вероятно, благодаря распознаванию текстуры поверхности почвы или собственных следовых меток.

Как цитировать эту статью: Novruzov N.E. 2020. Locomotory activity and homing of *Mesobuthus eupeus* (Arachnida: Scorpiones: Buthidae) // *Invert. Zool.* Vol.17. No.1. P.59–70. doi: 10.15298/invertzool.17.1.06

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: пёстрый скорпион, поведение, следовые метки, напочвенные ориентиры, отлов, выпуск.

Locomotory activity and homing of *Mesobuthus eupeus* (C.L. Koch, 1839) (Arachnida: Scorpiones: Buthidae)

N.E. Novruzov

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

ABSTRACT: The locomotory activity and homing of the mottled scorpion (*Mesobuthus eupeus*) were studied under natural conditions. Individual observations of nocturnal movements of scorpion of different age and sex groups were carried out. Males traveled to a greater distance from constantly used shelters than females. Among scorpions who returned after night marches to their shelters, were individuals of preimaginal and imaginal age, with the predominance of the latter. We compared homing between scorpions that were

arbitrarily leaving their shelters and individuals caught and released at different distances from the places of capture. Scorpions arbitrarily leaving their shelters found their way back to the house in a shorter time and with fewer errors. Individuals, which were artificially released at different distances from the places of capture, made more mistakes, the number of which increased with the range of release. The fact of greater success of homing in scorpions of the first group indicates their better orientation on the terrain when it is repeated, probably due to the recognition of the texture of the soil surface or their own trace marks.

How to cite this article: Novruzov N.E. 2020. Locomotory activity and homing of *Mesobuthus eupeus* (Arachnida: Scorpiones: Buthidae) // Invert. Zool. Vol.17. No.1. P.59–70. doi: 10.15298/invertzool.17.1.06

KEY WORDS: mottled scorpion, behavior, trace marks, the texture of the surface of soil, capture, release.

Введение

Многие животные в той или иной степени обладают способностями ориентироваться в пространстве и находить участки своего прежнего пребывания и маршрутные линии путей следования. Эта возможность способствует активной жизнедеятельности животного и часто является важным компонентом его жизненной стратегии. Навигация к какому-либо ранее выбранному месту, подходящему для засадной охоты, репродуктивной деятельности или гибернации — способность, которая независимо развивалась у многих зоологических таксонов на протяжении всего эволюционного процесса и, несомненно, всегда была направлена на процветание вида. Был описан ряд различных навигационных механизмов присущих разным группам живых организмов. Многие из таких исследований были проведены на членистоногих (Crustacea, Insecta) с выявлением у них сразу нескольких навигационных способностей (Wehner, 1992; Collett, Rees, 1997; Buehlmann *et al.*, 2015).

Изучение использования жизненного пространства проводилось и у представителей класса Arachnida (отряды Aranei и Scorpiones) (Norgaard *et al.*, 2003; Reyes-Alcubilla *et al.*, 2009; Day *et al.*, 2015). Так, например, известно, что некоторые виды скорпионов (*Paruroctonus utahensis*, *Mesobuthus gibbosus*) после ночных выходов на

поверхность возвращаются в свои укрытия, преодолевая расстояние в десятки метров (Polis *et al.*, 1985; Polis, 1990; Kaltsas, Mylonas, 2010). Экспериментальные исследования локомоторного поведения скорпионов позволили предположить наличие у них способности использовать для ориентации магнитное поле земли, астрономические ориентиры, влажность и текстуру поверхности почвы (Bost, Gaffin, 2004; Dacke, Warrant, 2010; Gaffin, Zhao, 2014; Gaffin, Brayfield, 2017). Нельзя исключать вероятность участия в этом поведении и других механизмов, таких, например, как оставление скорпионами на почве и предметах по ходу движения следовых и контактных феромонов (trail-marking pheromones) (*Paruroctonus utahensis*, *Smeringurus mesaaensis*) (Gaffin, Brownell, 1992, 2001; Steinmetz *et al.*, 2004; Taylor *et al.*, 2012).

Сведения о хоминге скорпионов все еще ограничены и базируются на камерально полученных данных. Исследованиям данного феномена в естественных условиях уделено меньше внимания, что вероятно связано с достаточной трудоемкостью их выполнения. Для выявления и оценки данного феномена у скорпионов в объёме стандартных полевых исследований требуется проведение индивидуальных наблюдений за каждой особью, маркирование мест изъятия животных и самих животных, отслеживание маршрутов на всём их протяжении, регистрация

особенностей передвижения и времени затрачиваемого на достижение конечной цели.

Целью настоящей работы являлось изучение локомоторной активности и хоминга пестрого скорпиона *Mesobuthus eupeus* (C.L. Koch, 1839) в естественных условиях. Причины выбора вида *M. eupeus* в качестве объекта исследования — с одной стороны, его высокая численность, необычайная экологическая пластичность и высокая локомоторная активность, с другой — выраженная привязанность к выбранному укрытию и отсутствие каких-либо сведений о хоминге данного вида в литературе.

