

# EMBRYOLOGICAL EXPERIMENTS IN SPACE

# ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В КОСМОСЕ

**Irina V. OGNEVA,**  
Professor, Doctor of Physics and Mathematics, Institute of Biomedical Problems of the RAS, Head of Cell Biophysics Laboratory,  
[iogneva@yandex.ru](mailto:iogneva@yandex.ru)



**Ирина Владимировна ОГНЕВА,**  
доктор физико-математических наук, профессор, заведующая лабораторией биофизики клетки, ГНЦ РФ – ИМБП РАН,  
[iogneva@yandex.ru](mailto:iogneva@yandex.ru)

**Tamara S. GURIEVA,**  
Candidate of Biological Sciences, Institute of Biomedical Problems of the RAS, Leading Researcher,  
[gurieva@imbp.ru](mailto:gurieva@imbp.ru)



**Тамара Сергеевна ГУРЬЕВА,**  
кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, ГНЦ РФ – ИМБП РАН,  
[gurieva@imbp.ru](mailto:gurieva@imbp.ru)

**Vladimir N. SYCHEV,**  
Doctor of Biological Sciences, Institute of Biomedical Problems of the RAS, Deputy Director for Science,  
[vnsychev@imbp.ru](mailto:vnsychev@imbp.ru)



**Владимир Николаевич СЫЧЕВ,**  
доктор биологических наук, заместитель директора по науке, ГНЦ РФ – ИМБП РАН,  
[vnsychev@imbp.ru](mailto:vnsychev@imbp.ru)

**Oleg I. ORLOV,**  
Doctor of Medicine, academician of the RAS, Institute of Biomedical Problems of the RAS, Director,  
[orlov@imbp.ru](mailto:orlov@imbp.ru)



**Олег Игоревич ОРЛОВ,**  
доктор медицинских наук, академик РАН, директор, ГНЦ РФ – ИМБП РАН,  
[orlov@imbp.ru](mailto:orlov@imbp.ru)

**ABSTRACT |** The relevance of embryological research under zero gravity is due to the development of technologies that in the future will possibly allow to carry out sufficiently long space flights, which will inevitably raise a number of questions related to the implementation of the reproductive function. On the one hand, the purpose of this review is to establish the already known facts connected with early development in space flight, and on the other hand, it seems important to outline possible ways of further research.

The results presented in the review reveal a fundamental possibility of reproduction under the conditions of some species' long space flight. However, as applied to mammals, including humans, this requires further detailed research.

**Keywords:** *embryology, early development, weightlessness, fertilization, oocyte, sperm*

**АННОТАЦИЯ |** Актуальность эмбриологических исследований в условиях невесомости вызвана развитием технологий, которые в будущем, возможно, позволят осуществлять длительные космические полеты. Это неминуемо поставит целый ряд вопросов, связанных с реализацией репродуктивной функции.

Целью настоящего обзора данных является, с одной стороны, констатация уже известных фактов, связанных с ранним развитием в условиях космического полета, а с другой – представляется важным наметить возможные пути дальнейших исследований.

Результаты, представленные в обзоре, свидетельствуют о существовании принципиальной возможности размножения в условиях длительного космического полета некоторых видов, однако применительно к млекопитающим, в том числе к человеку, это требует дальнейшего детального исследования.

**Ключевые слова:** эмбриология, раннее развитие, невесомость, оплодотворение, яйцеклетка, сперматозоид

## ВВЕДЕНИЕ

Освоение человеком дальнего космоса требует решения целого ряда не только технических, но и медицинских вопросов, в том числе и с участием врача в дальних космических полетах [1]. Не последнее место в этом ряду занимают проблемы поддержания репродуктивной функции для сохранения вида. Размножение, как эволюционно обусловленная функция, необходимая для поддержания вида, представляет собой совокупность процессов, каждый из которых может быть чувствительным к различным факторам космического полета. Так, для млекопитающих, в частности человека, можно выделить следующие процессы:

- созревание мужских и женских половых клеток;
- оплодотворение;
- ранние стадии дробления;
- имплантация;
- гастрюляция и морфогенез;
- рождение и ранний постнатальный период.

На сегодняшний день даже принципиально не ясно, осуществимы ли все эти процессы в условиях космического полета, какие из них являются горячими точками для действия факторов космического полета и что делать в случае возникновения проблем.

**Размножение в условиях длительного космического полета представляется возможным для некоторых видов, однако требует детального исследования применительно к млекопитающим, в том числе к человеку.**

Ключевыми факторами длительного космического полета, в том числе за пределами магнитосферы Земли, действующими одновременно на организм, являются:

- невесомость и изменение гравитационного поля;
- изменение электромагнитного поля;
- изменение радиационного фона.

Для одиночных клеток и небольшой популяции клеток в раннем развитии мишенями действия невесомости являются структура клеток и экспрессия генов. Кроме того, как невесомость, так и гипомагнитные условия могут влиять на функционирование клеток путем модуляции, например их энергообеспечения. Мишенями действия ионизирующего излучения являются, в первую очередь, клеточные мембраны и нуклеиновые кислоты, в частности ДНК. Однако действие этих факторов даже на соматические клетки изучено мало, не говоря уже о половых клетках и ранних зародышах.

