

ЭКОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ СТРАТЕГИЯ АДАПТАЦИЙ МИГРИРУЮЩИХ (*VESPERTILIO MURINUS*, *PIPISTRELLUS NATHUSII*) И ОСЕДЛОГО (*MYOTIS DASYCNEME*) ВИДОВ РУКОКРЫЛЫХ (МАММАЛИА ЧИРОПТЕРА) ФАУНЫ УРАЛА (РОССИЯ)

Л. А. Ковальчук^{1,*}, В. А. Мищенко^{1,2}, Л. В. Черная¹, Н. В. Микшевич³

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия

*e-mail: kovalchuk@ipae.uran.ru

²Федеральный научно-исследовательский институт вирусных инфекций «Виром» Роспотребнадзора, Россия

³Уральский государственный педагогический университет, Россия

Поступила: 08.10.2024. Исправлена: 21.05.2025. Принята к опубликованию: 26.05.2025.

В современных условиях глобально-экстремальных климатических изменений в пространственно-временных перераспределениях природных ресурсов миграция является важной частью экологии многих видов летучих мышей. При планировании природоохранных мероприятий Международный союз охраны природы показал, что до 80% летучих мышей нуждаются в комплексных исследованиях по защите их видового разнообразия и сохранению устойчивого состояния популяций. В качестве объектов исследования использованы выборки сеголеток из популяций летучих мышей, обитающих на особо охраняемой природной территории «Ильменский государственный заповедник». Исследователи отмечают, что миграция летучих мышей – процесс энергозатратный в условиях длительных сезонных перелетов. Целью исследования была оценка фонда свободных аминокислот плазмы крови мигрирующих и оседлого видов рукокрылых: *Vespertilio murinus*, *Pipistrellus nathusii*, *Myotis dasycneme* (Mammalia Chiroptera). Показан повышенный фонд свободных аминокислот в плазме крови перелетных *Pipistrellus nathusii* (1614.7–3781.7 мкмоль/л) и *Vespertilio murinus* (1206.8–1834.3 мкмоль/л), в сравнении с особями оседлого вида *Myotis dasycneme* (790.4–1079.0 мкмоль/л), обеспечивающий субстратную поддержку активизирующихся обменных процессов при формировании энергетической и пластической систем в периоды длительных осенних миграций. По процентному содержанию метаболических групп свободных аминокислот плазмы крови мигрирующих видов *Vespertilio murinus*, *Pipistrellus nathusii* и оседлого вида *Myotis dasycneme*: гликогенных, незаменимых, заменимых, серосодержащих, ароматических и с разветвленной углеродной цепью показано наличие видовой специфики ($p < 0.05$). Отсутствие статистически значимых различий между *Vespertilio murinus* и *Pipistrellus nathusii* в процентном содержании аминокислот с разветвленной углеродной цепью и ароматических аминокислот ($p > 0.05$) свидетельствует о единстве специфических путей метаболизма мигрирующих рукокрылых. В плазме крови у перелетных видов летучих мышей отмечено высокое содержание незаменимой аминокислоты аргинина, участвующей в образовании мышечных волокон и в повышении скорости заживления ран, травм костей и сухожилий, что, несомненно, способствует подготовке животных к длительным перелетам в места зимовки. Методом многомерного анализа главных компонент визуализирована специфика свободных аминокислот плазмы крови, модифицирующих основные метаболические потоки в организме перелетных и оседлого видов летучих мышей, что подтверждают результаты дисперсионного анализа ($p < 0.05$). Выявлена четкая пространственная обособленность перелетных видов *Pipistrellus nathusii*, *Vespertilio murinus* и оседлого *Myotis dasycneme* по первой главной компоненте. Результаты проведенных исследований могут быть рекомендованы в системе долгосрочного мониторинга при разработке природоохранных мероприятий и оценке устойчивости природных популяций рукокрылых фауны Урала.

Ключевые слова: адаптивный механизм, аминокислота, летучие мыши, оседлый вид, перелетный вид, плазма крови

Введение

Ареал европейских мигрирующих летучих мышей охватывает большую часть Европы, от Фенноскандии и Британских островов на севере до Средиземноморья на юге, достигает прилегающих восточных территорий России (Урал, западная и южная Сибирь, Алтайский

край и часть Дальнего Востока) (Большаков и др., 2005; Русаков, 2010; Kruskop et al., 2012; Dietz & Kiefer, 2016). Мигрирующие летучие мыши играют значимую роль во многих экосистемах по всему миру, и их популяционная сохранность имеет высокое значение (Kunz et al., 2011). Миграционная стратегия этих

млекопитающих, несомненно, является важной частью их экологической специализации (Fleming & Eby, 2003; Fleming, 2019; Maggini et al., 2022; Simmons & Ciranello, 2022). В связи с этим исследования по сохранению биологического разнообразия летучих мышей при сезонных трансконтинентальных миграциях в условиях современной глобальной экологической ситуации приобретают все большую значимость (Hutterer et al., 2005; Popa-Lisseanu & Voigt, 2009; Sachanowicz et al., 2018). Основными движущими силами миграции годового жизненного цикла рукокрылых являются экологические и биогеографические факторы, такие как сезонная нестабильность температур, влажность, солнечная радиация, осмотический стресс, потеря среды обитания при урбанизации и другие антропогенные угрозы, пространственно-временное распределение ресурсов, хищничество и конкуренция (Alerstam et al., 2003; Fleming & Eby, 2003; Welbergen et al., 2008; Maclean & Wilson, 2011; Michaelsen, 2016). Экстремальные климатические флуктуации, нарушая или изменяя фенологию миграционного поведения рукокрылых, активно влияют на их выживание и размножение (Frick et al., 2010; Stepanian & Wainwright, 2018). В последние десятилетия в условиях, способствующих антропогенно интенсивному преобразованию природных ландшафтов, исследователи отмечают сокращение видового разнообразия рукокрылых и сокращение популяционной численности многих видов летучих мышей (Russo & Ancillotto, 2015; Frick et al., 2020). Более половины видов летучих мышей, оцененных Международным союзом охраны природы (МСОП), имеют неизвестные или сокращающиеся популяционные тенденции, а мигрирующие виды, представляющие собой важный охраняемый природный объект, особенно уязвимы. В дополнение к традиционному списку угроз для мигрирующих летучих мышей (загрязнение окружающей среды и, в частности, для летучих мышей, злонамеренное уничтожение их колоний в пещерах), недавно появилась новая для них угроза – ветровые турбины, количество которых в последние годы в Европе заметно увеличилось (Kunz et al., 2007; Rydell et al., 2010; Lehnert et al., 2014; Thaxter et al., 2017). Длительные сезонные миграции способствуют повышенному уровню гибели перелетных летучих мышей. Исследования Kruszynski et

al. (2022) и Voigt et al. (2022) показали, что ветряные турбины, расположенные вдоль береговой линии в Европе на пути миграционных коридоров летучих мышей, вызывают их высокую гибель в конце лета и осенью. Совокупная смертность, связанная с возрастающими угрозами, может иметь последствия на уровне популяций мигрирующих видов летучих мышей.

В районах с умеренным климатом мигрирующие виды демонстрируют региональные (до 500 км) сезонные перелеты между летними участками размножения и подходящими местами для зимней спячки (Fleming & Eby, 2003; Hutterer et al., 2005). Известны популяции летучих мышей, летнее обитание и зимовки которых находятся в пределах небольшого географического ареала в одной климатической зоне. *Myotis dasycneme* (Boie 1825) и *M. daubentonii* (Kuhl 1817) – оседлые виды, которые могут зимовать в холодном климате, успешно используя в качестве убежищ пещеры и скальные штольни (Ильин, 1999; Большаков и др., 2005). В случае потребности животных в относительно высокой температуре окружающей среды во время спячки, мигрирующие популяции из внутренних регионов Евразии с холодным континентальным климатом преодолевают сотни и тысячи километров от мест размножения до районов с более мягкими климатическими условиями (Hutterer et al., 2005; Popa-Lisseanu & Voigt, 2009; Dietz & Kiefer, 2016). Низкие годовые температуры северо-восточной и северной части ареала летучих мышей определяют продолжительные сезонные миграции по территории Европы на 1000–2000 км и более в юго-западном направлении (Fleming & Eby, 2003; Pētersons, 2004; Alcalde et al., 2021). Мигрирующие на дальние расстояния в Европе летучие мыши представлены четырьмя видами: *Nyctalus leisleri* (Kuhl 1817), *N. noctula* (Schreber, 1774), *Pipistrellus nathusii* (Keyserling et Blasius 1839) и *Vespertilio murinus* (Linnaeus, 1758), регулярно преодолевающими по 3000–4000 км от летнего гнездового района к зимнему местообитанию и обратно (Hutterer et al., 2005). Из-за трудностей с отловом и отслеживанием перелетных видов, исследователи отмечают отсутствие достаточного количества центров кольцевания и оценки численности популяций перелетных видов, что препятствует установлению их миграционных маршрутов

и пониманию экологических и эволюционных факторов, определяющих миграцию этих животных (Hutterer et al., 2005; Popa-Lisseanu & Voigt, 2009; Fleming, 2019; Vasenkov et al., 2022). Тем не менее, в настоящее время, благодаря методам кольцевания, спутниковой телеметрии и GPS-слежения, у исследователей имеется определенный массив данных как о сезонных перелетах летучих мышей на дальние расстояния, так и о региональных мигрантах и оседлых видах. Данные кольцевания и повторной поимки мигрирующих летучих мышей подтверждают, что восточные и северо-восточные популяции *Pipistrellus nathusii* и *Vespertilio murinus* ежегодно осенью мигрируют из мест гнездования в районы зимовки, расположенные в западной, центральной и южной Европе (Strelkov, 1999; Pētersons, 2004; Popa-Lisseanu & Voigt, 2009; Sachanowicz et al., 2018; Alcalde et al., 2021; Vasenkov et al., 2022). В Северной Европе мигрирующие виды летучих мышей часто обнаруживаются вдоль побережья Балтийского моря, особенно во время миграции весной и осенью (Ijäs et al., 2017). Задokumentированные перемещения летучих мышей представляют достаточно узкий веер движения с северо-востока на юго-запад континента Европа. Так, Alcalde et al. (2021) предполагают по результатам отлова рукокрылых, что Пиренейский полуостров может быть значимым местом для зимовки мигрирующих популяций *Pipistrellus nathusii*.

Отмечено, что *Pipistrellus nathusii* осенью ежегодно мигрирует из Скандинавии и Центральной Европы в Западную Европу с последующим весенним возвращением в места своего прежнего обитания (homing). Hutterer et al. (2005) отмечают широкую миграцию летучих мышей из Восточной Европы к местам зимовки по всему атлантическому побережью от Нидерландов на севере до южных районов Франции, севера Италии и даже Испании. Lagerveld et al. (2017) отмечают также регулярные появления летучих мышей на прибрежных ветряных электростанциях Нидерландов, обычно ограничивающихся периодами со спокойной погодой, подходящей для миграции на большие расстояния. Leopold et al. (2015) сообщают об обнаружении в Нидерландах особи *Pipistrellus nathusii*, окольцованной в Великобритании, что, несомненно, доказывает способность летучих мышей пересекать Северное море во время своей миграции. От-

мечены миграционные пути и по средиземноморскому побережью Италии до Греции и Турции на расстояния перелетов свыше 1000 км (Vierhaus, 2004). Летучие мыши, окольцованные в Восточной Европе (Эстония, Латвия, Литва, Россия), были повторно отловлены во Франции (Lustrat, 1996; Pētersons, 2004), в Австрии, Нидерландах (Masing, 1988), Болгарии, Греции, Турции (Панютин, 1968; Strelkov, 1969, 1999; Markovets et al., 2004)

Фенология осенней миграции и миграционное поведение северо-восточных популяций *Pipistrellus nathusii* изучена Pētersons (2004). По данным Pētersons (2004), зарегистрированный рекорд перелета на дальние расстояния принадлежит окольцованному самцу *Pipistrellus nathusii*, который пролетел в юго-западном направлении 1905 км из Латвии в Хорватию. По данным орнитологической станции Папе (Латвия), пик осенней миграции особей *Pipistrellus nathusii* на побережье Балтийского моря приходится на вторую половину августа и начало сентября, при этом самцы мигрируют позднее самок. Отмечено, что среднее расстояние миграции, пройденное самцами (1365.5 км), значительно больше, чем расстояние, пройденное самками (1216.5 км). Средняя скорость миграции *Pipistrellus nathusii* (n = 12) составила 47.8 км за ночь. Последние мигрирующие летучие мыши были пойманы в середине октября. В августе 2015 г. самец *Pipistrellus nathusii*, окольцованный на орнитологической станции Папе (Латвия: 56.16471° N, 21.01722° E), преодолел расстояние в 2224 км в период осенней миграции в юго-западном направлении европейского континента. В марте 2017 г. *Pipistrellus nathusii* обнаружен в природном заповеднике Лагуна, Наварра (Северная Испания: 42.40833° N, 1.59332° E) (Alcalde et al., 2021) (рис. П1).

Имеется сообщение о миграционном перелете годовалой самки *Pipistrellus nathusii* за 63 дня не менее 2486 км из Вологодской области России (58.57062° N, 37.55473° E) во Французские Альпы (Верхняя Савойя: 46.28331° N, 0.41501° E) (рис. П2). Самка *Pipistrellus nathusii* окольцована в окрестностях пос. Борок при Дарвиновском природном биосферном заповеднике в июле 2009 г. (Vasenkov et al., 2022) (рис. П2). Cortes & Gillam (2020) отмечают, что в миграционных дальних маршрутах летучих мышей часто присутствуют для ориентации крупные водо-

емы. Вероятно, побережье Балтийского моря может быть таким же ориентиром для летучих мышей, несомненно, увеличивая расстояние их полета в заданном направлении. На основании наблюдений, Voigt et al. (2023) пришли к выводу, что направления миграционных коридоров летучих мышей между летними и зимовочными их ареалами более сложны, чем предполагалось ранее. Показано, что в Крыму могут зимовать *Pipistrellus nathusii* и *Vespertilio murinus* из более северных регионов (Красная книга Республики Крым, 2015). Зимующие колонии *Pipistrellus nathusii* известны на Кавказе (Рахматулина, 2005; Иващенко, 2018), а зимующие *Vespertilio murinus* и *Pipistrellus nathusii* обнаружены в южной части территории Украинских Карпат (Башта, 2007). Колонии *Vespertilio murinus* в зимний период насчитывают до 100 особей (Покинъ-череда, 1999). Летучие мыши, обнаруженные в Закарпатье осенью, мигрируют далее в юго-западном направлении из Белоруссии в Румынию и в Австрию (Курсков, 1965). Buresh (1941), Кузякин (1950) и Strelkov (1969) сообщают, что особь, окольцованная на Украине, была отловлена в том же году в южной Болгарии в 1123 км от места кольцевания. Образец ваучера и кольцо *P. pipistrellus* хранятся в Болгарском музее естественной истории (Benda et al., 2003). Перелеты *Vespertilio murinus* наблюдаются от России и Швейцарии до Франции (Markovets et al., 2004), а также из Беларуси в Австрию и Молдавию (Курсков, 1965; Strelkov, 1969). Дальние миграционные пути *Vespertilio murinus* отмечают Masing (1989), до 1440 км, и Markovets et al. (2004), до 1780 км. При отлове летучих мышей, окольцованных в Эстонии, установлена максимальная дальность перелетов *Pipistrellus nathusii* – 1530 км (Masing et al., 1999). Представленный обзор задокументированных миграций животных показывает, что основным направлением следования до мест зимовки является юго-западное. Однако отмечаются виды летучих мышей, мигрирующих из Восточной Европы и другими путями с преобладанием как южного, так и юго-восточного направлений (Hutterer et al., 2005).

