

Биоэнергетика зимней спячки летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) в Якутии

А.И. Ануфриев, Ю.В. Ревин

Получены экспериментальные материалы по зимней спячке летучих мышей на крайнем северо-востоке их ареала. Проведены наблюдения за поведением животных во время спячки, прослежены ритмы оцепенения-пробуждения, определена интенсивность метаболизма. Установлено, что кратковременные периоды пробуждения и активности составляют не более 1.6% всего времени зимовки. Уровень метаболизма животных в состоянии гипотермии при температуре 1-3°C составляет 0.2-0.4% от этого показателя в состоянии активности.

Ключевые слова: летучие мыши, зимняя спячка, уровень метаболизма.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящем сообщении приводятся результаты наблюдений за ходом спячки двух видов летучих мышей: северного кожанка *Eptesicus nilssonii* (Keyserling et Blasius, 1839) и бурого ушана *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758). Данные получены в условиях эксперимента при температуре воздуха и освещенности, близких к естественным.

Цель исследования – определить температуру тела и динамику метаболических реакций животных в состоянии гипотермии и при пробуждениях; выявить эколого-физиологические механизмы, обеспечивающие их успешную зимовку.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Экспериментальную группу составили летучие мыши, изъятые в начале ноября 2002 г. из действующего гипсового рудника "Олекминский" (60°25' с.ш., 120°30' в.д.). Животных самолетом доставили в Якутск и всю зиму содержали в подвальном помещении вивария ИБПК СО РАН в окрестностях города. Режим содержания был близок к естественному: круглосуточная темнота и температура 0-3°C. Зверьков помещали в индивидуальные пластиковые коробки объемом около 1 л, к одной из стенок которой был приклеен кусок пенопласта с термодатчиком. Эту часть клетки животные предпочитали остальным, т.к. могли легко удерживаться на пористой поверхности пенопласта. Дно клетки выстилали фильтровальной бумагой для регистрации актов урикации и дефекации. Термодатчик устанавливали таким образом, что зверек соприкасался с ним брюшной частью тела. Регистрировали температуру окружающей среды, температуру поверхности тела зверька, время его пребывания в состоянии гипотермии и продолжительность пробуждения. Измерения проводили с получасовым интервалом при помощи градуированных терморезисторов ММТ 4, для каждого из которых был рассчитан и изготовлен неуравновешенный мост. В наблюдениях за ритмом

зимней спячки находилось 2 северных кожанка и 2 бурых ушана. Продолжительность наблюдений за животными составляла от 500 до 3 000 часов.

Интенсивность обмена веществ животных в период активности и при погружении в спячку измерялась на 4 северных кожанках по методике, описанной ранее (Ахременко, Ануфриев 1984; Ахременко и др. 1989).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты наблюдений за ходом зимней спячки летучих мышей приведены в таблицах 1, 2 и на рисунках 1-7.

ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ ВО ВРЕМЯ СПЯЧКИ

Во время отлова зверьки, прицепившиеся к шероховатостям стен штолен, при прикосновении к ним руками начинали пробуждаться: открывали и закрывали рот, издавали звуки, переворачивались с боку на бок, расправляли крылья. После перенесения в транспортную клетку у животных в течение часа полностью восстанавливалась двигательная активность, но при помещении клеток в затененное прохладное помещение все зверьки за 3-6 часов погружались в оцепенение. Во время авиаперелета зверьки были активны. В виварии, где поддерживался световой и температурный режим близкий к естественному, летучие мыши вновь впади в спячку.

Любые внешние воздействия, будь то изменение температуры среды или перенос зимовальных домиков вместе с животными, вызывали у них нарушение хода зимней спячки, завершавшееся полным пробуждением.

Летучие мыши во время спячки сохраняли неподвижность и в состоянии оцепенения не меняли позы: они прикреплялись когтями передних и задних конечностей вниз головой к шероховатой вертикальной поверхности, соприкасаясь с ней брюшной частью тела.