Помимо этого свой вклад в модуляцию биологических процессов могут вносить: измененный газовый состав атмосферы и микробиологическая обстановка в космическом корабле, ограниченное пространство для передвижения, замкнутый объем и другие факторы психологического напряжения, которые могут приводить к физиологическому стрессу и изменению гормонального статуса.

Тем не менее размножение в условиях длительного космического полета представляется возможным для некоторых видов, однако требующим детального исследования применительно к млекопитающим, в том числе и к человеку.

## РАЗВИТИЕ НАСЕКОМЫХ В УСЛОВИЯХ КОСМИЧЕСКОГО ПОЛЕТА

Исключительно удобным, а потому и одним из первых объектов для изучения влияния силы тяжести на развитие многоклеточного организма стала плодовая мушка *Drosophila melanogaster*. На этом объекте был проведен целый ряд экспериментов в условиях космического полета. Например, в полетах кораблей «Восток-3» и «Восток-4» космонавты проводили скрещивание мух уже после выхода аппарата на орбиту. Было показано, что оплодотворение, эмбриогенез и личиночная стадия приводят к появлению нормальных мух в условиях невесомости [2, 3]. После 44,5-суточного полета спутника «Фотон-М» № 4 (рис. 1) и последующего 12-суточного полета на борту российской станции Международной космической станции (2014, Россия) были получены особи плодовой мухи третьего-пятого поколения без аномалий эмбрионального развития, хотя и с изменениями в репродуктивной системе [4]. Более того, у этих же мух через три поколения пребывания в условиях силы тяжести Земли эти изменения



**Рис. 1.** Работа с плодовой мушкой *Drosophila melanogaster* на месте посадки спутника «Фотон-М» №4, 1 сентября 2014 г., Оренбургская область, Россия (фото Олега Волошина из архива ИМБП)

сохранялись в яичниках [5]. После 7-суточного полета шаттла Challenger (1985, США) увеличилось количество и размер яйцеклеток, а примерно 25% эмбрионов не развились во взрослых особей [6], хотя тем же авторам не удалось воспроизвести эти эффекты при улучшении оксигенации мух [7]. Следует отметить, что и в сперматозоидах частота доминантных летальных мутаций в условиях космического полета была выше, нежели в контроле, причем особенно в незрелых формах: сперматидях и сперматозитах [8, 9, 10].

## РАЗВИТИЕ РЫБ, ЗЕМНОВОДНЫХ И ПТИЦ В УСЛОВИЯХ КОСМИЧЕСКОГО ПОЛЕТА

Эксперименты, проведенные в рамках экспедиций шаттлов STS-81 (январь 1997 года) и STS-84 (май 1997 года) показали, что в спер-

матозоидах морского ежа отмечаются изменения, способствующие увеличению их двигательной активности [11].

Успешное скрещивание позвоночных животных на примере рыб медака (четыре особи в течение 15-суточного космического полета на борту шаттла) было произведено в 1994 году. Причем, несмотря на некоторые трудности спаривания в условиях невесомости, рыбы отложили 43 яйца, из которых 8 мальков появились еще в космосе, а 30 — в течение трех дней после посадки. У вылупившихся в космосе мальков было нормальное количество половых клеток, двое из них затем дали здоровое потомство на Земле [12].

В экспериментах, проведенных на ракетах Maser-3 (1989 год) и Maser-6 (1993 год), были продемонстрированы изменения на самых ранних стадиях развития яиц шпорцевой лягушки *Xenopus laevis*. Однако на более поздних

стадиях отличий в морфологии обнаружено не было [13].

В условиях космического полета в экспериментах с иглистым тритоном было показано, что нервная трубка не смыкается в голове или головной области у 80% эмбрионов [14]. Однако при экспонировании в центрифуге с вращением, создающим 1 g, подобный дефект имел место только у 4,5% эмбрионов. Изменения в замыкании нервной трубки, помимо целого ряда других факторов, могут быть ассоциированы с наблюдавшимся в условиях космического полета снижением содержания кальция в организме взрослого тритона, в частности в костной системе [15].

Также потребление кальция из скорлупы развивающимся эмбрионом перепела в условиях микрогравитации было снижено на ранних этапах развития (4-е сутки) [16, 17]. Однако к концу эмбриогенеза (14-16-е сутки) различий между контрольной и полетной группами не отмечалось [18]. Более того, результаты гистологических исследований показали, что у эмбрионов японского перепела в условиях космического полета происходит отставание в развитии спинного мозга, которое выражается в задержке морфогенеза, хотя вылупление птенцов происходило на 17-е сутки (рис. 2, рис. 3), так же, как и на Земле [19]. Тем не менее в раннем развитии эмбрионов японского перепела в микрогравитации имели место незначительное отставание в наборе массы и увеличении размеров тела [20], нарушения морфогенеза глаза [21], более слабое развитие тканей желудочно-кишечного тракта [22], нарушение формирования печени на ранних сроках развития, которое нивелировалось к концу эмбрионального развития [23], отставание процессов остеогенеза [18, 24].

