

## УНИКАЛЬНЫЕ СТРАТЕГИИ СТРЕКОЗ В ОХОТЕ И ИСКЛЮЧИТЕЛЬНО ВЫСОКИЙ УРОВЕНЬ ЭЙКОЗАПЕНТАЕНОВОЙ КИСЛОТЫ В ЛИПИДАХ МОЗГА: ЕСТЬ ЛИ СВЯЗЬ?

© 2024 г. Р. Г. Парнова<sup>1, \*</sup>

<sup>1</sup> Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН, Санкт-Петербург, Россия

\*e-mail: rimma\_parnova@mail.ru

Поступила в редакцию 18.11.2023 г.

После доработки 27.11.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

Докозагексаеновая кислота (C22:6 $\omega$ 3) и в значительно меньшей степени эйкозапентаеновая (C20:5 $\omega$ 3) являются основными полиненасыщенными длинноцепочечными жирными кислотами омега-3 ряда в фосфолипидах мозга млекопитающих. Огромное количество проведенных за последние годы исследований свидетельствует о важной роли омега-3 жирных кислот в регуляции поведения, памяти, психического и когнитивного развития у человека и животных. Показано, что докозагексаеновая и эйкозапентаеновая жирные кислоты необходимы для процессов нейро- и синаптогенеза, формирования новых нейронных сетей, стимуляции продукции нейротрофических факторов, нейрональной и синаптической пластичности. Дефицит поступления в организм омега-3 кислот приводит к снижению пространственной памяти, когнитивного развития, способности к обучению, нарушению зрения, психомоторных функций. В контексте современных представлений о роли омега-3 полиненасыщенных жирных кислот в когнитивных процессах в данной работе автор обсуждает опубликованные ранее собственные данные о резком увеличении количества эйкозапентаеновой кислоты C20:5 $\omega$ 3 в составе различных фосфолипидов в мозгу взрослых стрекоз *Aeschna grandis* L. по сравнению с личинками, связывая этот феномен с изменением среды обитания, значительным усложнением поведения взрослых форм, развитием высокоэффективных стратегий преследования добычи и переработки зрительной информации.

**Ключевые слова:** омега-3 полиненасыщенные жирные кислоты, фосфолипиды, насекомые, мозг, поведение, когнитивные способности

**DOI:** 10.31857/S0044452924010012, **EDN:** ZGAEBC

### ВВЕДЕНИЕ

Многочисленные публикации последних лет свидетельствуют об уникальных поведенческих стратегиях, которые используют стрекозы в охоте на мелких летающих насекомых. В отличие от классического преследования, повторяющего движение жертвы, стрекозы используют тактику перехвата добычи, действуя с высокой точностью и скоростью [1–7]. В 2015 г. в журнале *Nature* была опубликована работа, в которой авторами была применена сложная система оценки движения тела стрекозы и поворота ее глаз, фиксирующая положение жертвы в момент времени. Результаты показали, что мозг стрекозы способен моделировать траекторию движения летящего объекта, с огромной скоростью вычисляя ее изменения и рассчитывая угол атаки [1]. Стрекозы оказались первыми беспозвоночными, у которых была выявлена способность к моделированию. Эта стратегия позволяет им добиваться поимки жертвы в 97%

случаев [4]. В мозге стрекозы *Hemicordulia tau* были идентифицированы зрительные нейроны, получившие название Small Target Motion Detector (STMD) — детекторы движения малых мишеней [2, 8]. Эти нейроны, локализованные в третьем нейропиле оптических долей, обеспечивают выбор мелких движущихся объектов охоты из всего объема зрительной информации, оценивают их размеры и скорость передвижения, организуя поведение перехвата жертвы с учетом возможного изменения траектории ее движения. Проведенные авторами электрофизиологические эксперименты и компьютерное моделирование позволили установить, что даже очень незначительные отклонения в траектории движения одного выбранного целевого объекта при игнорировании изменений в общем зрительном фоне драматически меняют ответы этих нейронов из-за сложных тормозных и стимулирующих взаимодействий внутри рецептивного поля.

Наблюдение за стрекозами в природе и экспериментальные исследования их физиологии свидетельствуют о высокоорганизованной регуляции процесса полета и преследования жертвы. Их полет характеризуется очень высокой скоростью (до 60 км в час), огромной точностью и быстрой маневренностью. Стрекозы способны летать в разных направлениях (вперед, вбок и назад), менять угол наклона крыльев и мгновенно зависать в воздухе на длительное время, что не встречается у других насекомых. При этом в отличие от большинства других насекомых, каждое крыло иннервируется независимо, и мышцы, приводящие в движение каждое крыло, работают отдельно. Сложные задачи идентификации, отслеживания, предсказания и преследования цели решаются с помощью великолепно развитой зрительной системы. Большое число отдельно функционирующих омматидиев, число которых достигает 30000, маленький угол между ними, большой диаметр фасеток обеспечивают стрекозам отличное зрение и визуальный контроль пространства почти на 360 градусов, что позволяет великолепно различать мелкие движущиеся объекты на пестром фоне среди многочисленных отвлекающих факторов [9].

Сложный репертуар предсказательных стратегий преследования, оптическое устройство сложных сферических глаз, скорость обработки зрительной информации при относительно небольшом числе нейронов, нестандартная организация зрительно-моторных механизмов управления крыловыми мышцами позволяет предположить наличие у взрослых стрекоз не только структурно-функциональных, но и биохимических особенностей структуры ЦНС, связанных с таким сложным поведением. И такая особенность стрекоз, отличающая их не только от других наземных насекомых, но и от собственной стадии личинки, есть — исключительно высокий уровень в мембранных липидах головного мозга содержания эйкозапентаеновой кислоты (EPA, C20:5 $\omega$ 3) [10] — представителя длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) омега-3 ряда, важнейших структурно-функциональных компонентов фосфолипидов мембран мозга всех позвоночных животных.

