

ВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ АМИНОКИСЛОТНОГО СПЕКТРА ПЛАЗМЫ КРОВИ РУКОКРЫЛЫХ (МАММАЛИА: CHIROPTERA) УРАЛА

© 2018 г. Л. А. Ковальчук^{1,*}, В. А. Мищенко^{1, 2}, Л. В. Чёрная¹, В. П. Снитыко³

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН,
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

²Уральский федеральный университет им. Б.Н. Ельцина,
620002 Екатеринбург, ул. Мира, 19

³Ильменский государственный заповедник УрО РАН,
456317 Миасс-1, Челябинская область

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

Поступила в редакцию 21.10.2016 г.

Впервые изучен аминокислотный спектр плазмы крови летучих мышей (*Myotis dasycneme*, *Pipistrellus nathusii*, *Vespertilio murinus*), обитающих на Урале. Отлов летучих мышей осуществляли в зоне массового обитания на территории Челябинской области (2013–2014 гг.). Концентрацию свободных аминокислот (САК) определяли методом ионообменной жидкостной хроматографии. Выполнено 384 элементоопределения. Качественный состав аминокислотного спектра плазмы крови *subadultus* трех видов летучих мышей представлен 22 АК. Отмечены видовые отличия в содержании САК: кратность превышения фонда САК у *P. nathusii* в сравнении с *M. dasycneme* составляет 2.9, а для *V. murinus* – 1.8. Перелетные виды отличаются высоким содержанием в плазме крови аргинина: у *V. murinus* концентрация аргинина в 6 раз выше, чем у *M. dasycneme*, а у *P. nathusii* он составляет 25.4% от фонда САК. В плазме крови перелетных видов преобладают гликогенные АК (у *V. murinus* – 75%, у *P. nathusii* – 79%). У оседлого вида *M. dasycneme* суммарный вклад лизина, глицина, глутаминовой кислоты в плазме крови в 2.3 раза менее, чем у *P. nathusii*, и в 1.7 раза, чем у *V. murinus* ($p < 0.05$). Полученные результаты свидетельствуют о том, что между перелетными летучими мышами и оседлым видом *M. dasycneme* существуют значимые различия в содержании свободных аминокислот в плазме крови.

Ключевые слова: летучие мыши, аминокислоты, кровь.

DOI: 10.7868/S0367059718040066

Летучие мыши (Chiroptera: Vespertilionidae) – специфическая и единственная группа млекопитающих, эволюционно выступающая в качестве связующего звена между водными и наземно-воздушными экосистемами, выполняет значимую роль в экосистемах целых континентов [1–4] и рассматривается как индикатор статуса экологических систем [5–7]. Рукокрылые, эволюционно обладающие высокой экологической пластичностью и стратегией устойчивого поддержания гомеостаза в экстремальных условиях, остаются наименее изученной группой гетеротермных позвоночных. Большинство опубликованных сведений о рукокрылых имеют описательный или фаунистический характер [8–12]. Имеются исследования по биологии и экологии летучих мышей [13–17]. В настоящее время хорошо описан видовой состав населения летучих мышей, обитающих на Урале и прилегающих территориях [18–21]. В то же время физиологические особенности этой группы позвоночных, обладающих экологической пластичностью и способностью

к устойчивому поддержанию гомеостаза в экстремальных условиях, изучены недостаточно.

Фауна рукокрылых Урала представлена экологически контрастными видами – оседлыми и перелетными. Разнонаправленность их адаптивных стратегий связана с необходимостью подготовки организма к продолжительной гибернации у оседлых видов и сезонным миграциям в регионы с другим климатом в места зимовок – у перелетных. Выраженные межвидовые различия механизмов адаптации следует, вероятно, ожидать у ювенильных особей в период быстрого роста и развития. Имеются данные о модулирующих свойствах свободных аминокислот в пластическом, углеводном и энергетическом обменах [22, 23]. В формировании адаптивных изменений в метаболических механизмах гомеостаза в организме ключевая роль принадлежит полифункциональным аминокислотам [24–27].

Цель настоящей работы – изучить аминокислотный спектр плазмы крови трех видов летучих мышей (*Myotis dasycneme*, *Pipistrellus nathusii*, *Vespertilio*