**Удачные эксперименты по пренатальному развитию млекопитающих в условиях космического полета относятся преимущественно к поздним этапам развития.**

## РАЗВИТИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ КОСМИЧЕСКОГО ПОЛЕТА

У млекопитающих в условиях космического полета и в экспериментах, воспроизводящих его эффекты на Земле, снижается количество зрелых сперматозоидов в придатках семенников [25, 3, 27, 28, 29] (рис. 4). Количество сперматогоний статистически достоверно уменьшалось в яичках крыс после космических полетов спутников «Космос-1887» (13 суток) [30] и «Космос-2044» (14 суток) [29] по сравнению с контролем. На основании радиационной дозиметрии, выполненной в ходе космического полета первого из этих спутников, был сделан вывод, что снижение числа сперматогоний не может быть полностью объяснено радиационным облучением [30].

Кроме того, сомнительно изменение гормонального фона, поскольку после 91-суточного космического полета у самцов мышей его не отмечали. И хотя представленные данные в этом исследовании нуждаются в повторении эксперимента из-за недостаточного количества материала, нужно заметить, что гистологические изменения тканей семенников были аналогичны таковым в представленных ранее исследованиях [31].

В эксперименте Rodent Research - 4 на борту американского сегмента МКС (SpaceX-10 mission, февраль 2017 года, США) были изучены изменения на молекулярном уровне в тканях репродуктивной системы самцов мышей, которые находились в условиях космического полета в течение 21-24 дней. Причем забор тканей в этом эксперименте происходил в условиях невесомости на МКС, что исключало воздействие таких факторов, как перегрузка при посадке и период восстановления во время транспортировки в лабораторию. Полученные данные показали, что количественных изменений в относительном содержании белков не было, однако наблюдались изменения в уровне экспрессии некоторых генов, которые могут иметь ключевое значение в ранний период после возвращения к условиям силы тяжести [32]. При этом значения тех же параметров в случае, когда ткани были зафиксированы через двое суток после возвращения на Землю, не отличались от контроля [33].

Первые эксперименты по пренатальному развитию млекопитающих (крыс) были проведены на биоспутниках «Космос-1129» и «Космос-1514» (рис. 5). Так, в эксперименте на биоспутнике «Космос-1514» (1983 год) беременные



**Рис. 2.** Птенцы японского перепела, вылупившиеся на борту станции «Мир» (фото из архива ИМБП)



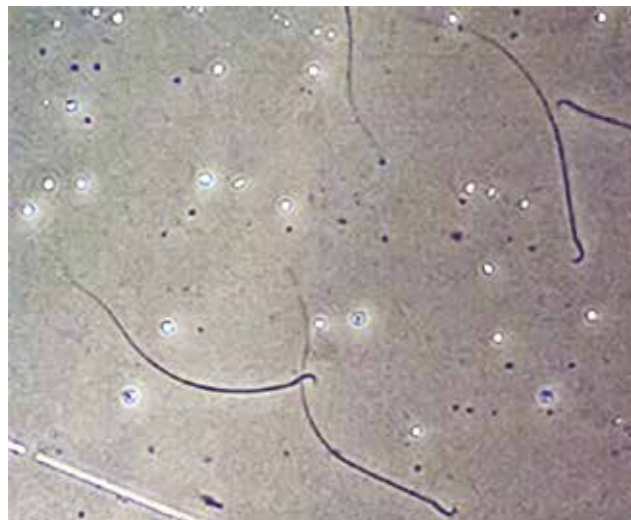
**Рис. 3.** Оборудование для экспозиции яиц японского перепела в условиях космического полета (фото из архива ИМБП)

самки крыс провели в полете около пяти суток, что является четвертью срока пренатального развития крыс, в результате чего была продемонстрирована принципиальная возможность формирования нормальных функций у развивающегося плода [34]. Увеличение экспозиции беременных самок до 11 дней в условиях космического полета в эксперименте NIH-R1 на борту шаттла (1994 год) также не привело к анатомическим аномалиям в развитии плода [35]. Тем не менее у животных полетной группы были отмечены ускоренное развитие щитовидной и паращитовидной желез, выявлены очаги измененной нервной ткани с уменьшением числа нейронов и признаками разрушения нервных клеток в различных отделах головного и спинного мозга [36, 37].

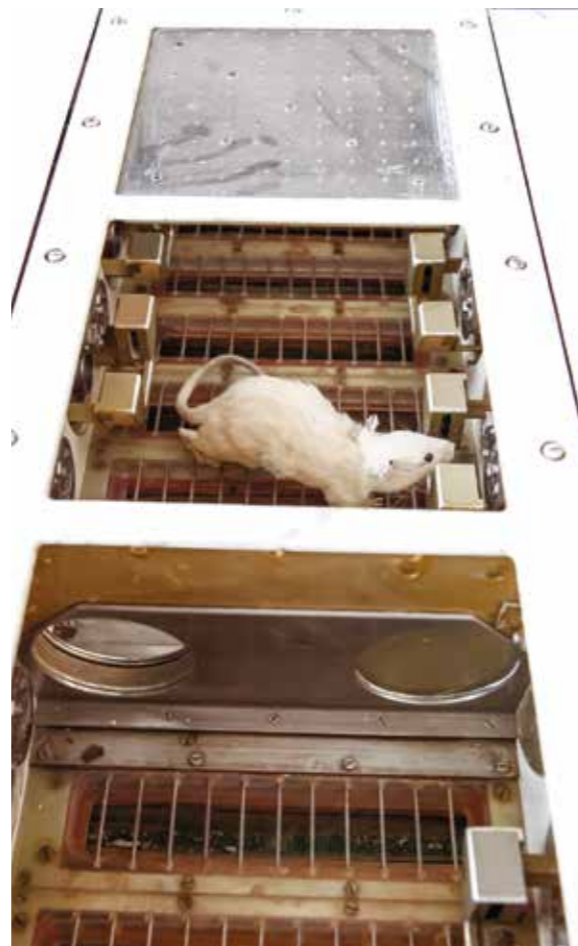
Однако представленные в литературе результаты удачных экспериментов по пренатально-