Многочисленные работы последних лет, полученные главным образом на млекопитающих, свидетельствуют о важной роли длинноцепочечных омега-3 ПНЖК в нейро- и синаптогенезе, формировании новых нейронных сетей, синаптической пластичности, памяти и поведения [11–16]. Целью данной статьи является попытка автора найти убедительные аргументы в пользу существования взаимосвязи между сложным поведением стрекоз и обработки зрительной ин-

формации с высоким уровнем эйкозапентаеновой кислоты в липидах мозга.

### *Особенности состава ПНЖК в липидах наземных насекомых*

Хорошо известно, что в тканях наземных насекомых, в отличие от наземных моллюсков или ракообразных, длинноцепочечные ПНЖК обнаруживаются в крайне незначительных количествах или не обнаруживаются вообще, а спектр полиеновых жирных кислот представлен только 18-атомными — линолевой (C18:2 $\omega$ 6) и альфа-линоленовой (C18:3 $\omega$ 3) кислотами, присутствующими в различных соотношениях [17–20]. Значительные количества арахидоновой кислоты, принадлежащей к омега-6 ряду (C20:4 $\omega$ 6), удастся выявить лишь при анализе отдельных классов фосфолипидов в некоторых органах наземных насекомых, таких как мозг [21], репродуктивные ткани самцов и самок [22] и зрительные органы [23]. Так же как у других животных, у насекомых арахидоновая кислота является субстратом синтеза эйкозаноидов, регулирующих процессы иммунной защиты, репродукции, функционирования выделительной системы [24]. Длинноцепочечные (C  $\geq$  20) ПНЖК омега-3 ряда, основными представителями которых у позвоночных животных являются докозагексаеновая (DHA, C22:6 $\omega$ 3) и в значительно меньшей степени эйкозапентаеновая (EPA, C20:5 $\omega$ 3) кислоты, у наземных насекомых практически отсутствуют. Некоторые авторы рассматривают этот факт как выработанную насекомыми в ходе эволюции стратегию защиты от повреждающего воздействия окислительного стресса, к которому чрезвычайно чувствительны жирные кислоты с большим числом двойных связей [17]. Учитывая особенности организации трахейной системы насекомых, обеспечивающую прямую доставку кислорода к тканям, и исключительно высокую метаболическую активность при совершении мышечной работы, показанную для многих насекомых [25], такая гипотеза кажется вполне обоснованной.

### *Липиды амфибиотических насекомых содержат большое количество EPA*

В отличие от наземных насекомых, липиды тканей амфибиотических или чисто водных видов насекомых содержат значительные количества EPA [26], получая ее из трофических цепей пресноводных экосистем, в которых основными продуцентами омега-3 ПНЖК являются диатомовые, криптофитовые, динофитовые микроводоросли [27, 28]. Амфибиотические насекомые

аккумулируют ЕРА на личиночной стадии своего развития, которая происходит в водной среде. Имагинальные формы многих амфибиотических видов прекрасно освоили воздушное пространство. И самый яркий пример в этом ряду – стрекозы. Их крыловые мышцы, как и у всех насекомых, снабжаются кислородом через трахейную систему, совершают интенсивную мышечную работу, в том числе при длительных перелетах и миграциях, и содержат при этом высокие количества ЕРА, имеющую в своей структуре 5 двойных связей [10, 26, 29–31]. По этой причине стрекозы, благодаря относительно крупным размерам тела и способности к дальним миграциям, рассматриваются как один из наиболее мощных источников экспорта омега-3 ПНЖК в трофические цепи наземных экосистем [29, 31]. Высокий уровень ЕРА у активно летающих стрекоз и других амфибиотических насекомых на стадии имаго противоречит гипотезе “стратегической защиты от окислительного стресса” и свидетельствует о том, что имагинальные формы, по всей вероятности, обладают развитыми механизмами защиты полиеновых жирных кислот от окислительного повреждения.

*ЕРА – основная жирная кислота омега 3 ряда в липидах мозга стрекоз*

Хорошо известно, что в мозгу различных млекопитающих, независимо от их систематической принадлежности, характера питания, образа жизни и способности к биосинтезу длинноцепочечных жирных кислот, количество и состав С20–22 омега-3 ПНЖК в фосфолипидах мозга очень схож [32]. Даже у дельфинов, питающихся морской пищей, богатой омега-3 кислотами, он мало чем отлича-

ется от такового у наземных травоядных или хищников. В фосфолипидах мозга всех исследованных млекопитающих среди ПНЖК омега-3 ряда доминирует С22:6ω3, а содержание ЕРА составляет не более 1% [27].

Жирнокислотный состав фосфолипидов мозга имаго стрекозы *Aeschna grandis* L., обычного представителя прибрежной энтомофауны Северного полушария, демонстрирует исключительно высокий уровень ЕРА и лишь следовые количества ДНА во всех исследованных классах фосфолипидов [10] (табл. 1). Исключение составляет лишь сфингомиелин, который, так же как у всех других животных, ввиду своей особой структуры и мембранной локализации вообще не содержит ПНЖК [33]. Особенно высоко содержание ЕРА в плазмалогенной и диацильной формах фосфатидилэтаноламина (44 и 38% от суммы всех жирных кислот соответственно), фосфатидилсерине (32%) и фосфатидилинозите (28%). Такого количества ЕРА при анализе фосфолипидов целого мозга не обнаружено ни у одного из исследованных видов наземных животных. По сумме омега-3 ПНЖК в фосфолипидах мозга стрекозы значительно превосходят млекопитающих. Так, например, в диацильной форме фосфатидилэтаноламина, одном из самых ненасыщенных фосфолипидов у всех животных, суммарное количество омега-3 ПНЖК (18:3 + 20:5 + 22:5 + 22:6) в мозгу разных представителей млекопитающих составляет примерно 20–25% от суммы всех жирных кислот [32], а в мозгу стрекозы – 38%, представленных исключительно ЕРА (табл. 1). Высокое содержание ЕРА обнаружено в глазах стрекоз *Sympetrum flaveolum* [34], в то время как ДНА практически отсутствовала, тогда как у рыб и млекопитающих ее со-