В короткие периоды спонтанных пробуждений зверьки регулярно выводили из организма мочу, образующуюся у всех зимоспящих животных при саморазогревании (Калабухов 1986). Отмечали в клетках и незначительное количество твердых экскрементов. По окончании активной фазы летучие мыши прикреплялись к вертикальной стенке с пористой поверхностью и принимали упомянутое выше положение. Находившиеся в подвальном помещении зверьки в состоянии гипотермии не реагировали на негромкие голоса людей и на шумы, производимые при ходьбе.

РИТМЫ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ

Проведено наблюдение за бюджетом времени у двух особей *E. nilssonii* и двух *P. auritus* на протяжении 3531 и 2368 часов соответственно (табл. 1).

96-97% времени зимовки зверьки находились в состоянии с пониженной температурой тела, около 2% занимало время вхождения зверьков в гипотермию. Период активного состояния у летучих мышей был заметно короче, чем у других зимоспящих видов млекопитающих (French 1985), и составлял 0.6-1.0% общего времени наблюдений. Еще более короткими были переходные состояния от оцепенения к нормальной активности (0.4-0.6%). В целом периоды активного состояния (пробуждение плюс время активности) у северного кожанка и бурого ушана составили соответственно 1.0% и 1.6%.

Таблица 1. Бюджет времени летучих мышей на протяжении зимней спячки.**Table 1. Time budget of the bats during hibernation period.**

Вид Species	Фаза спячки Hibernation phases				Всего Total
	Пробуждение Arousal	Активность Activity	Засыпание Going into torpor	Гипотермия Torpor	
<i>E. nilssonii</i> ч %	15.0 0.42	20.5 0.58	59.0 1.67	3436.5 97.33	3531.0 100
<i>P. auritus</i> ч %	14.0 0.59	23.0 0.97	49.0 2.07	2282.0 96.37	2368.0 100

Продолжительность периодов оцепенения у бурых ушанов была в среднем 152.1 ч, у северных кожанков – 214.8 ч. Длительность активного состояния составляла у кожанков в среднем 1.2 ч, у ушанов – 1.4 ч (табл. 2, рис. 1). Наши данные согласуются с наблюдениями Френча (French 1985) о тенденции увеличения продолжительности оцепенения с возрастанием размеров и массы тела животных.

Таблица 2. Продолжительность фаз зимней спячки (в часах) летучих мышей.**Table 2. Duration of different phases of hibernation (in hours) in the bats.**

Фаза спячки Hibernation phase	Параметр Parameter	<i>E. nilssonii</i>	<i>P. auritus</i>
Пробуждение Arousal	n	17	17
	M±m	0.88±0.10	0.82±0.07
	lim	0.5–1.5	0.5–1.5
Активность Activity	n	17	17
	M±m	1.20±0.30	1.40±0.20
	lim	0.5–5.0	0.5–3.0
Засыпание Going unto torpor	n	17	17
	M±m	3.50±0.17	2.90±0.19
	lim	2.0–5.0	1.5–4.0
Гипотермия Torpor	n	16	15
	M±m	214.80±23.90	152.1±9.80
	lim	93.0–428.0	86.0–225.0

О периодических пробуждениях летучих мышей во время зимней спячки известно с середины прошлого века. Продолжительность непрерывного сна у ушанов, зимующих в северной и средней части России, достигает 504 ч, у ночниц – 672 ч (Стрелков 1958, 1965). У *Myotis myotis* длительность оцепенений определена в 984 ч, у *M. lucifugus* – 744, у *Eptesicus fuscus* – 600, у *Rhinolophus hipposideros* – 432 ч (Hock 1951; Pohl 1961; Kulzer 1965; Daan 1973; French 1977; Harmata 1987; Thomas et al. 1990). По нашим наблюдениям, максимальная продолжительность оцепенения у *P. auritus* и *E. nilssonii*

не превышала 225 и 428 ч соответственно (табл. 2). Периодические спонтанные пробуждения всех зимоспящих видов млекопитающих указывают на важность этого явления в обменных процессах, в частности выведении из организма метаболитов, а также в терморегуляторном процессе – поддержании оптимальной разницы между температурой тела и температурой среды (Buck, Barnes 2000).