В объеме ранее проведенных собственных исследований ночной локомоторной активности и пищедобывательного поведения пестрого скорпиона нами уже отмечалось проявление хоминга преимущественно у взрослых особей данного вида (Novruzov, 2017). Представленная работа является продолжением изучения хоминга в общем объеме исследований локомоторной активности скорпионов. Ввиду очевидной сложности проведения такой работы в полевых условиях исследования осуществлялись в два этапа. На первом этапе проводились индивидуальные наблюдения за естественной локомоторной активностью скорпионов для выяснения траектории маршрутов их передвижения, дальности ухода от укрытий и процента вернувшихся в прежние укрытия особей. На втором этапе скорпионов в целях эксперимента засветло извлекали из укрытий и с наступлением сумерек выпускали с разных дистанций от места отлова.

Материал и методика

Для достижения поставленной цели в процессе исследований требовалось выяснить следующие ключевые моменты: 1) половые и возрастные различия локомоторной активности; 2) скорость и время возврата к месту отлова; 3) особенности поведения особей на старте (в каком направлении стартуют и какими маршрутами двигаются после выпуска); 4) количество вернувшихся из

числа выпущенных; 5) частота совершения ошибок при выборе направления движения к месту отлова. По возможности планировалось отслеживать весь маршрут движения животных от точки старта до финиша.

Местом для проведения полевых исследований была выбрана полупустынная территория в междуречье Пирсагат-Джейранкечмез (Гобустан, Восточный Азербайджан). Ландшафт выбранной территории был представлен участками плотных полужакопленных песков с псаммофитной растительностью, суглинистыми и серозёмными участками с полынно-солянковыми и полынно-злаковыми растительными формациями. Исследования проводились в летние месяцы 2017–2018 гг. Контрольный осмотр укрытий и изъятие из них паукообразных производилось в светлое время суток. Наблюдение за перемещениями скорпионов на поверхности осуществлялись в вечерние и ночные часы с помощью фонарей оснащенных красными светофильтрами AOF-LR с расстояния 1,5–2 м. Ночные наблюдения в общей сложности составили около 342 ч. Траектории перемещений скорпионов и их укрытия метились и фиксировались на планшетах местности.

Объектами исследования были молодые ($n=120$) и взрослые особи ($n=221$) обоего пола. Все особи по размерам метасомы были условно разделены на три возрастные группы: до 10 мм — ювенилы — Juvenile (Juv.), более 10 и до 20 мм — молодые — Subadult (S.ad.), более 20 мм — взрослые — Adult (Ad.).

На первом этапе велись индивидуальные наблюдения за свободным перемещением скорпионов на поверхности почвы, с фиксацией всего маршрута от точки старта (укрытие) до финиша. На втором этапе паукообразных засветло отлавливали, метили акриловыми красками и с наступлением сумерек выпускали с различной удалённости от мест отлова (3, 5, 7, 10, 15, 20 и 25 м). Интервал между временем поимки и временем выпуска не превышал 10 ч. Для проведения эксперимента выбирались дни с благоприятными

погодными условиями (отсутствие осадков, облачность 3–4 балла, ветер не более 5 м/сек.). Через один, 3, 6 и 8 дней после выпуска укрытия в светлое время суток повторно проверялись на наличие в них, вернувшихся хозяев. Если скорпионы в укрытиях обнаруживались в тот же или на следующий день, результат хоминга оценивался как — абсолютно положительный. Если обнаружение происходило на 3-й день — положительный, на 6-й день — условно положительный. Если же особи обнаруживались только на 8-й день — результат считался сомнительным. В течение получаса за каждой выпущенной особью велись непрерывные наблюдения, чтобы выяснить начальное направление и характер её перемещений. Место выпуска (точка старта), укрытия, из которых были извлечены особи (точка финиша) и маршруты движения скорпионов фиксировались на план-схеме для возможности проведения сравнительного анализа данных. Выпуск животных в каждом случае производился в нейтральной точке Z, месту отлова соответствовала точка N (0°). Направление движения скорпионов учитывалось в градусах относительно четырех сторон света. Следовательно, самым верным направлением маршрута движения было направление от точки Z строго на север (0°).

На план-схемах опытных участков маршруты движений скорпионов отмечались в виде коротких прямых линий общая длина которых затем определялась наложением сантиметровой масштабной сетки или цифровым курвиметром, а направление — по компасу в градусах. Кроме того, определяли направление движений от старта к месту отлова и расстояние между этими точками. Для каждого сегмента маршрута чертежным транспортиром вычисляли угловое отклонение от цели от 0 до 360° . Ошибки в выборе направления движения определялись по карте маршрутов путем проведения прямой линии соединяющей конечную цель маршрута с местом старта и учетом всех отклонений от нее (в градусах). Первичные данные обработаны методами вариационной статистики в

программе Microsoft Excel 2010. Для определения достоверности данных рассчитывался t-критерий Стьюдента. Связь между количественными признаками устанавливалась корреляционно-регрессионным анализом с вычислением коэффициента корреляции Пирсона в программе Statistics 6.0.