му развитию млекопитающих в условиях космического полета касаются, в первую очередь, не ранних этапов развития. Эксперименты с исследованием самых ранних стадий развития были в основном неудачны. В случае, когда для оплодотворения на Земле ооциты мыши использовали сперматозоиды, экспонированные в замороженном виде в течение 9 месяцев в условиях космического полета, коэффициент рождаемости был ниже [38]. Последнее подчеркивает ведущую роль изменений в гаметах в условиях микрогравитации как одного из основных факторов.

Впервые было показано, что в условиях космического полета возможно развитие 2-клеточных зародышей мышей до бластоцисты, хотя скорость образования бластоцист при этом сильно снижена [39].



**Рис. 4.** Сперматозоиды крысы после экспонирования в условиях, воспроизводящих эффекты микрогравитации на Земле (фото из архива ИМБП)



**Рис. 5.** Оборудование для проведения экспериментов, направленных на исследование раннего развития в условиях космического полета (фото из архива ИМБП)

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На сегодняшний день результаты большинства проведенных не на млекопитающих экспериментов свидетельствуют о том, что

**Понимание механизма нивелирования негативных изменений, полученных эмбрионами в космосе, после их рождения на Земле может стать полезным при разработке принципиально новых методов протекции организма человека во время длительных космических полетов.**

именно во время ранних стадий эмбриогенеза имеют место нарушения в развитии, которые обычно нивелируются на более поздних этапах. Более того, те изменения, которые тем не менее наблюдаются на поздних стадиях развития эмбрионов, например у эмбрионов японского перепела, сходны с таковыми у эмбрионов крыс аналогичного срока развития (отставание в наборе массы тела и окостенении скелета). Причем после рождения на Земле также происходит быстрое нивелирование этих изменений, механизм которого на сегодняшний день практически неясен. Понимание этого механизма могло бы быть полезным при разработке принципиально новых методов протекции организма человека во время длительных космических полетов и при ряде патологических состояний.

Поддержано программой фундаментальных исследований ГНЦ РФ — ИМБП РАН 65.4.