По оценке МСОП, в настоящее время более трети видов летучих мышей находится под угрозой исчезновения, и более 57% рукокрылых имеют стремительно сокращающуюся численность во всех регионах (IUCN, 2022). 80% летучих мышей, оцененных МСОП,

нуждаются в исследованиях по сохранению их видового разнообразия и устойчивого состояния популяций при планировании природоохранных мероприятий (Frick et al., 2020). Стремительно сокращается численность мезофильных и бореальных видов европейской фауны летучих мышей, которые обитают на Урале (*Vespertilio murinus*, *Pipistrellus nathusii* и *Myotis dasycneme*) и внесены в Красный список МСОП (IUCN, 2022). Перелетный вид *Pipistrellus nathusii* внесен в Красную книгу Свердловской области (2018) и Красную книгу Челябинской области (2017), а оседлый *Myotis dasycneme* является охраняемым видом в Свердловской области (Красная книга Свердловской области, 2018). Мигрирующие летучие мыши демонстрируют удивительные экологические и эволюционные особенности, играют значимую роль во многих экосистемах в качестве индикатора жизнеспособности и эталонного параметра биологического разнообразия (Fleming & Eby, 2003; Kunz et al., 2011; Fleming, 2019). В связи с этим задачи сохранения популяций мигрирующих летучих мышей необходимо решать на национальном и международном уровнях. Помимо этого известно, что целый ряд патогенных агентов оказывают давление на популяции рукокрылых, демонстрируя возрастающую распространенность и интенсивность заражения многих европейских видов летучих мышей (Breed et al., 2010; Kohl & Kurth, 2014). Тем не менее, некоторые виды летучих мышей справляются с этим посредством морфологической, физиологической и экологической адаптации (Haarsma & Siepel, 2013). Понимание эволюции противовирусной иммунной системы летучих мышей и формирования адаптивной стратегии животных к патогенам и загрязнителям среды обитания также определяют необходимость дальнейших лабораторных и модельных исследований по экологии и физиологии рукокрылых.

Поскольку оценка физиологических процессов, обеспечивающих летучим мышам преодоление сотен и тысяч километров во время ежегодной миграции (за некоторым исключением), отсутствует (McGuire, 2012; McGuire et al., 2012), исследования эколого-физиологических механизмов, поддерживающих адаптивную миграционную стратегию к биотическим и абиотическим факторам среды чрезвычайно важны в плане разреше-

ния проблем как сохранения биоразнообразия и рационального использования ресурсов животного мира, так и при осуществлении долговременного мониторинга численности и устойчивости популяций рукокрылых. Миграционный период летучих мышей представляет собой одну из наиболее серьезных физиологических проблем, учитывая, что в жизни животных стратегия миграции требует повышенных энергетических ресурсов (Maggini et al., 2022).

Известно, что в формировании адаптивных изменений в метаболических и молекулярных механизмах поддержания гомеостаза в организме значимая роль принадлежит полифункциональным свободным аминокислотам (Ленинджер, 1985; Северин, 2004). Свободные аминокислоты как потенциальные источники энергии, участвуя в процессах синтеза структурных белков и являясь предшественниками ряда биологически активных соединений, рассматриваются с позиции их ролевого участия в процессах, обеспечивающих возможность выживания животных в изменяющихся экологических условиях воздействия как климатогеографических факторов, так и перманентно антропогенных нагрузок современного мира. Роль свободных аминокислот с цензорными функциями в регуляции физиологических процессов у представителей фауны Урала практически не исследована, а особое значение в поддержании гомеостаза определяет оптимальное состояние аминокислотного пула, обеспечивающего возможности энергетического и пластического обмена и защищающего организм от повреждения. Целью данного исследования является оценка фонда свободных аминокислот плазмы крови трех охраняемых видов фауны Урала, мигрирующих *Pipistrellus nathusii* и *Vespertilio murinus* и оседлого *Myotis dasycneme*, обитающих в Ильменском государственном заповеднике.

Материал и методы

В качестве объектов исследования использованы выборки из популяций летучих мышей, обитающих на особо охраняемой природной территории Ильменский государственный заповедник (Южный Урал). Исследуемая группа представлена сеголетками (subadultus) двух мезофильных видов летучих мышей. Среди них *Vespertilio murinus*

(n = 20; 10 ♀, 10 ♂) – перелетный многочисленный и широко распространенный на Урале вид и *Pipistrellus nathusii* (n = 12; 6 ♀, 6 ♂) – перелетный вид, обитающий в лесной и лесостепной зонах Южного Урала (Снитко, 2004) (рис. П3, П4, П5, П6). В качестве сравнительного варианта использовали сеголеток *Myotis dasycneme* (n = 13; 8 ♀, 5 ♂), как бореального оседлого вида, формирующего крупные выводковые колонии на Среднем и Южном Урале (Снитко, 2004; Большаков и др., 2005) (рис. П7, П8). Климат района исследования континентальный с продолжительной холодной зимой и сравнительно теплым коротким летом. Места отлова экспериментальных животных расположены в прибрежной зоне оз. Большой Кисегач (северная сторона водоема) и оз. Малое Миассово (опушка березового леса, окрестности д. Уразбаева), являющихся главными кормовыми участками рукокрылых (Снитко, 2004) (рис. П9, П10). Расстояние между точками отлова сеголеток *Vespertilio murinus*, *Pipistrellus nathusii* (оз. Большой Кисегач, 55.00917° N, 60.31250° E) и *Myotis dasycneme* (оз. Малое Миассово, 55.16678° N, 60.35022° E) составляет приблизительно 10.5 км.

Отлов и содержание рукокрылых в лаборатории осуществляли согласно международным принципам Хельсинской декларации о гуманном отношении к животным, используемым для экспериментальных и научных целей (Yarri, 2005). Животные отловлены паутинными сетями во второй декаде июля 2013–2015 гг., т.е. в период воспроизводства популяций. Начинали отловы рукокрылых с наступлением сумерек и заканчивали перед рассветом при среднесуточной температуре воздуха на местности от + 21°C до + 23°C. Молодых животных (сеголеток) отличали от взрослых визуально по степени окостенения эпифизов костей крыла – метакарпалий и фаланг (Стрелков, 1999). Экспериментальную группу животных без признаков заболеваний доставляли в лабораторию в отдельных контейнерах в день отлова. Взвешивание животных проводили не менее чем через 12 ч. после отлова, чтобы свести к минимуму ошибку массы тела за счет содержимого пищеварительного тракта. Массу тела исследуемых животных регистрировали взвешиванием на электронных весах «Acculab PP-200dl1» (Германия) с точностью ± 0.1 г.

Забор крови проводили после декапитации животных в охлажденные стерильные вакутайнеры «Bekton Dickinson ВР», обработанные антикоагулянтом К3-EDTA 15% (Великобритания). Плазму получали центрифугированием крови в рефрижераторной ультрацентрифуге «К-23D» (Германия) в течение 15 мин. при 3000 об./мин. Концентрацию глюкозы в плазме крови сеголеток *Vespertilio murinus* (n = 7; 5 ♀, 2 ♂), *Pipistrellus nathusii* (n = 11; 6 ♀, 5 ♂), *Myotis dasycneme* (n = 8; 4 ♀, 4 ♂) определяли энзиматическим колориметрическим методом с использованием наборов фирмы «BioSystems» (Испания). Оптическую плотность стандартной пробы и образцов замеряли на спектрофотометре «СФ-50 Ломо Спектр» (Россия) при длине волны 500 нм.

Известно, что одним из наиболее информативных и адекватных биохимических показателей физиологического состояния эндотермных и эктотермных животных и их адаптивных возможностей является уровень аминокислотного обмена в тканях (Черная и др., 2009; Karanova, 2011; Chernaya et al., 2016; Kovalchuk et al., 2018; Ковальчук и др., 2023). Качественный и количественный анализ свободных аминокислот (АК) в плазме крови сеголеток *Vespertilio murinus* (n = 8; 4 ♀, 4 ♂), *Pipistrellus nathusii* (n = 5; 3 ♀, 2 ♂), *Myotis dasycneme* (n = 3; 3 ♀) выполнен с помощью ионообменной жидкостной хроматографии на автоматическом анализаторе ААА-339М (Microtechna, Чехия). Подготовку образцов к исследованию содержания свободных АК в крови животных проводили по стандартной методике (James, 1987). Для каждого исследуемого образца на хроматограмме прописывали весь спектр свободных аминокислот и определяли концентрацию каждой АК в мкмоль/л и в % от суммарного содержания. Рассчитывали суммарные концентрации и процентное содержание заменимых аминокислот (ЗАК): аланин, аспарагин, аспарагиновая кислота, глутамин, глутаминовая кислота, глицин, серин, тирозин, цистеин; незаменимых аминокислот (НАК): треонин, валин, лизин, лейцин, изолейцин, метионин, фенилаланин, аргинин, гистидин, триптофан; гликогенных (ГГАК): глицин, треонин, глутаминовая кислота и глутамин, аланин, аргинин, гистидин, серин, валин, аспарагин и аспарагиновая кислота,

цистеин, метионин, триптофан, пролин; серосодержащих (ССАК): цистеин, метионин, таурин; АК с разветвленной углеродной цепью (АКРУЦ): валин, лейцин, изолейцин; ароматических аминокислот (АРАК): фенилаланин, тирозин. Подготовлено 16 биопроб, выполнен анализ концентраций 352 аминокислот (по 22 аминокислотных пика в одном образце плазмы крови).

Результаты обработаны с использованием пакета лицензионных прикладных программ Statistica v. 10.0 (StatSoft Inc., USA). Независимые группы сравнивались с помощью дисперсионного анализа с перестановочным тестом (Permutation ANOVA; $p = \Pr(|F_{\text{ran}}| \geq F_{\text{obs}})$), последующие (post-hoc) межгрупповые сравнения проведены с помощью критерия Тьюки (Шитиков, Розенберг, 2014). Метод главных компонент (РСА) реализован посредством статистической среды R ver. 3.1.2 (R Core Team, 2020) с использованием пакетов vegan (Oksanen et al., 2020) и ade4 (Chessel et al., 2004; Dray et al., 2022).

Результаты

Результаты морфофизиологических показателей сеголеток перелетных и оседлого видов рукокрылых представлены в табл. 1. По данным двухфакторного дисперсионного анализа у сеголеток трех видов отсутствуют статистически значимые половые различия по массе тела ($F = 1.33$, $R^2 = 0.002$, $p = 0.26$), массе печени ($F = 0.02$, $R^2 = 0.000$, $p = 0.90$), массе сердца ($F = 1.21$, $R^2 = 0.01$, $p = 0.28$). Вместе с тем выявлены существенные межвидовые различия по массе тела ($F = 303.96$, $R^2 = 0.95$, $p < 0.001$), массе печени ($F = 57.23$, $R^2 = 0.80$, $p < 0.001$), массе сердца ($F = 81.40$, $R^2 = 0.83$, $p < 0.001$). Отмечена существенно малая масса тела сеголеток *Pipistrellus nathusii*, которая вдвое ниже, чем у *Vespertilio murinus* и *Myotis dasycneme* ($p < 0.05$) (табл. 1).

По данным результатов двухфакторного дисперсионного анализа в плазме крови сеголеток трех видов рукокрылых отсутствуют статистически значимые половые различия по содержанию глюкозы ($F = 0.69$, $R^2 = 0.008$, $p = 0.41$), но выявлены существенные межвидовые различия ($F = 30.82$, $R^2 = 0.72$, $p < 0.001$) (табл. 2). Так, концентрация глюкозы в плазме *Vespertilio murinus* в 3.1 и 4.0 раз ниже, чем у *Pipistrellus nathusii* и *Myotis dasycneme*, соответственно ($p < 0.05$).

Качественный состав аминокислотного спектра крови исследуемых рукокрылых представлен 22 АК и их дериватами (табл. П1). Согласно результатам двухфакторного многомерного непараметрического анализа по концентрациям свободных аминокислот, в плазме крови статистически значимых различий между самками и самцами сеголеток не отмечено ($F = 1.07$, $R^2 = 0.03$, $p = 0.35$). При этом межвидовые различия по этим параметрам оказались существенными ($F = 12.33$, $R^2 = 0.67$, $p = 0.001$), а взаимодействие факторов «вид» и «пол» не оказывало значимого влияния на результаты

дисперсионного анализа ($F = 0.65$, $R^2 = 0.03$, $p = 0.73$). Фонд свободных АК плазмы крови у оседлого вида *Myotis dasycneme* составляет 934.7 ± 67.7 мкмоль/л, что значительно ниже, чем у перелетных видов *Pipistrellus nathusii* и *Vespertilio murinus* ($p < 0.05$) (табл. 3). Суммарный вклад свободных АК в плазме крови мигрирующих видов сеголеток *Pipistrellus nathusii* (2701.3 ± 555.4 мкмоль/л) в 2.9 раза выше, чем у *Myotis dasycneme* ($p < 0.05$). Фонд свободных АК у *Vespertilio murinus* (1488.5 ± 161.7 мкмоль/л) превышает уровень аминокислотного спектра *Myotis dasycneme* в 1.6 раза ($p < 0.05$).