murinus), обитающих на Урале. Сравнение свободных аминокислот у оседлых и мигрирующих видов летучих мышей выполнено впервые.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отлов и содержание животных, доставленных в лабораторию, осуществляли в соответствии с правилами, принятыми Европейской конвенцией по защите животных, используемых для экспериментальных и научных целей [28]. Экспериментальная группа была представлена сеголетками (*subadultus*) трех видов летучих мышей: ночница прудовая (*Myotis dasycneme* Voie, 1825) – оседлый бореальный многочисленный и широко распространенный на Урале вид; нетопырь лесной (*Pipistrellus nathusii* Keys, et Blas, 1839) – перелетный мезофильный вид, широко распространенный в лесной и лесостепной зонах Южного Урала и по всему региону; двухцветный кожан (*Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758) – перелетный многочисленный и широко распространенный на Урале мезофильный вид [19]. Исследованные виды, помимо различий мест зимовок и подготовки к гибернации, обладают видовой спецификой питания [19]: прудовая ночница охотится в приводном слое воздуха на высоте 0.2–0.8 м и на расстоянии до 50 м от берега, лесной нетопырь – в кронах и над кронами деревьев на высоте 10–15 м, иногда снижаясь за добычей до 1–2 м, а двухцветный кожан – на открытых местах по опушкам, просекам, над полянами, водоемами и встречается даже на высоте 720 м.

Все животные отловлены во второй декаде июля 2013–2014 гг. – в период воспроизводства популяции. Отлов начинали с наступлением сумерек и заканчивали перед рассветом. Ночница прудовая отловлена в Челябинской области на берегу оз. Малое Миассово в дер. Уразбаево на опушке березового леса, а двухцветный кожан и нетопырь лесной – на побережье оз. Большой Кисегач.

Массу тела животных определяли взвешиванием на электронных весах Acculab PP-200d11 с точностью ± 0.1 г. Молодых животных – сеголеток ($n = 34$) – отличали от взрослых визуально по степени окостенения эпифизов костей крыла – метакарпалий и фаланг [29]. Все виды *subadultus* значимо отличаются по массе тела [$\Pr(|F_{\text{ran}}| > 303.2 = 0.0001)$] и массе печени [$\Pr(|F_{\text{ran}}| > 62.7 = 0.0001)$]. Значимые различия отсутствуют по массе сердца у сеголеток ночницы прудовой и двухцветного кожана ($p = 0.19$) и статистически значимо различаются оба вида по массе сердца от нетопыря лесного [$\Pr(|F_{\text{ran}}| > 77.9 = 0.0001)$] ($p = 0.000$). Кроме того, следует отметить существенно малую массу тела сеголеток лесного нетопыря (5.7 ± 0.1 г), которая

вдвое ниже, чем у прудовой ночницы (11.8 ± 0.2 г) и двухцветного кожана (10.5 ± 0.1 г).

Качественный и количественный анализ аминокислот (АК) в плазме крови трех видов летучих мышей проведен ионообменной хроматографией на автоматическом анализаторе (“AAA-339M”, Microtechna, Чехия). Забор крови (400–800 μl) осуществляли после декапитации животных в стерильные охлажденные вакуумные пробирки Vacutainer BD с ЭДТА (Англия). Подготовку образцов для исследования выполняли по стандартной методике [30]. Кровь центрифугировали 15 мин при 8000 об/мин в рефрижераторной ультрацентрифуге (“К-23D”, Germany). После окончания центрифугирования плазму аспирировали в полиэтиленовую пробирку, где проводили ее депротеинизацию. Согласно стандартной методике, к 0.5 мл супернатанта добавляли 0.1 мл 30%-ной сульфосалициловой кислоты (ССК). Для нейтрализации кислой реакции раствора добавляли 0.2 мл 7%-ного гидроксида лития (LiOH) и 0.1 мл норлейцина ($\text{C}_6\text{H}_{13}\text{NO}_2$ – 2.5 мкмоль/л) [фирма BIOLA-CHEMA-TEST. ПРАНА] в качестве внутреннего стандарта. Вторичное центрифугирование содержимого пробирки при 10000 об/мин длилось 30 мин. Подготовленный для анализа супернатант (400 мкл) наносили на колонку аминокислотного анализатора. Выполнено 384 элементоопределения. Для каждого образца на хроматограмме был представлен весь спектр свободных АК. Концентрацию каждой из них определяли в мкмоль/л и % от суммарного содержания.

Анализ данных выполнен с использованием пакета программ “Statistica 6.0” (StatSoft, Ink). При оценке достоверности различий средних между группами в выборке определяли $\bar{X}_{\text{boot}} \pm \text{SE}_{\text{boot}}$ – среднее арифметическое и ошибку среднего бутстреп-распределения, [95% CI_{boot}] – доверительный интервал бутстреп-распределения [31]. При оценке полученных различий в исследуемых группах использовали критерий достоверно значимой разницы Tukey’s Test (P -value), F -критерий Фишера (дисперсионный анализ ANOVA). Многомерный непараметрический дисперсионный анализ (*np*MANOVA) и метод главных компонент: PCA проведены с помощью статистической среды R (R3.1.2, пакеты “Vegan” и “Ade4”) [32, 33].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Аминокислотный спектр плазмы крови сеголеток трех видов летучих мышей представлен 22 АК. Многомерный непараметрический дисперсионный анализ изменчивости свободных АК в плазме крови показал отсутствие значимых различий между самками и самцами *subadultus* по суммарной