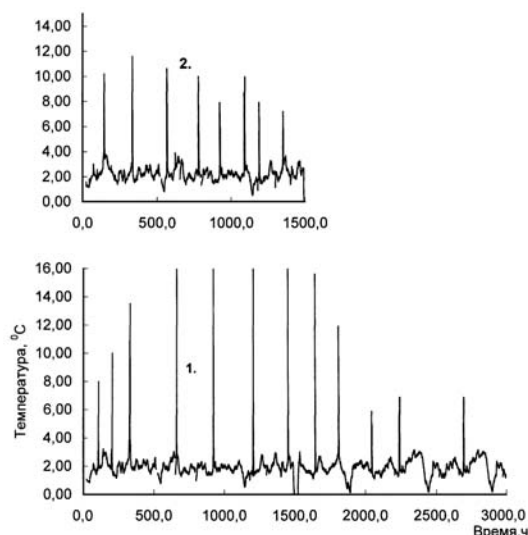


Рис. 1. Ход зимней спячки у северного кожанка (1) и бурого ушана (2) по данным изменения температуры тела.

Fig. 1. A course of hibernation in a northern bat (1) and long-eared bat (2) as determined by changes in their body temperature. Time in hours.

Продолжительность оцепенений и пробуждений на протяжении периода наблюдений не была постоянна и изменялась следующим образом. В начальный период спячки длительность оцепенений постепенно возрастала, достигала максимума, затем происходило снижение их продолжительности. Периоды активного состояния, в свою очередь, были более продолжительны в начальный и конечный периоды спячки и уменьшались в середине зимы. Наиболее длительные периоды оцепенения сопровождалась укороченными интервалами активного состояния (рис. 2). Подобная ритмика характерна для ряда зимоспящих видов млекопитающих: сурков (Ortmann, Heldmaier 2000), сусликов (Grahn et al. 1994; Ануфриев 2005; Ануфриев и др. 2005), хомячков (Canguilhem et al. 1994; Wollnik, Schmidt 1995) и садовых сонь (Daan 1973).

У зимоспящих млекопитающих (летучие мыши, грызуны) в период гибернации прослеживаются элементы ритмики, свойственной им в сезоны активности. По нашим данным, у летучих мышей пробуждения, несмотря на их кратковременность и меняющуюся периодичность, происходят чаще в вечерне-ночное время суток (рис. 3): у кожанков в 21.7 ± 1.1 ч ($n=13$); у ушанов – в 18.3 ± 1.9 ч ($n=9$). Можно предположить, что эти животные, даже на-

ходясь в состоянии спячки и в условиях изоляции от внешних воздействий (изменений освещенности и температуры среды), обладают способностью соразмерять свои биоритмы с природными суточными ритмами.

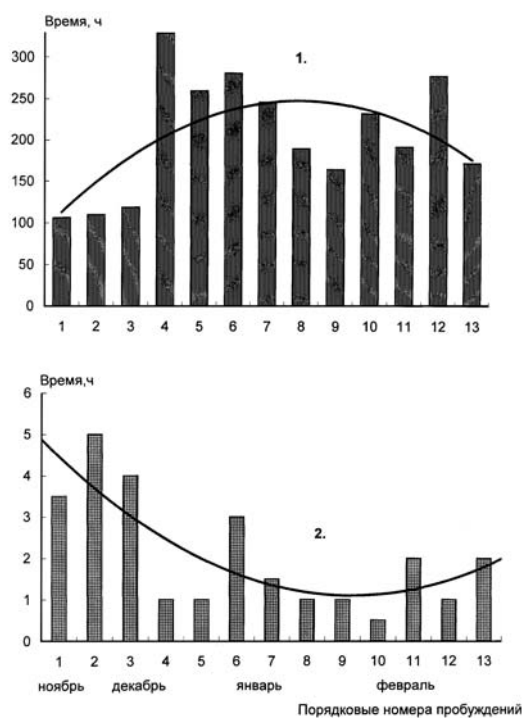


Рис. 2. Изменение длительности оцепенений (1) и пробуждений (2) у северного кожанка во время зимней спячки (с 22 ноября по 14 марта).