Результаты

В летние месяцы период активности скорпионов за пределами укрытий начинался с наступлением сумерек. Взрослые скорпионы, во время ночных прогулок удалялись от укрытий на расстояние от 8–10 (57%) до 20–25 м (36%). Отдельные взрослые особи (5%) преодолевали и более значительные расстояния, удаляясь на 30–40 м от укрытий и проходя за ночь 70–80 м пути. Только небольшая часть из всех обнаруженных на территории особей (2%) за время исследований вообще не покидала свои укрытия.

Максимальные расстояния отдаления от дневного укрытия наблюдались у самцов и достигали в среднем $27,0 \pm 1,4$ м. Самки редко отходили от укрытия более чем на 8–10 м (в среднем $8,6 \pm 1,2$ м). Лимит расстояния отдаления от укрытия для всех взрослых особей составлял $17,5 \pm 1,5$ м. Общая продолжительность пребывания на поверхности за сутки находилась в пределах 2,5–3 ч у самок и 3,5–4 ч — у самцов.

На первом этапе исследований изучение траектории ночных перемещений скорпионов показало, что взрослые скорпионы (Ad.) после ночных прогулок в большинстве случаев возвращались в собственные убежища (табл. 1). Молодые особи (Juv.), завершая ночную активность, скрывались в случайно встретившихся на их пути норах, трещинах в почве, пустотах под камнями. Часть молодых скорпионов старшей возрастной группы (S.ad.), как и взрослые особи возвращалась в укрытия.

Сравнение хоминга скорпионов на разных типах почвы показало, что на суглинистом и сероземном типах почвы процент воз-

Таблица 1. Соотношение *M. eupeus* разных возрастных групп среди вернувшихся в укрытия после ночной активности на поверхности (n=193).

Table 1. The ratio of *M. eupeus* of different age groups among those who returned to shelters after nocturnal activity on the surface (n=193).

Возраст Age	Количество Number					
	Песчаная почва Sandy soil		Глинистая почва Loamy soil		Серозем Gray soil	
	Всего Total	Вернулось, % Returned, %	Всего Total	Вернулось, % Returned, %	Всего Total	Вернулось, % Returned, %
Juv.	17	0	21	0	19	0
S.ad.	23	20,4	19	22,2	21	28,4
Ad.	20	85,0	25	92,0	28	96,4

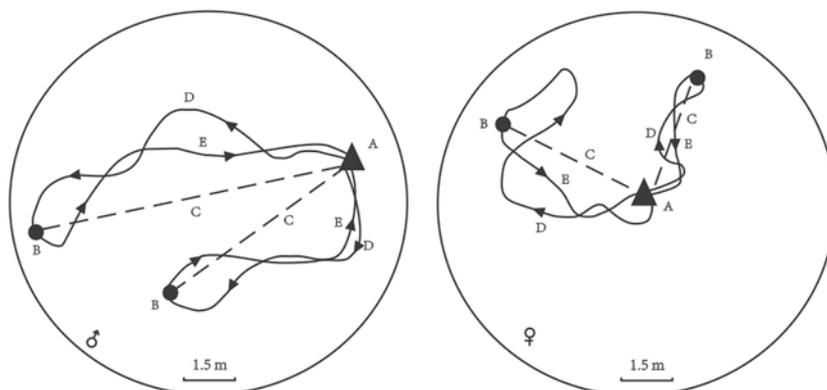


Рис. 1. Траектории ночных передвижений взрослых особей *M. eupeus* произвольно покинувших укрытия (A — укрытие; B — точка конечной цели маршрута; C — наибольшее расстояние от укрытия; D — траектория основного маршрута; E — траектория возвращения в укрытие).

Fig. 1. The night path of movements of an adult individuals of *M. eupeus* wich arbitrarily left the shelter (A — shelter; B — the ending point of the route; C — the farthest distance from a shelter; D — the trajectory of the primary route; E — the trajectory of the return to the shelter).

врата взрослых особей и молодых старшей возрастной группы выше, чем на песчаной почве (табл. 1). Возвращение скорпионов в укрытие в большинстве случаев происходило по другой траектории, чем удаление от него (рис. 1). Если условно принять точку максимального удаления от укрытия (B) за точку конечной цели маршрута, то траектории обратной дороги к укрытию (E) почти всегда оказывались короче, но при этом частично совпадали или пересекались с линией основного маршрута (D).

В расширенном виде данные первого этапа исследований (исключительно для взрослых особей) представлены в следующей таблице (табл. 2).

Статистическая достоверность представленных в таблице данных подтверждена вычислением критерия Стьюдента ($t = 8,49$; $p < 0,01$) и корреляционно-регрессионным анализом ($r = 0,951$).

На втором этапе исследований было осуществлено 78 выпусков скорпионов с разных дистанций от мест отлова. По истече-

Таблица 2. Успех хоминга произвольно покинувших укрытия взрослых особей *M. eurus* (n=143).
Table 2. Success rate of homing in *M. eurus* adults who have arbitrarily left shelters (n=143).