Таблица 1. Двухфакторный многомерный непараметрический дисперсионный анализ видовой изменчивости свободных аминокислот в плазме крови сеголеток летучих мышей

Факторы	Степени свободы df	Сумма квадратов	Средние квадраты	F -критерий	R^2	p
Вид (1)	2	181.86	90.93	12.33	0.67	0.001*
Пол (2)	1	7.89	7.89	1.07	0.03	0.35
1 × 2	2	9.65	4.82	0.65	0.03	0.73
Остатки (error)	10	73.75	7.38		0.27	

Примечание: p – значение, полученное рандомизацией; R^2 – условный коэффициент детерминации, оценивающий силу влияния факторов; * – значимость различий между видами.

концентрации АК (табл. 1), однако между тремя видами летучих мышей выявлены существенные различия по общему фонду свободных АК (табл. 2).

У *M. dasycneme* в сравнении с особями *P. nathusii* и *V. murinus* уровень общего фонда свободных АК понижен ($p < 0.05$). Содержание свободных АК в плазме крови сеголеток *P. nathusii* в 2.9 раза выше, чем у *M. dasycneme*, а у сеголеток *V. murinus* выше, чем у *M. dasycneme*, в 1.8 раза (см. табл. 2). Повышенный фонд АК *subadultus* является метаболическим условием, обеспечивающим адекватную субстратную поддержку усиления обменных процессов в организме перелетных видов. Статистически значимые различия в содержаниях гликогенных АК, являющихся предшественниками глюкозы, отмечены у перелетных видов *V. murinus* (1114 ± 119 мкмоль/л) и *P. nathusii* (2147 ± 446 мкмоль/л) в сравнении с *M. dasycneme* (604 ± 70 мкмоль/л) ($p < 0.05$). По содержанию метаболических групп в фонде АК плазмы крови сеголеток преобладают гликогенные АК: у *V. murinus* – 75%, у *P. nathusii* – 79%.

Соотношение АК видоспецифично: удельное содержание в плазме крови главного коллектора белкового обмена – глутаминовой кислоты и ее амида – глутамин составляет у *V. murinus* 21%, у *P. nathusii* – 18%, у *M. dasycneme* – 11% от общего фонда свободных АК. В аминокислотном спектре плазмы крови у всех трех видов рукокрылых не обнаружены пролин и цитруллин, а у *M. dasycneme* аспарагин, глутамин, цистеин и триптофан определены в следовых количествах (см. табл. 2). Значимых различий не отмечено в содержании орнитина, способствующего активной выработке гормона роста в период интенсивного развития у *subadultus* трех видов рукокрылых ($p > 0.05$). По нашим данным, в июле у перелетного вида *P. nathusii* вклад незаменимых аминокислот (треонина, валина, метионина, изолейцина, лейцина, фенилаланина, лизина, гистидина и аргинина) в плазме крови составлял 1313 мкмоль/л, превышая содержание этих

АК у представителей оседлого вида *M. dasycneme* в 3.8 раза (см. табл. 2).

На коллаген, составляющий основу соединительной ткани (сухожилия, кость, хрящ, дерма) и обеспечивающий ее прочность и эластичность, приходится 25–35% от общего содержания белка в организме. Коллаген содержит 33% глицина и 13% аланина. Эластин включает много гидрофобных аминокислот – глицин, аланин, лейцин. Повышенное содержание лизина, глицина, аланина и глутаминовой кислоты характерно для всех видов летучих мышей. Суммарный вклад лизина, глицина и глутаминовой кислоты в общий пул свободных АК плазмы крови у перелетных *P. nathusii* и *V. murinus* превышает количество этих АК у оседлого *M. dasycneme* в 2.3 и 1.7 раза соответственно, что позволяет сделать предположение об их востребованности для синтеза соединительной ткани (см. табл. 2). Возможно, что повышенная аккумуляция триады АК, ответственных за синтез коллагена и эластина, может быть свойственна всем перелетным видам.