## Литература

1. Орлов О.И., Котов О.В., Куссмауль А.Р., Белаковский М.С. Роль врача в дальнем космическом полете // Воздушно-космическая сфера. 2020. № 1. С. 36 – 49.
2. Parfyonov G.P., Platonova R.N., Tairbekov M.G., Zhvalikovskaya V.P., Mozgovaya I.E., Rostopshina A.V., Rozov A.N. Biological experiments carried out aboard the biological satellite Cosmos-936. Life Sciences in Space Research. 1979. Vol. 17. Pp. 297 – 301.
3. Парфенов Г.П. Развитие организмов в состоянии невесомости // Космические исследования. 1964. Вып. 2. С. 330 – 335.
4. Ogneva I.V., Belyakin S.N., Sarantseva S.V. The Development of Drosophila Melanogaster under Different Duration Space Flight and Subsequent Adaptation to Earth Gravity. PLoS One. 2016. Vol. 11. Iss. 11, e0166885. DOI: 10.1371/journal.pone.0166885
5. Куприянова М.С., Усик М.А., Огнева И.В. Содержание цитоскелетных белков в ооцитах третьего поколения плодовой мушки Drosophila melanogaster, полученных после 44,5-суточного космического полета // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2016. Т. 50. № 4. С. 27 – 34.
6. Vernos I., Gonzalez-Jurado J., Calleja M. et al. Microgravity effects on the oogenesis and development of embryos of Drosophila melanogaster laid in the Spaceshuttle during the Biorack experiment (ESA). The International Journal of Developmental Biology. 1989. Vol. 33(2). Pp. 213 – 226.
7. Marco R., Bengurira A., Sanchez J. et al. Effects of the space environment on Drosophila melanogaster development. Implications of the IML-2 experiment. Journal of Biotechnology. 1996. Vol. 47. Iss. 2 – 3. Pp. 179–189. DOI: 10.1016/0168-1656(96)01408-3
8. Парфенов Г.П. Возникновение доминантных летальных мутаций у дрозофилы при космическом полете на корабле-спутнике // Проблемы космической биологии. Том 1. М., Наука, 1962. С. 232 – 247.
9. Парфенов Г.П. Причины летальности зародышевых клеток у дрозофилы после полетов кораблей «Восток-3» и «Восток-4» // Космические исследования. 1964. Вып. 2. С. 335 – 342.
10. Парфенов Г.П. Генетические исследования в космосе // Космические исследования. 1967. Вып. 5. С. 633 – 635.
11. Tash J.S., Bracho G.E. Microgravity alters protein phosphorylation changes during initiation of sea urchin sperm motility. FASEB Journal. 1999. Vol. 13. Iss. 9001. Pp. S43 – S54. DOI: 10.1096/fasebj.13.9001.s43
12. Ijiri K. Fish mating experiment in space – what it aimed at and how it was prepared. Biological Sciences in Space. 1995. Vol. 9. Iss. 1. Pp. 3 – 16. DOI: 10.2187/bss.9.3
13. De Mazière A., Gonzalez-Jurado J., Reijnen M., Narraway J., Ubbels G.A. Transient effects of microgravity on early embryos of Xenopus laevis. Advances in space research. 1996. Vol. 17 (6 – 7). Pp. 219 – 223. DOI: 10.1016/0273-1177(95)00638-u
14. Gualandris-Parisot L., Husson D., Foulquier F., Kan P., Davet J., Aimar C., Dournon C., Duprat A.M. Pleurodeles waltl, amphibian, Urodele, is a suitable biological model for embryological and physiological space experiments on a vertebrate. Advances in space research. 2001. Vol. 28. Iss. 4. Pp. 569 – 578. DOI:10.1016/S0273-1177(01)00384-2
15. Бесова Н.В., Савельев С.В., Черников В.П. Влияние невесомости на амфибий. Скелет и минеральный обмен // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 1993. Т. 116. № 7. С. 90 – 92.
16. Orban J.I., Piert S.J., Guryeva T.S., Hester P.Y. Calcium utilization by quail embryos during activities preceding space flight and during embryogenesis in microgravity aboard the orbital space station MIR. Journal of gravitational physiology. 1999. Vol. 6(2). Pp. 33 – 41.
17. Комиссарова Д.В., Гурьева Т.С., Сычев В.Н. Динамика использования кальция для построения скелета эмбрионов японского перепела в условиях невесомости // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2011. Т. 45. № 5. С. 52 – 54.
18. Комиссарова Д.В., Гурьева Т.С., Дадашева О.А., Сычев В.Н. Общая характеристика эмбриогенеза хрящевой и костной ткани у эмбрионов японского перепела в невесомости // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2013. Т. 47. № 4. С. 77 – 78.
19. Дадашева О.А., Гурьева Т.С., Медникова Е.И., Дадашева М.Т., Сычев В.Н. Гистогенез печени у эмбрионов японского перепела, развившихся в условиях невесомости // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2011. Т. 45. № 2. С. 30 – 34.
20. Дадашева О.А., Гурьева Т.С., Сычев В.Н., Дженс Г. Изучение процесса окостенения скелета верхних и нижних конечностей эмбрионов японского перепела, развившихся в условиях космического полета // Космическая биология и авиакосмическая медицина. 1993. Т. 32. № 3. С. 38 – 41.
21. Гурьева Т.С., Дадашева О.А., Григорян Э.Н., Сычев В.Н., Медникова Е.И., Лебедева З.Н. Особенности морфогенеза глаза у эмбрионов японского перепела, развившихся в условиях невесомости // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2003. Т. 37. № 6. С. 50 – 55.
22. Гурьева Т.С., Дадашева О.А., Медникова Е.И., Дадашева М.Т., Сычев В.Н. Гистогенез внутренних органов эмбрионов японского перепела, развившихся в условиях невесомости // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2009. Т. 43. № 6. С. 8 – 13.
23. Дадашева О.А., Гурьева Т.С., Сычев В.Н., Медникова Е.И., Филатова А.В., Комиссарова Д.В. Особенности развития спинного мозга у эмбрионов и птенцов японского перепела в условиях космического полета // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2013. Т. 47. № 5. С. 3 – 6.
24. Комиссарова Д.В., Гурьева Т.С., Дадашева О.А., Сычев В.Н. Гистогенез костной и хрящевой ткани эмбрионов японского перепела в условиях невесомости на ранних стадиях развития // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2012. Т. 46. № 5. С. 64 – 67.
25. Серова Л.В., Денисова Л.А., Апанасенко Э.И., Кузнецова М.А., Мейзеров Е.С. Репродуктивная функция крыс-самцов после полета на биоспутнике «Космос-1129» // Космическая биология и авиакосмическая медицина. 1982. Т. 16. № 5. С. 62 – 65.
26. Серова Л.В. Влияние невесомости на репродуктивную систему млекопитающих // Космическая биология и авиакосмическая медицина. 1989. Т. 23. № 2. С. 11 – 16.
27. Серова Л.В. Адаптивные возможности млекопитающих в условиях невесомости // Авиакосмическая и экологическая медицина. 1996. Т. 30. № 2. С. 5 – 11.
28. Merrill A.H. Jr., Wang E., Mullins R.E., Grindeland R.E., Popova I.A. Analyses of plasma for metabolic and hormonal changes in rats flown aboard COSMOS 2044. Journal of applied physiology (Bethesda, Md.: 1985). 1992. Vol. 73. 2 Suppl. Pp. 132S – 135S. DOI: 10.1152/jappl.1992.73.2.S132
29. Amann R.P., Deaver D.R., Zirkin B.R., Grills G.S., Sapp W.J., Veeramachaneni D.N., Clemens J.W., Banerjee S.D., Folmer J., Gruppi C.M., et al. Effects of microgravity or simulated launch on testicular function

in rats. Journal of applied physiology (Bethesda, Md.: 1985). 1992. Vol. 73. 2 Suppl. Pp. 174S – 185S.

