

УДК 577.125.3:577.115.3

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОДЕРЖАНИЯ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦАХ ДЛИННОХВОСТОГО СУСЛИКА *Urocitellus undulatus*

© 2024 г. Т. П. Кулагина^а*, И. М. Вихлянец^б, А. В. Ариповский^с, С. С. Попова^б, А. Б. Гапеев^а

^аИнститут биофизики клетки Российской академии наук — обособленное подразделение ФИЦ «Пушкинский научный центр биологических исследований Российской академии наук», Пушкино, 142290 Россия

^бИнститут теоретической и экспериментальной биофизики РАН, Пушкино, 142290 Россия

^сНаучно-производственная компания «А-БИО»,

Пушкино, 142290 Россия

*e-mail: tpkulagina@rambler.ru

Поступила в редакцию 18.03.2024

После доработки 02.05.2024

Принята к печати 06.05.2024

Исследованы сезонные изменения жирнокислотного состава в четырех скелетных мышцах истинного гибернанта якутского длиннохвостого суслика *Urocitellus undulatus*. Исследования проводили на животных четырех экспериментальных групп: летние активные, осенние активные, зимние спящие и зимние активные. Обнаружено увеличение общего количества жирных кислот в зимний период в четырехглавой мышце бедра (*m. vastus lateralis*), трехглавой мышце предплечья (*m. triceps*) и поясничной мышце (*m. psoas*). В зимний период наблюдалось уменьшение суммарного количества насыщенных жирных кислот во всех мышцах, включая икроножную (*m. gastrocnemius*). Увеличение суммарного количества моновенасыщенных жирных кислот у зимних спящих животных происходило в четырехглавой мышце бедра, трехглавой мышце предплечья и в поясничной мышце. У зимних активных животных увеличивалось суммарное содержание полиненасыщенных жирных кислот в четырехглавой мышце бедра и поясничной мышце. Статистически значимое уменьшение содержания пальмитиновой кислоты у спящих и зимних активных сусликов по сравнению с летними и осенними животными обнаружено во всех исследованных мышцах. Количество пальмитолеиновой кислоты увеличивалось у спящих животных в четырехглавой мышце бедра и поясничной мышце. В трехглавой мышце предплечья количество пальмитолеиновой кислоты повышалось у осенних активных и зимних спящих особей. Количество олеиновой кислоты было повышено во всех мышцах у зимних спящих животных по отношению к активным осенним животным. Содержание линолевой кислоты возрастало у зимних активных сусликов во всех мышцах, кроме икроножной. В осенний период во всех мышцах возрастало количество дигомо-гамма-линоленовой кислоты с уменьшением ее содержания у зимних спящих и зимних активных животных до уровня летнего (сезонного) контроля. Полученные результаты свидетельствуют о том, что большинство изменений жирнокислотного состава имеют одинаковую направленность во всех четырех исследованных скелетных мышцах длиннохвостого суслика. Обсуждается возможная роль сезонных изменений жирнокислотного состава и участия жирных кислот в биохимических процессах в мышечной ткани длиннохвостого суслика.

Ключевые слова: гибернация, длиннохвостый суслик *Urocitellus undulatus*, скелетные мышцы, жирные кислоты

DOI: 10.31857/S0233475524040041, EDN: axcznz

ВВЕДЕНИЕ

Исследование биохимических механизмов гибернации важно для экспериментальной биологии и медицины [1, 2]. Зимнеспящие животные являются удобной моделью для изучения биохимических процессов, происходящих в организме

в период подготовки к спячке и во время самой спячки. Спячка появилась у различных видов млекопитающих как адаптивная стратегия выживания в суровых зимних условиях окружающей среды, включая низкие температуры и нехватку пищи. Чтобы сохранить энергию в течение длительного периода зимнего голодания,

у впадающих в спячку особей происходит снижение скорости метаболизма в течение длительных периодов глубокого оцепенения, характеризующихся отсутствием физической активности, снижением частоты сердечных сокращений и дыхания, а также снижением температуры тела [3, 4]. Состояние гибернации характеризуется биохимическими перестройками, которые включают переход от окисления углеводов к окислению липидов. Липиды являются основным энергетическим топливом во время гибернации. В этой ситуации триацилглицериды гидролизуются из жировых запасов и жирные кислоты (ЖК) высвобождаются в кровоток [5]. Увеличение окисления ЖК во время гибернации поддерживается активацией генов и белков в мышцах сусликов [6–8]. Скелетные мышцы составляют примерно 40% массы тела и обеспечивают около 30% расхода энергии в состоянии покоя [9]. Это основной орган окисления ЖК и углеводов [10]. Исследование сезонных изменений содержания ЖК, которые участвуют во многих физиологических процессах в организме, важно для понимания молекулярных механизмов адаптации мышечной ткани и организма в целом к условиям гибернации [11–13].

Целью исследования является определение сезонных изменений содержания ЖК в четырех скелетных мышцах длиннохвостого якутского суслика *Urocitellus undulatus*: в икроножной мышце (*m. gastrocnemius*), четырехглавой мышце бедра (*m. vastus lateralis*), трехглавой мышце предплечья (*m. triceps*) и поясничной мышце (*m. psoas*). Мышцы задних (*m. vastus lateralis*, *m. gastrocnemius*) и передних (*m. triceps*) конечностей функционально неактивны в период гибернации и претерпевают атрофические изменения, а поясничная мышца *m. psoas*, предположительно, участвует в поддержании позы тела суслика в период спячки.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводили на истинном гибернанте длиннохвостом якутском суслике *Urocitellus undulatus*. Животные были отловлены в окрестностях города Якутска (долина реки Лена, Якутия) и содержались в виварии ИБК РАН в индивидуальных клетках при свободном доступе к воде и пище, естественном освещении, температуре воздуха 20–21°C и влажности 65–70% [14]. В экспериментах использовали животных обоих полов массой 550–750 г. В исследованиях использовали четыре группы животных: «Летние активные» (июнь–июль,

температура тела +38°C, $n = 7$); «Осенние активные» (октябрь–ноябрь, температура тела +38°C, $n = 7$); «Зимние спящие» (январь–февраль, глубокое оцепенение, температура сердечной мышцы 1.5–2.0°C, температура тела +4°C, продолжительность периода гипотермии 5–11 сут, $n = 7$); «Зимние активные» (январь–февраль, нормотермия/межбавтная активность, 36–37°C. Животных выводили из спячки путем перемещения в лабораторную комнату с температурой воздуха $19.0 \pm 1.0^\circ\text{C}$, взятие материала проводили через 5–14 ч эутермного состояния после пробуждения, $n = 7$). Процедура мониторинга и отбора животных проводилась сотрудниками лаборатории механизмов природного и искусственного гипобиоза (ИБК РАН, рук. лаб. Н.М. Захарова) и подробно описана в работе [15]. Спящих животных декапитировали с помощью гильотины. Активные суслики предварительно подвергались анестезии зоветилом (Virbac Sante Animale, Carros, Франция) (4 мг/кг, внутримышечно).