Таблица 1. Морфофизиологические показатели сеголеток перелетных и оседлого видов рукокрылых (самки + самцы) Ильменского государственного заповедника (Южный Урал)

Table 1. Morphophysiological indicators of migratory and resident bat species (females + males) in the Ilmen State Nature Reserve (Southern Urals)

Показатели	I. <i>Vespertilio murinus</i> (n = 20)	II. <i>Pipistrellus nathusii</i> (n = 12)	III. <i>Myotis dasycneme</i> (n = 13)
Масса тела, г	10.45 ± 0.12 (10.21–10.68)	5.69 ± 0.17* (5.35–6.01)	11.80 ± 0.22*▲ (11.39–12.27)
Масса печени, г	0.46 ± 0.01 (0.44–0.48)	0.32 ± 0.01* (0.3–0.34)	0.61 ± 0.03*▲ (0.56–0.66)
Масса сердца, г	0.14 ± 0.00 (0.10–0.15)	0.06 ± 0.01* (0.05–0.07)	0.15 ± 0.01▲ (0.14–0.16)

Примечание: * – статистически значимые различия: I и II, I и III ($p < 0.05$); ▲ – статистически значимые различия: II и III ($p < 0.05$); $M_{boot} \pm SE_{boot}$ – среднее арифметическое и ошибка среднего бутстреп-распределения; (95% CI_{boot}) – доверительный интервал бутстреп-распределения.

Note: * – significant differences: I and II, I and III ($p < 0.05$); ▲ – significant differences: II and III ($p < 0.05$); $M_{boot} \pm SE_{boot}$ are the arithmetic mean and error of the mean bootstrap distribution; (95% CI_{boot}) – bootstrap distribution confidence interval.

Таблица 2. Содержание глюкозы в плазме крови сеголеток перелетных и оседлого видов рукокрылых (самки + самцы) Ильменского государственного заповедника (Южный Урал)

Table 2. Contents of glucose in the blood serum of migratory and resident bat species (females + males) in the Ilmen State Nature Reserve (Southern Urals)

Показатели	I. <i>Vespertilio murinus</i> (n = 7)	II. <i>Pipistrellus nathusii</i> (n = 11)	III. <i>Myotis dasycneme</i> (n = 8)
Глюкоза, ммоль/л	0.7 ± 0.1 (0.6–0.9)	2.2 ± 0.2* (1.9–2.7)	2.8 ± 0.1* (2.6–3.0)

Примечание: * – статистически значимые различия: I и II, I и III ($p < 0.05$); $M_{boot} \pm SE_{boot}$ – среднее арифметическое и ошибка среднего бутстреп-распределения; (95% CI_{boot}) – доверительный интервал бутстреп-распределения.

Note: * – significant differences: I and II, I and III ($p < 0.05$); $M_{boot} \pm SE_{boot}$ are the arithmetic mean and error of the mean bootstrap distribution; (95% CI_{boot}) – bootstrap distribution confidence interval.

Таблица 3. Свободные аминокислоты в плазме крови перелетных и оседлого видов рукокрылых (самки + самцы) Ильменского государственного заповедника (Южный Урал)

Table 3. Content of free amino acids in the blood plasma of migratory and resident bat species (females + males) in the Ilmen State Nature Reserve (Southern Urals)

Аминокислоты (АК), мкмоль/л	I. <i>Vespertilio murinus</i> (n = 8)	II. <i>Pipistrellus nathusii</i> (n = 5)	III. <i>Myotis dasycneme</i> (n = 3)
Фонд свободных АК	1488.5 ± 161.7 (1206.8–1834.3)	2701.3 ± 555.4* (1614.7–3781.7)	934.7 ± 67.7*▲ (790.4–1079.0)
Заменимые АК	876.4 ± 102.7 (688.8–1089.6)	1214.9 ± 260.7 (713.2–1711.0)	454.1 ± 57.8 (330.7–576.5)
Незаменимые АК	465.2 ± 41.5 (392.7–554.0)	1313.0 ± 278.2* (755.8–1869.0)	344.4 ± 16.3▲ (309.6–378.4)

Примечание: * – статистически значимые различия: I и II, I и III ($p < 0.05$); ▲ – статистически значимые различия: II и III ($p < 0.05$); $M_{boot} \pm SE_{boot}$ – среднее арифметическое и ошибка среднего бутстреп-распределения; (95% CI_{boot}) – доверительный интервал бутстреп-распределения.

Note: * – significant differences: I and II, I and III ($p < 0.05$); ▲ – significant differences: II and III ($p < 0.05$); $M_{boot} \pm SE_{boot}$ are the arithmetic mean and error of the mean bootstrap distribution; (95% CI_{boot}) – bootstrap distribution confidence interval.

Содержание заменимых аминокислот в плазме крови как у *Vespertilio murinus* превышает в 1.9 раз, так и у *Pipistrellus nathusii* в 2.7 раза суммарное содержание заменимых АК (454.1 ± 57.8 мкмоль/л) у особей оседлого вида *Myotis dasycneme* (табл. 3). Значимые межвидовые различия отмечаются и в содержании незаменимых аминокислот в крови летучих мышей (табл. 3). По нашим данным у перелетного вида *Pipistrellus nathusii* содержание незаменимых аминокислот в плазме крови превышает в 3.8 раза таковое у представителей оседлого вида *Myotis dasycneme* (табл. 3). Статистически значимые различия по процентному содержанию основных метаболических групп аминокислот (ГТАК, НАК, ЗАК, ССАК) в плазме крови у сеголеток мигрирующих видов рукокрылых представлены в табл. 4 и на рис. 1 (p < 0.05). Сравнительный анализ показал отсутствие различий по процентному содержанию метаболических групп АРАК и АКРУЦ между *Vespertilio murinus* и *Pipistrellus nathusii* (p > 0.05) (табл. 4; рис. 1).

По содержанию метаболических групп в процентах от общего фонда АК плазмы крови сеголеток у *Pipistrellus nathusii* преобладают гликогенные АК (79.7%) и незаменимые (49.4%), а у *Vespertilio murinus* – глюкогенные АК (74.9%) и заменимые (58.4%) в сравнении с *Myotis dasycneme* (табл. 4). Удельное содержание в плазме крови главного коллектора белкового обмена – глутаминовой кислоты и ее амида – глутамина составляет у *Vespertilio murinus* – 21%, у *Pipistrellus nathusii* – 18%, у *Myotis dasycneme* – 11% от общего фонда свободных АК. Статистически значимые различия в содержаниях гликогенных АК, являющихся предшественниками глюкозы, отмечены у пере-

летных видов: *Vespertilio murinus* (1113.6 ± 119.0 мкмоль/л) и *Pipistrellus nathusii* (2146.9 ± 446.0 мкмоль/л) в сравнении с *Myotis dasycneme* (604.2 ± 70.0 мкмоль/л) (p < 0.05). В спектре АК плазмы крови у всех трех видов рукокрылых не обнаружены пролин и цитруллин. Значимых различий в содержании орнитина не отмечено у *Vespertilio murinus* (35.5 ± 7.5 мкмоль/л), у *Pipistrellus nathusii* (37.6 ± 10.3 мкмоль/л) и *Myotis dasycneme* (21.6 ± 1.3 мкмоль/л) (p < 0.05), способствующего активной выработке гормона роста в июльский период интенсивного развития у сеголеток трех видов рукокрылых (p > 0.05). У оседлого вида *Myotis dasycneme* заменимые АК (глутамин, цистеин и эссенциальная аминокислота триптофан) определены в следовых количествах (p < 0.05).

У исследуемых животных отмечен полный спектр функционально значимых незаменимых АК: треонин, валин, метионин, изолейцин, лейцин, фенилаланин, триптофан, лизин, гистидин и аргинин (табл. 5). В крови исследованных перелетных видов *Vespertilio murinus* (103.2 ± 14.2 мкмоль/л) и *Pipistrellus nathusii* (130.8 ± 27.2 мкмоль/л) в сравнении с *Myotis dasycneme* (49.5 ± 7.8 мкмоль/л) показано статистически значимое двукратное возрастание содержания треонина. У сеголеток *Pipistrellus nathusii* в крови содержание изолейцина в 2.6 раза, триптофана в 3.1 раза, аргинина в 8.1 раз, валина в 3.7 раза, лейцина в 2.2 раза выше, чем у *Vespertilio murinus*. Содержание в крови аргинина у сеголеток *Vespertilio murinus* в шесть раз выше, чем у *Myotis dasycneme* (14.4 ± 1.3 мкмоль/л), а в плазме крови *Pipistrellus nathusii* содержание аргинина (686.2 ± 157.1 мкмоль/л) составляет 25.4% от общего фонда свободных АК (табл. 5).

Таблица 4. Метаболические группы свободных аминокислот (% от фонда) в плазме крови перелетных и оседлого видов рукокрылых (самки + самцы) Ильменского государственного заповедника (Южный Урал)

Table 4. Metabolic groups of free amino acids in the blood plasma of migratory and resident bat species (females + males) in the Ilmen State Nature Reserve (Southern Urals)

Аминокислоты (АК), %	I. <i>Vespertilio murinus</i> (n = 8)	II. <i>Pipistrellus nathusii</i> (n = 5)	III. <i>Myotis dasycneme</i> (n = 3)
Гликогенные (ГТАК)	74.9 ± 1.0 (72.9–76.8)	79.7 ± 0.4* (79.0–80.5)	64.0 ± 2.9*▲ (57.5–69.8)
Заменимые (ЗАК)	58.4 ± 1.3 (55.7–60.9)	44.4 ± 2.2* (40.6–49.0)	47.9 ± 2.7* (41.8–53.4)
Незаменимые (НАК)	32.0 ± 1.7 (28.8–35.3)	49.4 ± 3.0* (43.4–54.7)	37.0 ± 1.0 (35.1–39.2)
Серосодержащие (ССАК)	9.0 ± 0.5 (8.0–10.0)	6.0 ± 0.7* (4.6–7.2)	14.4 ± 1.8*▲ (10.6–18.5)
С разветвленной углеродной цепью (АКРУЦ)	6.4 ± 1.0 (4.6–8.5)	8.5 ± 1.2 (5.0–12.0)	15.2 ± 0.6*▲ (14.1–16.4)
Ароматические (АРАК)	4.8 ± 0.6 (3.5–6.0)	3.0 ± 0.5 (2.2–4.0)	7.9 ± 0.7*▲ (6.5–9.4)

Примечание: * – статистически значимые различия: I и II, I и III (p < 0.05); ▲ – статистически значимые различия: II и III (p < 0.05); M ± SE_{boot} – среднее арифметическое и ошибка среднего бутстреп-распределения; (95% CI_{boot}) – доверительный интервал бутстреп-распределения.

Note: * – significant differences: I and II, I and III (p < 0.05); ▲ – significant differences: II and III (p < 0.05); M ± SE_{boot} are the arithmetic mean and error of the mean bootstrap distribution; (95% CI_{boot}) – bootstrap distribution confidence interval.

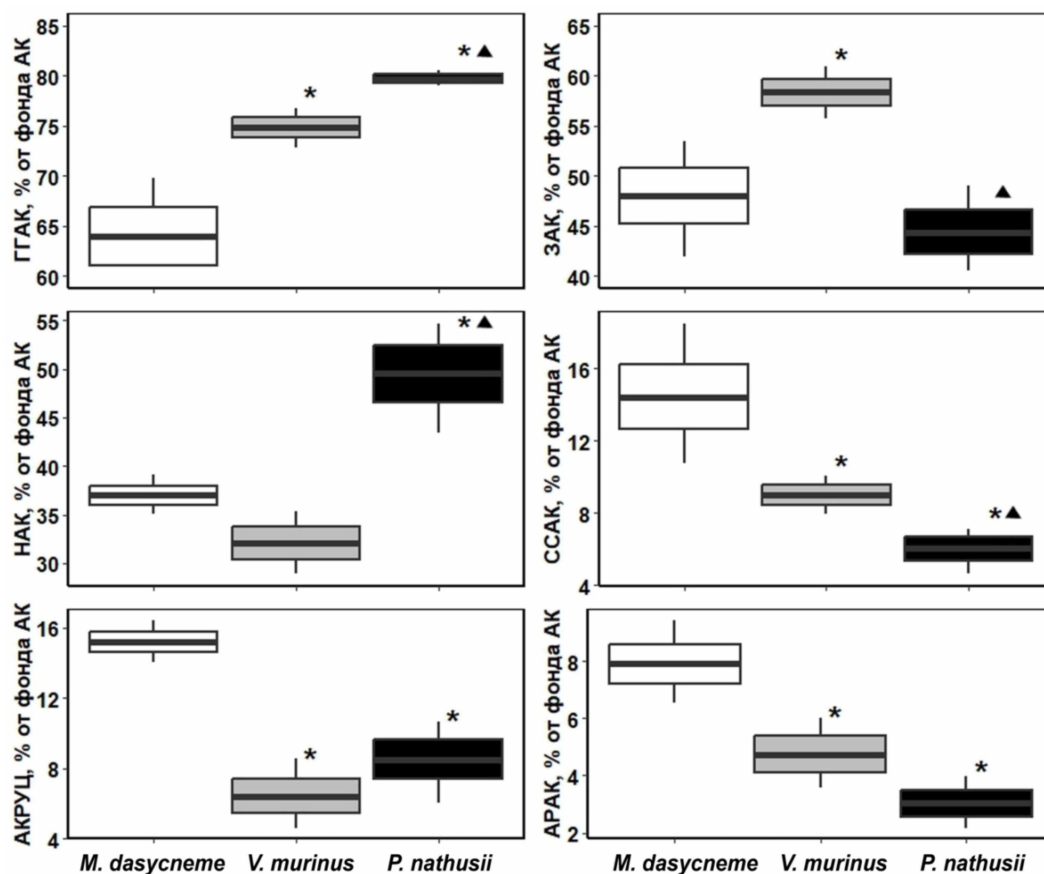


Рис. 1. Содержание метаболических групп аминокислот (% от суммарного фонда) в плазме крови перелетных и оседлого видов рукокрылых Ильменского государственного заповедника (Южный Урал). Обозначения: ГГЛК – гликогенные аминокислоты (АК), ЗАК – заменимые АК, НАК – незаменимые АК, ССАК – серосодержащие АК, АКРУЦ – АК с разветвленной углеродной цепью, АРАК – ароматические АК; середина боксплота – среднее арифметическое, границы боксплота – ошибка среднего, «усы» боксплота – доверительный интервал бутструп-распределения; * – статистически значимые различия между группами «*M. dasycneme*» – «*V. murinus*» и «*M. dasycneme*» – «*P. nathusii*»; ▲ – статистически значимые различия между группами «*V. murinus*» – «*P. nathusii*» ($p < 0.05$).