Дистанция, м Distance, m	Покинуло укрытия, ос. Left the shelter, ind.	Вернулось, ос. Returned, ind.						Успех хоминга Homing succes
		1–2 ч hrs	3–4 ч hrs	5–6 ч hrs	7–8 ч hrs	1 день day	Всего Total	
4	16	6	9	–	–	1	16	1,0
8	12	4	8	–	–	–	12	1,0
11	20	5	5	9	–	–	19	0,95
14	14	–	6	3	3	1	13	0,92
18	17	–	2	6	6	–	14	0,82
21	19	–	–	7	9	–	16	0,84
24	15	–	–	5	6	–	11	0,73
27	11	–	–	1	4	1	6	0,54
31	9	–	–	–	2	1	3	0,33
36	10	–	–	–	2	2	4	0,40

Таблица 3. Успех хоминга искусственно перемещённых взрослых особей *M. eurus* (n=78).
Table 3. Homing success rate in the artificially displaced adults of *M. eurus* (n=78).

Дистанция, м Distance, m	Выпущено, ос. Released, ind.	Вернулось, ос. Returned, ind.					Успех хоминга Homing succes
		1 ч hr	1 день day	3 дня days	6 дней days	Всего Total	
3	10	9	1	–	–	10	1,0
5	11	7	4	–	–	11	1,0
7	10	1	8	1	–	10	1,0
10	13	–	5	3	3	11	0,84
15	10	–	4	2	1	7	0,70
20	12	–	1	4	2	7	0,58
25	12	–	–	1	3	4	0,33

нию контрольного периода времени (6 дней) в места отлова вернулось 60 особей (табл. 3).

Для особей, выпущенных с коротких дистанций — 3 и 5 м — возврат составлял 100%. С дистанций 7 и 10 м вернулось 100 и 84% особей соответственно. С дистанции 15 м вернулось 70%, с 20 м возврат регистрировался в 58% случаев, а с дистанции 25 м — всего 33%.

По мере увеличения дистанции успех хоминга снижался ($r = -0,91$, $p < 0,05$), а среднее время обнаружения скорпионов в укрытиях после выпуска увеличивалось ($r = 0,35$, $p < 0,05$). С максимально удалённой

дистанции — 25 м — вернулись 33% особей, которые были обнаружены на своих участках через 3–6 суток (табл. 3). Наибольшая отмеченная скорость возврата скорпионов составила 1 ч при выпуске с дистанции 3–5 м. При выпуске с дистанций 7–15 м скорость возврата составляла 1–3 суток. Наименьшая скорость возврата — 3–6 суток, при выпуске скорпионов с дистанции 20–25 м. Следовательно, на преодоление самого маршрута они затрачивали меньше времени, чем его уходило на коррекцию ошибочных направлений и на временные остановки в пути. Так, с дистанции 3 м у них уходило от 30–40 мин — до 1 ч, с дистанции

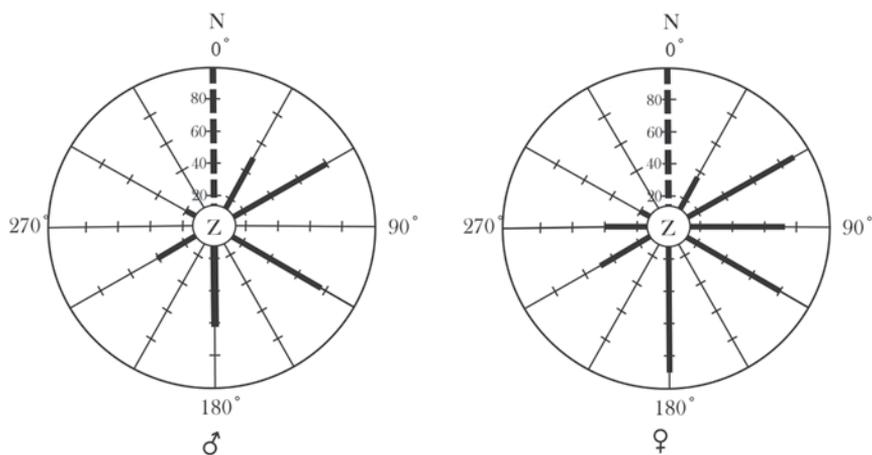


Рис. 2. Диаграммы распределения ошибок отклонения от цели при выпуске самцов и самок *M. eupeus* с разных дистанций от места отлова (Z — точка старта; N (0°) — направление на место отлова).
 Fig. 2. Distribution of errors of deviation from the target for males and females of *M. eupeus* released at different distances from the place of capture (Z — a point of start; N (0°) — direction to the place of capture).

5 м — от 1 ч до одних суток, с 7 м и дальше — 1–3 суток и более.

В первые полчаса после выпуска у скорпионов отмечались следующие типы поведения: 1) быстрые хаотичные перемещения с частой сменой направлений движения; 2) освоение ближайшего к месту выпуска случайного укрытия; 3) короткие пробежки с остановками; 4) неторопливое поисковое передвижение в одном направлении; 5) движение в одном направлении с максимальной скоростью (около 40 см/сек); 6) быстрые короткие пробежки с кратковременными остановками; 7) пробежки с кратковременным заходом в случайные укрытия.