Отбирали образцы следующих скелетных мышц: *m. psoas* (поясничная мышца, расположена в латеральной поясничной области между позвоночником и краем малого таза, участвует в сгибании поясничного отдела позвоночника); *m. vastus lateralis* (четырёхглавая мышца бедра, латеральная широкая мышца бедра, участвует в разгибании коленного сустава и перемещении голени вперед); *m. gastrocnemius* (икроножная мышца, мышца задней поверхности голени, участвует в сгибании стопы в голеностопном суставе и сгибании конечности в коленном суставе); *m. triceps* (трехглавая мышца плеча, мышца-разгибатель задней группы плеча, принимает участие в разгибании предплечья). Образцы мышечной ткани замораживали в жидком азоте и хранили при -75°C .

Подготовка образцов для хроматографии, а также определение состава и содержания ЖК в мышцах на аналитическом газовом хроматографе описаны ранее [16]. Определяли общее количество свободных и связанных ЖК в тканях суммированием количества всех индивидуальных ЖК в каждом образце и выражали в мкг/мг ткани. Содержание каждой индивидуальной кислоты выражали в процентах от общего количества ЖК в ткани. Нормальность распределения данных оценивали по тесту Шапиро–Уилка. Данные представлены в виде среднего значения $\pm$ стандартная ошибка. Статистический анализ проводили с использованием однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) и критерия множественного сравнения Стьюдента–Ньюмена–Кейлса.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характерной особенностью скелетных мышц являлось статистически значимое увеличение общего количества ЖК (в мкг/мг ткани) в зимний период в четырехглавой мышце бедра, трехглавой мышце предплечья и поясничной мышце (табл. 2–4). В икроножной мышце увеличения общего количества ЖК не происходило. В зимний период также происходило уменьшение суммарного содержания насыщенных жирных кислот (НЖК) во всех мышцах (табл. 1–4). У спящих особей наблюдалось увеличение суммарного количества мононенасыщенных жирных кислот (МНЖК) в четырехглавой мышце бедра, трехглавой мышце предплечья и поясничной мышце (табл. 2–4). В икроножной мышце увеличения количества МНЖК не происходило (табл. 1). Суммарное количество полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) увеличивалось у зимних активных животных в четырехглавой мышце бедра (табл. 2) и поясничной мышце (табл. 4). Во всех исследованных мышцах наблюдалось статистически значимое снижение количества пальмитиновой кислоты у спящих и зимних активных сусликов по сравнению с летними и осенними животными (табл. 1–4). Количество пальмитолеиновой кислоты увеличивалось у спящих животных в четырехглавой (табл. 2), трехглавой (табл. 3) и поясничной (табл. 4) мышцах. В трехглавой мышце предплечья количество этой кислоты увеличивалось также и у осенних активных сусликов (табл. 3). В поясничной мышце обнаружено статистически значимое увеличение содержания стеариновой кислоты в осенний период по отношению к летним, спящим и зимним активным животным (табл. 4). Количество олеиновой кислоты было повышено во всех мышцах у спящих сусликов по отношению к осенним активным животным (табл. 1–4). Содержание линолевой кислоты возрастало у зимних активных сусликов во всех мышцах, кроме икроножной (табл. 2–4). Увеличение содержания α -линоленовой кислоты происходило только в икроножной мышце у зимних активных животных (табл. 1). Количество дигомо-гамма-линоленовой кислоты (ДГЛК) возрастало во всех мышцах в осенний период со снижением у спящих и зимних активных животных до уровня летних особей (табл. 1–4). Содержание арахидоновой кислоты увеличивалось в поясничной мышце только в осенний период (табл. 4). У спящих и зимних активных сусликов наблюдалось статистически значимое уменьшение количества ω -6 докозатетраеновой и ω -6 докозопентаеновой кислот по сравнению

с летними и/или с осенними животными соответственно (табл. 1–4). Количество ω -3 докозопентаеновой кислоты возрастало в икроножной (табл. 1), четырехглавой (табл. 2) и поясничной (табл. 4) мышцах у осенних активных животных по отношению к летним. Содержание ω -3 докозгексаеновой кислоты увеличивалось у осенних активных животных только в поясничной мышце (табл. 4), тогда как в других скелетных мышцах сезонных изменений ее количества не наблюдалось.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Увеличение количества ЖК в четырехглавой мышце бедра, трехглавой мышце предплечья и поясничной мышце (табл. 2–4) у сусликов в зимний период, вероятно, обусловлено снижением скорости метаболизма, отсутствием физической активности и снижением температуры тела с сопутствующим увеличением энергосбережения [3, 4]. Снижение суммарного количества НЖК в зимний период в скелетных мышцах якутских сусликов, вероятно, связано с тем, что мелкие гетеротермные млекопитающие имеют тенденцию обогащать свои ткани и мембраны ПНЖК перед гибернацией [17, 18]. Полиненасыщенные жирные кислоты могут оказывать сильное влияние на спячку и дневное оцепенение у млекопитающих. Было обнаружено, что высокое содержание ПНЖК в рационе зимне спящих животных повышает предрасположенность к оцепенению, снижает температуру тела, продлевает продолжительность приступов оцепенения и замедляет потерю массы во время гибернации. У свободноживущих альпийских сурков (*Marmota marmota*) доля ω -6 ПНЖК в фосфолипидах мембран увеличивается непосредственно перед гибернацией, демонстрируя высокое количество этих ЖК в фосфолипидах зимой [18]. Серые мышинные лемуры (*M. murinus*) также преимущественно сохраняют ПНЖК в тканях и мембранах своего тела во время зимнего сезона, что выражается в усилении оцепенения в ответ на ограничение калорийности [19]. Наши результаты, свидетельствующие о стабильном содержании ПНЖК в икроножной мышце (табл. 1) и трехглавой мышце предплечья (табл. 3) у длиннохвостого суслика на протяжении всего годового цикла, не противоречат выше процитированным данным. Полагают, что ω -6 ПНЖК не используются для окисления, а сохраняются в тканях и мембранах гибернантов для увеличения энергосбережения во время гибернации за счет более глубоких и продолжительных периодов оцепенения [17, 18]. Кроме того, некоторые