Fig. 1. Contents of metabolic groups of amino acids (% of the total pool) in the blood serum of migratory and resident bat species in the Ilmen State Nature Reserve (Southern Urals). Designations: ГГЛК – glucogenic amino acids (AA), ЗАК – nonessential AA, НАК – essential AA, ССАК – sulfur containing AA, АКРУЦ – AA with branched carbon chains, АРАК – aromatic AA; the middle of the boxplot is the arithmetic mean, the boundaries of the boxplot are the error of the mean, the «whiskers» of the boxplot – are the distribution confidence interval of the bootstrap distribution; * – significant differences between groups «*M. dasycneme*» – «*V. murinus*» and «*M. dasycneme*» – «*P. nathusii*»; ▲ – significant differences between the groups «*V. murinus*» – «*P. nathusii*» ($p < 0.05$).

Методом многомерного анализа (РСА) визуализирована специфика свободных аминокислот плазмы крови в организме перелетных и оседлых изученных видов летучих мышей, обитателей фауны Ильменского заповедника, что подтверждается результатами представленного статистического анализа (рис. 2). При 95% доверительном интервале показано что 41.21% общей дисперсии спектра заменимых АК приходится на первую главную компоненту (PC1) и 24.99% на вторую главную компоненту (PC2) (рис. 2). По представленным переменным первая и вторая главные компоненты обуславливают значимую пространственную дифференциацию свободных аминокислот крови *Pipistrellus nathusii* и *Vespertilio murinus* относительно *Myotis dasycneme*. Отражена

четкая пространственная обособленность оседлого *Myotis dasycneme* и перелетных видов *Pipistrellus nathusii*, *Vespertilio murinus* (рис. 2).

По первой компоненте отмечены существенные различия особей трех видов рукокрылых, что подтверждают и результаты дисперсионного анализа ($p < 0.001$) (рис. 2). Наибольший вклад в видовую изменчивость содержания заменимых АК по PC1 вносят аспарагиновая кислота (19.49%), глутамин (16.50%), глицин (18.68%), цистеин (15.46%), максимальное содержание которых отмечено в плазме крови *Vespertilio murinus* (табл. 6). Для представленных аминокислот отмечены высокие коэффициенты корреляции с PC1: -0.85 (аспарагиновая кислота), -0.78 (глутамин), -0.83 (глицин), -0.76 (цистеин) ($p < 0.001$) (табл. 6).

Таблица 5. Концентрации незаменимых аминокислот (мкмоль/л) в плазме крови перелетных и оседлого видов рукокрылых (самки + самцы) Ильменского государственного заповедника (Южный Урал)

Table 5. Concentrations of essential amino acids (μmol/L) in the blood plasma of migratory and sedentary bat species (females + males) in the Ilmen State Nature Reserve (Southern Urals)

Аминокислоты, мкмоль/л	I. <i>Vespertilio murinus</i> (n = 8)	II. <i>Pipistrellus nathusii</i> (n = 5)	III. <i>Myotis dasycneme</i> (n = 3)
Треонин	103.2 ± 14.2 (75.9–131.5)	130.8 ± 27.2 (76.7–182.5)	49.5 ± 7.8*▲ (33.0–65.9)
Валин	25.4 ± 3.8 (18.0–32.7)	93.8 ± 29.6* (36.8–151.4)	71.2 ± 4.2* (62.2–80.2)
Метионин	11.7 ± 1.7 (8.2–15.0)	33.0 ± 13.7 (7.1–60.2)	15.5 ± 0.4 (13.5–17.4)
Изолейцин	19.5 ± 2.6 (14.4–24.7)	50.3 ± 11.0* (28.5–71.9)	23.1 ± 0.5 (21.9–24.3)
Лейцин	44.1 ± 8.8 (28.6–62.9)	98.2 ± 26.1 (47.0–149.4)	46.4 ± 0.3 (45.7–47.2)
Фенилаланин	59.6 ± 16.3 (32.0–94.0)	32.6 ± 6.6 (20.5–44.8)	59.8 ± 2.1 (55.3–64.3)
Триптофан	16.6 ± 1.8 (12.8–19.9)	50.7 ± 16.1* (26.5–87.7)	следы*▲
Лизин	73.9 ± 8.1 (60.0–91.0)	105.0 ± 25.0 (56.0–153.9)	51.5 ± 3.8 (43.5–59.6)
Гистидин	26.7 ± 2.3 (22.8–31.5)	30.4 ± 6.3 (21.3–44.4)	12.6 ± 0.05*▲ (12.5–12.7)
Аргинин	84.3 ± 11.4 (61.6–105.9)	686.2 ± 157.1* (391.5–986.0)	14.4 ± 1.3*▲ (11.7–17.2)

Примечание: * – статистически значимые различия: I и II, I и III (p < 0.05); ▲ – статистически значимые различия: II и III (p < 0.05); M_{boot} ± SE_{boot} – среднее арифметическое и ошибка среднего бутстреп-распределения; (95% CI_{boot}) – доверительный интервал бутстреп-распределения.

Note: * – significant differences: I and II, I and III (p < 0.05); ▲ – significant differences: II and III (p < 0.05); M_{boot} ± SE_{boot} are the arithmetic mean and error of the mean bootstrap distribution; (95% CI_{boot}) – bootstrap distribution confidence interval.

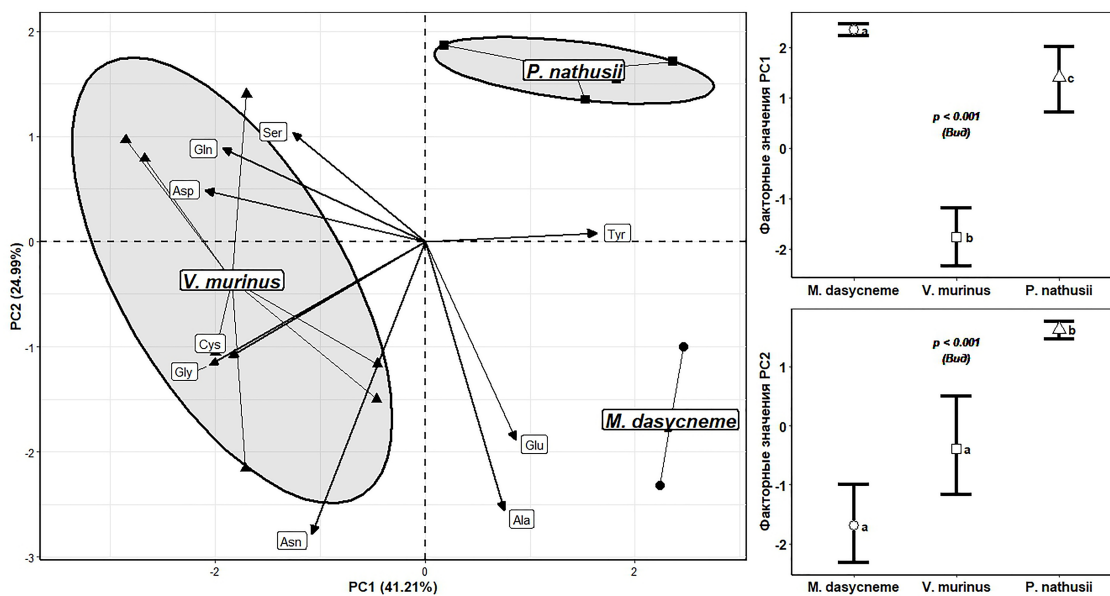


Рис. 2. Свободные аминокислоты (% от фонда) в плазме крови летучих мышей (*Myotis dasycneme*, *Vespertilio murinus* и *Pipistrellus nathusii*) в пространстве первых двух главных компонент. Обозначения: PC1, PC2 – оси главных компонент, % – процент дисперсии данных, объясненных главной компонентой; стрелки отражают корреляцию главных компонент с исходными показателями; эллипсы представляют собой 95% доверительные области; Asp – аспарагиновая кислота, Ser – серин, Asn – аспарагин, Glu – глутаминовая кислота, Gln – глутамин, Gly – глицин, Ala – аланин, Cys – цистеин, Tyr – тирозин; в правой части рис. 2 – результаты дисперсионного анализа; a, b, c – статистически значимые различия между сравниваемыми группами по критерию Тьюки (одинаковые буквы у выборочных средних означают отсутствие статистически значимых различий, p > 0.05).

Fig. 2. Free amino acids in blood serum (% of the total amino acid pool) in the bats (*Myotis dasycneme*, *Vespertilio murinus* and *Pipistrellus nathusii*) of the two principal components. Designations: PC1, PC2 – are the principal component axes, % is the percentage of data variance explained by the principal components; arrows reflect the correlation of the main components with the initial indicators; ellipses represent 95% confidence areas; Asp – aspartic acid, Ser – serine, Asn – asparagine, Glu – glutamic acid, Gln – glutamine, Gly – glycine, Ala – alanine, Cys – cysteine, Tyr – tyrosine; on the right side of Fig. 2 are the results of the analysis of variance; a, b, c are statistically significant differences between the compared groups according to the Tukey criterion (the same letters for the sample means mean the absence of significant differences, p > 0.05).

По второй главной компоненте отражены значимые отличия особей *Pipistrellus nathusii* от *Vespertilio murinus* и *Myotis dasycneme* (рис 2; табл. 6) ($p < 0.001$). Наибольший вклад в PC2 вносят аспарагин (34.31%), глутаминовая кислота (15.82%), и аланин (29.03%), минимальное содержание которых характерно для плазмы крови *Pipistrellus nathusii*. Для этих заменимых АК отмечены высокие коэффициенты корреляции с PC2: -0.88 (аспарагин), -0.60 (глутаминовая кислота), -0.81 (аланин) ($p < 0.01$) (табл. 6).

Обсуждение

Фаунистический комплекс рукокрылых Уральского региона включает типично европейские виды *Pipistrellus nathusii* и *Vespertilio murinus*, обитающие в летний период в регионе с континентальным климатом, но совершающие сезонные дальние миграции от летних убежищ к местам зимовки (Strelkov, 1999; Большаков и др., 2005). Исследователи отмечают способность *Pipistrellus nathusii* и *Vespertilio murinus* как к ежегодным дальним миграциям, так и к возвращению в места своего прежнего обитания (homing) (Стрелков, 1999; Большаков и др., 2005). Отличительная особенность исследуемых видов рукокрылых среди млекопитающих фауны Урала – это энергичный полет, который позволяет преодолевать большие расстояния за относительно короткое время, в том числе над большими водоемами, ночная активность и низкая плодовитость летучих мышей (Большаков и др., 2005). И, если *Pipistrellus nathusii* широко распространен в зонах широколиственных и смешанных лесов с наличием водоемов, то *Vespertilio murinus* тяготеет к открытым пространствам лесостепной зоны Урала и к селитебным территориям, являющихся местом размещения убежищ (Большаков и др., 2005). Эти рукокрылые с сумеречно-ночным образом жизни в дневное время обычно располагаются в естественных укрытиях. *Pipistrellus nathusii* и *Vespertilio murinus* зачастую предпочитают неглубокие убежища – дупла деревьев, пещеры и хозяйственные постройки человека. Рукокрылые в летний период года в большей степени тяготеют к интразональным (пойменным, околородным) биотопам, обеспечивающим основные кормовые станции и возможность размещения выводковых колоний. Первушина и др. (2011) отмечают, что трофические связи исследуемых летучих мышей в основном представлены кровососущими насекомыми, насекомыми-фитофагами и видами Simuliidae. *Pipistrellus nathusii* охотятся в кронах и

над кронами деревьев на высоте 20–15 м, иногда снижаясь за добычей до 1–2 м. Массовый вылет молодняка отмечается в середине июля. Миграция *Pipistrellus nathusii* к местам зимовки отмечается с конца августа – до первых чисел сентября (Снитыко, 2004). *Vespertilio murinus* прилетает в места выведения потомства в мае, а вылет молодняка из убежищ отмечают во второй и третьей декаде июля. *Vespertilio murinus* предпочитает открытые места вблизи водоемов по опушкам, просекам и над полянами, поднимаясь на сотни метров в высоту за добычей (Большаков и др., 2005). Миграция *Vespertilio murinus* к местам зимовок наблюдается в августе. По данным отлова в Ильменском государственном заповеднике численность, *Vespertilio murinus* достаточно высока и относительное обилие этих рукокрылых – 21.1%; относительное обилие *Pipistrellus nathusii* – 7.4% (Снитыко, 2004; Большаков и др., 2005). На территории Ильменского государственного заповедника исследователи отмечают массовое обитание *Myotis dasycneme* (относительное обилие – 45.3%) и базирования их зимних и летних колоний с численностью в 2003 г. около 1500 особей (Снитыко, 2004). С наступлением сумерек в течение 1.5–2.0 ч. наблюдается вылет на кормежку в приводном слое воздуха на высоте от 0.2 м до 0.8 м на расстоянии до 50 м от берега. Уральскими исследователями отмечен период воспроизводства популяций *Myotis dasycneme* во второй декаде июля. В спячку *Myotis dasycneme* впадают в последней декаде сентября – начале октября, а первые пробуждения отмечены в третьей декаде апреля (Большаков и др., 2005). *Myotis dasycneme* зимует в глубине пещеры при температуре от 0°C до +2°C в условиях чрезвычайно высокой (90–100%) влажности.

Исследование адаптивных механизмов, обеспечивающих устойчивость популяционного гомеостаза животных при их подготовке к длительным перелетам во время ежегодной сезонной миграции к местам зимовки, базируется на показателях аминокислотного фонда плазмы крови летучих мышей, поскольку известна их роль в пластическом, углеводном и энергетическом обменах (Ленинджер, 1985; Северин, 2004). Полученные нами результаты, а также материалы имеющихся публикаций дают основание полагать, что формирование фонда свободных аминокислот у сеголеток летучих мышей регламентировано биотическими и абиотическими факторами среды (Западнюк и др., 1982; Bruhat et al., 2009; Wu, 2009; Гараева и др., 2009).