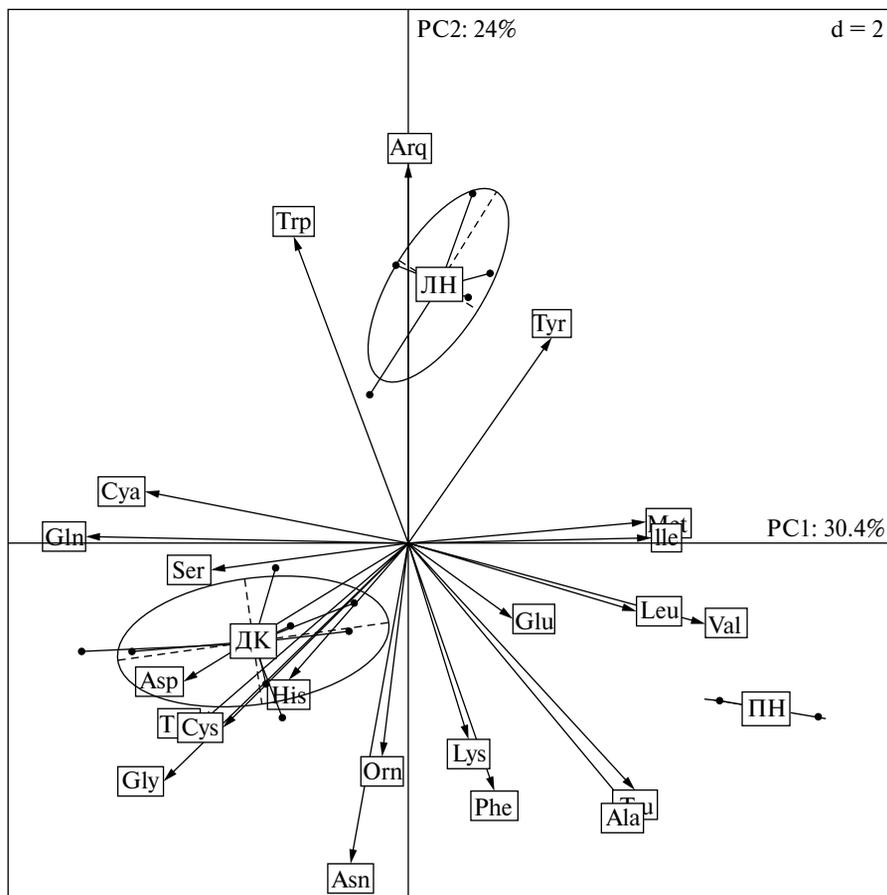
У перелетных видов установлено высокое содержание аргинина в плазме крови: у *V. murinus* его концентрация в 6 раз выше, чем у *M. dasycneme*, а у *P. nathusii* он составляет 25.4% от фонда АК (табл. 3). У молодых животных аргинин, обладая детоксицирующими и антиоксидантными свойствами, стимулирует высвобождение из гипофиза гормона роста [34, 35]. Эта аминокислота участвует в процессах образования мышечных волокон, повышает скорость заживления ран, травм костей и сухожилий, что, вероятно, способствует подготовке животных к длительным перелетам в места зимовки [36, 37].

Мы использовали многомерный анализ (РСА) для идентификации видовых различий по аминокислотному спектру плазмы крови трех видов рукокрылых: 30.4% общей дисперсии аминокислотного фонда плазмы крови приходится на первую главную компоненту (PC1), 24% – на вторую