**Таблица 1.** Содержание суммарных и отдельных фосфолипидов (в мг фосфолипидов/г сырой ткани и в % от суммы соответственно) и эйкозапентаеновой кислоты (в % от суммы всех жирных кислот) в головном мозгу личинки и имаго стрекозы *Aeschna grandis* L. (модифицировано по данным работы [10]). ND – не обнаружены

| Фосфолипид                                  | Личинка (нимфа)                     |                    | Имаго                               |                    |
|---------------------------------------------|-------------------------------------|--------------------|-------------------------------------|--------------------|
| Суммарные фосфолипиды (мг/г сырой ткани)    | 18.4 ± 2.4                          |                    | 22.3 ± 0.8                          |                    |
| Отдельные классы фосфолипидов               | Количество фосфолипида (% от суммы) | Содержание С20:5ω3 | Количество фосфолипида (% от суммы) | Содержание С20:5ω3 |
| фосфатидилхолин                             | 41.1 ± 0.4                          | 6.8 ± 1.2          | 32.7 ± 1.4                          | 10.6 ± 2.2         |
| фосфатидилэтаноламин (диацильная форма)     | 30.9 ± 0.3                          | 10.4 ± 2.1         | 36.8 ± 0.2                          | 37.8 ± 4.1         |
| фосфатидилэтаноламин (плазмалогенная форма) | 5.9 ± 0.1                           | 29.3 ± 2.5         | 5.1 ± 1.1                           | 44.3 ± 4.2         |
| фосфатидилсерин                             | 7.6 ± 0.2                           | 8.5 ± 2.5          | 8.4 ± 0.3                           | 32.0 ± 3.5         |
| фосфатидилинозит                            | 3.5 ± 0.1                           | 15.0 ± 3.0         | 4.2 ± 0.2                           | 28.4 ± 3.3         |
| сфингомиелин                                | 6.7 ± 0.3                           | ND                 | 10.1 ± 1.1                          | ND                 |

держание в фоторецепторных клетках достигает очень высоких величин.

*Переход стрекоз от стадии личинки к имаго сопровождается резким увеличением ЕРА в фосфолипидах мозга и значительным усложнением поведения*

Удивительные результаты демонстрирует сравнение количества ЕРА в фосфолипидах мозга взрослых стрекоз и личинок (нимф) последнего возраста (табл. 1). Личинки стрекоз, представители трофических систем пресных водоемов, питаются пищей, богатой омега-3 ПНЖК (мелкие беспозвоночные, мальки рыб), тогда как пищей взрослых стрекоз являются наземные насекомые — мухи, мелкие чешуекрылые, комары, в которых эти жирные кислоты практически отсутствуют [20]. Тем не менее, содержание ЕРА в фосфолипидах мозга взрослых особей оказывается значительно выше, чем у личинок. В диацильной форме фосфатидилэтаноламина и в фосфатидилсерине ее содержание почти в 4 раза выше у взрослых форм, чем у личинок, в фосфатидилинозите и фосфатидилхолине — почти в 2 раза. Эта разница будет еще более выраженной, если учесть количественные различия в содержании отдельных классов фосфолипидов у личинки и имаго, например, увеличении количества фосфатидилэтаноламина — наиболее ненасыщенного фосфолипида, у взрослых форм (табл. 1).

По всей вероятности, ЕРА в тканях взрослых стрекоз имеет личиночное происхождение [29, 31]. Способность к длительному удержанию ценных для организма омега-3 ПНЖК, полученных в ходе личиночного развития, была показана и у насекомых с полным превращением, у которых на стадии куколки происходит полная структурная реорганизация тканей. Так, если в пищевой рацион гусениц восковой моли *Galleria melonella* добавить ЕРА, то она обнаруживается в фосфолипидах бабочек [35]. Хотя способность взрослых стрекоз синтезировать ЕРА *de novo* из более коротких предшественников, таких как альфа-линоленовая кислота, не изучалась, наиболее вероятным представляется предположение, что в процессе подготовки линьки личинки на имаго происходит избирательное перенаправление ЕРА в фосфолипиды ЦНС из других тканей. Основным донором ЕРА может являться пул жирных кислот, аккумулированных в ходе длительного личиночного развития в жировом теле, ключевом координаторе липидного метаболизма у насекомых [36], функционально аналогичном печени и жировой ткани позвоночных. По нашим данным содержание ЕРА в жировом теле личинки стрекозы *A. grandis* составляет 15.6% в фосфолипидах и 6.8% в триацилглицеринах [10]. Показано, что под действием 20-гидроксиэкдизона, стероидного

гормона, стимулирующего линьку и метаморфоз насекомых, происходит усиление липолиза в жировом теле, которое сопровождается увеличением содержания неэстерифицированных жирных кислот в гемолимфе. Максимальная интенсивность этих процессов, регулируемых изменением экспрессии генов, задействованных в регуляцию липидного метаболизма, отмечается на стадии линьки [36, 37].