Таблица 1. Сезонные изменения жирнокислотного состава в икроножной мышце (*m. gastrocnemius*) сусликов. Содержание ЖК представлено в % от их общего количества в ткани

Жирная кислота	Сезонное состояние животных			
	Летние активные	Осенние активные	Зимние спящие	Зимние активные
Пальмитиновая C16:0	15.15 ± 0.79	14.87 ± 0.62	10.49 ± 0.23***а, б	8.16 ± 0.56***а, б
Пальмитолеиновая C16:1 (ω-7)	3.59 ± 0.65	3.11 ± 0.48	4.80 ± 0.51	5.02 ± 0.39
Стеариновая C18:0	13.17 ± 1.63	14.38 ± 1.07	12.31 ± 0.89	12.22 ± 0.99
Олеиновая C18:1 (ω-9)	22.90 ± 4.06	18.18 ± 2.04	27.29 ± 1.54**б	25.96 ± 1.81*б
Вакценовая C18:1 (ω-11)	2.49 ± 0.42	3.15 ± 0.83	3.15 ± 0.12	2.98 ± 0.87
Линолевая C18:2 (ω-6)	25.44 ± 1.62	27.30 ± 0.64	26.39 ± 1.38	29.78 ± 1.14
α-линоленовая C18:3 (ω-3)	1.60 ± 0.50	1.59 ± 0.49	2.39 ± 0.79	4.07 ± 0.32***а, б
Дигомо-γ-линоленовая C20:3 (ω-6)	0.38 ± 0.05	0.71 ± 0.07***а	0.45 ± 0.04**б	0.35 ± 0.04***б
Арахидоновая C24:4 (ω-6)	9.80 ± 1.58	9.29 ± 0.89	8.37 ± 0.76	8.38 ± 0.88
Докозатетраеновая C22:4 (ω-6)	0.52 ± 0.08	0.54 ± 0.08	0.24 ± 0.05*а, б	0.22 ± 0.02*а, б
Докозапентаеновая C22:5 (ω-6)	1.23 ± 0.35	0.49 ± 0.10	0.33 ± 0.08*а	0.21 ± 0.02***а
Докозапентаеновая C22:5 (ω-3)	1.52 ± 0.25	2.79 ± 0.35***а	1.40 ± 0.15**б	1.57 ± 0.21**б
Докозагексаеновая C22:6 (ω-3)	2.62 ± 0.47	3.21 ± 0.40	2.36 ± 0.22	1.99 ± 0.21
Сумма НЖК	28.32 ± 2.28	29.24 ± 1.00	22.80 ± 0.78	20.38 ± 0.78*а, б
Сумма МНЖК	28.97 ± 4.66	24.44 ± 2.51	35.24 ± 2.03	33.96 ± 2.10
Сумма ПНЖК	42.71 ± 2.85	45.91 ± 2.09	41.93 ± 1.43	46.57 ± 1.71
Количество ЖК, мкг/мг ткани	19.10 ± 2.43	17.64 ± 2.84	23.09 ± 1.78	25.84 ± 1.86

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; ^а — различия достоверны по отношению к летним животным; ^б — различия достоверны по отношению к осенним животным. $n = 7$.

ω-6 и ω-3 ЖК из мембранных фосфолипидов являются пулами-предшественниками, которые служат субстратами для ферментов эйкозаноидного каскада в большинстве тканей [20]. Обращает на себя внимание сравнительно высокое содержание ω-6 полиненасыщенной линолевой кислоты в скелетных мышцах длиннохвостого суслика в течение всего годового цикла, а также увеличение содержания этой кислоты во всех исследованных мышцах в период зимней активности (табл. 1–4). Полагают, что гибернанты с высоким уровнем линолевой кислоты могут предотвращать развитие воспалительных процессов посредством активации сигнального механизма NF-κB в тканях [21]. Высокое содержание ω-6

линолевой кислоты, обнаруженное нами в скелетных мышцах длиннохвостого суслика, не сопровождалось увеличением содержания арахидоновой кислоты, предшественником синтеза которой она является (табл. 1–4). Увеличение содержания арахидоновой кислоты наблюдалось только в поясничной мышце у осенних активных животных с последующим уменьшением содержания этой кислоты до уровня летнего (сезонного) контроля (табл. 4). Отсутствие изменений количества арахидоновой кислоты в мышцах спящих и зимних активных животных может свидетельствовать о том, что в мышечной ткани сусликов не происходит увеличения провоспалительных эйкозаноидов [22, 23].

Таблица 2. Сезонные изменения жирнокислотного состава в четырехглавой мышце бедра (*m. vastus lateralis*) сусликов. Содержание ЖК представлено в % от их общего количества в ткани

Жирная кислота	Сезонное состояние животных			
	Летние активные	Осенние активные	Зимние спящие	Зимние активные
Пальмитиновая C16:0	16.09 ± 1.00	14.63 ± 0.42	9.33 ± 0.96***а, б	9.56 ± 0.36***а, **б
Пальмитолеиновая C16:1 (ω-7)	2.75 ± 0.21	3.21 ± 0.32	4.44 ± 0.52**а, *б	3.71 ± 0.17
Стеариновая C18:0	12.78 ± 1.30	14.01 ± 0.47	13.11 ± 1.26	13.66 ± 0.44
Олеиновая C18:1 (ω-9)	23.38 ± 2.68	18.77 ± 1.13	26.95 ± 1.64*б	22.64 ± 0.78
Вакценовая C18:1 (ω-11)	2.51 ± 0.42	3.22 ± 0.12	3.08 ± 0.16	3.28 ± 0.19
Линолевая C18:2 (ω-6)	24.92 ± 0.65	27.86 ± 0.70	27.01 ± 1.30	30.26 ± 1.17***а
α-линоленовая C18:3 (ω-3)	1.15 ± 0.27	1.97 ± 0.70	1.96 ± 0.57	2.79 ± 0.44
Дигомо-γ-линоленовая C20:3 (ω-6)	0.36 ± 0.03	0.66 ± 0.07***а	0.43 ± 0.04***б	0.36 ± 0.03***б
Арахидоновая C24:4 (ω-6)	10.09 ± 0.93	8.67 ± 0.37	9.01 ± 1.23	9.38 ± 0.46
Докозатетраеновая C22:4 (ω-6)	0.50 ± 0.05	0.60 ± 0.09	0.25 ± 0.05*б	0.34 ± 0.09
Докозапентаеновая C22:5 (ω-6)	1.01 ± 0.11	0.41 ± 0.05***а	0.40 ± 0.12***а	0.29 ± 0.04***а
Докозапентаеновая C22:5 (ω-3)	1.48 ± 0.16	2.46 ± 0.20**а	1.66 ± 0.23*б	1.81 ± 0.18*б
Докозагексаеновая C22:6 (ω-3)	2.62 ± 0.35	2.83 ± 0.19	2.46 ± 0.33	2.25 ± 0.15
Сумма НЖК	28.86 ± 2.20	28.64 ± 0.86	22.44 ± 1.09*а, *б	23.21 ± 0.36*а, *б
Сумма МНЖК	28.64 ± 2.83	25.20 ± 1.41	34.47 ± 2.13*б	29.63 ± 0.82
Сумма ПНЖК	42.13 ± 1.10	45.46 ± 0.82	43.19 ± 1.60	47.48 ± 0.84***а, *в
Количество ЖК, мкг/мг ткани	14.48 ± 1.93	15.24 ± 1.47	23.08 ± 2.48*а, *б	22.01 ± 1.47