30. **Sapp W.J., Philpott D.E., Williams C.S., Williams J.W., Kato K., Miquel J.M., Serova L.** Comparative study of spermatogonial survival after x-ray exposure, high LET (HZE) irradiation or spaceflight. Advances in space research. 1992. Vol. 12 (2 – 3). Pp. 179 – 189.

31. **Masini M.A., Albi E., Barmo C., et al.** The impact of long-term exposure to space environment on adult mammalian organisms: a study on mouse thyroid and testis. PLoS One. 2012. №. 7. Iss. 4, e35418. DOI: 10.1371/journal.pone.0035418

32. **Ogneva I.V., Usik M.A., Loktev S.S., Zhdankina Y.S., Biryukov N.S., Orlov O.I., Sychev V.N.** Testes and duct deferens of mice during space flight: cytoskeleton structure, sperm-specific proteins and epigenetic events. Scientific reports. 2019. Vol. 9(1). P. 9730. DOI: 10.1038/s41598-019-46324-3

33. **Matsumura T., Noda T., Muratani M., Okada R., Yamane M., Isotani A., Kudo T., Takahashi S., Ikawa M.** Male mice, caged in the International Space Station for 35 days, sire healthy offspring. Scientific reports. 2019. Vol. 9(1). P. 13733. DOI: 10.1038/s41598-019-50128-w

34. Ontogenesis of Mammals in Microgravity, NASA TM 103978, 1993.

35. **Серова Л.В., Наточин Ю.В., Носовский А.М., Шахматова Е.И., Фаст Т.** Влияние невесомости на систему мать – плод (результаты эмбриологического эксперимента NIH-R1 на борту Space Shuttle) // Авиакосмическая и экологическая медицина. 1996. Т. 30. № 6. С. 4 – 8.

36. **Савельев С.В., Серова Л.В., Бесова Н.В., Носовский А.М.** Влияние невесомости на развитие эндокринной системы крыс // Авиакосмическая и экологическая медицина. 1998. Т. 32. № 2. С.31 – 36.

37. **Серова Л.В.** Микрогравитация и развитие млекопитающих: проблемы, результаты, перспективы // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2001. Т. 35. № 2. С. 32 – 35.

38. **Wakayama S., Kamada Y., Yamanaka K., et al.** Healthy offspring from freeze-dried mouse spermatozoa held on the International Space Station for 9 months // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2017. Vol. 114. No. 23. Pp. 5988 – 5993. DOI: 10.1073/pnas.1701425114

39. **Lei X., Cao Y., Ma B., et al.** Development of mouse preimplantation embryos in space // National Science Review. 2020. Vol. 7. Iss. 9. Pp. 1437 – 1446. DOI: 10.1093/nsr/nwaa062

**References**

1. **Orlov O.I., Kotov O.V., Kussmaul' A.R., Belakovskiy M.S.** Rol' vracha v dal'nem kosmicheskom polete. Vozdushno-kosmicheskaya sfera, 2020, no. 1, pp. 36 – 49.

2. **Parfyonov G.P., Platonova R.N., Tairbekov M.G., Zhvalikovskaya V.P., Mozgovaya I.E., Rostopshina A.V., Rozov A.N.** Biological experiments carried out aboard the biological satellite Cosmos-936. Life Sciences in Space Research, 1979, vol. 17, pp. 297 – 301.

3. **Parfenov G.P.** Razvitie organizmov v sostoyanii nevesomosti. Kosmicheskie issledovaniya, 1964, iss. 2, pp. 330 – 335.

4. **Ogneva I.V., Belyakin S.N., Sarantseva S.V.** The Development of Drosophila Melanogaster under Different Duration Space Flight and Subsequent Adaptation to Earth Gravity. PLoS One, 2016, vol. 11, iss. 11, e0166885. DOI: 10.1371/journal.pone.0166885

5. **Kupriyanova M.S., Usik M.A., Ogneva I.V.** Soderzhanie tsitoskeletnykh belkov v ootsitakh tret'ego pokoleniya plodovoy mushki Drosophila melanogaster, poluchennykh posle 44,5-sutochnogo kosmicheskogo poleta. Aviakosmicheskaya i ekologicheskaya meditsina, 2016, vol. 50, no. 4, pp. 27 – 34.

6. **Vernos I., Gonzalez-Jurado J., Calleja M. et al.** Microgravity effects on the oogenesis and development of embryos of Drosophila melanogaster laid in the Spaceshuttle during the Biorack experiment (ESA). The International Journal of Developmental Biology, 1989, vol. 33(2), pp. 213 – 226.

7. **Marco R., Bengurira A., Sanchez J. et al.** Effects of the space environment on Drosophila melanogaster development. Implications of the IML-2 experiment. Journal of Biotechnology, 1996, vol. 47, iss. 2 – 3, pp. 179–189. DOI: 10.1016/0168-1656(96)01408-3

8. **Parfenov G.P.** Vozniknovenie dominantnykh letal'nykh mutatsiy u drozofily pri kosmicheskom polete na korable-sputnike. Problemy kosmicheskoi biologii, vol. 1. Moscow, Nauka, 1962, pp. 232 – 247.