Онтогенез стрекоз дает редкий пример усложнения поведения, способов получения и обработки сенсорной информации в связи с драматическими изменениями в характере среды обитания, передвижения в пространстве, охраны территории, способов добывания и характера пищи, которое обычно несвойственно насекомым с неполным метаморфозом. Личинки стрекоз малоподвижны, имеют слаборазвитое зрение, живут в мутной воде или зарываются в ил, в охоте используют выжидательную стратегию, ориентируясь главным образом на осязание и обоняние, обеспечиваемыми развитыми антеннами [38]. Хотя структура основных центров мозга стрекоз принципиально схожа у личинок и имаго, и предполагается, что поступающая различными сенсорными путями информация обрабатывается одними и теми же центрами мозга [39], у взрослых форм снижается количество обонятельных и механочувствительных сенсилл, значительно падает доля обоняния и резко возрастает роль зрения. Особое развитие приобретают грибовидные тела, основной ассоциативный центр мозга, отвечающий за зрение и координацию локомоции [40]. Показано, что зрительные доли, которые образуют фронтально-латеральные части протоцеребрума, достигают у взрослых стрекоз 80% от общего объема надглоточного ганглия [41]. Очевидно, что кардинальное усложнение поведения у взрослых стрекоз по сравнению с личинкой должно приводить к формированию новых нейронных сетей, обеспечивающих мгновенную переработку сложной зрительной информации и высокую скорость управления локомоторными действиями, обеспечивающими высокоэффективную стратегию охоты. В пользу этого предположения свидетельствуют также наши данные о более высоком количестве общих фосфолипидов на грамм ткани мозга у взрослых форм по сравнению с личинкой (табл. 1), что косвенно указывает на возрастание массы мембранных структур — числа отростков, а возможно и тел нейронов у взрослых стрекоз.

*“Когнитивные эффекты” омега-3 ПНЖК у позвоночных и беспозвоночных животных*

Наблюдаемая избирательная аккумуляция ЕРА в фосфолипидах нервной системы при переходе от стадии личинки к имаго, по всей вероятности,

важна для формирования новых нейронных сетей, обеспечивающих усложнение поведения. В пользу этого заключения свидетельствует огромный объем экспериментальных данных, полученный на млекопитающих, об аккумуляции в мозгу С20 омега-3 ПНЖК, главным образом ДНА, в период пренатального развития [15, 16, 42, 43] и их важнейшей роли в созревании мозга — обеспечении процессов нейрогенеза, нейрональной и синаптической пластичности, формирования памяти и поведения [11 — 14]. Обратные процессы — старение организма, нейродегенерация, напротив, сопровождаются снижением содержания омега-3 ПНЖК в структурах мозга [44]. ЕРА и ДНА задействованы в увеличении числа нейронов, стимуляции образования дендритных шипиков, синаптических контактов, разветвления и роста отростков нервных клеток [45 — 48]. Их действие связано с поддержанием необходимой жидкости липидного бислоя, регуляцией соотношения “упорядоченных” (липидных рафтов) и “неупорядоченных” мембранных доменов, увеличением экспрессии синаптических белков [47, 48], обеспечением везикулярного транспорта в синапсах и регуляцией высвобождения нейротрансмиттеров [49], со стимуляцией продукции нейротрофического фактора мозга (BDNF) [50], а также с противовоспалительными и многими другими эффектами. У млекопитающих в эндотелиальных клетках гематоэнцефалического барьера идентифицированы специфические белки-транспортёры Mfsd2a, обеспечивающие быстрый транспорт ЕРА и ДНА в составе лизофосфатидилхолина в мозг [51]. Особенно велика роль омега-3 кислот у млекопитающих в гиппокампе, ответственным за формирование эмоций, консолидацию пространственной памяти, необходимой для навигации. Недостаток омега-3 ПНЖК в рационе животных приводит к уменьшению числа и размеров нейронов гиппокампа [52], нарушению функционирования G-белок связанных рецепторов и потенциал-зависимых ионных каналов [53, 54]. Дефицит этих жирных кислот вызывает уменьшение поступления глюкозы в структуры мозга [55], снижение пространственной памяти, поведения, способности к обучению, нарушению зрения, психомоторных функций [50, 52, 56], а у человека приводит к развитию болезни Альцгеймера [14].

Роль омега-3 ПНЖК показана в структурно-функциональном развитии мозга птиц. При добавлении ДНА в пищу птенцов происходит ее накопление в структурах мозга [57], что приводит к ускорению их когнитивного развития [58, 59]. Нарушение синаптической функции при дефиците омега-3 ПНЖК выявляется уже у беспозвоночных. Так, на свободноживущей нематод *Caenorhabditis elegans*, способной синтезировать 20-атомные омега-3 ПНЖК [60], с помощью различных экс-

периментальных подходов было установлено, что у мутанта по гену *fat3*, кодирующего  $\Delta 6$  десатуразу, ответственную за синтез жирных кислот с тремя и более двойными связями, было нарушено образование синаптических везикул и снижена продукция нейротрансмиттеров [61]. На моделях дрозофилы показано, что экзогенные ЕРА и ДНА оказывают нейропротективное действие, препятствуя развитию ингибирующих эффектов бипиридиновых гербицидов на экспрессию белков, обеспечивающих выживание нейронов и синаптическую стабильность, а также на функционирование митохондрий в нейронах [62]. На медоносных пчелах было показано, что изменение величины соотношения омега-3/омега-6 жирных кислот в пище в пользу омега-3 улучшает их способность к обонятельному и тактильному ассоциативному обучению [63].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изложенные выше факты позволяют предположить, что увеличение содержания ЕРА в фосфолипидах мозга взрослых стрекоз по сравнению с личинкой может являться важным, хотя, разумеется, не единственным механизмом, участвующим в обеспечении значительно более сложного поведения, предсказательных стратегий преследования добычи, переработки зрительной информации. По всей вероятности, селективная аккумуляция ЕРА в структурах мозга взрослых стрекоз, которая происходит даже при отсутствии ее поступления с пищей, призвана обеспечить формирование значительно более сложных нейронных сетей. У млекопитающих эту функцию в процессе пренатального развития мозга выполняет, главным образом, ДНА, содержание которой значительно выше, чем ЕРА. По какой-то причине у насекомых, в том числе и у амфибиотических, в отличие от большинства беспозвоночных и позвоночных животных, ДНА практически отсутствует, и даже при ее добавлении в пищу, как это было показано на дрозофилах, она быстро метаболизируется в ЕРА [64]. Возможно, что увеличение ненасыщенности жирных кислот на одну двойную связь подвергает наземных насекомых большему риску окислительного стресса. Анализ генома дрозофил выявил отсутствие элонгаз и десатураз, необходимых для превращения ЕРА в ДГК [64].