Fig. 2. Changes in duration (in hours) of torpor bouts (1) and arousals (2) in a northern bat during hibernation period from 22 November to 14 March. The x-axis represents the ordinal number of torpor bouts and arousals, the y-axis represents the duration of these phases in hours.

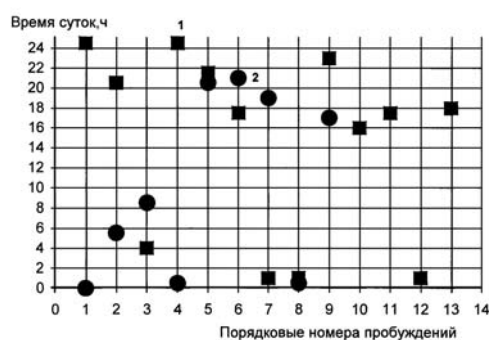


Рис. 3. Время пробуждений у северного кожанка (1) и бурого ушана (2).

Fig. 3. Time of the day of arousals in a northern bat (1) and long-eared bat (2). The x-axis represents the ordinal numbers of arousals, the y-axis represents time of the day.

ТЕМПЕРАТУРА ТЕЛА

Температура тела находящихся в спячке летучих мышей следует за температурой окружающей среды. Температура кожного покрова брюшной части тела зверька отличалась менее чем на 0.5° от температуры окружающей среды (рис. 4). При периодических спонтанных пробуждениях зверьки за короткое время поднимали температуру тела до нормальной в состоянии активности (рис. 5). При этом летучие мыши перемещались по клетке, выводили из организма экскременты. Затем вновь прикреплялись к стенке клетки и постепенно погружались в сон. Саморазогревание до состояния активности требует значительных энергозатрат; обратный переход к гипотермии, занимающий во время пробуждений наибольший отрезок времени, с повышенными энергозатратами не связан (Nut et al. 2002).

Природа, роль и соотношение эндогенных и экзогенных компонентов в формировании ритмов зимней спячки окончательно не определена. Длительность интервалов гипотермии варьирует от вида к виду и зависит от продолжительности периода зимовки и температуры внешней среды (Daan 1973; French 1977, 1985; Pohl 1987; Geiser, Ruf 1995; Strijkstra, Daan 1998).

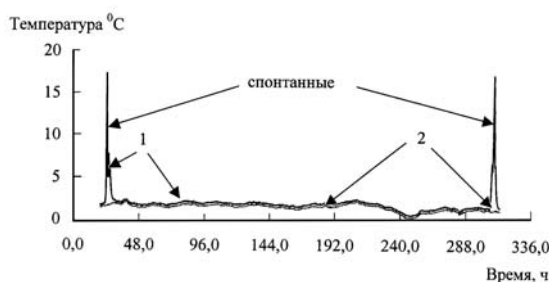


Рис.4. Динамика температуры поверхности тела северного кожанка в состоянии гипотермии. 1 – температура тела, 2 – температура среды.

Fig. 4. Dynamics of the body surface temperature in a northern bat while being torpid. 1 is body temperature, 2 is ambient temperature. The x-axis represents time in hours.

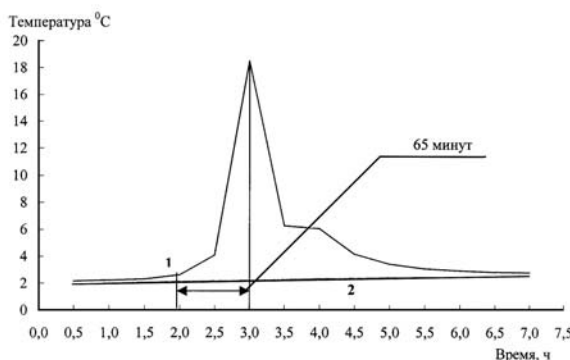


Рис. 5. Динамика температуры поверхности тела летучей мыши во время спонтанного пробуждения. 1 – температура тела, 2 – температура среды.

Fig. 5. Dynamics of the body surface temperature in a bat during spontaneous arousal. 1 is body temperature, 2 is ambient temperature. The x-axis represents time in hours.