9. **Parfenov G.P.** Prichiny letal'nosti zarodyshevykh kletok u drozofily posle poletov korably "Vostok-3" i "Vostok-4". Kosmicheskie issledovaniya, 1964, iss. 2, pp. 335 – 342.

10. **Parfenov G.P.** Geneticheskie issledovaniya v kosmose. Kosmicheskie issledovaniya, 1967, iss. 5, pp. 633 – 635.

11. **Tash J.S., Bracho G.E.** Microgravity alters protein phosphorylation changes during initiation of sea urchin sperm motility. faseb journal, 1999, vol. 13, iss. 9001, pp. S43 – S54. DOI: 10.1096/fasebj.13.9001.s43

12. **Ijiri K.** Fish mating experiment in space-what it aimed at and how it was prepared. Biological Sciences in Space, 1995, vol. 9, iss. 1, pp. 3 – 16. DOI: 10.2187/bss.9.3

13. **De Mazière A., Gonzalez-Jurado J., Reijnen M., Naraway J., Ubbels G.A.** Transient effects of microgravity on early embryos of Xenopus laevis. Advances in space research, 1996, vol. 17 (6 – 7), pp. 219 – 223. DOI: 10.1016/0273-1177(95)00638-u

14. **Gualandris-Parisot L., Husson D., Foulquier F., Kan P., Davet J., Aimar C., Dournon C., Duprat A.M.** Pleurodeles waltl, amphibian, Urodele, is a suitable biological model for embryological and physiological space experiments on a vertebrate. Advances in space research, 2001, vol. 28, iss. 4, pp. 569 – 578. DOI:10.1016/S0273-1177(01)00384-2

15. **Besova N.V., Savel'ev S.V., Chernikov V.P.** Vliyanie nevesomosti na amfibij. Skelet i mineral'nyj obmen. Bjulleten' jeksperimental'noj biologii i mediciny, 1993, vol. 116, no. 7, c. 90 – 92.

16. **Orban J.I., Piert S.J., Guryeva T.S., Hester P.Y.** Calcium utilization by quail embryos during activities preceding space flight and during embryogenesis in microgravity aboard the orbital space station MIR. Journal of gravitational physiology, 1999, vol. 6(2), pp. 33 – 41.

17. **Komissarova D.V., Gur'eva T.S., Sychev V.N.** Dinamika ispol'zovaniya kal'tsiya dlya postroeniya skeleta embrionov yaponskogo perepela v usloviyakh nevesomosti. Aviakosmicheskaya i ekologicheskaya meditsina, 2011, vol. 45, no. 5, pp. 52 – 54.

18. **Komissarova D.V., Gur'eva T.S., Sychev V.N.** Obschaya kharakteristika embriogeneza khryashchevoy i kostnoy tkani u embrionov yaponskogo perepela v nevesomosti. Aviakosmicheskaya i ekologicheskaya meditsina, 2013, vol. 47, no. 4, pp. 77 – 78.

19. **Dadasheva O.A., Gur'eva T.S., Mednikova E.I., Dadasheva M.T., Sychev V.N.** Gistogenez pecheni u embrionov yaponskogo perepela, razvivshikhsya v usloviyakh nevesomosti. Aviakosmicheskaya i ekologicheskaya meditsina, 2011, vol. 45, no. 2, pp. 30 – 34.

20. **Dadasheva O.A., Gur'eva T.S., Sychev V.N., Dzhens G.** Izuchenie protsessa okostneniya skeleta verkhnikh i nizhnikh konechnostey embrionov yaponskogo perepela, razvivshikhsya v usloviyakh kosmicheskogo poleta. Kosmicheskaya biologiya i aviakosmicheskaya meditsina, 1993, vol. 32, no. 3, pp. 38 – 41.

21. **Gur'eva T.S., Dadasheva O.A., Grigoryan E.N., Sychev V.N., Mednikova E.I., Lebedeva Z.N.** Osobennosti morfogeneza glaza u embrionov yaponskogo perepela, razvivshikhsya v usloviyakh nevesomosti. Aviakosmicheskaya i ekologicheskaya meditsina, 2003, vol. 37, no. 6, pp. 50 – 55.

22. **Gur'eva T.S., Dadasheva O.A., Mednikova E.I., Dadasheva M.T., Sychev V.N.** Gistogenez vnutrennikh organov embrionov yaponskogo perepela, razvivshikhsya v usloviyakh nevesomosti. Aviakosmicheskaya i ekologicheskaya meditsina, 2009, vol. 43, no. 6, pp. 8 – 13.

23. **Dadasheva O.A., Gur'eva T.S., Sychev V.N., Mednikova E.I., Filatova A.V., Komissarova D.V.** Osobennosti razvitiya spinnogo mozga u embrionov i ptentsov yaponskogo perepela v usloviyakh kosmicheskogo poleta. Aviakosmicheskaya i ekologicheskaya meditsina, 2013, vol. 47, no. 5, pp. 3 – 6.

24. **Komissarova D.V., Gur'eva T.S., Dadasheva O.A., Sychev V.N.** Gistogenez kostnoy i khryashchevoy tkani embrionov yaponskogo perepela v usloviyakh nevesomosti na rannikh stadiyakh razvitiya. Aviakosmicheskaya i ekologicheskaya meditsina, 2012, vol. 46, no. 5, pp. 64 – 67.