В последнее время интерес клинической медицины к специфической роли ЕРА в функционировании ЦНС сильно возрос. Хотя у млекопитающих она менее активно включается в липиды мозга и более интенсивно подвергается бета-окислению [65], обнаружены ее многочисленные самостоятельные эффекты в ЦНС, независимые от превращения ЕРА в ДНА [11, 66, 67]. Введение в диету ЕРА приводило к улучшению способности

крыс к обучению и значительно улучшала память у животных с моделью болезни Альцгеймера [49]. На нейронах гиппокампа и *in vivo* на моделях крыс с когнитивным дефицитом показано, что фосфатидилэтаноламин, обогащенный ЕРА (особенно его плазмалогенная форма), действуя через BDGF/CREB сигнальный путь обладает антиапоптотическим действием, стимулирует экспрессию белков синаптических окончаний, количество дендритов и образование дендритных шипиков [66]. Доказано, что именно ЕРА обладает терапевтическим потенциалом у человека при лечении депрессии, биполярных расстройств, шизофрении и других психических заболеваний [68–70], в основе которого лежит обеспечиваемая этой жирной кислотой модуляция синаптической пластичности [11]. Тем не менее, понять специфичность функций ЕРА на моделях млекопитающих довольно сложно ввиду потенциальной возможности ее метаболического превращения в ДНА. Наблюдаемое в ходе онтогенеза стрекоз резкое накопление ЕРА в фосфолипидах мозга, сопровождающееся значительным усложнением поведения насекомых, можно рассматривать как удивительный “природный эксперимент”, демонстрирующий корреляцию количества ЕРА в липидах мозга и степень когнитивного развития в отсутствие других длинноцепочечных жирных кислот омега-3 ряда.

#### ВКЛАД АВТОРОВ

Подбор литературы, написание текста были осуществлены автором лично.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств Государственного задания Института эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова Российской академии наук (№ 075–00967–23–00). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у нее нет конфликта интересов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Mischianti M, Lin HT, Herold P, Imler E, Olberg R, Leonardo A* (2015) Internal models direct dragonfly interception steering. *Nature* 517(7534): 333–338. <https://doi.org/10.1038/nature14045>
2. *Fabian JM, Dunbier JR, O'Carroll DC, Wiederman SD* (2019) Properties of predictive gain modulation in a dragonfly visual neuron. *J Exp Biol* 222(Pt 17). <https://doi.org/10.1242/jeb.207316>
3. *Lancer BH, Evans BJE, Wiederman SD* (2020) The visual neuroecology of anisoptera. *Curr Opin Insect Sci* 42: 14–22. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2020.07.002>
4. *Olberg RM, Worthington AH, Venator KR* (2000) Prey pursuit and interception in dragonflies. *J Comp Physiol A* 186(2): 155–162. <https://doi.org/10.1007/s003590050015>
5. *Wiederman SD, O'Carroll DC* (2011) Discrimination of features in natural scenes by a dragonfly neuron. *J Neurosci* 31(19): 7141–7144. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0970–11.2011>
6. *Dickinson MH* (2015) Motor control: how dragonflies catch their prey. *Curr Biol* 25(6): R232–R234. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.01.046>
7. *Olberg RM* (2012) Visual control of prey-capture flight in dragonflies. *Curr Opin Neurobiol* 22(2): 267–271. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2011.11.015>
8. *Wiederman SD, Fabian JM, Dunbier JR, O'Carroll DC* (2017) A predictive focus of gain modulation encodes target trajectories in insect vision. *Elife* 6. <https://doi.org/10.7554/eLife.26478>
9. *Sherk TE* (1978) Development of the compound eyes of dragonflies (Odonata). III. Adult compound eyes. *J Exp Zool* 203(1): 61–80. <https://doi.org/10.1002/jez.1402030107>
10. *Parnova RG, Svetashev VI* (1985) Polyunsaturated fatty acids in tissue lipids of aquatic insects. *J Evol Biochem Physiol* 21: 139–144.
11. *Kawashima A, Harada T, Kami H, Yano T, Imada K, Mizuguchi K* (2010) Effects of eicosapentaenoic acid on synaptic plasticity, fatty acid profile and phosphoinositide 3-kinase signaling in rat hippocampus and differentiated PC12 cells. *J Nutr Biochem* 21(4): 268–277. <https://doi.org/10.1016/j.jnutbio.2008.12.015>
12. *Janssen CI, Kiliaan AJ* (2014) Long-chain polyunsaturated fatty acids (LCPUFA) from genesis to senescence: the influence of LCPUFA on neural development, aging, and neurodegeneration. *Prog Lipid Res* 53: 1–17. <https://doi.org/10.1016/j.plipres.2013.10.002>
13. *Godos J, Currenti W, Angelino D, Mena P, Castellano S, Caraci F, Galvano F, Del Rio D, Ferri R, Grosso G* (2020) Diet and Mental Health: Review of the Recent Updates on Molecular Mechanisms. *Antioxidants (Basel)* 9(4). <https://doi.org/10.3390/antiox9040346>
14. *Bazinet RP, Laye S* (2014) Polyunsaturated fatty acids and their metabolites in brain function and disease. *Nat Rev Neurosci* 15(12): 771–785. <https://doi.org/10.1038/nrn3820>
15. *Martinat M, Rossitto M, Di Miceli M, Laye S* (2021) Perinatal Dietary Polyunsaturated Fatty Acids in Brain Development, Role in Neurodevelopmental Disorders. *Nutrients* 13(4). <https://doi.org/10.3390/nu13041185>

