



УДК 57.045

EDN LQVYSB

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2023-4-1-103-110>

## Влияние факторов космического полета на поведение самцов *Drosophila melanogaster*

Ю. В. Брагина<sup>✉1</sup>, Н. Г. Беседина<sup>1</sup>, Л. В. Даниленкова<sup>1</sup>, Е. А. Камышева<sup>1</sup>, О. Н. Ларина<sup>2</sup>,  
А. А. Бурлакова<sup>3</sup>, Н. Г. Камышев<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, 199034, Россия, г. Санкт-Петербург, наб. Макарова, д. 6

<sup>2</sup> Институт медико-биологических проблем РАН, 123007, Россия, г. Москва, Хорошевское шоссе, д. 76А

<sup>3</sup> Ракетно-космическая корпорация «Энергия» им. С. П. Королева, 141070, Россия, Московская обл., г. Королев, ул. Ленина, д. 4А

### Сведения об авторах

Юлия Валерьевна Брагина, SPIN-код: 3908-4633, Scopus AuthorID: 6505789804, ResearcherID: J-8116-2018, ORCID: 0000-0003-0432-0063, e-mail: [julia\\_bragina@infran.ru](mailto:julia_bragina@infran.ru)

Наталья Геннадьевна Беседина, ORCID: 0000-0003-0603-9486, e-mail: [nbesedina21@infran.ru](mailto:nbesedina21@infran.ru)

Лариса Владимировна Даниленкова, ORCID: 0000-0001-7826-6106, e-mail: [danilenkova@infran.ru](mailto:danilenkova@infran.ru)

Елена Аркадьевна Камышева, ORCID: 0000-0002-5301-2393, e-mail: [kamyshvaea@infran.ru](mailto:kamyshvaea@infran.ru)

Ольга Николаевна Ларина, ORCID: 0000-0002-2827-3428, e-mail: [olarina@imbp.ru](mailto:olarina@imbp.ru)

Анна Алексеевна Бурлакова, e-mail: [anna.burlakova@mail.ru](mailto:anna.burlakova@mail.ru)

Николай Григорьевич Камышев, SPIN-код: 4461-9955, Scopus AuthorID: 6603773316, ResearcherID: N-3922-2017, ORCID: 0000-0002-3611-7417, e-mail: [kamyshvng@infran.ru](mailto:kamyshvng@infran.ru)

**Для цитирования:** Брагина, Ю. В., Беседина, Н. Г., Даниленкова, Л. В., Камышева, Е. А., Ларина, О. Н., Бурлакова, А. А., Камышев, Н. Г. (2023) Влияние факторов космического полета на поведение самцов *Drosophila melanogaster*. *Интегративная физиология*, т. 4, № 1, с. 103–110. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2023-4-1-103-110>  
EDN LQVYSB

**Получена** 20 января 2023; прошла рецензирование 14 марта 2023; принята 16 марта 2023.

**Финансирование:** Работа выполнена при поддержке Государственной программы РФ 47 ГП «Научно-технологическое развитие Российской Федерации» (2019-2030) (тема 63.1).

**Права:** © Ю. В. Брагина, Н. Г. Беседина, Л. В. Даниленкова, Е. А. Камышева, О. Н. Ларина, А. А. Бурлакова, Н. Г. Камышев (2023). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях [лицензии CC BY-NC 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/).

**Аннотация.** Дрозофила уже полвека служит модельным объектом в биомедицинских исследованиях влияния факторов космического полета на стабильность генома, продолжительность жизни, метаболизм, иммунитет. До настоящего времени изучение поведения проводили у потомков мух, побывавших в космосе, либо у мух непосредственно на международной космической станции (МКС). Нами впервые показано, что у самцов дрозофилы после возвращения на Землю из полета на МКС происходит нарушение реакции геотаксиса, снижение общего уровня локомоторной активности и интенсивности ухаживания. Нарушения поведения сохраняются не менее двух недель. Во время космических полетов основным стрессирующим фактором для физиологических процессов в организме является микрогравитация. В условиях микрогравитации нарушается способность живого организма контролировать положение своего тела в пространстве и без специальной подготовки снижается возможность совершать целенаправленные движения. В условиях микрогравитации отсутствует тепловая конвекция воздуха, что может приводить к локальным изменениям процентного соотношения кислорода и углекислого газа. В результате в полетных контейнерах с мухами со временем изменяется микроклимат, что может отражаться на физиологическом состоянии дрозофилы. Изменение (ухудшение) физиологического состояния мух может оказывать влияние на результаты послеполетных испытаний.