Таблица 6. Результаты компонентного анализа заменимых аминокислот в плазме крови (% от фонда) трех видов (*Myotis dasycneme*, *Vespertilio murinus* и *Pipistrellus nathusii*) летучих мышей Ильменского государственного заповедника (Южный Урал)

Table 6. Results of component analysis of nonessential amino acids in blood plasma (% of the fund) of three species (*Myotis dasycneme*, *Vespertilio murinus* and *Pipistrellus nathusii*) of bats in the Ilmen State Nature Reserve (Southern Urals)

Показатели	Нагрузки		Вклад в главную компоненту, %	
	Главные компоненты (PC)			
	PC1	PC2	PC1	PC2
Аспарагиновая кислота	-0.85***	0.15	19.49***	1.06
Серин	-0.51*	0.33	7.08*	4.78
Аспарагин	-0.44	-0.88***	5.15	34.31***
Глутаминовая кислота	0.35	-0.60**	3.32	15.82**
Глутамин	-0.78***	0.28	16.50***	3.45
Глицин	-0.83***	-0.37	18.68***	6.14
Аланин	0.31	-0.81***	2.51	29.03***
Цистеин	-0.76***	-0.35	15.46***	5.37
Тирозин	0.66**	0.03	11.81**	0.03
	Собственные значения PC		Дисперсия, объясненная PC (%)	
	3.71	2.25	41.21	24.99

Примечание: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$.

Отмечено, что повышенный фонд свободных АК в плазме крови *Pipistrellus nathusii* и *Vespertilio murinus* обеспечивает субстратную поддержку активизирующихся обменных процессов мигрирующих видов, способствуя преодолению тысячи километров во время их сезонных миграций. Armstrong et al. (1977), Kim et al. (2000), Sapir et al. (2011), McGuire (2012) отмечают, что миграция летучих мышей – процесс энергозатратный, поддерживаемый повышенной активацией окислительного метаболизма в условиях длительных сезонных перелетов. Определяющая роль метаболически активного гликогенного пула (ГГAK) и незаменимых АК проиллюстрирована у *Pipistrellus nathusii* и *Vespertilio murinus* – перелетных видов, характеризующихся высокой резистентностью к сезонной изменчивости ежегодного жизненного цикла в энергозатратный период длительной, вплоть до трансконтинентальной, миграции.

Значительная аккумуляция метаболически активного гликогенного пула демонстрирует потребности перелетных летучих мышей в энергетических субстратах на поддержание гомеостаза, обеспечивающего миграционную стратегию и адаптивную устойчивость животных как к выживанию при длительных сезонных перелетах, так и их успешному освоению новых мест обитания (Северин, 2004; Гараева и др., 2009).

Нами показано наличие видовой специфики по процентному содержанию метаболических групп свободных аминокис-

лот плазмы крови мигрирующих *Vespertilio murinus*, *Pipistrellus nathusii* и оседлого *Myotis dasycneme*: гликогенных, незаменимых, заменимых, серосодержащих, ароматических и АК с разветвленной углеродной цепью ($p < 0.05$). Отсутствие статистически значимых различий между *Vespertilio murinus* и *Pipistrellus nathusii* по процентному содержанию метаболических групп: АРАК и АКРУЦ ($p > 0.05$), участвующих в синтезе белка, стимулирующего восстановление поврежденных костей и процессы роста мышц, свидетельствует о единстве специфических путей метаболизма мигрирующих рукокрылых (рис. 1). Необходимо заострить внимание на высоком суммарном содержании в плазме крови оседлого вида *Myotis dasycneme* ароматических АК (тирозин и фенилаланин) – предшественников катехоламинов – дофамина, адреналина и норадреналина (табл. 4, рис. 1). Эти важнейшие биологически активные соединения, в целом, отвечают за биохимические реакции адаптации к острому стрессу, эволюционно связанному с мышечной активностью, что приводит к усилению продукции жирных кислот в жировой ткани и мобилизации глюкозы для поддержания энергетических потребностей организма (Северин, 2004). У перелетных видов рукокрылых эти аминокислоты тратятся, поскольку в предмиграционный период у них отмечаются признаки стресса (Voigt et al., 2020). Это же подтверждается и лейкоформулой (преобладают гранулоциты – 54.9%, формирующие неспецифическую линию защиты

при активации естественного врожденного иммунитета) у перелетного вида *Vespertilio murinus*, по сравнению с оседлым видом *Myotis dasycneme* (Kovalchuk et al., 2021).

В крови изученных перелетных видов *Vespertilio murinus* и *Pipistrellus nathusii* в сравнении с *Myotis dasycneme* показано и статистически значимое двукратное возрастание треонина ($p < 0.05$), обеспечивающего комплексное восстановление поврежденных мышечных волокон у животных в условиях длительных широтных перелетов (Северин, 2004). Суммарный вклад лизина, глицина и глутаминовой кислоты в общий пул свободных АК плазмы крови у перелетных *Pipistrellus nathusii* и *Vespertilio murinus* превышает таковое у оседлого *Myotis dasycneme* в 2.3 и в 1.7 раза, соответственно, что свидетельствует об их высокой востребованности в процессе синтеза соединительной ткани. Можно также предположить, что повышенная аккумуляция триады АК, ответственных за синтез коллагена и эластина, свойственна всем перелетным видам, поскольку известно, что коллаген участвует в метаболизме мышечной и соединительной ткани (Ленинджер, 1985), а его основными компонентами являются гидрофобные аминокислоты. Известно, что 25–35% от общего содержания белка в организме приходится на коллаген, составляющий основу соединительной ткани организма (сухожилие, кость, хрящ, дерма) и обеспечивающий ее прочность и эластичность (Boot-Handford & Tuckwell, 2003). В состав коллагена входит 33% глицина и 13% аланина. Еще более гидрофобен, чем коллаген, основной компонент эластических волокон – эластин. В нем на долю гидрофобных аминокислот: глицина, аланина, валина, лейцина и пролина приходится до 90%. Естественно предположить, что повышенная аккумуляция этих аминокислот, ответственных за синтез коллагена и эластина, может быть свойственна всем перелетным видам.

Исследования показали в плазме крови перелетных видов летучих мышей повышенное суммарное содержание, в сравнении с *Myotis dasycneme*, таких АК, как глицин, глутаминовая кислота и цистеин ($p < 0.05$), обеспечивающих биосинтез трипептида – глутатиона, участвующего в детоксикации продуктов метаболизма (Forman et al., 2009). При этом, если в плазме крови у особой осед-

лого вида наблюдали следовое количество триптофана, то у представителей мигрирующих видов отмечено повышенное содержание этой эссенциальной аминокислоты, стимулирующей выработку гормона роста и участвующей в синтезе протеина и соединительной ткани (Wu, 2010), влияя при этом на углеводный обмен *Pipistrellus nathusii* и *Vespertilio murinus* ($p < 0.05$). Известно, что некоторые аминокислоты, являются предшественниками гормонов и медиаторов. В частности, незаменимая аминокислота триптофан – биологический прекурсор серотонина (нейромедиатор и тканевый гормон, вызывающий сокращение гладкой мускулатуры) и мелатонина (гормон эпифиза, регулирующий сезонную ритмику живых организмов). Серотонин, как нейромедиатор, обеспечивает передачу сигналов между нервными клетками. Он присутствует в головном мозге, клетках крови (тромбоцитах) и кишечнике. Серотонин регулирует моторику гладких мышечных волокон, в головном мозге выполняет успокаивающую функцию (Ленинджер, 1985). Мелатонин принимает активное участие в сезонных перестройках жизнедеятельности организмов животных. Поскольку продукция мелатонина зависит от длины светового дня, многие животные используют ее как «сезонные часы» – у животных продукция мелатонина летом ниже, чем зимой. Таким образом, мелатонин регулирует функции, зависящие от фотопериода – сезонная линька, размножение, миграционное поведение (Анисимов, 2007). К другим важнейшим функциям мелатонина относится его антиоксидантная, антистрессорная и иммуностимулирующая активность в организме животных (Северин, 2004).

Заслуживает внимания высокое содержание аргинина в плазме крови у перелетных видов летучих мышей (табл. 5). У молодых животных аргинин, обладая детоксицирующими и антиоксидантными свойствами, стимулирует высвобождение из гипофиза гормона роста (Tong & Barbul, 2004; Wu et al., 2004). Являясь незаменимой аминокислотой, аргинин увеличивает мышечную массу и уменьшает объем жировой ткани, способствуя нормализации состояния соединительной ткани рукокрылых при подготовке к длительно сезонному перелету (Wu, 2010). Исследователи отмечают активное участие аргинина и в процессах образования мышечных волокон, в повышении

скорости заживления ран, травм костей и сухожилий, что, несомненно, способствует подготовке животных к длительным перелетам в места зимовки (Witte & Barbul, 2003; Wu & Morris, 2004; Wu, 2009).

Заключение

У исследованных видов летучих мышей *Pipistrellus nathusii*, *Vespertilio murinus*, *Myotis dasycneme*, сформировавших устойчивые популяции на Урале, исследована в плазме крови роль метаболических групп свободных аминокислот, выявлены существенные резервные возможности азотистого обмена. Полученные результаты подтверждают положение о том, что протяженные во времени экстремальные условия среды предполагают как срочное вовлечение энергетической и пластической систем в процессы адаптации, так и аварийного регулирования в условиях широтной миграции летучих мышей. Учитывая модулирующие свойства свободных аминокислот в пластическом, углеводном и энергетическом обменах, исследование аминокислотного фонда плазмы крови летучих мышей позволяет оценить стратегию их адаптивных механизмов, обеспечивающих устойчивость популяционного гомеостаза рукокрылых при подготовке к длительным перелетам в период их ежегодной сезонной миграции к местам зимовки. Наряду с выявленными единичными закономерностями метаболизма функционально значимых АК при поддержании гомеостаза, показана и определенная разнонаправленность в мобилизации механизмов аварийного регулирования аминокислотного фонда мигрирующих и оседлых летучих мышей. Полученные результаты исследований параметров аминокислотного спектра крови мигрирующих видов *Pipistrellus nathusii*, *Vespertilio murinus* и оседлого вида *Myotis dasycneme* могут быть приняты в качестве референтных.

Исследование экологии и понимание физиологических механизмов, лежащих в основе миграционной стратегии рукокрылых *Vespertilio murinus* и *Pipistrellus nathusii*, представляет несомненное теоретическое значение, внося вклад в понимание специфики адаптивных механизмов мигрирующих видов животных к обитанию в разных условиях среды. Результаты исследований могут быть рекомендованы в системе долговременного

мониторинга при разработке природоохранных мероприятий и устойчивости природных популяций рукокрылых фауны Урала.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки РФ в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (№122021000091-2). Авторы выражают признательность В.П. Снитько (Южно-Уральский федеральный научный центр минералогии и геоэкологии УрО РАН, Россия) за существенную помощь во время проведения полевых исследований.

Дополнительная информация

Фотографии объектов исследования и их местообитаний на территории исследований, а также некоторые статистические данные могут быть найдены в [Электронном приложении](#).

Литература

- Анисимов В.Н. 2007. Мелатонин – роль в организме, применение в клинике. СПб: «Система». 40 с.
- Башта А.Т.В. 2007. Фауна, распространение и биотопическая приуроченность рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) региона Украинских Карпат // Млекопитающие горных территорий. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 44–50.
- Большаков В.Н., Орлов О.Л., Снитько В.П. 2005. Летучие мыши Урала. Екатеринбург: Академкнига. 176 с.
- Гараева С.Н., Редкозубова Г.В., Постолати Г.В. 2009. Аминокислоты в живом организме. Кишинев: Типография Академии Наук Молдовы. 552 с.
- Западнюк В.И., Купраш Л.П., Заика М.У., Безверхая И.С. 1982. Аминокислоты в медицине. Киев: Здоровья. 197 с.
- Иваницкий А.Н. 2018. Рукокрылые (Chiroptera) Абхазии и сопредельных территорий (фауна, экология, зоогеография, охрана). Симферополь: АРИАЛ. 156 с.
- Ильин В.Ю. 1999. Рукокрылые (Chiroptera: Vespertilionidae) юго-востока Русской равнины. Автореферат дис. ... докт. биол. наук. Пенза. 49 с.
- Ковальчук Л.А., Мищенко В.А., Черная Л.В., Микшевич Н.В. 2023. Эколого-физиологические параметры *Myotis dasycneme* (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae) фауны Урала // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 8(4). С. 94–111. DOI: 10.24189/ncr.2023.034
- Красная книга Республики Крым. Животные. Симферополь: АРИАЛ, 2015. 440 с.
- Красная книга Свердловской области: животные, растения, грибы. Екатеринбург: Мир, 2018. 450 с.