УРОВЕНЬ МЕТАБОЛИЗМА

Проведено изучение интенсивности метаболизма у северных кожанков в состоянии гипотермии и при погружении в гипотермию, а также температурной зависимости метаболизма у активных зверьков. Результаты наблюдений приведены на рис. 6 и 7. С понижением температуры среды у активных северных кожанков потребление кислорода снижается. При температуре 3°C уровень метаболизма в 20 раз ниже, чем при температуре 10° (рис. 6). Во время впадения в спячку при температуре внешней среды 2°C переход к гипотермии не превышал 3 часов. Потребление кислорода за это время понизилось в 25 раз (рис. 7), далее на протяжении 4-5 часов оно достигло минимального уровня. У северного кожанка массой тела 12.8 г в состоянии оцепенения при температуре окружающей среды 2°C потребление кислорода составляло 0.056 ± 0.0026 мл/г·ч ($n=7$). У того же зверька в активном состоянии при температуре окружающей среды 12°C потребление кислорода достигало 12-15 мл/г·ч.

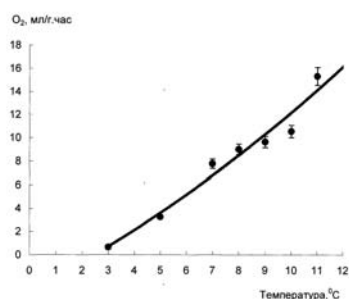


Рис. 6. Температурная зависимость метаболизма у северного кожанка.

Fig. 6. Dependence of metabolic rate from ambient temperature in a northern bat.

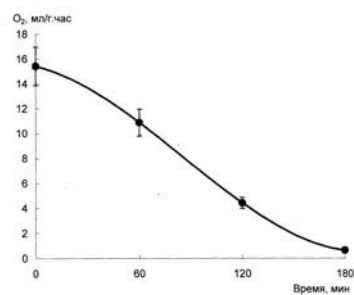


Рис. 7. Уровень метаболизма у северного кожанка при впадении в спячку.

Fig. 7. Metabolic rate in a northern bat during going into torpor. Time in minutes.

Для сравнения мы приводим данные по интенсивности обмена в сходных условиях у разных видов летучих мышей (табл. 3). Несмотря на различия в массе животных и выборе температурных условий для экспериментов, эти данные демонстрируют принципиальное сходство метаболических реакций у зверьков в состоянии спячки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для зимней спячки летучих мышей, как и грызунов, характерно чередование длительных периодов глубокого оцепенения с кратковременными пробуждениями. Вместе с тем для летучих мышей выявлены специфические особенности хода зимней спячки, которые заключаются в меньшей продолжительности теплокровного состояния по сравнению с зимоспящими грызунами Якутии (Ануфриев 2004, 2005; Ануфриев и др. 2005). Оказалось, что у последних в период "глубокой" спячки продолжительность теплокровного

состояния составляет 4-6% их общего бюджета времени, у рукокрылых – только 1-2%.

Таблица 3. Потребление кислорода разными видами летучих мышей в периоды гипотермии в сезон зимней спячки.

Table 3. Oxygen consumption in different bat species during torpor bouts in hibernation period.

Вид Species	Масса тела Body mass	Температура тела Body temperature	Потребление O ₂ O ₂ uptake	Источники Sources
<i>Myotis myotis</i>	25.0 г	4.0°C	0.040 мл/г·ч	Pohl 1961; Kulzer 1965; Harmata 1987
<i>M. lucifugus</i>	5.2 г	1.3°C	0.020 мл/г·ч	Hock 1951; French 1985; Thomas et al. 1990
<i>M. velifer</i>	12.0 г	–	0.070 мл/г·ч	Riedesel, Williams 1976
<i>M. nattereri</i>	8.0 г	9.0°C	0.031 мл/г·ч	Kulzer 1965
<i>M. daubentonii</i>	9.0 г	–	0.070 мл/г·ч	Speakman et al. 1991

Уровень метаболизма у рукокрылых в спячке при температурах 1-3°C составляет 0.2-0.4% от этого показателя в активном состоянии. Столь значительное уменьшение обмена веществ сокращает затраты внутренних энерго-ресурсов и, по-видимому, является одним из основных факторов выживания зверьков в зимний период.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены при поддержке РФФИ, проект № 06-04-96013 (Дальний Восток).