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; ^а — различия достоверны по отношению к летним животным; ^б — различия достоверны по отношению к осенним животным; ^в — различия достоверны по отношению к зимним спящим животным. $n = 7$.

Во всех исследуемых скелетных мышцах длиннохвостого суслика в период осенней активности наблюдалось увеличение количества ω-6 ДГЛК. Она образуется в результате метаболизма гамма-линоленовой кислоты (ω-6, 18:3) и может включаться преимущественно в состав фосфолипидов клеточных мембран. Механизмы действия ДГЛК на клеточном уровне еще недостаточно изучены. Известно, что при активации клеток мембраносвязанная ДГЛК высвобождается под действием фермента фосфолипазы A₂ и является субстратом циклооксигеназы-2 (СОХ-2) для синтеза простагландинов первой серии, обладающих противовоспалительными свойствами. Показано, что при введении ДГЛК

в рацион человека и животных происходило избирательное увеличение синтеза простагландинов, в частности противовоспалительного простагландина E1. Связываясь через G-белок с соответствующими рецепторами простагландин E1 запускает сигнальные механизмы, стимулирующие экспрессию ряда генов путем активации транскрипционных факторов, что оказывает положительные эффекты при ряде заболеваний. Помимо простагландинов серии 1 ДГЛК превращается в лейкотриены серии 3, которые также обладают противовоспалительными свойствами [24, 25]. На клеточных линиях человека и мыши показано, что ДГЛК ослабляет управляемую хемокинами миграцию моноцитов, влияет

Таблица 3. Сезонные изменения жирнокислотного состава в трехглавой мышце предплечья (m. triceps) сусликов. Содержание ЖК представлено в % от их общего количества в ткани

Жирная кислота	Сезонное состояние животных			
	Летние активные	Осенние активные	Зимние спящие	Зимние активные
Пальмитиновая C16:0	15.14 ± 0.50	13.58 ± 0.61	9.63 ± 0.67**а	9.44 ± 0.82**а
Пальмитолеиновая C16:1 (ω-7)	1.87 ± 0.10	3.31 ± 0.57*а	3.66 ± 0.43*а	2.76 ± 0.39
Стеариновая C18:0	13.83 ± 0.98	13.98 ± 0.92	13.29 ± 0.92	13.80 ± 0.79
Олеиновая C18:1 (ω-9)	22.96 ± 1.86	19.23 ± 2.22	26.75 ± 1.54*б	21.98 ± 0.70
Вакценовая C18:1(ω-11)	2.51 ± 0.34	3.15 ± 0.13	3.08 ± 0.19	2.98 ± 0.22
Линолевая C18:2 (ω-6)	25.68 ± 0.60	29.42 ± 0.79	27.45 ± 1.15	32.45 ± 1.43****а,**б
α-Линоленовая C18:3 (ω-3)	0.65 ± 0.11	1.68 ± 0.56	2.67 ± 1.14	2.11 ± 0.36
Дигомо-γ-линоленовая C20:3 (ω-6)	0.39 ± 0.05	0.71 ± 0.08****а	0.46 ± 0.05**б	0.36 ± 0.03**б
Арахидоновая C20:4 (ω-6)	10.34 ± 0.39	8.22 ± 0.78	8.42 ± 0.85	8.92 ± 0.63
Докозатетраеновая C22:4 (ω-6)	0.62 ± 0.03	0.55 ± 0.08	0.29 ± 0.06****а,**б	0.27 ± 0.02****а,**б
Докозапентаеновая C22:5 (ω-6)	1.29 ± 0.11	0.44 ± 0.05****а	0.43 ± 0.12****а	0.36 ± 0.05****а
Докозапентаеновая C22:5 (ω-3)	1.85 ± 0.25	2.54 ± 0.31	1.50 ± 0.16*б	1.81 ± 0.19
Докозагексаеновая C22:6 (ω-3)	2.53 ± 0.35	2.74 ± 0.37	2.24 ± 0.24	2.01 ± 0.14
Сумма НЖК	28.97 ± 1.11	27.57 ± 1.22	22.91 ± 1.18****а,*б	23.25 ± 0.77****а,*б
Сумма МНЖК	27.34 ± 1.94	25.69 ± 2.77	33.49 ± 1.96*б	27.72 ± 0.87
Сумма ПНЖК	43.35 ± 0.89	46.28 ± 1.83	43.47 ± 1.94	48.29 ± 1.43
Количество ЖК, мкг/мг ткани	13.21 ± 0.98	15.94 ± 2.58	22.49 ± 1.78****а	22.93 ± 1.90****а

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; ^а — различия достоверны по отношению к летним животным; ^б — различия достоверны по отношению к осенним животным; ^в — различия достоверны по отношению к зимним спящим животным. $n = 7$.

на передачу сигналов γ-интерферона, улучшает биоэнергетический профиль митохондрий макрофагов [26]. Обнаруженное нами повышенное содержание ω-6 ДГЛК в четырех скелетных мышцах длиннохвостого суслика в период осенней активности возможно связано с изменениями, происходящими в этот период в сократительном аппарате мышечных волокон. В частности, в скелетных мышцах длиннохвостого суслика обнаружены так называемые «fast-to-slow» изменения в изоформном составе основного сократительного белка миозина, сопровождающиеся увеличением доли «медленной» изоформы I тяжелой цепи этого белка [27].