**Ключевые слова:** дрозофила, космический полет, микрогравитация, международная космическая станция, взбирание, локомоторная активность, поведение ухаживания, звукопродукция

# The effect of spaceflight on behavior of *Drosophila melanogaster* males

Yu. V. Bragina<sup>✉1</sup>, N. G. Besedina<sup>1</sup>, L. V. Danilenkova<sup>1</sup>, E. A. Kamysheva<sup>1</sup>, O. N. Larina<sup>2</sup>,  
A. A. Burlakova<sup>3</sup>, N. G. Kamyshev<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, 6 Makarova Emb., Saint Petersburg 199034, Russia

<sup>2</sup> Institute of Biomedical Problems, Russian Academy of Sciences, 76a Khoroshevskoye Highway, Moscow 123007, Russia

<sup>3</sup> S. P. Korolev Rocket and Space Corporation Energia, 4A Lenin Str., Korolev 141070, Russia

## Authors

Yulia V. Bragina, SPIN: 3908-4633, Scopus AuthorID: 6505789804, ResearcherID: J-8116-2018, ORCID: 0000-0003-0432-0063, e-mail: [julia\\_bragina@infran.ru](mailto:julia_bragina@infran.ru)

Natalia G. Besedina, ORCID: 0000-0003-0603-9486, e-mail: [nbesedina21@infran.ru](mailto:nbesedina21@infran.ru)

Larisa V. Danilenkova, ORCID: 0000-0001-7826-6106, e-mail: [danilenkova@infran.ru](mailto:danilenkova@infran.ru)

Elena A. Kamysheva, ORCID: 0000-0002-5301-2393, e-mail: [kamyshevaea@infran.ru](mailto:kamyshevaea@infran.ru)

Olga N. Larina, ORCID: 0000-0002-2827-3428, e-mail: [olarina@imbp.ru](mailto:olarina@imbp.ru)

Anna A. Burlakova, e-mail: [anna.burlakova@mail.ru](mailto:anna.burlakova@mail.ru)

Nikolai G. Kamyshev, SPIN: 4461-9955, Scopus AuthorID: 6603773316, ResearcherID: N-3922-2017, ORCID: 0000-0002-3611-7417, e-mail: [kamyshevng@infran.ru](mailto:kamyshevng@infran.ru)

**For citation:** Bragina, Yu. V., Besedina, N. G., Danilenkova, L. V., Kamysheva, E. A., Larina, O. N., Burlakova, A. A., Kamyshev, N. G. (2023) The effect of spaceflight on behavior of *Drosophila melanogaster* males. *Integrative Physiology*, vol. 4, no. 1, pp. 103–110. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2023-4-1-103-110> EDN LQVYSB

**Received** 20 January 2023; reviewed 14 March 2023; accepted 16 March 2023.

**Funding:** This study was supported by the Government Program of the Russian Federation 47 GP “Scientific and Technological Development of the Russian Federation” (2019-2030) (63.1).

**Copyright:** © Yu. V. Bragina, N. G. Besedina, L. V. Danilenkova, E. A. Kamysheva, O. N. Larina, A. A. Burlakova, N. G. Kamyshev (2023). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under [CC BY-NC License 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/).

**Abstract.** For about half a century *Drosophila* has served as a model subject in biomedical research in the influence of spaceflight factors on genome stability, lifespan, metabolism and immunity. Up to now behavioral investigations have been performed either with offspring of flies that had been to space or directly with flies onboard the International Space Station (ISS). Ours is the first research providing evidence that upon return to the Earth after the spaceflight to the ISS, *drosophila* males show impaired geotaxis, reduced locomotor activity and decreased courtship intensity. The behavioral changes retain for at least two weeks. The main stress factor during the spaceflight is microgravity. Under these conditions living organisms are less able to control posture and goal-directed movements. Microgravity disturbs warm air convection that may cause local changes in oxygen-carbon dioxide balance. This creates unfavorable conditions in vials worsening the physiological state of flies that may influence the results of postflight tests.