Таблица 2. Спектр свободных аминокислот в плазме крови рукокрылых, мкмоль/л

АМИНОКИСЛОТЫ	I. <i>V. murinus</i> (n = 8)	II. <i>P. nathusii</i> (n = 5)	III. <i>M. dasycneme</i> (n = 3)	ANOVA Tukey's		
	$\bar{X}_{boot} \pm SE_{boot}$ [95% CI _{boot}]	$\bar{X}_{boot} \pm SE_{boot}$ [95% CI _{boot}]	$\bar{X}_{boot} \pm SE_{boot}$ [95% CI _{boot}]	I – II	I – III	II–III
<i>Cysteic acid</i>	36.0 ± 7.1 [23.7–50.9]	54.2 ± 12.5 [27.7–77.2]	6.3 ± 1.4*▲ [3.4–9.3]	Pr(F _{ran} ≥ 3.93) = 0.05		
				0.29	0.04	0.04
<i>Taurine</i>	75.5 ± 11.7 [53.8–99.4]	82.4 ± 17.9 [42.2–110.3]	109.2 ± 6.0 [96.4–122]	Pr(F _{ran} ≥ 0.96) = 0.41		
				0.76	0.15	0.43
<i>Aspartic acid</i>	53.9 ± 9.4 [38.9–74.6]	58.2 ± 15.3 [28.2–87.9]	16.3 ± 2.5 [10.9–21.7]	Pr(F _{ran} ≥ 2.16) = 0.15		
				0.82	0.06	0.13
<i>Threonine</i>	103.2 ± 14.2 [75.9–131.5]	130.8 ± 27.2 [76.7–182.5]	49.5 ± 7.8 [33.0–65.9]	Pr(F _{ran} ≥ 2.47) = 0.13		
				0.39	0.08	0.07
<i>Serine</i>	92.4 ± 18.9 [60.0–131.8]	138.6 ± 33.5 [73.8–203.2]	32.3 ± 5.1 [21.5–43.0]	Pr(F _{ran} ≥ 2.72) = 0.1		
				0.25	0.11	0.09
<i>Asparagine</i>	8.1 ± 1.1 [5.8–10.3]	Следы*	4.3 ± 0.7▲ [2.9–5.7]	Pr(F _{ran} ≥ 14.95) = 0.001		
				0.000	0.13	0.000
<i>Glutamic acid</i>	181.8 ± 25.5 [133.9–232.4]	315.6 ± 74.2 [178.4–453.1]	143.9 ± 28.7 [83.5–205.2]	Pr(F _{ran} ≥ 2.62) = 0.1		
				0.09	0.46	0.21
<i>Glutamine</i>	133.3 ± 18.1 [99.4–170.0]	168.9 ± 39.9 [90.5–247.6]	Следы*▲	Pr(F _{ran} ≥ 6.06) = 0.01		
				0.41	0.001	0.000
<i>Glycine</i>	259.2 ± 32.3 [191.8–317.6]	289.5 ± 62.5 [165.9–405.4]	112.4 ± 11.8 [87.0–137.5]	Pr(F _{ran} ≥ 2.44) = 0.13		
				0.57	0.06	0.07
<i>Alanine</i>	134.6 ± 14.6 [107.2–163.9]	201.8 ± 41.3 [114.3–278.3]	131.5 ± 7.8 [114.7–148.1]	Pr(F _{ran} ≥ 1.84) = 0.2		
				0.12	0.91	0.3
<i>Valine</i>	25.4 ± 3.8 [18.0–32.7]	93.8 ± 29.6* [36.8–151.4]	71.2 ± 4.2* [62.2–80.2]	Pr(F _{ran} ≥ 4.44) = 0.03		
				0.02	0.01	0.65
<i>Cysteine</i>	9.8 ± 1.4 [7.2–12.9]	Следы*	Следы*	Pr(F _{ran} ≥ 18.91) = 0.001		
				0.000	0.000	0.99
<i>Methionine</i>	11.7 ± 1.7 [8.2–15.0]	33.0 ± 13.7 [7.1–60.2]	15.5 ± 0.4 [13.5–17.4]	Pr(F _{ran} ≥ 1.9) = 0.12		
				0.1	0.3	0.47
<i>Isoleucine</i>	19.5 ± 2.6 [14.4–24.7]	50.3 ± 11.0* [28.5–71.9]	23.1 ± 0.5 [21.9–24.3]	Pr(F _{ran} ≥ 5.7) = 0.02		
				0.01	0.46	0.22
<i>Leucine</i>	44.1 ± 8.8 [28.6–62.9]	98.2 ± 26.1 [47.0–149.4]	46.4 ± 0.3 [45.7–47.2]	Pr(F _{ran} ≥ 2.91) = 0.08		
				0.06	0.88	0.28
<i>Tyrosine</i>	12.6 ± 3.0 [7.3–18.8]	38.4 ± 6.9* [25.4–52.6]	12.8 ± 1.2▲ [10.4–15.3]	Pr(F _{ran} ≥ 8.17) = 0.02		
				0.01	0.98	0.05
<i>Phenylalanine</i>	59.6 ± 16.3 [32.0–94.0]	32.6 ± 6.6 [20.5–44.8]	59.8 ± 2.1 [55.3–64.3]	Pr(F _{ran} ≥ 0.91) = 0.45		
				0.3	0.99	0.07
<i>Tryptophan</i>	16.6 ± 1.8 [12.8–19.9]	50.7 ± 16.1* [26.5–87.7]	Следы*▲	Pr(F _{ran} ≥ 5.67) = 0.01		
				0.002	0.000	0.000
<i>Ornithine</i>	35.5 ± 7.5 [21.5–50.6]	37.6 ± 10.3 [17.4–57.5]	21.6 ± 1.3 [18.8–24.3]	Pr(F _{ran} ≥ 0.56) = 0.59		
				0.88	0.31	0.4
<i>Lysine</i>	87.9 ± 8.1 [60.0–91.0]	105.0 ± 25.0 [56.0–153.9]	51.5 ± 3.8 [43.5–59.6]	Pr(F _{ran} ≥ 1.9) = 0.16		
				0.25	0.17	0.23
<i>Histidine</i>	26.7 ± 2.3 [22.8–31.5]	30.4 ± 6.3 [21.3–44.4]	12.6 ± 0.05*▲ [12.5–12.7]	Pr(F _{ran} ≥ 3.15) = 0.05		
				0.63	0.01	0.05
<i>Arginine</i>	84.3 ± 11.4 [61.6–105.9]	686.2 ± 157.1* [391.5–986.0]	14.4 ± 1.3*▲ [11.7–17.2]	Pr(F _{ran} ≥ 13.7) = 0.004		
				0.0001	0.001	0.001
<i>Фонд АК</i>	1488.5 ± 161.7 [1206.8–1834.3]	2701.3 ± 555.4* [1614.7–3781.7]	934.7 ± 67.7*▲ [790.4–1079.0]	Pr(F _{ran} ≥ 4.83) = 0.02		
				0.05	0.05	0.04

Примечание: * – статистически значимые различия: I и II, I и III ($p < 0.05$); ▲ – статистически значимые различия: II и III ($p < 0.05$).