Обсуждая полученные результаты о содержании докозатетраеновой и докозапентаеновой кислот, предшественником синтеза которых является арахидоновая кислота, следует обратить внимание на уменьшение содержания этих кислот в мышцах суслика в зимний период, в особенности, в период зимней спячки (табл. 1–4). Показано, что ω-6- и ω-3-формы докозапентаеновой кислоты являются сильными ингибиторами индуцированного сфингозилфосфорилхолином спазма гладких мышц сосудов и, в частности, гладкой мускулатуры коронарной артерии человека [28]. Известно также, что уменьшение содержания этих кислот может быть следствием неферментативного окисления, в частности

Таблица 4. Сезонные изменения количества жирных кислот в поясничной мышце (*m. psoas*) сусликов. Содержание ЖК представлено в % от их общего количества в ткани

Жирная кислота	Сезонное состояние животных			
	Летние активные	Осенние активные	Зимние спящие	Зимние активные
Пальмитиновая C16:0	14.76 ± 0.70	14.59 ± 0.63	9.50 ± 0.49***а, б	11.49 ± 0.29***а, б, вв
Пальмитолеиновая C16:1 (ω-7)	3.16 ± 0.41	2.81 ± 0.46	5.24 ± 0.47**а, б	3.99 ± 0.32*в
Стеариновая C18:0	8.32 ± 0.75	13.34 ± 1.12***а	9.69 ± 0.46**б	9.69 ± 0.54***б
Олеиновая C18:1(ω-9)	31.49 ± 3.03	20.36 ± 2.20***а	34.76 ± 1.14***б	25.72 ± 2.10*в
Вакценовая C18:1(ω-11)	3.55 ± 0.30	3.40 ± 0.31	4.20 ± 0.12	3.75 ± 0.23
Линолевая C18:2 (ω-6)	28.09 ± 1.42	29.70 ± 1.17	27.13 ± 1.40	34.34 ± 1.62*а, б, вв
α-Линоленовая (ω-3)	1.02 ± 0.19	1.17 ± 0.38	1.54 ± 0.60	2.05 ± 0.28
Дигомо-γ-линоленовая C20:3 (ω-6)	0.26 ± 0.01	0.71 ± 0.05***а	0.33 ± 0.03***б	0.27 ± 0.02***б
Арахидоновая C20:4 (ω-6)	5.42 ± 1.00	7.76 ± 0.55*а	5.12 ± 0.54*б	5.63 ± 0.37*б
Докозатетраеновая C22:4 (ω-6)	0.42 ± 0.07	0.59 ± 0.08*а	0.23 ± 0.03***а, б	0.20 ± 0.02***а, б
Докозапентаеновая C22:5 (ω-6)	0.71 ± 0.13	0.42 ± 0.06*а	0.35 ± 0.07**а	0.24 ± 0.03***а, б, вв
Докозапентаеновая C22:5 (ω-3)	1.15 ± 0.17	2.57 ± 0.34***а	0.99 ± 0.11***б	1.29 ± 0.18***б
Докозагексаеновая C22:6 (ω-3)	1.58 ± 0.28	2.45 ± 0.35*а	1.39 ± 0.17**б	1.36 ± 0.14**б
Сумма НЖК	23.07 ± 1.18	27.93 ± 1.23***а	19.19 ± 0.45*а, ***б	21.17 ± 0.72***б
Сумма МНЖК	38.21 ± 3.27	26.56 ± 2.53***а	44.19 ± 1.42***б	33.47 ± 2.17**в
Сумма ПНЖК	38.66 ± 2.57	45.38 ± 2.01	37.08 ± 1.81*б	45.39 ± 1.74*в
Количество ЖК, мкг/мг ткани	19.94 ± 2.57	13.65 ± 1.79	31.86 ± 3.38*а, ***б	29.46 ± 2.13**б

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; ^а — различия достоверны по отношению к летним животным; ^б — различия достоверны по отношению к осенним животным; ^в — различия достоверны по отношению к зимним спящим животным. $n = 7$.

докозатетраеновой кислоты, с последующим образованием изопростаноидов. Эти вещества являются важными липидными медиаторами в биологических процессах, таких как восстановление тканей, свертывание крови, проницаемость кровеносных сосудов, воспаление, а также регуляция иммунитета [29]. Показано, что в коронарных артериях крупного рогатого скота докозатетраеновая кислота вызывает эндотелий-зависимую релаксацию, опосредованную циклооксигеназой и метаболитами цитохрома P-450 [30]. Можно предположить, что пониженное содержание вышеуказанных ЖК, обнаруженное нами в скелетных мышцах суслика в период спячки, играет роль в поддержании

необходимого уровня сократительной активности гладких мышц сосудов и, таким образом, поддержании нужного уровня кровотока в период гипотермии.

Достоверное снижение количества насыщенной пальмитиновой кислоты во всех исследованных скелетных мышцах длиннохвостого суслика в зимний период может свидетельствовать об одинаковом характере процессов, протекающих в них. Однако какова конкретная роль этих изменений сказать сложно, поскольку пальмитиновая кислота участвует во многих процессах, протекающих в организме млекопитающих [31–33]. В частности, она может использоваться в качестве энергетического субстрата в цикле

лимонной кислоты. На изолированных сердцах сусликов Ричардсона показано, что вклад окисления пальмитата как источника ацетил-КоА был значительно выше в сердце животных в период гипотермии [34]. Учитывая обнаруженное нами уменьшение содержания насыщенной пальмитиновой кислоты во всех исследованных скелетных мышцах длиннохвостого суслика в период гибернации (табл. 1–4), можно предположить, что эта кислота используется в качестве одного из основных энергетических субстратов. Хотя в экспериментах на ночных летучих мышах (*Nyctalus noctu*) показано, что в качестве окислительного топлива как во время их оцепенения, так и во время их пробуждения используется в большей мере линолевая, а не пальмитиновая кислота [35]. Тем не менее, эти данные не исключают правомерность высказанного выше предположения относительно длиннохвостого суслика, поскольку содержание пальмитиновой кислоты и ее роль в мышечной ткани в зимний период, по-видимому, отличается у разных видов зимнеящих животных. Так, в плазме и мышечной ткани бурого медведя доля пальмитиновой кислоты была значительно выше во время зимнего сна по сравнению с летним периодом [36]. Пальмитат также может играть некую роль в процессах протеолиза, снижения синтеза мышечных белков и активности mTORC1 [37]. В частности, показано, что пальмитиновая кислота участвует в развитии стресса эндоплазматического ретикулума, который, в свою очередь, запускает запрограммированную гибель клеток посредством апоптоза. При этом имеются данные, полученные на культуре миобластов, что активация стресса эндоплазматического ретикулума сопровождается не только усилением апоптоза, но и увеличивает образование миофибрилл [38]. Учитывая ранее опубликованные данные о том, что оборот (turnover) гигантских мышечных белков активируется в поперечно-полосатых мышцах длиннохвостого суслика в период зимней активности [39], можно полагать, что пальмитиновая кислота играет некую роль в обновлении саркомерных белков и восстановлении их сниженного содержания в период спячки.