**Keywords:** *Drosophila*, spaceflight, microgravity, International Space Station, climbing, locomotion, courtship, courtship song

## Введение

Уже более века дрозофила является универсальным модельным объектом в биомедицинских исследованиях. Дрозофила оказалась первым живым существом, которое побывало в космосе — в 1947 г. во время полета на баллистической ракете мухи около трех минут находились в суборбитальном пространстве, а затем благополучно вернулись на Землю на парашюте (Harrington 2014). В 1960 г. вместе со знаменитыми собаками Белкой и Стрелкой мухи в течение суток летали на корабле Спутник-5.

Были контейнеры с мухами и на корабле Восток-1 вместе с Юрием Гагариным в 1961 г. В дальнейшем мухи регулярно летали на биоспутниках, пилотируемых кораблях и на орбитальных станциях. Дрозофилу использовали для выяснения влияния факторов космического полета (микрогравитации, космических лучей и др.) на частоту возникновения мутаций, нарушения развития и метаболизма, процессы старения, иммунный ответ и пр. Результаты основных исследований за полвека были суммированы в обзоре Иера (Iyer et al. 2022).

Влияние микрогравитации на поведение дрозофилы начали изучать только в конце прошлого века (Benguria et al. 1996). В условиях невесомости наблюдается увеличение двигательной активности, мухи способны успешно ползать по стенкам полетных контейнеров, спариваться и откладывать яйца, хотя и испытывают при этом определенные трудности. Также было проведено много экспериментов по моделированию микро- и гипергравитации в лабораторных условиях с помощью центрифуг (Mhatre et al. 2022). В целом авторы отмечают, что эффект зависит от интенсивности воздействия, времени экспозиции и стадии развития дрозофилы. Изучение продолжительности адаптации к уровню земной гравитации после космических полетов у мух пока еще не проводилось.

Дрозофила в условиях космического полета находится в контейнерах с воздухопроницаемыми крышками. В условиях микрогравитации отсутствует тепловая конвекция воздуха, а, следовательно, концентрация кислорода и углекислого газа может отличаться в разных участках космических аппаратов даже несмотря на принудительную вентиляцию. Из-за нарушения нормального воздухообмена микроклимат внутри контейнеров с дрозофилой меняется, мухи, возможно, испытывают кислородное голодание, что может оказывать неспецифический эффект на регистрируемые физиологические показатели биообъектов.

Цель данной работы — изучить длительность сохранения изменений поведения самцов

дрозофилы после полета на Международную космическую станцию (МКС) и в эксперименте с моделированием ограничения воздухообмена в лабораторных условиях.

## Материалы и методы

Использовали самцов инбредной линии *VB09*, выделенной из Волгоградской природной популяции в 2009 г. Далее линию поддерживали в Институте медико-биологических проблем РАН и Институте физиологии им. И. П. Павлова РАН. Мух содержали на стандартной изюмно-дрожжевой среде, при 12:12 световом цикле, при температуре 25°C. Все манипуляции с мухами проводили без наркотизации.

### Полет на МКС

Доставка самцов на МКС состоялась 8 декабря 2021 г., возвращение — 20 декабря 2021 г. на корабле Союз МС-20. Общая продолжительность полета составила 11 суток 19 часов.

По 50 самцов в возрасте 1–2 суток помещали в полетные пластиковые контейнеры (28x115 мм) с питательной средой. Контейнеры закрывали винтовой крышкой с воздухопроницаемой мембраной. Свободный объем воздуха в контейнерах составлял около 40 мл. Контейнеры упаковывали в укладку «Дрозофила» (рис. 1). За сутки до старта укладку закрывали. После доставки на МКС укладку открывали и устанавливали в служебном модуле российского сегмента МКС. Во время полета освещение было