Анализ главных компонент [PCA] аминокислотного спектра плазмы крови 3 видов летучих мышей (вклад в главную компоненту, % от общего фонда): ДК – двухцветный кожан, ПН – прудовая ночница, ЛН – лесной нетопырь; стрелки отражают корреляцию главных компонент 1 и 2 с исходными показателями (аминокислоты); эллипсы представляют собой 95%-ные доверительные области.

(PC2) (см. рисунок, табл. 3). Все наблюдения логично объединились в три группы: 1) *M. dasycneme*; 2) *V. murinus*; 3) *P. nathusii*. Наибольший вклад в межвидовую изменчивость АК по PC1 вносят глутамин, валин, цистеиновая кислота, глицин, изолейцин, метионин, таурин, аспарагиновая кислота, треонин, аланин, лейцин, серин и цистеин. По этим переменным PC1 разделяет на самостоятельные группы оседлую прудовую ночницу (*M. dasycneme*) и два перелетных вида (*V. murinus*, *P. nathusii*). Необходимо отметить высокие доли метионина, изолейцина, лейцина, валина, таурина, аланина у прудовой ночницы и их сильную корреляцию с PC1. У двухцветного кожана наблюдали высокое содержание цистеиновой и аспарагиновой кислот, треонина, серина, глутамина, глицина, цистеина. Эти АК статистически значимо коррелируют с PC1 и разделяют двухцветного кожана и прудовую ночницу. У лесного нетопыря отмечено высокое количество аргинина, триптофана и тирозина. По содержанию аргинина и, в меньшей степени, триптофана и тирозина лесной

нетопырь образует самостоятельную группу, четко отделяясь от прудовой ночницы и двухцветного кожана. Сильно коррелируют с PC2 аспарагин (–0.80), триптофан (0.77), таурин (–0.62), глицин (–0.60), аланин (–0.65), фенилаланин (–0.62), орнитин (–0.53) и тирозин (0.51). Таким образом, результаты многомерного анализа позволяют уверенно дифференцировать виды летучих мышей в пространстве первой и второй главных компонент, иными словами – по спектру и соотношениям АК в плазме крови.

Итак, впервые изучен аминокислотный спектр плазмы крови у сеголеток: оседлого (*Myotis dasycneme*) и перелетных (*Pipistrellus nathusii* и *Vespertilio murinus*) видов рукокрылых фауны Урала. Сравнительный анализ аминокислотного состава плазмы крови рукокрылых показал роль азотистого обмена, обеспечивающего возможность адаптивных метаболических перестроек, связанных с активным ростом и формированием органических структур в ответственный период постнатального развития летучих мышей. Установлены значимые видовые отличия количественного

Таблица 3. Результаты компонентного анализа свободных аминокислот плазмы крови сеголеток трех видов летучих мышей (коэффициенты корреляции между 22 аминокислотами плазмы крови и основными компонентами: PC1 и PC2 [использование Ade4 R пакет])

АК, мкмоль/л ($i = 22$)	Нагрузки (loadings, a_{ij})			Вклад в главную компоненту (Contribution = $(a_{ij}^2 * 100) / \lambda_j$), %		
	Главные компоненты (Principal Components – PC), $j = 1, 2, 3$					
	1	2	3	1	2	3
<i>Cysteic acid</i>	– 0.75***	0.13	0.25	8.35***	0.31	2.14
<i>Taurine</i>	0.64***	– 0.62**	0.08	6.21***	7.28**	0.23
<i>Aspartic acid</i>	– 0.64***	– 0.35	0.02	6.09***	2.29	0.01
<i>Threonine</i>	– 0.6**	– 0.45*	0.26	5.34**	3.87*	2.28
<i>Serine</i>	– 0.56**	– 0.07	0.71***	4.69**	0.09	17.25***
<i>Asparagine</i>	– 0.16	– 0.8***	– 0.33	0.39	12.27***	3.69
<i>Glutamic acid</i>	0.3	– 0.19	0.15	1.34	0.69	0.71
<i>Glutamine</i>	– 0.92***	0.02	– 0.11	12.56***	0.00	0.4
<i>Glycine</i>	– 0.69***	– 0.6**	– 0.07	7.18***	6.76**	0.17
<i>Alanine</i>	0.61**	– 0.65***	– 0.08	5.56**	8.05***	0.22
<i>Valine</i>	0.85***	– 0.2	0.1	10.68***	0.78	0.33
<i>Cysteine</i>	– 0.52**	– 0.46*	– 0.55**	4.1**	4.07*	10**
<i>Methionine</i>	0.68***	0.05	– 0.37	6.85***	0.05	4.67
<i>Isoleucine</i>	0.69***	0.01	0.32	7.12***	0.00	3.48
<i>Leucine</i>	0.65***	– 0.17	0.07	6.32***	0.55	0.17
<i>Tyrosine</i>	0.41*	0.51*	– 0.2	2.5*	4.99*	1.28
<i>Phenylalanine</i>	0.24	– 0.62**	0.26	0.89	7.37**	2.31
<i>Tryptophan</i>	– 0.32	0.77***	– 0.34	1.56	11.17***	3.95
<i>Ornithine</i>	– 0.07	– 0.53**	0.58**	0.08	5.43**	11.27**
<i>Lysine</i>	0.17	– 0.49*	– 0.81***	0.45	4.6*	22.24***
<i>Histidine</i>	– 0.34	– 0.34	– 0.61**	1.73	2.22	12.68**
<i>Arginine</i>	0.001	0.95***	– 0.13	0.00	17.18***	0.53
	Собственные значения (eigenvalues, λ_j) PC			Дисперсия, объясненная PC, (%)		
	6.69	5.27	2.98	30.41	23.96	13.54