Увеличение суммарного количества МНЖК у зимних спящих животных обусловлено увеличением содержания в этот период пальмитолеиновой и олеиновой кислот. Пальмитолеиновая кислота (16:1, ω -7) синтезируется из пальмитиновой кислоты под действием стеароил-КоА-десатуразы-1. Эта кислота участвует в регуляции многих биологических функций *in vitro* и *in vivo*. Она участвует в метаболических

процессах подавления экспрессии провоспалительных генов, в первую очередь за счет инактивации главного провоспалительного фактора транскрипции NF- κ B, снижая, таким образом, продукцию цитокинов и предотвращая воспаление тканей [40]. Ее количество определяется активностью сигнального пути mTOR, который является центральным регулятором липогенеза на уровне транскрипции [41]. Показано, что пальмитолеиновая кислота является положительным модулятором липолиза белого жира посредством механизма, который включает увеличение содержания липазы триглицеридов жировой ткани и требует активации ядерного рецептора PPAR α [42]. Показано, что в фосфолипидах митохондрий печени тринадцатиполосного суслика (*Ictidomys tridecemlineatus*) обнаружено увеличение содержания пальмитолеиновой кислоты в межбаутный период, которое положительно коррелировало с митохондриальным дыханием [43]. Учитывая эти данные и полученные нами результаты, можно предположить, что накопление пальмитолеиновой кислоты в мышцах длиннохвостого суслика в период гипотермии и некоторое ее повышенное содержание в период зимней (межбаутной) активности может быть связано с ремоделированием фосфолипидов мембран митохондрий.

Обсуждая повышенное содержание мононенасыщенной олеиновой кислоты в скелетных мышцах якутского суслика в период зимней спячки, следует отметить следующие данные. Показано, что увеличение количества олеиновой кислоты в рационе желто-соснового бурундука *Eutamias amoenus* приводило к увеличению продолжительности оцепенения (баута спячки), а также к снижению температуры тела во время оцепенения [44]. Подобные эффекты эта кислота оказывает, по-видимому, и при спячке бурого медведя [36]. На мухах (*Sarcophaga crassipalpis*) показано, что олеиновая кислота способствует текучести клеточных мембран при низкой температуре, а также позволяет им сохранять жидкокристаллическое состояние при повышении температуры [45]. Таким образом, повышенное содержание олеиновой кислоты в мышцах длиннохвостого суслика, по всей вероятности, имеет важное значение как в период оцепенения, способствуя увеличению продолжительности бауты спячки, так и в период выхода из этого состояния, способствуя адаптации клеточных мембран к повышению температуры. Однако у ехидны *Tachyglossus aculeatus* (*Monotremata*) в отличие от мелких зимнеящих млекопитающих после 5 месяцев гибернации количество

пальмитолеиновой и олеиновой кислот снижалось. Вероятно, в отличие от зимнеящих грызунов впадающие в спячку ехидны в значительной степени используют МНЖК в качестве топлива для зимней спячки [46]. Эти данные указывают на различия в способах получения энергии у разных видов зимнеящих животных.

Полученные нами данные свидетельствуют о значительных сезонных изменениях содержания ЖК в скелетных мышцах истинного гибернанта длиннохвостого суслика. Анализ сезонных изменений содержания ЖК на основе имеющихся литературных данных позволяет говорить о роли ЖК не только в качестве источников энергии, но и в качестве важных регуляторов различных биохимических процессов в период гибернации. Результаты данного исследования свидетельствуют о согласованности изменений количественного содержания ЖК в разных скелетных мышцах длиннохвостого суслика, что только подтверждает важную роль ЖК в адаптации мышечной системы и организма в целом к условиям зимней спячки. Однако для более детального выяснения роли индивидуальных ЖК в механизмах зимней спячки необходимы дальнейшие исследования.

Конфликт интересов. Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи.

Источники финансирования. Работа выполнена в рамках Госзадания № 075–00609–24–01 на 2024–2026 гг. от 07.02.2024 г. и № 075–00224–24–03 на 2024–2026 гг.

В работе использованы материалы Экспериментального генетического криобанка Института биофизики клетки РАН (г. Пущино, Московской обл.).

Соответствие принципам этики. Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Самойлов А.С., Ушаков И.Б., Сапеецкий А.О., Сапеечки Н.В., Тимофеев Н.Н. 2017. Перспективы применения искусственной гибернации в медицине экстремальных ситуаций. *Медицина экстремальных ситуаций*. **59** (1), 78–88.
- Макаров А.Ф., Ткачук Ю.В., Тоньшин А.А., Бухтияров И.В. 2023. Искусственный гипобиоз как способ защиты организма в условиях острой гипобарической гипоксии. *Медицина труда и промышленная экология*. **63** (2), 102–108.
- Ruf T., Geiser F. 2015. Daily torpor and hibernation in birds and mammals. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **90** (3), 891–926.
- Giroud S., Habbold C., Nespolo R.F., Mejías C., Terrien J., Logan S.M., Henning R.H., Storey K.B. 2020. The torpid state: Recent advances in metabolic adaptations and protective mechanisms. *Front Physiol.* **11**, 623665.
- Chazarin B., Storey K.B., Ziemianin A., Chanon S., Plumel M., Chery I., Durand C., Evans A.L., Arnetto J.M., Zedrosser A., Swenson J.E., Gauquelin-Koch G., Simon C., Blanc S., Lefai E., Bertile F. 2019. Metabolic reprogramming involving glycolysis in the hibernating brown bear skeletal muscle. *Front Zool.* **16**, 12.
- Yan J., Barnes B.M., Kohl F., Marr T.G. 2008. Modulation of gene expression in hibernating arctic ground squirrels. *Physiol Genomics*. **32** (2), 170–181.
- Vermillion K.L., Anderson K.J., Hampton M., Andrews M.T. 2015. Gene expression changes controlling distinct adaptations in the heart and skeletal muscle of a hibernating mammal. *Physiol. Genomics*. **47** (3), 58–74.
- Anderson K.J., Vermillion K.L., Jagtap P., Johnson J.E., Griffin T.J., Andrews M.T. 2016. Proteogenomic analysis of a hibernating mammal indicates contribution of skeletal muscle physiology to the hibernation phenotype. *J. Proteome Res.* **15** (4), 1253–1261.
- Frampton J., Murphy K.G., Frost G., Chambers E.S. 2020. Short-chain fatty acids as potential regulators of skeletal muscle metabolism and function. *Nat. Metab.* **2** (9), 840–848.
- Erickson M.L., Esser K.A., Kraus W.E., Buford T.W., Redman L.M. 2021. A role for exercise to counter skeletal muscle clock disruption. *Exerc. Sport Sci. Rev.* **49** (1), 35–41.
- Rosa Neto J.C., Calder P.C., Curi R., Newsholme P., Sethi J.K., Silveira L.S. 2021. The immunometabolic roles of various fatty acids in macrophages and lymphocytes. *Int. J. Mol. Sci.* **22** (16), 8460.
- Harwood J.L. 2023. Polyunsaturated fatty acids: Conversion to lipid mediators. Roles in inflammatory diseases and dietary sources. *Int. J. Mol. Sci.* **24**(10), 8838.
- Sánchez-Alegría K., Arias C. 2023. Functional consequences of brain exposure to saturated fatty acids: From energy metabolism and insulin resistance to neuronal damage. *Endocrinol. Diabetes Metab.* **6** (1), e386.
- Карадудева Е.И., Санталова И.М., Захарова Н.М. 2014. Особенности молекулярных и морфологических изменений в кардиомиоцитах зимнеящих сусликов в разные периоды годового цикла. *Биофизика*. **59** (5), 926–932.
- Захарова Н.М. 2014. Некоторые особенности разогрева гибернирующих сусликов *Spermophilus undulatus* при вызванном пробуждении. *Фундаментальные исследования*. № 6, 1401–1405.
- Кулагина Т.П., Грицына Ю.И., Ариповский А.И., Жалимов В.К., Вихлянцева И.М. 2018. Содержание жирных кислот в поперечно-полосатых мышцах хронически-алкоголизированных крыс. *Биофизика*. **63** (5), 1004–1013.