Абсолютная успешность хоминга взрослых особей на втором этапе исследований на дистанциях 3–7, 10 и 15 м составляла 1,0, 0,84 и 0,70 соответственно. Однако ориентация на место отлова с наименьшим количеством ошибок происходила только на дистанциях 3 и 5 м. После выпуска с расстояния 7 м и более допускалось больше ошибок в выборе правильного направления к цели. Максимальные отклонения от цели у самцов находились в пределах 60–120°, у самок в пределах 60–180°. Средний вектор отклоне-

ния от цели составлял для самцов — 52,0°, для самок — 67,2° (рис. 2). В первые минуты после выпуска скорпионы передвигались беспорядочно, часто меняя направление. Затем вероятно происходила коррекция в выборе направления, так как их перемещения обретали более или менее упорядоченный поисковый характер.

Частота ошибок при выборе направления движения сразу после старта варьировала с её увеличением на более дальних дистанциях выпуска, что было заметнее выражено у самок скорпионов (рис. 3).

Сравнение данных первого и второго этапов исследования локомоторной активности и хоминга скорпионов представлены на следующей диаграмме (рис. 4).

Как видно из диаграммы (рис. 4) в первом случае (A1 и A2) увеличение дистанции удаления от укрытия в меньшей степени отражается на изменении количества вернувшихся из числа произвольно покинувших укрытия особей. Во втором случае (B1 и B2) изменение соотношения количества выпущенных и вернувшихся более выражено с тенденцией снижения количества вернувшихся особей при увеличении дистанции выпуска.

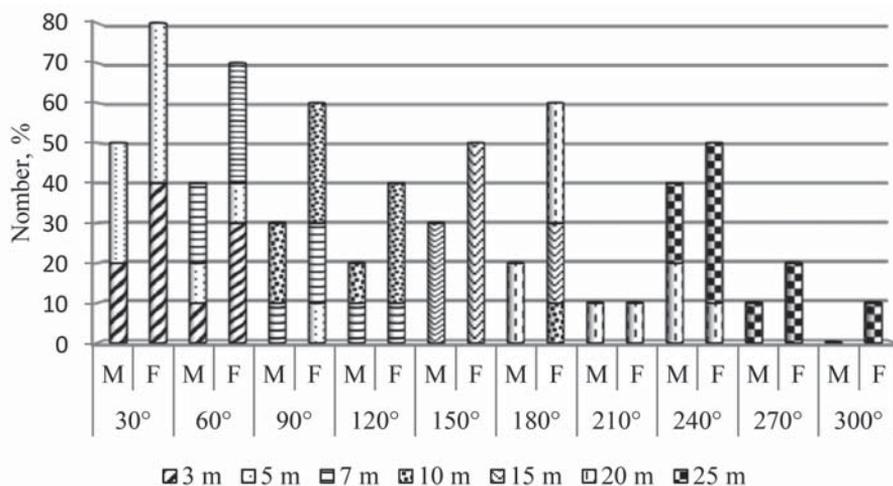


Рис. 3. Частота ошибок при выборе направления движения к цели у самцов и самок *M. eireus* выпущенных с разных дистанций (M — самцы, F — самки).

Fig. 3. Frequency of error in choosing the direction of movement to the target in males and females of the mottled scorpion, released at different distances (M — males, F — females).

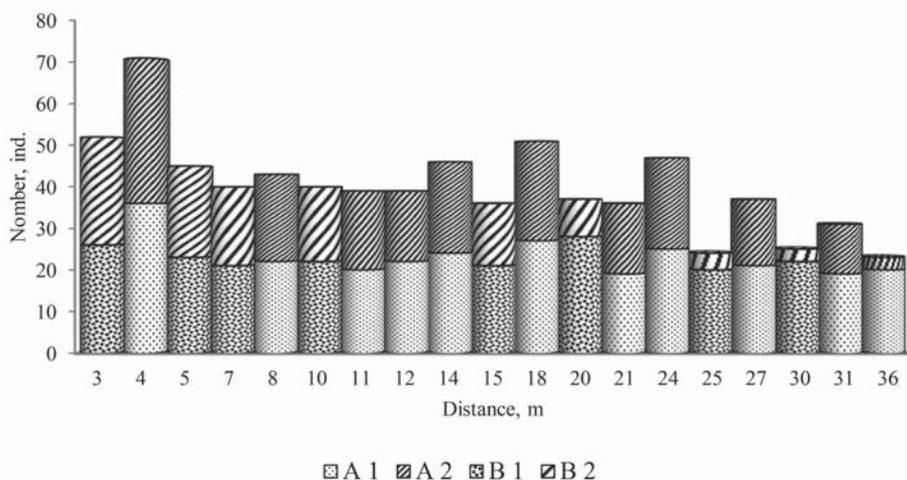


Рис. 4. Соотношение количества произвольно покинувших укрытия и перемещенных особей *M. eireus* с вернувшимися (A1 — произвольно покинувшие укрытия; A2 — вернувшиеся; B1 — выпущенные после отлова; B2 — вернувшиеся).

Fig. 4. The ratio between the number of arbitrarily leaving the shelters and displaced individuals to the number of those who returned: A1 — arbitrarily leaving the shelters; A2 — returned; B1 — released after capture; B2 — returned.