16. *Uauy R, Hoffman DR, Peirano P, Birch DG, Birch EE* (2001) Essential fatty acids in visual and brain development. *Lipids* 36(9): 885–895.  
<https://doi.org/10.1007/s11745-001-0798-1>
17. *Stanley D, Kim Y* (2020) Why most insects have very low proportions of C20 polyunsaturated fatty acids: The oxidative stress hypothesis. *Arch Insect Biochem Physiol* 103(1): e21622.  
<https://doi.org/10.1002/arch.21622>
18. *Stanley-Samuelson DW, Jurenka RA, Cripps C, Blomquist GJ, de Renobales M* (1988) Fatty Acids in Insects: Composition, Metabolism, and Biological Significance. *Arch Insect Biochem Physiol* 9: 1–33.
19. *Moghadam NN, Holmstrup M, Manenti T, Loeschcke V* (2015) Phospholipid fatty acid composition linking larval-density to lifespan of adult *Drosophila melanogaster*. *Exp Gerontol* 72: 177–183.  
<https://doi.org/10.1016/j.exger.2015.10.007>
20. *Hixson SM, Sharma B, Kainz MJ, Wacker A, Arts MT* (2015) Production, distribution, and abundance of long-chain omega-3 polyunsaturated fatty acids: a fundamental dichotomy between freshwater and terrestrial ecosystems. *Envir Rev* 23(4): 414–424.
21. *Parnova RG* (1982) Polyunsaturated fatty acids in phospholipids of the cockroaches central nervous system (Blattoptera, Insecta). *J Evol Biochem Physiol* 18(6): 611–613.
22. *Pärnänen S, Turunen S* (1987) Eicosapentaenoic acid in tissue lipids of *Pieris brassicae*. *Experientia* 43: 215–217.
23. *Nor Aliza AR, Bedick JC, Rana RL, Tunaz H, Hoback WW, Stanley DW* (2001) Arachidonic and eicosapentaenoic acids in tissues of the firefly, *Photinus pyralis* (Insecta: Coleoptera). *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 128(2): 251–257.  
[https://doi.org/10.1016/s1095-6433\(00\)00300-7](https://doi.org/10.1016/s1095-6433(00)00300-7)
24. *Stanley D* (2006) Prostaglandins and other eicosanoids in insects: biological significance. *Annu Rev Entomol* 51: 25–44.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151021>
25. *Kammer A, Heinrich B* (1974) Metabolic rates related to muscle activity in bumblebees. *J Exp Biol* 61(1): 219–227.
26. *Hanson BJ, Cummins KW, Cqrgill AS, Lowry RR* (1985) Lipid content, fatty acid composition, and the effect of diets on fats of aquatic insects. *Comp Biochem Physiol* 80B: 257–276.
27. *Khozin-Goldberg I, Iskandarov U, Cohen Z* (2011) LC-PUFA from photosynthetic microalgae: occurrence, biosynthesis, and prospects in biotechnology. *Appl Microbiol Biotechnol* 91(4): 905–915.  
<https://doi.org/10.1007/s00253-011-3441-x>
28. *Cui Y, Thomas-Hall SR, Chua ET, Schenk PM* (2021) Development of High-Level Omega-3 Eicosapentaenoic Acid (EPA) Production from *Phaeodactylum tricornutum*. *J Phycol* 57(1): 258–268.  
<https://doi.org/10.1111/jpy.13082>
29. *Popova ON, Haritonov AY, Sushchik NN, Makhutova ON, Kalachova GS, Kolmakova AA, Gladyshev MI* (2017) Export of aquatic productivity, including highly unsaturated fatty acids, to terrestrial ecosystems via Odonata. *Sci Total Environ* 581–582: 40–48.  
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.01.017>
30. *Gladyshev MI, Sushchik NN, Makhutova ON* (2013) Production of EPA and DHA in aquatic ecosystems and their transfer to the land. *Prostaglandins Other Lipid Mediat* 107: 117–126.  
<https://doi.org/10.1016/j.prostaglandins.2013.03.002>
31. *MacKenzie R, Kaster JL* (2004) Temporal and spatial patterns of insect emergence from a Lake Michigan coastal wetland. *Wetlands* 24: 688–700.
32. *Crawford MA, Casperd NM, Sinclair AJ* (1976) The long chain metabolites of linoleic and linolenic acids in liver and brain in herbivores and carnivores. *Comp Biochem Physiol* B54(3): 395–401.  
[https://doi.org/10.1016/0305-0491\(76\)90264-9](https://doi.org/10.1016/0305-0491(76)90264-9)
33. *Ramstedt B, Slotte JP* (2002) Membrane properties of sphingomyelins. *FEBS Lett* 531(1): 33–37.  
[https://doi.org/10.1016/s0014-5793\(02\)03406-3](https://doi.org/10.1016/s0014-5793(02)03406-3)
34. *Sushchik NN, Popova ON, Makhutova ON, Gladyshev MI* (2017) Fatty acid composition of odonate's eyes. *Dokl Biochem Biophys* 475(1): 280–282.  
<https://doi.org/10.1134/S1607672917040093>
35. *Stanley-Samuelson DW, Dadd RH* (1984) Polyunsaturated fatty acids in the lipids from adult *Galleria mellonella* reared on diets to which only one unsaturated fatty acid had been added. *Insect Biochem* 14(3): 321–327.
36. *Toprak U, Hegedus D, Dogan C, Guney G* (2020) A journey into the world of insect lipid metabolism. *Arch Insect Biochem Physiol* 104(2): e21682.  
<https://doi.org/10.1002/arch.21682>
37. *Wang S, Liu S, Liu H, Wang J, Zhou S, Jiang RJ, Bendena WG, Li S* (2010) 20-hydroxyecdysone reduces insect food consumption resulting in fat body lipolysis during molting and pupation. *J Mol Cell Biol* 2(3): 128–138.  
<https://doi.org/10.1093/jmcb/mjq006>
38. *Corbet PS* (1999) Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata. Harley Books: Colchester. UK.
39. *Piersanti S, Rebora M, Salerno G, Anton S* (2020) The Antennal Pathway of Dragonfly Nymphs, from Sensilla to the Brain. *Insects* 11(12).  
<https://doi.org/10.3390/insects11120886>
40. *Svidersky VL, Plotnikova SI* (2004) On structural-functional organization of dragonfly mushroom bodies and some general considerations about purpose of these formations. *J Evol Biochem Physiol* 40: 608–624.
41. *Hanström B* (1928) Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere unter Berücksichtigung seiner Funktion. Berlin. Springer.
42. *Basak S, Mallick R, Duttaroy AK* (2020) Maternal Docosahexaenoic Acid Status during Pregnancy and Its Impact on Infant Neurodevelopment. *Nutrients* 12(12).  
<https://doi.org/10.3390/nu12123615>
43. *Kim H, Spector AA* (2018) N-Docosahexaenylethanolamine: A neurotrophic and neuroprotective metabolite of docosahexaenoic acid. *Mol Aspects Med* 64: 34–44.  
<https://doi.org/10.1016/j.mam.2018.03.004>
44. *Lister J, Barnes CA* (2009) Neurobiological changes in the hippocampus during normative aging. *Arch Neurol* 66(7): 829–833.  
<https://doi.org/10.1001/archneurol.2009.125>