17. Ruf T., Arnold W. 2008. Effects of polyunsaturated fatty acids on hibernation and torpor: a review and hypothesis. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* **294** (3), R1044–R1052. doi 10.1152/ajpregu.00688.2007
18. Arnold W., Ruf T., Frey-Roos F., Bruns U. 2011. Diet-independent remodeling of cellular membranes precedes seasonally changing body temperature in a hibernator. *PLoS One*. **6** (4), e18641.
19. Giroud S., Perret M., Gilbert C., Zahariev A., Goudable J., Le Maho Y., Oudart H., Momken I., Aujard F., Blanc S. 2009. Dietary palmitate and linoleate oxidations, oxidative stress, and DNA damage differ according to season in mouse lemurs exposed to a chronic food deprivation. *Am. J. Physiol. Reg. Int. Comp. Physiol.* **297**, R950–R959.
20. Giroud S., Evans A.L., Chery I., Bertile F., Tascher G., Bertrand-Michel J., Gauquelin-Koch G., Arnemo J.M., Swenson J.E., Lefai E., Blanc S. Simon C. 2018. Seasonal changes in eicosanoid metabolism in the brown bear. *Naturwissenschaften*. **105** (9–10), 58.
21. Logan S.M., Watts A.J., Posautz A., Kübber-Heiss A., Painer J., Stalder G., Giroud S. Storey K.B. 2020. The ratio of linoleic and linolenic acid in the pre-hibernation diet influences NF- κ B signaling in garden dormice during torpor. *Front Mol. Biosci.* **7**, 97.
22. Rett B.S., Whelan J. 2011. Increasing dietary linoleic acid does not increase tissue arachidonic acid content in adults consuming Western-type diets: A systematic review. *Nutr. Metab.(Lond.)*. **8**, 36.
23. Innes J. K., Calder P. C. 2018. Omega-6 fatty acids and inflammation. *Prostaglandins Leukot. Essent. Fat. Acids*. **132**, 41–48.
24. Sergeant S., Rahbar E., Chilton F.H. 2016. Gamma-linolenic acid, dihommo-gamma linolenic, eicosanoids and inflammatory processes. *Eur. J. Pharmacol.* **785**, 77–86.
25. Wang X., Lin H., Gu Y. 2012. Multiple roles of dihommo- γ -linolenic acid against proliferation diseases. *Lipids Health Dis.* **11**, 25. doi 10.1186/1476–511X-11–25
26. Gallagher H., Williams J.O., Ferekidis N., Ismail A., Chan Y.H., Michael D.R., Guschina I.A., Tyrrell V.J., O'Donnell V.B., Harwood J.L., Khozin-Goldberg I., Boussiba S., Ramji D.P. 2019. Dihomo- γ -linolenic acid inhibits several key cellular processes associated with atherosclerosis. *Biochim. Biophys. Acta. Mol. Basis Dis.* **1865** (9), 2538–2550.
27. Лазарева М.В., Трапезникова К.О., Вихлянец И.М., Бобылев А.Г., Климов А.А., Подлубная З.А. 2012. Сезонные изменения изоформного состава тяжелых цепей миозина скелетных мышц зимоспящего суслика *Spermophilus undulatus*. *Биофизика*. **57** (6), 982–987.
28. Zhang Y., Zhang M., Lyu B., Kishi H., Kobayashi S. 2017. Omega-3 and omega-6 DPA equally inhibit the sphingosylphosphorylcholine-induced Ca²⁺-sensitization of vascular smooth muscle contraction via inhibiting Rho-kinase activation and translocation. *Sci. Rep.* **7**, 36368. doi 10.1038/srep36368
29. Galano J-M., Lee J.C.-Y., Gladine C., Comte B., Le Guennec J.-Y., Oger C., Durand T. 2015. Non-enzymatic cyclic oxygenated metabolites of adrenic, docosahexaenoic, eicosapentaenoic and α -linolenic acids; bioactivities and potential use as biomarkers. *Biochim Biophys Acta*. **1851** (4), 446–455.
30. Yi X.Y., Gauthier K.M., Cui L., Nithipatikom K., Falck J.R., Campbell W.B. 2007. Metabolism of adrenic acid to vasodilatory 1 α ,1 β -dihomo-epoxyeicosatrienoic acids by bovine coronary arteries. *Am. J. Physiol. Heart Circ. Physiol.* **292** (5), H2265–H2274.
31. Murru E., Manca C., Carta G., Banni S. 2022. Impact of dietary palmitic acid on lipid metabolism. *Front Nutr.* **9**, 861664.
32. Seufert A.L., Napier B.A. 2023. A new frontier for fat: dietary palmitic acid induces innate immune memory. *Immunometabolism (Cobham)*. **5** (2), e00021.
33. Yang X., Chatterjee V., Ma Y., Zheng E., Yuan S.Y. 2020. Protein palmitoylation in leukocyte signaling and function. *Front. Cell Dev. Biol.* **8**, 600368. doi 10.3389/fcell.2020.600368
34. Belke D.D., Wang L.C., Lopaschuk G.D. 1998. Acetyl-CoA carboxylase control of fatty acid oxidation in hearts from hibernating Richardson's ground squirrels. *Biochim. Biophys. Acta*. **1391** (1), 25–36.
35. Rosner E., Voigt C.C. 2018. Oxidation of linoleic and palmitic acid in pre-hibernating and hibernating common noctule bats revealed by 13C breath testing. *J. Exp. Biol.* **221** (4), jeb168096.
36. Giroud S., Chery I., Bertile F., Bertrand-Michel J., Tascher G., Gauquelin-Koch G., Arnemo J.M., Swenson J.E., Singh N.J., Lefai E., Evans A.L., Simon C., Blanc S. 2019. Lipidomics reveals seasonal shifts in a large-bodied hibernator, the brown bear. *Front. Physiol.* **10**, 389.
37. Deldicque L., Cani P.D., Philp A., Raymackers J.M., Meakin P.J., Ashford M.L., Delzenne N.M., Francoux M., Baar K. 2010. The unfolded protein response is activated in skeletal muscle by high-fat feeding: Potential role in the downregulation of protein synthesis. *Am. J. Physiol. Endocrinol. Metab.* **299**, E695–E705.
38. Nakanishi K., Dohmae N., Morishima N. 2007. Endoplasmic reticulum stress increases myofiber formation in vitro. *FASEB J.* **21** (11), 2994–3003.
39. Popova S., Ulanova A., Gritsyna Y., Salmov N., Rogachevsky V., Mikhailova G., Bobylev A., Bobyleva L., Yutkevich Y., Morenkov O., Zakharova N., Vikhlyantsev I. 2020. Predominant synthesis of giant myofibrillar proteins in striated muscles of the long-tailed ground squirrel *Urocyon undulatus* during interbout arousal. *Sci Rep.* **10** (1), 15185.
40. Souza C.O., Teixeira A.A., Biondo L.A., Silveira L.S., Calder P.C., Neto J.C.R. 2017. Palmitoleic acid reduces the inflammation in LPS-stimulated macrophages by inhibition of NF κ B, independently of PPARs. *Clin. Exp. Pharmacol. Physiol.* **44** (5), 566–575. doi 10.1111/1440–1681.12736
41. Yin G., Wang Y., Cen X.-M., Yang Y., Yang M., Xie Q.-B. 2017. Identification of palmitoleic acid controlled by mTOR signaling as a biomarker of polymyositis. *J. Immunol. Res.* **2017**, 3262384. doi 10.1155/2017/3262384
42. Bolsoni-Lopes A., Festuccia W.T., Farias T.S.M., Chimin P., Torres-Leal F.L., Derogis P.B.M., de Andrade P.B., Miyamoto S., Lima F.B., Curi R.,