ЛИТЕРАТУРА

- Ануфриев А.И. 2004. Ритмы зимней спячки у зимоспящих семейства Sciuridae Северо-востока Сибири. – В кн.: Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, охрана). Тез. докл. Междунар. совещания, 25-27 мая 2004 г., Саратов. М.: 11-12.
- Ануфриев А.И. 2005. Ритмы зимней спячки мелких млекопитающих Северо-востока Сибири. – В кн.: Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных. Саранск, Мордовский ун-т: 18-20.
- Ануфриев А.И., Соломонова Т.Н., Турпанов А.А., Соломонов Н.Г. 2005. Экологические механизмы формирования биологических ритмов у зимоспящих семейства Sciuridae Северо-востока Сибири. – Экология **5**: 1-7.
- Ахременко А.К., Ануфриев А.И. 1984. Вариант метода исследования газообмена в открытой системе. – В кн.: Вид и его продуктивность в ареале. Ч. 1. Млекопитающие (насекомоядные, грызуны). Мат-лы IV Всес. совещания. Свердловск: 4-5.

- Ахременко А.К., Ануфриев А.И., Сафронов В.М. и др. 1989. Применение масс-спектрометра MX6202 в эколого-физиологических исследованиях. – *Экология* **1**: 86-88.
- Калабухов Н.И. 1986. Спячка млекопитающих как сочетание энергетического баланса организма и естественного отбора. – В кн.: *Эволюционные аспекты гипобии и зимней спячки*. Л., Наука: 6-17.
- Стрелков П.П. 1958. Материалы по зимовке летучих мышей в европейской части СССР. – *Тр. ЗИН АН СССР* **25**: 255-304.
- Стрелков П.П. 1965. Зимовки летучих мышей (Chiroptera: Vespertilionidae) в средней и северной полосе Европейской части СССР. Автореф. канд. дисс. Л., 20 с.
- Buck C.L., Barnes B.M. 2000. Effects of ambient temperature on metabolic rate, respiratory quotient, and torpor in an arctic hibernator. – *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* **279**(1): 255-262.
- Canguilhem B., Malan A., Masson-Pevet M. et al. 1994. Search for rhythmicity during hibernation in the European hamster. – *J. Comp. Physiol. B* **163**: 690-698.
- Daan S. 1973. Activity during natural hibernating in three species of vespertilionid bats. – *Nether. J. Zool.* **23**(17): 1-71.
- Fowler P.A., Racey P.A. 1990. Daily and seasonal cycles of body temperature and aspects of heterothermy in the hedgehog *Erinaceus europaeus*. – *J. Comp. Physiol. B* **160**: 299-307.
- French A.R. 1977. Periodicity of recurrent hypothermia during hibernation in the pocket mouse, *Perognathus longimembris*. – *J. Comp. Physiol. B* **115**: 87-100.
- French A.R. 1985. Allometries of the duration of torpid and euthermic intervals during mammalian hibernation: a test of the theory of metabolic control of the timing of changes in body temperature. – *J. Comp. Physiol. B* **156**: 13-19.
- Geiser F., Ruf T. 1995. Invited perspectives in physiological zoology: hibernation versus daily torpor in mammals and birds: physiological variables and classification of torpor patterns. – *Physiol. Zool.* **68**: 935-966.
- Grahn D.A., Miller J.D., Houng V.S., Heller H.C. 1994. Persistence of circadian rhythmicity in hibernating ground squirrels. – *Am. J. Physiol.* **266**: 1251-1258.
- Harmata W. 1987. The frequency of winter sleeps interruptions in two species of bats hibernating in limestone tunnels. – *Acta Theriol.* **32**: 331-332.
- Hock R.J. 1951. The metabolic rates and body temperatures of bats. – *Biol. Bull.* **101**: 289-299.
- Hut R.A., Barnes B.M., Daan S. 2002. Body temperature patterns before, during, and after semi-natural hibernation in the European ground squirrel. – *J. Comp. Physiol. B* **172**(1): 47-58.
- Kulzer E. 1965. Temperaturregulation bei Fledermäusen aus verschiedenen klimazonen – *Z. Vergl. Physiol.* **50**: 1-34.
- Ortmann S., Heldmaier G. 2000. Regulation of body temperature and energy requirements of hibernating Alpine marmots (*Marmota marmota*). – *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* **278**(3): 698-704.
- Pohl H. 1961. Temperaturregulation und Tagesperiodik des Stoffwechsels bei Winterschlafern. – *Z. Vergl. Physiol.* **45**: 109-153.
- Pohl H. 1987. Circadian pacemaker does not arrest in deep hibernation. Evidence for desynchronization from the light cycle. – *Experientia* **43**: 293-294.
- Riedesel M.L., Williams B.A. 1976. Continuous 24-hour oxygen consumption studies of *Myotis velifer*. – *Comp. Biochem. Physiol.* **54A**: 95-99.
- Speakman J.R., Webb P.I., Racey P.A. 1991. Effects of disturbance on the energy expenditure of hibernating bats. – *J. Appl. Ecol.* **28**: 1087-1104.
- Strijkstra A.M., Daan S. 1998. Dissimilarity of slow-wave activity enhancement by torpor and sleep deprivation in a hibernator. – *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* **275**: 1110-1117.