Примечание: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$; полужирным шрифтом отмечены аминокислоты, вклад которых в компоненты превышает средний вклад, рассчитываемый как $1/\text{количество переменных}$.

состава свободных аминокислот плазмы крови у оседлых и перелетных рукокрылых в летний период. Фонд свободных аминокислот в плазме крови у летучих мышей *M. dasycneme* значительно ниже, чем у перелетных видов рукокрылых ($p < 0.05$). Показана повышенная аккумуляция гликогенных АК у мигрирующих видов *V. murinus* и *P. nathusii*, что является отражением метаболической стратегии при подготовке животных к длительным перелетам к местам зимовки и, вероятно, свойственна всем перелетным видам.

Исследование выполнено в рамках госзадания Института экологии растений и животных УрО РАН, частично при поддержке гранта Президента РАН “Фундаментальные науки – медицине” № 12-П-4-1049.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Wilkinson G.S., South J.M.* Life history, ecology and longevity in bats // *Aging Cell*. 2002. № 1. P. 124–131.

2. *Hutterer R., Ivanova T., Meyer-Cords C., Rodrigues L.* Bat migrations in Europe: a review of banding data and literature. Bonn: German Agency for Nature Conservation, 2005. 162 p.
3. *Kunz T.H., Braun De Torrez E., Bauer D.* et al. Ecosystem services provided by bats // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 2011. V. 1223. P. 1–38. DOI: 10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x
4. *Voigt C.C., Kingston T.* (eds) Bats in the Anthropocene: Conservation of bats in a Changing World. Springer Intern. Publishing, 2016. 606 p. <http://link.springer.com/book/10.10007/978-3-319-25220-9>
5. *Mickleburgh S., Waylen K., Racey P.* Bats as bushmeat: a global review // *Oryx*. 2009. V. 43. P. 217–234. DOI: 10.1017/S0030605308000938
6. *Boye P., Dietz M.* Development of good practice guidelines for woodland management for bats. English Nature Research Reports. 661. Commissioned by: The Bat Conservation Trust. ISSN 0967–876X. September, 2005. 90 p.
7. *Zukal J., Pikula J., Bandouchova H.* Bats as bioindicators of heavy metal pollution: history and prospect // *Mamm. Biol. – Z. Saugetierkunde*. 2015. V. 80. P. 220–227.
8. *Ильин В.Ю.* Рукокрылые (Chiroptera: Vespertilionidae) юго-востока Русской равнины: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Пенза, 1999. 49 с.
9. *Barclay R.M.R., Ulner J., MacKenzie C.J.A.* et al. Variation in the reproductive of bats // *Canad. J. Zool.* 2004. V. 82. P. 688–693.
10. *Brunet-Rossinni A.K., Austad S.N.* Aging studies on bats: a rewrite // *Biogerontology*. 2004. V. 5. P. 211–222.
11. *Dietz C., Helversen O., Nill D.* Bats of Britain, Europe and Northwest Africa. London: A & C Black, 2009. 400 p.
12. *Kruskop S.V.* New data on the bat fauna of Con Dao Islands // *Russian J. Theriol.* 2011. № 10(2). P. 37–46.
13. *Ransome R.D., McOwat T.P.* Birth timing and population changes in greater horseshoe bat colonies (*Rhinolophus ferrumequinum*) are synchronized by climatic temperature // *Zool. J. Linn. Soc.* 1994. V. 112. P. 337–351.
14. *Wojciechowski M.S., Jefimow M., Tegowska E.* Environmental conditions, rather than season, determine torpor use and temperature selection in large mouse-eared bats (*Myotis myotis*) // *Comp. Biochem. Physiol.* 2007. V. 147A. P. 828–840.
15. *Dietz M., Org A.* Thermoregulation of tree dwelling temperate bats a behavioural adaptation to for life history strategy // *Folia. Zool.* 2011. V. 60. P. 5–11.
16. *Мищенко В.А., Ковальчук Л.А., Снитко В.П.* и др. Система крови прудовой ночницы *Myotis dasycneme* (Boie, 1825), обитающей на Урале // *Plecotus et al.* 2014. № 17. С. 18–29.