Обсуждение

Характер пространственных перемещений и территориальное распределение особей основывается, как известно на балансе двух составляющих топического поведения — стремление к поисково-исследовательской деятельности (search-research beha-

viour) и привязанности к дому (homing) (Taylor, Taylor, 1977; Dingle, Drake, 2007). Эти совершенно противоположные составляющие топического поведения в той или иной степени могут проявляться у скорпионов, в зависимости от биологических особенностей вида, возрастной и половой принадлежности особей, модифицируясь под влиянием

внутрипопуляционных отношений и внешних факторов.

Данные о влиянии возраста на хоминг пестрого скорпиона полученные на первом этапе исследований показали слабое проявление хоминга у молодых особей старшей возрастной группы (S.ad.). У ювенильных особей (Juv.) возвращение в укрытие не отмечалось. Возможно, что срединно-вентрально расположенные гребневидные органы (rectines) у молодых особей еще не функционируют в полном объеме, а они, как известно, выполняют роль хемо- и механорецепторов, благодаря которым скорпионы находят необходимые ориентиры на поверхности почвы (Gaffin, Brownell, 1997).

Сравнение успеха хоминга скорпионов на разных типах почвы показало, что на плотных типах почвы процент их возврата выше, чем на песчаной почве, не имеющей стабильной текстуры и не способной длительно сохранять следовые метки. Лабораторные исследования хоминга скорпионов на небольших песчаных поверхностях показали лучшие результаты возвращения особей с увеличением плотности песка (Day *et al.*, 2015). Весь промежуток времени, затрачиваемый скорпионами на возвращение в укрытие после их выпуска можно условно разделить на четыре периода: 1) период полной дезориентации (от момента выпуска до выбора первоначального направления движения); 2) период спонтанной ориентации (движение в различных направлениях); 3) период окончательной ориентации (выбор наиболее правильного курса); 4) движение по выбранному курсу (с момента выбора правильного курса до возвращения в укрытие). Продолжительность периода полной дезориентации (1) спонтанно менялась, в пределах от нескольких минут до одного часа, не зависимо от дистанции выпуска. Период спонтанной ориентации (2) и окончательной ориентации (3) тесно связаны и переход от одного к другому почти не различим. Продолжительность периода ориентации (2 и 3) увеличивается пропорционально увеличению дистанции выпуска. Период движе-

ния по правильному выбранному курсу (4) был в основном прямо пропорционален расстоянию до укрытия (при средней скорости передвижения скорпионов около 35 см/мин), т.к. объекты с этого момента двигались фактически по прямой линии (Muller, Wehner, 1988).

Из всего количества меченых и выпущенных с разных дистанций скорпионов примерно 23% особей впоследствии не было обнаружено в установленное условиями работы контрольное время. Основными обстоятельствами низкого процента возврата в срок искусственно перемещённых скорпионов, могли являться: 1) слабая привязанность к укрытиям; 2) неспособность обнаружить укрытие ввиду отсутствия меток и ориентиров 3) начавшийся процесс линьки; 4) репродуктивная активность; 5) прессинг со стороны естественных врагов (Polis, 1980).

Большинство скорпионов удалённых на расстояние 3, 5 и 7 м успешно вернулись в свои укрытия. В процессе возвращения к местам отлова скорпионам приходилось преодолевать расстояние равное или превышающее средний диаметр регулярно используемого ими пространства (home range). Правда при этом они преодолевали одну и ту же дистанцию за разное время предположительно из-за задержек в пути. Причины задержки в пути отдельных особей до трёх и более суток остались невыясненными. По литературным данным, они могут быть связаны с необходимостью пополнения энергетического баланса (отдых, пищевая активность) (Polis, 1990). Возвращение некоторых особей после контрольного времени (более 6 дней) не может являться прямым свидетельством их хоминговых возможностей, так как нельзя исключать вероятность повторного попадания в укрытия по чистой случайности. Исследование хоминга у амблипигид (*Heterophrynus batesii*) показало, что при смещении особей на расстояние от 2 до 7 м результат возврата составлял 100% в тот же день, но при увеличении расстояния всего до 10 м время возврата увеличивалось до 5 дней (Beck, Görke, 1974). Другие исследова-

тели, использовавшие методы радиослежения отмечали успех хоминга с расстояния до 25 м, а задержку в пути более 2 суток объясняли использованием фринами промежуточных укрытий на пути к основной цели следования (Hebets *et al.*, 2014).

Как видно из данных второго этапа исследований успешность хоминга скорпионов снижалась с увеличением расстояния от места выпуска до места отлова, а время их возвращения увеличивалось. Следовательно, можно предположить, что особь, выпущенная с меньшей дистанции с большей долей вероятности могла оказаться в пределах своего индивидуального пространства обычно используемого в период активности на поверхности и потому безошибочно и быстро отыскивала цель. Если условно принять за радиус известного скорпиону пространства величину примерно равную средней протяженности его регулярных маршрутов, то можно предположить, что большинству особей знакомо пространство вокруг своего укрытия диаметром около 18 м. Это значение очень близко средней величины ориентировочных перемещений совершаемых большинством взрослых особей пёстрого скорпиона ($17,5 \pm 1,5$ м), определенной нами еще на первом этапе исследований. В случае если скорпион, при выпуске с дальних дистанций оказывался за пределами знакомого ему пространства, он первое время находился в спонтанном поиске знакомой территории, достигнув которой у него имелись шансы вернуться к месту отлова. Чем дальше располагается место выпуска от знакомого пространства, тем видимо меньше вероятность такого события.