- Красная книга Челябинской области: животные, растения, грибы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. 511 с.
- Кузьякин А.П. 1950. Летучие мыши. М.: Советская наука. 444 с.
- Курсков А.Н. 1965. Изучение миграции рукокрылых (Chiroptera) по данным кольцевания // Экология позвоночных животных Белоруссии. Минск: Наука и техника. С. 64–76.
- Ленинджер А. 1985. Биохимия. М.: Мир. 956 с.
- Панютин К.К. 1968. Дальние миграции рукокрылых, окольцованных в Воронежском заповеднике // Миграции животных. Вып. 5. Л.: Наука. С. 182–184.
- Первухина Е.М., Замшина Г.А., Николаева Н.В., Федякина М.А. 2011. Трофические связи насекомоядных рукокрылых на юге Среднего Урала // Вестник Удмуртского университета. Серия биология. Науки о земле. №3. С. 65–73.
- Покинчерда В.Ф. 1999. Лилик двоколірний – *Vespertilio murinus* // Ссавці України під охороною Бернської конвенції. Київ. С. 79–81.
- Рахматулина И.К. 2005. Рукокрылые Азербайджана (фауна, экология, зоогеография). Баку: Институт зоологии НАН Азербайджана. 476 с.
- Русаков В.Н. (ред.). 2010. Энциклопедия Омской области. Т. 1. Омск: Омское книжное издательство. 592 с.
- Северин Е.С. (ред.). 2004. Биохимия. М.: ГЭОТАР-Медиа. 784 с.
- Снитько В.П. 2004. Фауна рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) Южного Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 24 с.
- Стрелков П.П. 1999. Соотношение полов в сезон вывода потомства у взрослых особей перелетных видов летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) Восточной Европы и смежных территорий // Зоологический журнал. Т. 78(12). С. 1441–1454.
- Черная Л.В., Ковальчук Л.А., Казиев Н.Т., Нохрина Е.С. 2009. Оценка состояния аминокислотного пула в тканях медицинской пиявки *Hirudo medicinalis* L. при хроническом голодании // Вестник Уральской медицинской академической науки. №2(25). С. 240–241.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С. 2014. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра. 314 с.
- Alcalde J.T., Jiménez M., Brila I., Vintulis V., Voigt C.C., Petersons G. 2021. Transcontinental 2200 km migration of a Nathusius' pipistrelle (*Pipistrellus nathusii*) across Europe // Mammalia. Vol. 85(2). P. 161–163. DOI: 10.1515/mammalia-2020-0069
- Alerstam T., Hedenström A., Åkesson S. 2003. Long-distance migration: evolution and determinants // Oikos. Vol. 103(2). P. 247–260. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2003.12559
- Armstrong R.B., Ianuzzo C.D., Kunz T.H. 1977. Histochemical and biochemical properties of flight muscle fibers in the little brown bat, *Myotis lucifugus* // Journal of Comparative Physiology B. Vol. 119(2). P. 141–154. DOI: 10.1007/BF00686562
- Benda P., Ivanova T., Horáček I., Hanák V., Červený J., Gaisler J., Gueorguieva A., Petrov B., Vohralík V. 2003. Bats (Mammalia: Chiroptera) of the Eastern Mediterranean. Part 3. Review of bat distribution in Bulgaria // Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovacaе. Vol. 67. P. 245–357.
- Boot-Handford R.P., Tuckwell D.S. 2003. Fibrillar collagen: The key to vertebrate evolution? A tale of molecular incest // BioEssays. Vol. 25(2). P. 142–151. DOI: 10.1002/bies.10230
- Breed A.C., Field H.E., Smith C.S., Edmonston J., Meers J. 2010. Bats without borders: long-distance movements and implications for disease risk management // Ecohealth. Vol. 7(2). P. 204–212. DOI: 10.1007/s10393-010-0332-z
- Bruhat A., Chérasse Y., Chaveroux C., Maurin A.C., Jousse C., Fafournoux P. 2009. Amino acids as regulators of gene expression in mammals: molecular mechanisms // Biofactors. Vol. 35(3). P. 249–257. DOI: 10.1002/biof.40
- Buresh I. 1941. Bats (Chiroptera) migrate like the migratory birds // Bulg. Akad. Nauk. Izkustv. Vol. 61(2). P. 4–72.
- Chernaya L.V., Kovalchuk L.A., Nokhrina E.S. 2016. Role of the tissue free amino acids in adaptation of medicinal leeches *Hirudo medicinalis* L., 1758 to extreme climatic conditions // Doklady Biological Sciences. Vol. 466(1). P. 42–44. DOI: 10.1134/S0012496616010129
- Chessel D., Dufour A.B., Thioulouse J. 2004. The ade4 package-I: One-table methods // R News. Vol. 4. P. 5–10.
- Cortes K.M., Gillam E.H. 2020. Assessing the use of rivers as migratory corridors for temperate bats // Journal of Mammalogy. Vol. 101(2). P. 448–454. DOI: 10.1093/jmammal/gyz211
- Dietz C., Kiefer A. 2016. Bats of Britain and Europe. London: Bloomsbury Publishing. 400 p.
- Dray S., Dufour A., Thioulouse J. 2022. ade4: Analysis of Ecological Data: Exploratory and Euclidean Methods in Environmental Sciences. R package version 1.7-19. Available from <https://CRAN.R-project.org/package=ade4>
- Fleming T.H. 2019. Bat migration // Encyclopedia of Animal Behavior. Vol. 3. London: Academic Press. P. 605–610.
- Fleming T.H., Eby P. 2003. Ecology of bat migration // Bat ecology. Chicago: University of Chicago Press. P. 156–208.
- Forman H.J., Zhang H., Rinna A. 2009. Glutathione: overview of its protective roles, measurement, and biosynthesis // Molecular Aspects of Medicine. Vol. 30(1–2). P. 1–12. DOI: 10.1016/j.mam.2008.08.006

- Frick W.F., Reynolds D.S., Kunz T.H. 2010. Influence of climate and reproductive timing on demography of little brown myotis *Myotis lucifugus* // Journal of Animal Ecology. Vol. 79(1). P. 128–136. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2009.01615.x
- Frick W.F., Kingston T., Flanders J. 2020. A review of the major threats and challenges to global bat conservation // Annals of the New York Academy of Sciences. Vol. 1469(1). P. 5–25. DOI: 10.1111/nyas.14045
- Haarsma A.J., Siepel H. 2013. Macro-evolutionary trade-offs as the basis for the distribution of European bats // Animal Biology. Vol. 63(4). P. 451–471. DOI: 10.1163/15707563-00002424
- Hutterer R., Ivanova T., Meyer-Cords C., Rodrigues L. 2005. Bat migrations in Europe: A review of banding data and literature // Naturschutz und Biologische Vielfalt. Vol. 28. P. 3–162.
- Ijäs A., Kahilainen A., Vasko V.V., Lilley T.M. 2017. Evidence of the migratory bat, *Pipistrellus nathusii*, aggregating to the coastlines in the Northern Baltic Sea // Acta Chiropterologica. Vol. 19(1). P. 127–139. DOI: 10.3161/15081109ACC2017.19.1.010
- IUCN. 2022. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-2. Available from <https://www.iucnredlist.org>
- James L.B. 1987. Amino acid analysis: a fall-off in performance // Journal of Chromatography A. Vol. 408. P. 291–295. DOI: 10.1016/s0021-9673(01)81812-4
- Karanova M.V. 2011. The effect of cold shock on the free amino acid pool of rotan pondfish *Percottus glehni* (Eleotridae, Perciformes) // Biology Bulletin. Vol. 38(2). P. 116–124. DOI: 10.1134/S106235901102004X
- Kim M.H., Park K., Gwag B.J., Jung N.P., Oh Y.K., Shin H.C., Choi I.H. 2000. Seasonal biochemical plasticity of a flight muscle in a bat, *Murina leucogaster* // Comparative Biochemistry and Physiology: A Molecular and Integrative Physiology. Vol. 126(2). P. 245–250. DOI: 10.1016/s1095-6433(00)00203-8
- Kohl C., Kurth A. 2014. European bats as carriers of viruses with zoonotic potential // Viruses. Vol. 6(8). P. 3110–3128. DOI: 10.3390/v6083110
- Kovalchuk L.A., Mishchenko V.A., Chernaya L.V., Snitko V.P. 2018. Species-specific features of blood plasma amino acid spectrum of bats (Mammalia: Chiroptera) in the Urals // Russian Journal of Ecology. Vol. 49(4). P. 325–331. DOI: 10.1134/S1067413618040082
- Kovalchuk L.A., Mishchenko V.A., Chernaya L.V., Bolshakov V.N. 2021. Characteristic Immunohematological Parameters of Migratory (*Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758) and Resident (*Myotis dasycneme* Boie, 1825) Bat Species of the Ural Fauna // Doklady Biological Sciences. Vol. 501(1). P. 210–213 DOI: 10.1134/S001249662106003X
- Kruskop S.V., Borisenko A.V., Ivanova N.V., Lim B.K., Eger J.L. 2012. Genetic diversity of northeastern Palaearctic bats as revealed by DNA barcodes // Acta Chiropterologica. Vol. 14(1). P. 1–14. DOI: 10.3161/150811012x654222
- Kruszynski C., Bailey L.D., Bach L., Bach P., Fritze M., Lindecke O., Teige T., Voigt C.C. 2022. High vulnerability of juvenile Nathusius' pipistrelle bats (*Pipistrellus nathusii*) at wind turbines // Ecological Applications. Vol. 32(2). Article: e2513. DOI: 10.1002/eap.2513
- Kunz T.H., Arnett E.B., Cooper B.M., Erickson W.P., Larkin R.P., Mabee T., Morrison M.L., Strickland M.D., Szweczek J.M. 2007. Assessing Impacts of Wind-Energy Development on Nocturnally Active Birds and Bats: A Guidance Document // Journal of Wildlife Management. Vol. 71(8). P. 2449–2486. DOI: 10.2193/2007-270
- Kunz T.H., Braun de Torrez E., Bauer D., Lobova T., Fleming T.H. 2011. Ecosystem services provided by bats // Annals of the New York Academy of Sciences. Vol. 1223(1). P. 1–38. DOI: 10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x
- Lagerveld S., Gerla D., Van der Wal J.T., De Vries P., Brabant R., Stienen E., Deneudt K., Manshanden J., Scholl M. 2017. Spatial and temporal occurrence of bats in the southern North Sea area. Wageningen Marine Research report C090/17. 52 p.
- Lehnert L.S., Kramer-Schadt S., Schönborn S., Lindecke O., Niermann I., Voigt C.C. 2014. Wind farm facilities in Germany kill noctule bats from near and far // PLoS ONE. Vol. 9(8). Article: e103106. DOI: 10.1371/journal.pone.0103106
- Leopold M., Boonman M., Collier M., Davaasuren N., Fijn R., Gyimesi A., Jong J. Jongbloed R., Poerink B., Kleyheeg-Hartman J., Krijgsveld K., Lagerveld S., Lensink R., Poot M., van der Wal J., Scholl M. 2015. A first approach to deal with cumulative effects on birds and bats of offshore wind farms and other human activities in the Southern North Sea. Report C166/14. Den Burg: IMARES. 188 p.
- Lustrat P. 1996. Nouvelles reprises de pipistrelles de Nathusius, *Pipistrellus nathusii* (Keyserling et Blasius, 1839), en Ile-de-France // Arvicola. Vol. 8(1). P. 9.
- Maclean I.M.D., Wilson R.J. 2011. Recent ecological responses to climate change support predictions of high extinction risk // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. Vol. 108(30). P. 12337–12342. DOI: 10.1073/pnas.1017352108
- Maggini I., Noakes M.J., Hawkes L.A., Hegemann A. 2022. Editorial: Ecophysiological adaptations associated with animal migration // Frontiers in Ecology and Evolution. Vol. 10. Article: 1022173. DOI: 10.3389/fevo.2022.1022173
- Markovets M.J., Zelenova N.P., Shapoval A.P. 2004. Beringung von Fledermäusen in der Biologischen sta-

- tion Rybachy, 1957–2001 // *Nyctalus* (N.F.). Vol. 9. P. 259–268.
- Masing M. 1988. Long-distance flights of *Pipistrellus nathusii* banded or recaptured in Estonia // *Myotis*. Vol. 26. P. 159–164.
- Masing M. 1989. A long-distance flight of *Vespertilio murinus* from Estonia // *Myotis*. Vol. 27. P. 147–150.
- Masing M., Poots L., Randla T., Lutsar L. 1999. 50 years of bat-ringing in Estonia: methods and the main results // *Plecotus et al.* Vol. 2. P. 20–35.
- McGuire L.P. 2012. Physiological ecology of bat migration. PhD Thesis. London, Canada: University of Western Ontario. 181 p.
- McGuire L.P., Guglielmo C.G., Mackenzie S.A., Taylor P.D. 2012. Migratory stopover in the long-distance migrant silver-haired bat, *Lasionycteris noctivagans* // *Journal of Animal Ecology*. Vol. 81(2). P. 377–385. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2011.01912.x
- Michaelsen T.C. 2016. Summer temperature and precipitation govern bat diversity at northern latitudes in Norway // *Mammalia*. Vol. 80(1). P. 1–9. DOI: 10.1515/mammalian-2014-0077
- Oksanen J., Simpson G.L., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'Hara R.B., Solymos P., Szoecs E., Wagner H., Barbour M., Bedward M., Bolker B., Borcard D., Carvalho G., Chirico M., Caceres M., Durand S., Evangelista H.B.A., FitzJohn R., Friendly M., Furneaux B., Hannigan G., Hill M.O., Lahti L., McGlinn D., Ouellette M.H., Cunha E.R., Smith T., Stier A., Braak C.J.F., Weedon J. 2020. vegan: Community Ecology Package. R package .version 2.5-7. Available from <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Petersons G. 2004. Seasonal migrations of north-eastern populations of Nathusius' bat *Pipistrellus nathusii* (Chiroptera) // *Myotis*. Vol. 41–42. P. 29–56.
- Popa-Lisseanu A.G., Voigt C.C. 2009. Bats on the move // *Journal of Mammalogy*. Vol. 90(6). P. 1283–1289. DOI: 10.1644/09-MAMM-S-130R2.1
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available from <https://www.R-project.org/>
- Russo D., Ancillotto L. 2015. Sensitivity of bats to urbanization: a review // *Mammalian Biology*. Vol. 80(3). P. 205–212. DOI: 10.1016/j.mambio.2014.10.003
- Rydell J., Bach L., Dubourg-Savage M.J., Green M., Rodrigues L., Hedenström A. 2010. Bat mortality at wind turbines in northwestern Europe // *Acta Chiropterologica*. Vol. 12(2). P. 261–274. DOI: 10.3161/150811010x537846
- Sachanowicz K., Ciechanowski M., Tryjanowski P., Kosicki J.Z. 2018. Wintering range of *Pipistrellus nathusii* (Chiroptera) in Central Europe: has the species extended to the north-east using urban heat islands? // *Mammalia*. Vol. 83(3). P. 260–271. DOI: 10.1515/mammalia-2018-0014
- Sapir N., Butler P.J., Hedenström A., Wikelski M. 2011. Energy gain and use during animal migration // *Animal migration: a synthesis* / E.J. Milner-Gulland, J.M. Fryxell, A.R.E. Sinclair (Eds.). Oxford: Oxford University Press. P. 52–67.
- Simmons N.B., Cirranello A.L. 2022. Bat Species of the World: A Taxonomic and Geographic Database. Available from <https://batnames.org>
- Stepanian P.M., Wainwright C.E. 2018. Ongoing changes in migration phenology and winter residency at Bracken Bat Cave // *Global Change Biology*. Vol. 24(7). P. 3266–3275. DOI: 10.1111/gcb.14051
- Strelkov P.P. 1969. Migratory and stationary bats (Chiroptera) of the European part of the Soviet Union // *Acta Zoologica Cracoviensia*. Vol. 14. P. 393–439.
- Strelkov P.P. 1999. Seasonal distribution of migratory bat species (Chiroptera, Vespertilionidae) in Eastern Europe and adjacent territories: nursing area // *Myotis*. Vol. 37. P. 7–25.
- Thaxter C.B., Buchanan G.M., Carr J., Butchart S.H., Newbold T., Green R.E., Tobias J.A., Foden W.B., O'Brien S., Pearce-Higgins J.W. 2017. Bird and bat species' global vulnerability to collision mortality at wind farms revealed through a trait-based assessment // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Vol. 284(1862). Article: 20170829. DOI: 10.1098/rspb.2017.0829
- Tong B. C., Barbul A. 2004. Cellular and physiological effects of arginine // *Mini-Reviews in Medicinal Chemistry*. Vol. 4(8). P. 823–832. DOI: 10.2174/1389557043403305
- Vasenkov D., Desmet J.F., Popov I., Sidorchuk N. 2022. Bats can migrate farther than it was previously known: a new longest migration record by Nathusius' pipistrelle *Pipistrellus nathusii* (Chiroptera: Vespertilionidae) // *Mammalia*. Vol. 86(5). P. 524–526. DOI: 10.1515/mammalia-2021-0139.1
- Vierhaus H. 2004. *Pipistrellus nathusii* (Keyserling und Blasius, 1839) – Rauhhaufledermaus // *Handbuch der Säugetiere Europas*. Vol. 4: Fledertiere. Part 2: Chiroptera II. Vespertilionidae 2, Molossidae, Nycteridae / F. Krapp (Ed.). Wiebelsheim: AULA-Verlag. P. 825–873.
- Voigt C.C., Fritze M., Lindecke O., Costantini D., Petersons G., Czirják G.Á. 2020. The immune response of bats differs between pre-migration and migration seasons // *Scientific Reports*. Vol. 10(1). Article: 17384. DOI: 10.1038/s41598-020-74473-3
- Voigt C.C., Kaiser K., Look S., Scharnweber K., Scholz C. 2022. Wind turbines without curtailment produce large numbers of bat fatalities throughout their lifetime: A call against ignorance and neglect // *Global Ecology and Conservation*. Vol. 37(4). Article: e02149. DOI: 10.1616/j.gecco.2022.e02149