- Alonso-Vale M.I.C. 2013. Palmitoleic acid (n-7) increases white adipocyte lipolysis and lipase content in a PPAR α -dependent manner. *Am. J. Physiol. Endocrinol. Metab.* **305** (9), E1093–E1102.
43. Armstrong A., Thomas R.H., Price E.R., Guglielmo C.G., Staples J.F. 2011. Remodeling mitochondrial membranes during arousal from hibernation. *Physiol. Biochem. Zool.* **84** (4), 438–449. doi 10.1086/660892
44. Geiser F., McAllan B. M., Kenagy G. J. 1994. The degree of dietary fatty acid unsaturation affects torpor patterns and lipid composition of a hibernator. *J. Comp. Physiol. B.* **164** (4), 299–305.
45. Michaud M.R., Denlinger D.L. 2006. Oleic acid is elevated in cell membranes during rapid cold-hardening and pupal diapause in the flesh fly *Sarcophaga crassipalpis*. *J. Insect. Physiol.* **52** (10), 1073–1082.
46. Falkenstein F., Körtner G., Watson K., Geiser F. 2001. Dietary fats and body lipid composition in relation to hibernation in free-ranging echidnas. *J. Comp. Physiol. B.* **171** (3), 189–194.

Seasonal Changes in the Content of Fatty Acids in the Skeletal Muscles of the Long-Tailed Ground Squirrel *Uroditellus undulatus*

T. P. Kulagina^{1,*}, I. M. Vikhlyantsev², A. V. Aripovsky³, S. S. Popova², A. B. Gapeyev¹

¹Institute of Cell Biophysics of the Russian Academy of Sciences – a separate division of the Federal Research Center “Pushchino Scientific Center for Biological Research” of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Moscow oblast, 142290 Russia

²Institute of Theoretical and Experimental Biophysics of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Moscow oblast, 142290 Russia

³Research and production company “A-BIO”, Pushchino, Moscow oblast, 142290 Russia 142290

*e-mail: tpkulagina@rambler.ru

Seasonal changes in the fatty acid composition in four skeletal muscles of the true hibernant Yakut long-tailed ground squirrel *Uroditellus undulatus* were studied. Measurements were taken on animals of four experimental groups: summer active, autumn active, winter dormant, and winter active. An increase in the total amount of fatty acids was found in winter in the quadriceps muscle of the thigh (*m. vastus lateralis*), the triceps muscle of the forearm (*m. triceps*), and the psoas muscle (*m. psoas*). In all muscles, including *m. gastrocnemius*, a decrease in the total amount of saturated fatty acids was observed in winter. An increase in the total amount of monounsaturated fatty acids in winter hibernating animals occurred in the quadriceps femoris muscle, triceps muscle of the forearm, and in the psoas muscle. In winter active animals, the total content of polyunsaturated fatty acids in the quadriceps femoris and psoas muscles increased. A significant decrease in palmitic acid content in sleeping and winter active ground squirrels compared to summer and autumn animals was found in all muscles studied. The amount of palmitoleic acid significantly increased in sleeping animals in the quadriceps femoris and psoas muscles. In the triceps muscle of the forearm, the amount of palmitoleic acid increased in autumn active and winter dormant individuals. The amount of oleic acid was increased in all muscles of winter hibernating animals relative to active autumn animals. The content of linoleic acid significantly increased in winter active ground squirrels in all muscles except the gastrocnemius. In the autumn period the amount of dihomo-gamma-linolenic acid also increased in all muscles, with a significant decrease in its content in winter sleeping and winter active animals to the level of summer (seasonal) control. The results obtained indicate that most changes in fatty acid composition have the same direction in all four studied skeletal muscles of the long-tailed ground squirrel. Possible roles of seasonal changes in fatty acid composition and the participation of fatty acids in biochemical processes in the muscle tissue of the long-tailed ground squirrel are discussed.

Keywords: hibernation, long-tailed ground squirrel, *Uroditellus undulatus*, skeletal muscles, fatty acids