Не удалось выяснить, используют ли скорпионы при поиске укрытия стратегию систематического поиска, как, например, пауки-волки (*Lycosidae*) и пустынные муравьи (*Cataglyphis fortis*) способные к интеграции маршрутов сокращая, таким образом, путь к дому двигаясь фактически по прямой линии (Merkle *et al.*, 2006; Reyes-Alcubilla *et al.*, 2009; Menda *et al.*, 2014). Во всех наблюдаемых случаях применения этой стратегии

скорпионы совершали поисковые маневры, по дальности превышающие пределы обычных ориентировочных выходов на поверхность. К тому же нам чисто физически не всегда удавалось проследить весь маршрут их движения, особенно когда они, покидая место выпуска, начинали перемещаться в случайном направлении или прятались в неудобные для обследования места.

Данные о зависимости успешного хоминга в литературе от пола скорпионов ограничены. Отмечено, что самцы более активны на поверхности и часто преодолевают очень большие расстояния, так как им приходится помимо добывания пищи искать самок для спаривания. Самки, выходя на поверхность, не удаляются от укрытий, располагаясь по периметру ближайших камней и кустарников (Kaltsas *et al.*, 2006, 2008).

Использованием метода отлова и выпуска нами установлено, что хоминг самцов пёстрого скорпиона при необходимости пересекает в процессе возвращения открытые пространства отличался от хоминга самок. Самки, в отличие от самцов, возвращались успешней, когда выпускались в местах со значительным травяным покрытием и менее успешно, когда их выпуск осуществлялся на открытом свободном от растений пространстве. Однако в целом успех хоминга у обоих полов был существенно выше на участках поверхности, где имелась растительность, присутствовали различные предметы или неровности рельефа. Находясь за пределами знакомого пространства, скорпионы первоначально были заняты поиском своего индивидуального участка, найдя который с легкостью определяли месторасположение своего укрытия.

Взрослые самцы, для которых были характерны большая манёвренность и выходы за пределы индивидуального участка, лучше возвращались с дальних дистанций, чем самки. В брачный период самцы, обнаружившие во время своих ночных манёвров готовых к репродуктивной деятельности самок, в прежние укрытия не возвращались ($n=3$). Возвращаются ли они по завершении

брачного периода, в объеме проведенных исследований выяснить не удалось. В брачный период хоминговое поведение *M. eupeus*, по-видимому, не проявляется ни у одного из полов. Оплодотворенные самки также не возвращались в прежние укрытия, чаще подыскивая другие, более подходящие для их положения выводковые укрытия с перспективой выведения и сохранения потомства. Для самок некоторых других видов скорпионов (*Mesobuthus gibbosus*) отмечен определенный консерватизм в отношении к укрытиям даже в репродуктивный период (Kaltsas, Mylonas, 2010).

Заключение

Установлено, что скорпионы, произвольно покинувшие укрытия, почти безошибочно находили обратную дорогу, что позволяет предположить использование ими напочвенных ориентиров или оставленных ранее следовых меток. Данное предположение отчасти подтверждалось результатами сравнения хоминга скорпионов на разных типах почвы (песчаной, глинистой и серозёмной). На глинистом и серозёмном типе почв, где видимо лучше выражена текстура и дольше сохраняются следовые метки отмечен более высокий процент вернувшихся особей и меньшее количество ошибок в выборе направления к укрытию. Искусственно перемещённые скорпионы имели весьма ограниченные возможности использования следовой ориентации, чаще совершали ошибки при выборе направления движения, чем вероятно и может быть объяснен низкий процент вернувшихся особей.

подавляющее большинство особей (90,8%) перемещённых на расстояние от 3 до 15 м вернулись в свои укрытия. Взрослые особи, перемещённые со своего участка, способны возвращаться с дистанции до 20 м, молодые особи — с 10 м, что в несколько раз превышает средний диаметр регулярно используемого ими пространства. Основным фактором, обеспечивающим успех возвращения скорпионов в укрытия, по-видимому,

является знание пространства за пределами участка, где расположено укрытие. Случаи возвращения из мест, расположенных дальше пределов исследованного пространства могут быть результатом случайного попадания паукообразных на знакомое место в процессе их поисковых перемещений.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность старшему научному сотруднику музея естественной истории НАН Азербайджана к.б.н. Э.Ф. Гусейнову за ценные советы и замечания, сделанные в процессе работы над рукописью.