25. **Serova L.V., Denisova L.A., Apasenchenko Z.I., Kuznetsova M.A., Meyerzerov E.S.** Reproaktivnaya funktsiya krysa-samtsov posle poleta na biosputnike "Kosmos-1129". Kosmicheskaya biologiya i aviakosmicheskaya meditsina, 1982, vol. 16, no. 5, pp. 62 – 65.

26. **Serova L.V.** Vliyanie nevesomosti na reproduktivnyuyu sistemu mlekopitayushchikh. Kosmicheskaya biologiya i aviakosmicheskaya meditsina, 1989, vol. 23, no. 2, pp. 11 – 16.

27. **Serova L.V.** Adaptivnye vozmozhnosti mlekopitayushchikh v usloviyakh nevesomosti. Aviakosmicheskaya i ekologicheskaya meditsina, 1996, vol. 30, no. 2, pp. 5 – 11.

28. **Merrill A.H. Jr., Wang E., Mullins R.E., Grindeland R.E., Popova I.A.** Analyses of plasma for metabolic and hormonal changes in rats flown aboard COSMOS 2044. Journal of applied physiology (Bethesda, Md.:

1985), 1992, vol. 73, 2 suppl, pp. 132S – 135S. DOI: 10.1152/jappl.1992.73.2.S132

29. **Amann R.P., Deaver D.R., Zirkin B.R., Grills G.S., Sapp W.J., Veeramachaneni D.N., Clemens J.W., Banerjee S.D., Folmer J., Gruppi C.M., et al.** Effects of microgravity or simulated launch on testicular function in rats. Journal of applied physiology (Bethesda, Md.: 1985), 1992, vol. 73, 2 suppl, pp. 174S – 185S.

30. **Sapp W.J., Philpott D.E., Williams C.S., Williams J.W., Kato K., Miquel J.M., Serova L.** Comparative study of spermatogonial survival after x-ray exposure, high LET (HZE) irradiation or spaceflight. Advances in space research, 1992, vol. 12 (2 – 3), pp. 179 – 189.

31. **Masini M.A., Albi E., Barmo C., et al.** The impact of long-term exposure to space environment on adult mammalian organisms: a study on mouse thyroid and testis. PLoS One, 2012, no. 7, iss. 4, e35418. DOI: 10.1371/journal.pone.0035418

32. **Ogneva I.V., Usik M.A., Loktev S.S., Zhdankina Y.S., Biryukov N.S., Orlov O.I., Sychev V.N.** Testes and duct deferens of mice during space flight: cytoskeleton structure, sperm-specific proteins and epigenetic events. Scientific reports, 2019, vol. 9(1), p. 9730. DOI: 10.1038/s41598-019-46324-3

33. **Matsumura T., Noda T., Muratani M., Okada R., Yamane M., Isotani A., Kudo T., Takahashi S., Ikawa M.** Male mice, caged in the International Space Station for 35 days, sire healthy offspring. Scientific reports, 2019, vol. 9(1), p. 13733. DOI: 10.1038/s41598-019-50128-w

34. Ontogenesis of Mammals in Microgravity, NASA TM 103978, 1993.

35. **Serova L.V., Natochin Yu.V., Nosovskiy A.M., Shakhmatova E.I., Fast T.** Vliyanie nevesomosti na sistemu mat' – plod (rezul'taty embriologicheskogo eksperimenta NIH-R1 na bortu Space Shuttle). Aviakosmicheskaya i ekologicheskaya meditsina, 1996, vol. 30, no. 6, pp. 4 – 8.

36. **Savel'ev S.V., Serova L.V., Besova N.V., Nosovskiy A.M.** Vliyanie nevesomosti na razvitie endokrinnoy sistemy krysa. Aviakosmicheskaya i ekologicheskaya meditsina, 1998, vol. 32, no. 2, pp. 31 – 36.

37. **Serova L.V.** Mikrogravitatsiya i razvitie mlekopitayushchikh: problemy, rezul'taty, perspektivy. Aviakosmicheskaya i ekologicheskaya meditsina, 2001, vol. 35, no. 2, pp. 32 – 35.

38. **Wakayama S., Kamada Y., Yamanaka K., et al.** Healthy offspring from freeze-dried mouse spermatozoa held on the International Space Station for 9 months. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2017, vol. 114, no. 23, pp. 5988 – 5993. DOI: 10.1073/pnas.1701425114

39. **Lei X., Cao Y., Ma B., et al.** Development of mouse preimplantation embryos in space. National Science Review, 2020, vol. 7, iss. 9, pp. 1437 – 1446. DOI: 10.1093/nsr/nwaa062



© Ogneva I.V., Guryeva T.S., Sychev V.N., Orlov O.I., 2021

**История статьи:**  
Поступила в редакцию: 12.01.2021  
Принята к публикации: 07.02.2021

**Модератор:** Гесс Л.А.  
**Конфликт интересов:** отсутствует

**Для цитирования:**  
Огнева И.В., Гурьева Т.С., Сычев В.Н., Орлов О.И. Эмбриологические исследования в космосе // Воздушно-космическая сфера. 2021. №1. С. 34 – 43.