17. *Kovalchuk L., Mishenko V., Chernaya L.* et al. Haematological parameters of pond bats (*Myotis dasycneme* Boie, 1825 Chiroptera: Vespertilionidae) in the Ural Mountains // *Zoology and Ecology*. 2017. V. 27. № 2. P. 168–175. <http://dx.doi.org/10.1080/21658005.2017.1305153>
18. *Снитко В.П.* Фауна рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) Южного Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2004. 24 с.
19. *Большаков В.Н., Орлов О.Л., Снитко В.П.* Летучие мыши Урала. Екатеринбург: Изд-во “Академкнига”, 2005. 176 с.
20. *Pervushina E.M.* Spatial and biotopic distribution of bats (Chiroptera, Vespertilionidae) in the southern forest zone of the Middle Urals // *Rus. J. of Ecology*. 2010. T. 41. № 2. С. 183–185.
21. *Orlova M., Orlov O., Zhigalin A., Mishenko V.* Comparative analysis of vespertilionid bats (Chiroptera: Vespertilionidae) infestation with gamasid mites of the genus *Macronyssus* Kolenati, 1858 during hibernation in the Urals and Western Siberia // *Zoology and Ecology*. 2015. V. 25. № 4. P. 1–5.
22. *Meister A.* Biochemistry of the Amino Acids. New York: Acad. Press. INC. Publ., 1957. 530 p.
23. *Гараева С.Н., Редкозубова Г.В., Постолати Г.В.* Аминокислоты в живом организме. Кишинев: Типография АН Молдовы, 2009. 552 с.
24. *Западнюк В.И., Купраш Л.П., Заика М.У., Безверхая И.С.* Аминокислоты в медицине. Киев: Здоров'я, 1982. 197 с.
25. *Ковальчук Л.А.,* Эколого-физиологические аспекты адаптации к условиям техногенных экосистем. Екатеринбург: НИСО УрО РАН, 2008. 215 с.
26. *Chernaya L.V., Kovalchuk L.A., Nokhrina E.S.* Seasonal variability of free amino acids in tissues of the medicinal leech (*Hirudo verbana* Carena, 1820) // *Rus. J. of Ecology*. 2015. V. 46. № 4. P. 385–387. DOI: 10.1134/S1067413615040050
27. *Chernaya L.V., Kovalchuk L.A., Nokhrina E.S.* Role of the tissue free amino acids in adaptation of medicinal leeches *Hirudo medicinalis* L., 1758 to extreme climatic conditions // *Dokl. Biol. Sci.* 2016. V. 466. № 1. P. 42–44. DOI: 10.1134/S0012496616010129
28. Европейская конвенция о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях (Страсбург – 18 марта 1986 года). <http://conventions.coe.int/Treaty/Commun/QueVoulezVous>.
29. *Стрелков П.П.* Соотношение полов сезон вывода потомства у взрослых особей перелётных видов летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) Восточной Европы и смежных территорий // *Зоол. журн.* 1999. T. 78. № 12. С. 1441–1454.
30. *Williams A.P.* General problems associated with the analysis of amino acids by automated ion-exchange chromatography // *J. of Chromatography*. 1986. V. 373. № 2. P. 175–190.

31. *Шутиков В.К., Розенберг Г.С.* Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра, 2014. 314 с.
32. *Anderson M.J.* A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // *Austral. Ecology.* 2001. V. 26. P. 32–46.
33. *Chessel D., Dufour A.B., Thioulouse J.* The ade4 package-I: One-table methods // *R News.* 2004. № 4. P. 5–10.
34. *Wu G., Morris S.M.Jr.* Arginine metabolism in mammals // Ed. Synober L.A. *Metabolic and therapeutic aspects of amino acids in clinical nutrition.* Boca Raton. CRC Press, 2004. P. 153–167.
35. *Tong B.C., Barbul A.* Cellular and physiological effects of arginine // *Mini Rev. Med. Chem.* 2004. V. 4(8). P. 823–832.
36. *Witte M.B., Barbul A.* Arginine physiology and its implication for wound healing // *Wound Rep. Reg.* 2003. V. 11. P. 419–423.
37. *Wu G., Jaeger L.A., Bazer F.V., Rhoads J.M.* Arginine deficiency in preterm infants: biochemical mechanisms and nutritional implications // *J. of Nutritional Biochemistry.* 2004. V. 15. № 8. P. 442–451.