Список литературы

- Beck L., Görke K. 1974. Tagesperiodik, Revierverhalten und Beutefang der Geißelspinne *Admetus pumilio* C. L. Koch im Freiland // Z. Tierpsychol. Bd.35. S.173–186.
- Bost K.C., Gaffin D.D. 2004. Sand scorpion home burrow navigation in the laboratory // Euscorpius. No.17. P.1–5.
- Buehlmann C., Graham P., Hansson B.S., Knaden M. 2015. Desert ants use olfactory scenes for navigation // Animal Behaviour. Vol.106. P.99–105.
- Collett T.S., Rees J.A. 1997. View-based navigation in Hymenoptera: Multiple strategies of landmark guidance in the approach to a feeder // Journal of Comparative Physiology. Vol.181. P.47–58.
- Dacke M., Warrant E. 2010. Visual orientation and navigation in nocturnal arthropods // Brain Behaviour and Evolution. Vol.75. P.156–173.
- Day B., Miller C., Strain J., Woodard T. 2015. Examining textural familiarity in scorpion homing // Department of Biology. University of Oklahoma. P.1–6.
- Dingle H., Drake V.A. 2007. What is migration? // Bioscience. Vol.57. P.113–121.
- Gaffin D.D., Brayfield B.P. 2017. Exploring the chemo-textural familiarity hypothesis for scorpion navigation // Journal of Arachnology. Vol.45. P.265–270.
- Gaffin D.D., Brownell P.H. 1992. Evidence of chemical signaling in the sand scorpion, *Paruroctonus mesaensis* (Scorpionida: Vaejovidae) // Ethology. Vol.91. P.59–69.
- Gaffin D.D., Brownell P.H. 2001. Chemosensory behavior and physiology // P.H. Brownell, G.A. Polis (eds.). Scorpion Biology and Research. New York, NY: Oxford University Press. P.184–203.
- Gaffin D.D., Zhao K. 2014. A new hypothesis for scorpion navigation: chemo-textural familiarity // Annual Meeting of the American Arachnological Society, June 20–24, 2014, Ohio State University, Newark, Ohio.
- Hebets E.A., Goering E.J., Bingman V.P., Wigmann D.D. 2014. Night homing in from tropical amblypygid *Phrynus pseudoparvulus* (Class Arachnida, Order Amblypygi) // Anim. Cogn. Vol.17. P.1013–1018.

- Kaltsas D., Mylonas M. 2010. Locomotory activity and orientation of *Mesobuthus gibbosus* (Scorpiones: Buthidae) in central Aegean Archipelago // Journal of Natural History. Vol.44. P.1445–1459.
- Kaltsas D., Stathi I., Mylonas M. 2006. The effect of insularity on the seasonal population structure of *Mesobuthus gibbosus* (Scorpiones: Buthidae) // Euscorpius. No.44. P.1–8.
- Merkle T., Knaden M., Wehner R. 2006. The uncertainty in the position of the nest influences systematic search of desert ants // J. Exp. Biol. Vol.209. P.3545–3549.
- Menda G., Shamble P.S., Nitsani E.I., Golden R.R., Hoy R.R. 2014. Visual perception in the brain of a jumping spider // Current Biology. Vol.24. P.2580–2585.
- Muller M., Wehner R. 1988. Path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis* // Proceedings of the National Academy of Sciences. Vol.85. P.5287–5290.
- Norgaard T., Henschel J.R., Wehner R. 2003. Long-distance navigation in the wandering desert spider *Leucorchestris arenicola*: can the slope of the dune surface provide a compass cue? // Journal of Comparative Physiology. Vol.189. P.801–809.
- Novruzov N.E. 2017. [Notes on night activity and trophic behaviour of *Mesobuthus eupeus* (C. L. Koch, 1839) (Arachnida, Scorpiones, Buthidae) in the Eastern Azerbaijan] // Euroasian Entomological Journal. Vol.16. No.1. P.67–72 [in Russian with English summary].
- Polis G.A. 1980. Seasonal patterns and age-specific variation in the surface activity of a population of desert scorpions in relation to environmental factors // J. Anim. Ecol. Vol.49. P.1–18.
- Polis G.A. 1990. Ecology // G.A. Polis (ed.). The Biology of Scorpions. California: Stanford University Press. P.247–293.
- Polis G.A., McReynolds C.N., Ford R.G. 1985. Home range geometry of the desert scorpion *Paruroctonus utahensis* // Oecologia. Vol.67. P.273–277.
- Reyes-Alcubilla C., Ruiz M.A., Ortega-Escobar J. 2009. Homing in the wolf spider *Lycosa tarantula* (Araneae, Lycosidae): the role of active locomotion and visual landmarks // Naturwissenschaften. Vol.96. No.4. P.485–494.
- Steinmetz S.B., Bost K.C., Gaffin D.D. 2004. Response of male *Centruroides vittatus* (Scorpiones: Buthidae) to aerial and substrate-borne chemical signals // Euscorpius. No.12. P.1–6.
- Taylor L.R., Taylor R.A. 1977. Aggregation, migration and population mechanics // Nature. Vol.265. P.415–421.
- Taylor M.S., Cospser C.R., Gaffin D.D. 2012. Behavioral evidence of pheromonal signaling in desert grassland scorpions *Paruroctonus utahensis* // Journal of Arachnology. Vol.40. P.240–244.
- Wehner R. 1992. Arthropods // F. Papi (ed.). Animal Homing. London: Chapman and Hall. P.45–144.

Ответственный редактор К.Г. Михайлов