- Voigt C.C., Kionka J., Koblitz J.C., Stilz P., Pētersons C., Lindecke O. 2023. Bidirectional movements of Nathusius' pipistrelle bats (*Pipistrellus nathusii*) during autumn at a major migration corridor // *Global Ecology and Conservation*. Vol. 48. Article: e02695. DOI: 10.1016/j.gecco.2023.e02695
- Welbergen J.A., Klose S.M., Markus N., Eby P. 2008. Climate change and the effects of temperature extremes on Australian flying-foxes // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Vol. 275(1633). P. 419–425. DOI: 10.1098/rspb.2007.1385
- Witte M.B., Barbul A. 2003. Arginine physiology and its implication for wound healing // *Wound Repair and Regeneration*. Vol. 11(6). P. 419–423. DOI: 10.1046/j.1524-475x.2003.11605.x
- Wu G. 2009. Amino acids: metabolism, functions, and nutrition // *Amino Acids*. Vol. 37(1). P. 1–17. DOI: 10.1007/s00726-009-0269-0
- Wu G. 2010. Functional amino acids in growth, reproduction, and health // *Advances in Nutrition*. Vol. 1(1). P. 31–37. DOI: 10.3945/an.110.1008
- Wu G., Morris S.M. 2004. Arginine metabolism in mammals // *Metabolic and Therapeutic Aspects of Amino Acids in Clinical Nutrition* / L.A. Cynober (Ed.). Pittsburgh: CRC Press. P. 153–167.
- Wu G., Jaeger L.A., Bazer F.V., Rhoads J.M. 2004. Arginine deficiency in preterm infants: biochemical mechanisms and nutritional implications // *Journal of Nutritional Biochemistry*. Vol. 15(8). P. 442–451. DOI: 10.1016/j.jnutbio.2003.11.010
- Yarri D. 2005. *The Ethics of animal experimentation: A Critical Analysis and Constructive Christian Proposal*. Oxford: Oxford University Press. 240 p.
- mountain territories. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. P. 44–50. [In Russian]
- Benda P., Ivanova T., Horáček I., Hanák V., Červený J., Gaisler J., Gueorguieva A., Petrov B., Vohralík V. 2003. Bats (Mammalia: Chiroptera) of the Eastern Mediterranean. Part 3. Review of bat distribution in Bulgaria. *Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovacae* 67: 245–357.
- Bolshakov V.N., Orlov O.L., Snitko V.P. 2005. *Bats of the Urals*. Yekaterinburg: Akademkniga. 176 p. [In Russian]
- Boot-Handford R.P., Tuckwell D.S. 2003. Fibrillar collagen: The key to vertebrate evolution? A tale of molecular incest. *BioEssays* 25(2): 142–151. DOI: 10.1002/bies.10230
- Breed A.C., Field H.E., Smith C.S., Edmonston J., Meers J. 2010. Bats without borders: long-distance movements and implications for disease risk management. *Ecohealth* 7(2): 204–212. DOI: 10.1007/s10393-010-0332-z
- Bruhat A., Chérasse Y., Chaveroux C., Maurin A.C., Jousse C., Fafournoux P. 2009. Amino acids as regulators of gene expression in mammals: molecular mechanisms. *Biofactors* 35(3): 249–257. DOI: 10.1002/biof.40
- Buresh I. 1941. Bats (Chiroptera) migrate like the migratory birds. *Bulg. Akad. Nauk. Izustv* 61(2): 4–72.
- Chernaya L.V., Kovalchuk L.A., Kaziyev N.T., Nokhrina E.S. 2009. Assessment of the state of the amino acid pool in the tissues of the medicinal leech *Hirudo medicinalis* L. during chronic starvation. *Journal of Ural Medical Academic Science* 2(25): 240–241. [In Russian]
- Chernaya L.V., Kovalchuk L.A., Nokhrina E.S. 2016. Role of the tissue free amino acids in adaptation of medicinal leeches *Hirudo medicinalis* L., 1758 to extreme climatic conditions. *Doklady Biological Sciences* 466(1): 42–44. DOI: 10.1134/S0012496616010129
- Chessel D., Dufour A.B., Thioulouse J. 2004. The ade 4 package-I: One-table methods. *R News* 4: P. 5–10.
- Cortes K.M., Gillam E.H. 2020. Assessing the use of rivers as migratory corridors for temperate bats. *Journal of Mammalogy* 101(2): 448–454. DOI: 10.1093/jmammal/gyz211
- Dietz C., Kiefer A. 2016. *Bats of Britain and Europe*. London: Bloomsbury Publishing. 400 p.
- Dray S., Dufour A., Thioulouse J. 2022. *ade4: Analysis of Ecological Data: Exploratory and Euclidean Methods in Environmental Sciences*. R package version 1.7-19. Available from <https://CRAN.R-project.org/package=ade4>
- Fleming T.H. 2019. Bat migration. In: J. Choe (Ed.): *Encyclopedia of Animal Behavior*. Vol. 3. London: Academic Press. P. 605–610.
- Fleming T.H., Eby P. 2003. Ecology of bat migration. In: T.H. Kunz, M.B. Fenton (Eds.) *Bat Ecology*. Chicago: University of Chicago Press. P. 156–208.

References

- Alcalde J.T., Jiménez M., Brila I., Vintulis V., Voigt C.C., Pētersons G. 2021. Transcontinental 2200 km migration of a Nathusius' pipistrelle (*Pipistrellus nathusii*) across Europe. *Mammalia* 85(2): 161–163. DOI: 10.1515/mammalia-2020-0069
- Alerstam T., Hedenström A., Åkesson S. 2003. Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos* 103(2): 247–260. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2003.12559
- Anisimov V.N. 2007. *Melatonin – role in the body, application in the clinic*. St. Petersburg: Sistema. 40 p. [In Russian]
- Armstrong R.B., Ianuzzo C.D., Kunz T.H. 1977. Histochemical and biochemical properties of flight muscle fibers in the little brown bat, *Myotis lucifugus*. *Journal of Comparative Physiology B* 119(2): 141–154. DOI: 10.1007/BF00686562
- Bashta A.T.V. 2007. Fauna, distribution and biotopic occurrence of bats (Chiroptera: Vespertilionidae) of the Ukrainian Carpathians region. In: *Mammals of*

- Forman H.J., Zhang H., Rinna A. 2009. Glutathione: overview of its protective roles, measurement, and biosynthesis. *Molecular Aspects of Medicine* 30(1–2): 1–12. DOI: 10.1016/j.mam.2008.08.006
- Frick W.F., Reynolds D.S., Kunz T.H. 2010. Influence of climate and reproductive timing on demography of little brown myotis *Myotis lucifugus*. *Journal of Animal Ecology* 79(1): 128–136. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2009.01615.x
- Frik W.F., Kingston T., Flanders J. 2020. A review of the major threats and challenges to global bat conservation. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1469(1): 5–25. DOI: 10.1111/nyas.14045
- Garaeva S.N., Redkozubova G.V., Postolati G.V. 2009. *Amino acids in a living organism*. Kishinev: Printing House of the Academy of Sciences of Moldova. 552 p. [In Russian]
- Haarsma A.J., Siepel H. 2013. Macro-evolutionary trade-offs as the basis for the distribution of European bats. *Animal Biology* 63(4): 451–471. DOI: 10.1163/15707563-00002424
- Hutterer R., Ivanova T., Meyer-Cords C., Rodrigues L. 2005. Bat migrations in Europe: A review of banding data and literature. *Naturschutz und Biologische Vielfalt* 28: 3–162.
- Ijäs A., Kahilainen A., Vasko V.V., Lilley T.M. 2017. Evidence of the migratory bat, *Pipistrellus nathusii*, aggregating to the coastlines in the Northern Baltic Sea. *Acta Chiropterologica* 19(1): 127–139. DOI: 10.3161/15081109ACC2017.19.1.010
- Ilyin V.Yu. 1999. *Chiroptera (Chiroptera: Vespertilionidae) of the southeast of the Russian Plain*. Dr.Sc. Thesis Abstract. Penza. 49 p. [In Russian]
- IUCN. 2022. *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-2*. Available from <https://www.iucnredlist.org>
- Ivanitsky A.N. 2018. *Chiroptera (Chiroptera) of Abkhazia and adjacent territories (fauna, ecology, zoogeography, conservation)*. Simferopol: ARIAL. 156 p. [In Russian]
- James L.B. 1987. Amino acid analysis: a fall-off in performance. *Journal of Chromatography A* 408: 291–295. DOI: 10.1016/s0021-9673(01)81812-4
- Karanova M.V. 2011. The effect of cold shock on the free amino acid pool of rotan pondfish *Perccottus glehni* (Eleotridae, Perciformes). *Biology Bulletin* 38(2): 116–124. DOI: 10.1134/S106235901102004X
- Kim M.H., Park K., Gwag B.J., Jung N.P., Oh Y.K., Shin H.C., Choi I.H. 2000. Seasonal biochemical plasticity of a flight muscle in a bat, *Murina leucogaster*. *Comparative Biochemistry and Physiology: A Molecular and Integrative Physiology* 126(2): 245–250. DOI: 10.1016/s1095-6433(00)00203-8
- Kohl C., Kurth A. 2014. European bats as carriers of viruses with zoonotic potential. *Viruses* 6(8): 3110–3128. DOI: 10.3390/v6083110
- Kovalchuk L.A., Mishchenko V.A., Chernaya L.V., Snitko V.P. 2018. Species-specific features of blood plasma amino acid spectrum of bats (Mammalia: Chiroptera) in the Urals. *Russian Journal of Ecology* 49(4): 325–331. DOI: 10.1134/S1067413618040082
- Kovalchuk L.A., Mishchenko V.A., Chernaya L.V., Bolshakov V.N. 2021. Characteristic Immunohematological Parameters of Migratory (*Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758) and Resident (*Myotis dasycneme* Boie, 1825) Bat Species of the Ural Fauna. *Doklady Biological Sciences* 501(1): 210–213. DOI: 10.1134/S001249662106003X
- Kovalchuk L.A., Mishchenko V.A., Chernaya L.V., Mikshevich N.V. 2023. Ecological and physiological parameters of *Myotis dasycneme* (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae) in the Urals. *Nature Conservation Research* 8(4): 94–111. DOI: 10.24189/ncr.2023.034 [In Russian]
- Kruskop S.V., Borisenko A.V., Ivanova N.V., Lim B.K., Eger J.L. 2012. Genetic diversity of northeastern Palaearctic bats as revealed by DNA barcodes. *Acta Chiropterologica* 14(1): 1–14. DOI: 10.3161/150811012x654222
- Kruszynski C., Bailey L.D., Bach L., Bach P., Fritze M., Lindecke O., Teige T., Voigt C.C. 2022. High vulnerability of juvenile Nathusius' pipistrelle bats (*Pipistrellus nathusii*) at wind turbines. *Ecological Applications* 32(2): e2513. DOI: 10.1002/eap.2513
- Kunz T.H., Arnett E.B., Cooper B.M., Erickson W.P., Larkin R.P., Mabee T., Morrison M.L., Strickland M.D., Szweczek J.M. 2007. Assessing Impacts of Wind-Energy Development on Nocturnally Active Birds and Bats: A Guidance Document. *Journal of Wildlife Management* 71(8): 2449–2486. DOI: 10.2193/2007-270
- Kunz T.H., Braun de Torre E., Bauer D., Lobova T., Fleming T.H. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223(1): 1–38. DOI: 10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x
- Kurskov A.N. 1965. Study of the migration of bats (Chiroptera) based on ringing data. In: *Ecology of vertebrate animals of Belarus*. Minsk: Nauka i Tekhnika. P. 64–76. [In Russian]
- Kuzyakin A.P. 1950. *Bats*. Moscow: Sovetskaya nauka. 444 p. [In Russian]
- Lagerveld S., Gerla D., Van der Wal J.T., De Vries P., Brabant R., Stienen E., Deneudt K., Manshanden J., Scholl M. 2017. *Spatial and temporal occurrence of bats in the southern North Sea area*. Wageningen Marine Research report C090/17. 52 p.
- Lehnert L.S., Kramer-Schadt S., Schönborn S., Lindecke O., Niermann I., Voigt C.C. 2014. Wind farm facilities in Germany kill noctule bats from near and far. *PLoS ONE* 9(8): e103106. DOI: 10.1371/journal.pone.0103106
- Lehninger A. 1985. *Biochemistry*. Moscow: Mir. 956 p. [In Russian]