45. *Wurtman RJ* (2017) Synapse formation in the brain can be enhanced by co-administering three specific nutrients. *Eur J Pharmacol* 817: 20–21. <https://doi.org/10.1016/j.ejphar.2017.09.038>
46. *He C, Qu X, Cui L, Wang J, Kang JX* (2009) Improved spatial learning performance of fat-1 mice is associated with enhanced neurogenesis and neuritogenesis by docosahexaenoic acid. *Proc Natl Acad Sci U S A* 106(27): 11370–11375. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904835106>
47. *Su HM* (2010) Mechanisms of n-3 fatty acid-mediated development and maintenance of learning memory performance. *J Nutr Biochem* 21(5): 364–373. <https://doi.org/10.1016/j.jnutbio.2009.11.003>
48. *Crupi R, Marino A, Cuzzocrea S* (2013) n-3 fatty acids: role in neurogenesis and neuroplasticity. *Curr Med Chem* 20(24): 2953–2963. <https://doi.org/10.2174/09298673113209990140>
49. *Hashimoto M, Hossain S, Tanabe Y, Kawashima A, Harada T, Yano T, Mizuguchi K, Shido O* (2009) The protective effect of dietary eicosapentaenoic acid against impairment of spatial cognition learning ability in rats infused with amyloid beta(1–40). *J Nutr Biochem* 20(12): 965–973. <https://doi.org/10.1016/j.jnutbio.2008.08.009>
50. *Bach SA, de Siqueira LV, Muller AP, Oses JP, Quatrim A, Emanuelli T, Vinade L, Souza DO, Moreira JD* (2014) Dietary omega-3 deficiency reduces BDNF content and activation NMDA receptor and Fyn in dorsal hippocampus: implications on persistence of long-term memory in rats. *Nutr Neurosci* 17(4): 186–192. <https://doi.org/10.1179/1476830513Y.0000000087>
51. *Balakrishnan J, Kannan S, Govindasamy A* (2021) Structured form of DHA prevents neurodegenerative disorders: A better insight into the pathophysiology and the mechanism of DHA transport to the brain. *Nutr Res* 85: 119–134. <https://doi.org/10.1016/j.nutres.2020.12.003>
52. *Ahmad A, Murthy M, Greiner RS, Moriguchi T, Salem N Jr* (2002) A decrease in cell size accompanies a loss of docosahexaenoate in the rat hippocampus. *Nutr Neurosci* 5(2): 103–113. <https://doi.org/10.1080/10284150290018973>
53. *Shapiro H* (2003) Could n-3 polyunsaturated fatty acids reduce pathological pain by direct actions on the nervous system? *Prostaglandin Leukot Essent Fatty Acids* 68(3): 219–224. [https://doi.org/10.1016/s0952-3278\(02\)00273-9](https://doi.org/10.1016/s0952-3278(02)00273-9)
54. *Javanainen M, Enkavi G, Guixa-Gonzalez R, Kulig W, Martinez-Seara H, Levental I, Vattulainen I* (2019) Reduced level of docosahexaenoic acid shifts GPCR neuroreceptors to less ordered membrane regions. *PLoS Comput Biol* 15(5): e1007033. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1007033>
55. *Pifferi F, Roux F, Langelier B, Alessandri JM, Vancassel S, Jouin M, Lavalie M, Guesnet P* (2005) (n-3) polyunsaturated fatty acid deficiency reduces the expression of both isoforms of the brain glucose transporter GLUT1 in rats. *J Nutr* 135(9): 2241–2246. <https://doi.org/10.1093/jn/135.9.2241>
56. *Chung WL, Chen JJ, Su HM* (2008) Fish oil supplementation of control and (n-3) fatty acid-deficient male rats enhances reference and working memory performance and increases brain regional docosahexaenoic acid levels. *J Nutr* 138(6): 1165–1171. <https://doi.org/10.1093/jn/138.6.1165>
57. *Price ER, Sirsat SKG, Sirsat TS, Venables BJ, Dzialowski EM* (2018) Rapid embryonic accretion of docosahexaenoic acid (DHA) in the brain of an altricial bird with an aquatic-based maternal diet. *J Exp Biol* 221(Pt 14). <https://doi.org/10.1242/jeb.183533>
58. *Lamarre J, Cheema SK, Robertson GJ, Wilson DR* (2021) Omega-3 fatty acids accelerate fledging in an avian marine predator: a potential role of cognition. *J Exp Biol* 224(Pt 4). <https://doi.org/10.1242/jeb.235929>
59. *Twining CW, Brenna JT, Lawrence P, Shipley JR, Tollefson TN, Winkler DW* (2016) Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids support aerial insectivore performance more than food quantity. *Proc Natl Acad Sci U S A* 113(39): 10920–10925. <https://doi.org/10.1073/pnas.1603998113>
60. *Zhou XR, Green AG, Singh SP* (2011) *Caenorhabditis elegans* Delta12-desaturase FAT-2 is a bifunctional desaturase able to desaturate a diverse range of fatty acid substrates at the Delta12 and Delta15 positions. *J Biol Chem* 286(51): 43644–43650. <https://doi.org/10.1074/jbc.M111.266114>
61. *Marza E, Lesa GM* (2006) Polyunsaturated fatty acids and neurotransmission in *Caenorhabditis elegans*. *Biochem Soc Trans* 34(Pt 1): 77–80. <https://doi.org/10.1042/BST0340077>
62. *de Oliveira Souza A, Couto-Lima CA, Catalao CHR, Santos-Junior NN, Dos Santos JF, da Rocha MJA, Alberici LC* (2019) Neuroprotective action of Eicosapentaenoic (EPA) and Docosahexaenoic (DHA) acids on Paraquat intoxication in *Drosophila melanogaster*. *Neurotoxicology* 70: 154–160. <https://doi.org/10.1016/j.neuro.2018.11.013>
63. *Arien Y, Dag A, Zarchin S, Masci T, Shafir S* (2015) Omega-3 deficiency impairs honey bee learning. *Proc Natl Acad Sci U S A* 112(51): 15761–15766. <https://doi.org/10.1073/pnas.1517375112>
64. *Shen LR, Lai CQ, Feng X, Parnell LD, Wan JB, Wang JD, Li D, Ordovas JM, Kang JX* (2010) *Drosophila* lacks C20 and C22 PUFAs. *J Lipid Res* 51(10): 2985–2992. <https://doi.org/10.1194/jlr.M008524>
65. *Chen CT, Domenichiello AF, Trepanier MO, Liu Z, Masoodi M, Bazinet RP* (2013) The low levels of eicosapentaenoic acid in rat brain phospholipids are maintained via multiple redundant mechanisms. *J Lipid Res* 54(9): 2410–2422. <https://doi.org/10.1194/jlr.M038505>
66. *Che H, Zhang L, Ding L, Xie W, Jiang X, Xue C, Zhang T, Wang Y* (2020) EPA-enriched ethanolamine plasmalogen and EPA-enriched phosphatidylethanolamine enhance BDNF/TrkB/CREB signaling and inhibit neuronal apoptosis *in vitro* and *in vivo*. *Food Funct* 11(2): 1729–1739. <https://doi.org/10.1039/c9fo02323b>
67. *Salvati S, Natali F, Attorri L, Di Benedetto R, Leonardi F, Di Biase A, Ferri F, Fortuna S, Lorenzini P, Sanchez M, Ricceri L, Vitelli L* (2008) Eicosapentaenoic acid stimu-