- Thomas D.W., Cloutier D., Gagne A.D. 1990. Arrhythmic breathing, apnea and non-steady-state oxygen uptake in hibernating little brown bats (*Myotis lucifugus*). – J. Exp. Biol. **149**: 395-406.
- Wollnik F., Schmidt B. 1995. Seasonal and daily rhythm of body temperature in the European hamsters (*Cricetus cricetus*) under semi-natural conditions. – J. Comp. Physiol. B **165**: 171-178.

SUMMARY

Anufriev A.I., Revin Yu.V. 2006. Bioenergetics of hibernating bats (Chiroptera, Vespertilionidae) in Yakutia. – Plecotus et al. **9**: 8-17.

The bats were sampled in early November 2002 from the working mine "Olekminsky" (60°25' N, 120°30' E) and carried by aircraft to Yakutsk. Two northern bats *Eptesicus nilssonii* and two long-eared bats *Plecotus auritus* were maintained under semi-natural conditions (at full darkness and ambient temperature 1-3°C) in individual boxes supplied with thermoresistors. Body temperature measurements were taken every half an hour during 3531 h in *E. nilssonii* and 2368 h in *P. auritus*. Another four northern bats were used in experiments on oxygen consumption at different ambient temperatures and at going into torpor. It has been established that the animals spent 96-97% of hibernation period in hypothermy, and going into torpor occupied only some 2% (Table 1). Torpor duration was in average 212.8 h in northern bats, and 152.1 h in long-eared bats; active state (arousal + normothermy) lasted in average 1.2 h in *E. nilssonii* and 1.4 h in *P. auritus* (Table 2; Figs 1, 2). The both species awaked mostly in evening and at night (Fig. 3). During torpor the body temperature of the animals did not differ more than 0.5°C from ambient temperature (Fig. 4). At 1-3°C the metabolic rate of the bats was 0.2-0.4% of the level in the active state (Figs 6, 7).

Key words: bats, hibernation, metabolic rate.

Адреса авторов:

Андрей Иванович АНУФРИЕВ
Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
просп. Ленина, 41, г. Якутск 677980
E-mail: anufry@ibpc.ysn.ru

Юрий Васильевич РЕВИН
Институт прикладной экологии Севера АН Республики Саха (Якутия)
просп. Ленина, 41, г. Якутск 677980

Authors' addresses:

Andrei I. ANUFRIEV
Institute of Biology of the Cryolithozone, Siberian Branch of Russian Acad. Sci.
prospect Lenina 41, Yakutsk 677980, Republic of Sakha (Yakutia), Russian Federation
E-mail: anufry@ibpc.ysn.ru

Yury V. REVIN
Institute of Applied Ecology of the North, Acad. Sci. Rep. Sakha (Yakutia)
prospect Lenina 41, Yakutsk 677980, Republic of Sakha (Yakutia), Russian Federation