- Leopold M., Boonman M., Collier M., Davaasuren N., Fijn R., Gyimesi A., Jong J. Jongbloed R., Poerink B., Kleyheeg-Hartman J., Krijgsveld K., Lagerveld S., Lensink R., Poot M., van der Wal J., Scholl M. 2015. *A first approach to deal with cumulative effects on birds and bats of offshore wind farms and other human activities in the Southern North Sea*. Report C166/14. Den Burg: IMARES. 188 p.
- Lustrat P. 1996. New recaptures of Nathusius bats, *Pipistrellus nathusii* (Keyserling et Blasius, 1839), in Ile-de-France. *Arvicola* 8(1): 9.
- Macleán I.M.D., Wilson R.J. 2011. Recent ecological responses to climate change support predictions of high extinction risk. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108(30): 12337–12342. DOI: 10.1073/pnas.1017352108
- Maggini I., Noakes M.J., Hawkes L.A., Hegemann A. 2022. Editorial: Ecophysiological adaptations associated with animal migration. *Frontiers in Ecology and Evolution* 10: 1022173. DOI: 10.3389/fevo.2022.1022173
- Markovets M.J., Zelenova N.P., Shapoval A.P. 2004. Берингунг von Fledermäusen in der Biologischen station Rybachy, 1957–2001. *Nyctalus (N.F.)* 9: 259–268.
- Masing M. 1988. Long-distance flights of *Pipistrellus nathusii* banded or recaptured in Estonia. *Myotis* 26: 159–164.
- Masing M. 1989. A long-distance flight of *Vespertilio murinus* from Estonia. *Myotis* 27: 147–150.
- Masing M., Poots L., Randla T., Lutsar L. 1999. 50 years of bat-ringing in Estonia: methods and the main results. *Plecotus et al.* 2: 20–35.
- McGuire L.P. 2012. *Physiological ecology of bat migration*. PhD Thesis. London, Canada: University of Western Ontario. 181 p.
- McGuire L.P., Guglielmo C.G., Mackenzie S.A., Taylor P.D. 2012. Migratory stopover in the long-distance migrant silver-haired bat, *Lasiurus noctivagans*. *Journal of Animal Ecology* 81(2): 377–385. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2011.01912.x
- Michaelsen T.C. 2016. Summer temperature and precipitation govern bat diversity at northern latitudes in Norway. *Mammalia* 80(1): 1–9. DOI: 10.1515/mammalian-2014-0077
- Oksanen J., Simpson G.L., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'Hara R.B., Solymos P., Szoecs E., Wagner H., Barbour M., Bedward M., Bolker B., Borcard D., Carvalho G., Chirico M., Caceres M., Durand S., Evangelista H.B.A., FitzJohn R., Friendly M., Furneaux B., Hannigan G., Hill M.O., Lahti L., McGlenn D., Ouellette M.H., Cunha E.R., Smith T., Stier A., Braak C.J.F., Weedon J. 2020. *vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-7*. Available from <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Panyutin K.K. 1968. Far-distant migration of bats ringed in the Voronezh State Nature Reserve. In: *Animal migrations*. Vol. 5. Leningrad: Nauka. 182–184. [In Russian]
- Pervushina E.M., Zamshina G.A., Nikolaeva N.V., Fedyakina M.A. 2011. Trophic relationships of insectivorous bats in the south of the Middle Urals. *Bulletin of the Udmurt University. Biology series. Earth sciences* 3: 65–73. [In Russian]
- Petersons G. 2004. Seasonal migrations of north-eastern populations of Nathusius' bat *Pipistrellus nathusii* (Chiroptera). *Myotis* 41–42: 29–56.
- Pokynchereda V.F. 1999. Two-colored lilac – *Vespertilio murinus* In: *Mammals of Ukraine protected by the Bern Convention*. Kyiv. P. 79–81. [In Ukrainian]
- Popa-Lisseanu A.G., Voigt C.C. 2009. Bats on the move. *Journal of Mammalogy* 90(6) 1283–1289. DOI: 10.1644/09-MAMM-S-130R2.1
- R Core Team. 2020. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available from <https://www.R-project.org/>
- Rakhmatulina I.K. 2005. *Chiropterans of Azerbaijan (fauna, ecology, zoogeography)*. Baku: Institute of Zoology of the National Academy of Sciences of Azerbaijan. 476 p.
- Red Data Book of the Chelyabinsk Region: animals, plants, fungi. Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2017. 511 p. [In Russian]
- Red Data Book of the Republic of Crimea. Animals. Simferopol: ARIAL, 2015. 440 p. [In Russian]
- Red Data Book of the Sverdlovsk region: animals, plants, fungi. Ekaterinburg: Mir, 2018. 450 p. [In Russian]
- Rusakov V.N. (Ed.). 2010. *Encyclopedia of the Omsk Region. Vol. 1*. Omsk: Omsk Book Publishing House. 592 p. [In Russian]
- Russo D., Ancillotto L. 2015. Sensitivity of bats to urbanization: a review. *Mammalian Biology* 80(3): 205–212. DOI: 10.1016/j.mambio.2014.10.003
- Rydell J., Bach L., Dubourg-Savage M.J., Green M., Rodrigues L., Hedenström A. 2010. Bat mortality at wind turbines in northwestern Europe. *Acta Chiropterologica* 12(2): 261–274. DOI: 10.3161/150811010x537846
- Sachanowicz K., Ciechanowski M., Tryjanowski P., Kosicki J.Z. 2018. Wintering range of *Pipistrellus nathusii* (Chiroptera) in Central Europe: has the species extended to the north-east using urban heat islands?. *Mammalia* 83(3): 260–271. DOI: 10.1515/mammalia-2018-0014
- Sapir N., Butler P.J., Hedenström A., Wikelski M. 2011. Energy gain and use during animal migration. In: E.J. Milner-Gulland, J.M. Fryxell, A.R.E. Sinclair (Eds.): *Animal migration: a synthesis*. Oxford: Oxford University Press. P. 52–67.
- Severin E.S. (Ed.). 2004. *Biochemistry*. Moscow: GEOTAR-Media. 784 p. [In Russian]

- Shitikov V.K., Rozenberg G.S. 2014. *Randomisation and bootstrap: statistical analysis in biology and ecology using R*. Tolyatti: Kassandra. 314 p. [In Russian]
- Simmons N.B., Cirranello A.L. 2022. *Bat Species of the World: A Taxonomic and Geographic Database*. Available from <https://batnames.org>
- Snitko V.P. 2004. *Fauna of bats (Mammalia, Chiroptera) of the Southern Urals*. PhD Thesis Abstract. Ekaterinburg. 24 p. [In Russian]
- Stepanian P.M., Wainwright C.E. 2018. Ongoing changes in migration phenology and winter residency at Bracken Bat Cave. *Global Change Biology* 24(7): 3266–3275. DOI: 10.1111/gcb.14051
- Strelkov P.P. 1969. Migratory and stationary bats (Chiroptera) of the European part of the Soviet Union. *Acta Zoologica Cracoviensia* 14: 393–439.
- Strelkov P.P. 1999. Seasonal distribution of migratory bat species (Chiroptera, Vespertilionidae) in Eastern Europe and adjacent territories: nursing area. *Myotis* 37: 7–25.
- Strelkov P.P. 1999. Correlation of sexes in adult individuals of migratory bat species (Chiroptera, Vespertilionidae) from Eastern Europe and adjacent territories. *Zoologicheskii Zhurnal* 78(12): 1452–1454. [In Russian]
- Thaxter C.B., Buchanan G.M., Carr J., Butchart S.H., Newbold T., Green R.E., Tobias J.A., Foden W.B., O'Brien S., Pearce-Higgins J.W. 2017. Bird and bat species' global vulnerability to collision mortality at wind farms revealed through a trait-based assessment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284(1862): 20170829. DOI: 10.1098/rspb.2017.0829
- Tong B.C., Barbul A. 2004. Cellular and physiological effects of arginine. *Mini-Reviews in Medicinal Chemistry* 4(8): 823–832. DOI: 10.2174/1389557043403305
- Vasenkov D., Desmet J.F., Popov I., Sidorchuk N. 2022. Bats can migrate farther than it was previously known: a new longest migration record by *Nathusius' pipistrelle* *Pipistrellus nathusii* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Mammalia* 86(5): 524–526. DOI: 10.1515/mammalia-2021-0139.1
- Vierhaus H. 2004. *Pipistrellus nathusii* (Keyserling und Blasius, 1839) – *Rauhhaufledermaus*. In: F. Krapp (Ed.): *Handbuch der Säugetiere Europas. Vol. 4: Fledertiere. Part 2: Chiroptera II. Vespertilionidae 2, Molossidae, Nycteridae*. Wiebelsheim: AULA-Verlag. P. 825–873.
- Voigt C.C., Fritze M., Lindecke O., Costantini D., Pētersons G., Czirják G.Á. 2020. The immune response of bats differs between pre-migration and migration seasons. *Scientific Reports* 10(1): 17384. DOI: 10.1038/s41598-020-74473-3
- Voigt C.C., Kaiser K., Look S., Scharnweber K., Scholz C. 2022. Wind turbines without curtailment produce large numbers of bat fatalities throughout their lifetime: A call against ignorance and neglect. *Global Ecology and Conservation* 37(4): e02149. DOI: 10.1016/j.gecco.2022.e02149
- Voigt C.C., Kionka J., Koblitz J.C., Stilz P., Pētersons C., Lindecke O. 2023. Bidirectional movements of *Nathusius' pipistrelle* bats (*Pipistrellus nathusii*) during autumn at a major migration corridor. *Global Ecology and Conservation* 48: e02695. DOI: 10.1016/j.gecco.2023.e02695
- Welbergen J.A., Klose S.M., Markus N., Eby P. 2008. Climate change and the effects of temperature extremes on Australian flying-foxes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275(1633): 419–425. DOI: 10.1098/rspb.2007.1385
- Witte M.B., Barbul A. 2003. Arginine physiology and its implication for wound healing. *Wound Repair and Regeneration* 11(6): 419–423. DOI: 10.1046/j.1524-475x.2003.11605.x
- Wu G. 2009. Amino acids: metabolism, functions, and nutrition. *Amino Acids* 37(1): 1–17. DOI: 10.1007/s00726-009-0269-0
- Wu G. 2010. Functional amino acids in growth, reproduction, and health. *Advances in Nutrition* 1(1): 31–37. DOI: 10.3945/an.110.1008
- Wu G., Morris S.M. 2004. Arginine metabolism in mammals. In: L.A. Cynober (Ed.): *Metabolic and therapeutic aspects of amino acids in clinical nutrition*. Pittsburgh: CRC Press. P. 153–167.
- Wu G., Jaeger L.A., Bazer F.V., Rhoads J.M. 2004. Arginine deficiency in preterm infants: biochemical mechanisms and nutritional implications. *Journal of Nutritional Biochemistry* 15(8): 442–451. DOI: 10.1016/j.jnutbio.2003.11.010
- Yarri D. 2005. *The Ethics of animal experimentation: A Critical Analysis and Constructive Christian Proposal*. Oxford: Oxford University Press. 240 p.
- Zapadnyuk V.I., Kuprash L.P., Zaika M.U., Bezverkhaya I.S. 1982. *Amino acids in medicine*. Kyiv: Zdorovya. 197 p. [In Russian]

ECOLOGY AND PHYSIOLOGICAL ADAPTATION STRATEGY OF MIGRATORY (*VESPERTILIO MURINUS*, *PIPISTRELLUS NATHUSII*) AND RESIDENT (*MYOTIS DASYCNEME*) BAT SPECIES (MAMMALIA CHIROPTERA) IN THE FAUNA OF THE URALS (RUSSIA)

Liudmila A. Kovalchuk^{1,*}, Vladimir A. Mishchenko^{1,2},
Liudmila V. Chernaya¹, Nikolay V. Mikshevich³

¹*Institute of Plant and Animal Ecology Ural Branch of the RAS, Russia*

*e-mail: kovalchuk@ipae.uran.ru

²*Federal Research Institute of Viral Infections «Virom» of the Russian Consumer Protection Agency, Russia*

³*Ural State Pedagogical University, Russia*

Under modern conditions of global extreme climate change and spatiotemporal redistribution of natural resources, migratory bat species are vulnerable and represent an important object for conservation. In planning conservation activities, the International Union for Conservation of Nature has shown that up to 80% of bats require research to preserve their species diversity and the sustainability of populations. The migration of bats is an energy-consuming process under conditions of long seasonal flights. The objects of the study were samples of underyearlings (subadultus) from populations of bats living in the Ilmen State Nature Reserve (Russia). The study was aimed to assess the pool of free amino acids in the blood plasma of migratory and resident bat species, namely *Vespertilio murinus*, *Pipistrellus nathusii*, and *Myotis dasycneme* (Mammalia Chiroptera). An increased pool of free amino acids was shown in the blood plasma of the migratory *Pipistrellus nathusii* (1614.7–3781.7 $\mu\text{mol/L}$) and *Vespertilio murinus* (1206.8–1834.3 $\mu\text{mol/L}$), in comparison with underyearlings (subadultus) of the resident species *Myotis dasycneme* (790.4–1079.0 $\mu\text{mol/L}$), providing substrate support for activated metabolic processes during the formation of energy and plastic systems during periods of long autumn migrations. The percentage of metabolic groups of free amino acids in the blood plasma of the migratory species *Vespertilio murinus*, *Pipistrellus nathusii*, and the resident species *Myotis dasycneme* (glycogenic, essential, non-essential, sulfur-containing, aromatic and with a branched carbon chain) shows the presence of species specificity ($p < 0.05$). The absence of statistically significant differences ($p > 0.05$) between *Vespertilio murinus* and *Pipistrellus nathusii* in the percentage of branched carbon chain amino acids and aromatic amino acids indicates the unity of specific pathways metabolism in migratory bats. The blood plasma of migratory bat species has a high concentration of the essential amino acid arginine, which is involved in the formation of muscle fibers and in increasing the rate of healing of wounds, bone and tendon injuries, which undoubtedly helps prepare animals for long flights to wintering areas. Using the method of multivariate analysis of principal components, the specificity of free amino acids in blood plasma, modifying the main metabolic flows in the body of migratory and resident species of bats, was visualised, which confirmed the results of analysis of variance ($p < 0.05$). A clear spatial separation in the first principal component of the migratory *Pipistrellus nathusii*, *Vespertilio murinus*, and resident *Myotis dasycneme* species was revealed. Research of the physiological mechanisms of maintaining an adaptive migration strategy and population resistance of bat species to biotic and abiotic environmental factors is relevant for solving problems of biodiversity conservation and rational use of animal resources. The results of the research can be recommended in a long-term monitoring system when developing environmental protection measures and assessing the sustainability of natural populations of chiropteran fauna of the Urals.

Key words: adaptive mechanism, amino acid, bats, blood plasma, migratory species, resident species