- lates the expression of myelin proteins in rat brain. *J Neurosci Res* 86(4): 776–784.  
<https://doi.org/10.1002/jnr.21537>
68. Bazinet RP, Metherel AH, Chen CT, Shaikh SR, Nadjar A, Joffre C, Laye S (2020) Brain eicosapentaenoic acid metabolism as a lead for novel therapeutics in major depression. *Brain Behav Immun* 85: 21–28.  
<https://doi.org/10.1016/j.bbi.2019.07.001>
69. Peng Z, Zhang C, Yan L, Zhang Y, Yang Z, Wang J, Song C (2020) EPA is More Effective than DHA to Improve Depression-Like Behavior, Glia Cell Dysfunction and Hippocampal Apoptosis Signaling in a Chronic Stress-Induced Rat Model of Depression. *Int J Mol Sci* 21(5).  
<https://doi.org/10.3390/ijms21051769>
70. Mocking RJ, Harmsen I, Assies J, Koeter MW, Ruhe HG, Schene AH (2016) Meta-analysis and meta-regression of omega-3 polyunsaturated fatty acid supplementation for major depressive disorder. *Transl Psychiatry* 6(3): e756.  
<https://doi.org/10.1038/tp.2016.29>

## UNIQUE HUNTING STRATEGIES OF THE DRAGONFLIES AND EXCEPTIONALLY HIGH LEVEL OF EICOSAPENTAENOIC ACID IN BRAIN LIPIDS: IS THERE A CONNECTION?

R. G. Parnova<sup>a, #</sup>

<sup>a</sup> Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry of the RAS, Saint-Petersburg, Russia

<sup>#</sup> e-mail: rimma\_parnova@mail.ru

Docosahexaenoic acid (C22:6 $\omega$ 3) and, to a much lesser extent, eicosapentaenoic acid (C20:5 $\omega$ 3) are the main polyunsaturated long-chain omega-3 fatty acids in mammalian brain phospholipids. A huge number of studies conducted in recent years indicate the important role of omega-3 fatty acids in the regulation of behavior, memory, mental and cognitive development in humans and animals. It has been shown that docosahexaenoic and eicosapentaenoic fatty acids are necessary for the processes of neuro- and synaptogenesis, the formation of new neural networks, stimulation of the production of neurotrophic factors, neuronal and synaptic plasticity. A deficiency of omega-3 acids leads to a decrease in spatial memory, cognitive development, learning ability, visual impairment, and psychomotor functions. In the context of modern concepts on the role of omega-3 polyunsaturated fatty acids in cognitive processes, in this paper the author discusses his own previously published data on a sharp increase in the amount of eicosapentaenoic acid C20:5 $\omega$ 3 in various brain phospholipids of the dragonfly *Aeschna grandis* L. adult compared to the larvae, linking this phenomenon with a significant complication of the behavior of adult forms, the development of highly effective strategies for pursuing prey and processing visual information.

**Keywords:** omega-3 polyunsaturated fatty acids, eicosapentaenoic acid, brain, phospholipids, insects, behavior, cognition