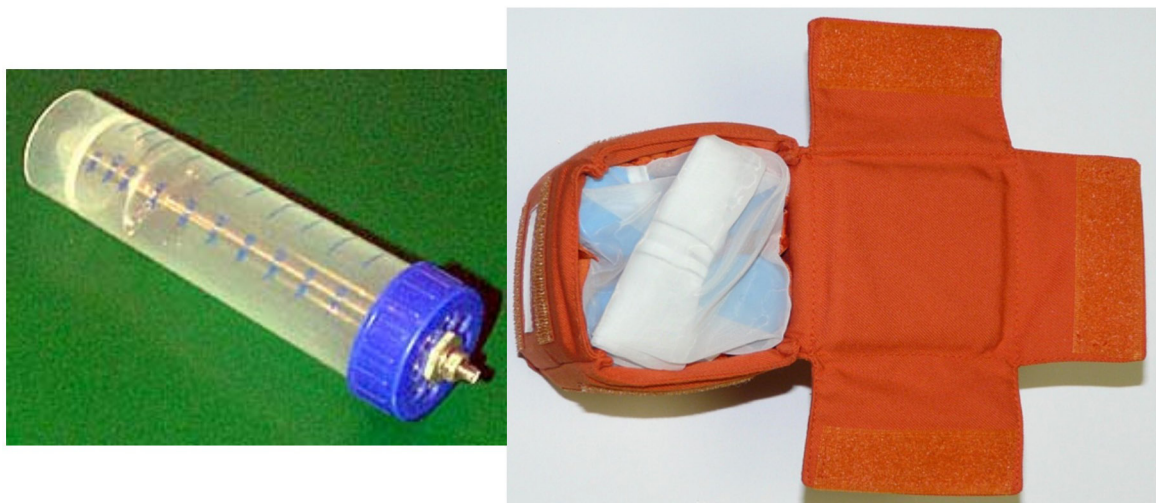


Рис. 1. Полетный контейнер и укладка «Дрозофила»

Fig. 1. 'Drosophila': a vial and a transport packaging set

постоянным, температура варьировала (17–27 °С). За день до отправки на Землю укладку снова закрывали. Контрольных самцов помещали в аналогичные контейнеры, содержали при постоянном приглушенном освещении и температуре 25 °С в лаборатории.

#### *Эксперимент с ограничением воздухообмена*

Эксперимент проводили с 28 мая по 8 июня 2022 г. 50 экспериментальных самцов в возрасте 1–2 суток помещали в полетные контейнеры, упаковывали в укладку, закрывали на сутки. После открытия укладки площадь воздухопроницаемой поверхности в контейнерах уменьшали на 90%. Укладку размещали в лабораторных условиях при постоянном приглушенном освещении и переменной температуре среды (17–27 °С). За сутки до окончания эксперимента укладку закрывали. Общая продолжительность всех манипуляций составляла 12 суток. Контрольных самцов содержали в полетных контейнерах при постоянном приглушенном освещении и температуре 25 °С.

#### *Тестирование поведения*

После завершения воздействий мух пересаживали в лабораторные стаканчики (25 x 90 мм) по 20–23 особи, оставляли на сутки в стандартных лабораторных условиях для адаптации после транспортировки. Всех экспериментальных самцов делили на три группы. Регистрацию взбирания и локомоторной активности первой группы проводили на третий день после завершения экспериментов (возраст самцов составлял 16–17 дней). После тестов самцов рассаживали по одному в стаканчик. На пятый день после завершения экспериментов самцов этой группы (возраст 18–19 дней) делили на две части — у одних регистрировали поведение ухаживания, у вторых записывали песню ухаживания. Самцов второй группы тестировали соответственно на седьмые (возраст самцов — 20–21 день) и девятые (возраст — 22–23 дня) сутки, самцов третьей группы — на одиннадцатые (возраст самцов — 24–25 дней) и тринадцатые (возраст — 26–27 дней) сутки после завершения экспериментов. Контрольных мух тестировали по такой же схеме. Количество особей составило 30–40 в тестах взбирание/локомоторная активность, 15–22 — в тестах поведение ухаживания/звукопродукция.

#### *Регистрация взбирания*

Прибор для регистрации взбирания представляет собой стеклянную трубку (15 x 450 мм) с поролоновыми пробками на концах. Группу

из 18–24 самцов помещали в трубку с помощью воронки. Трубку устанавливали вертикально, мух стряхивали вниз и через десять секунд фотографировали распределение мух, процедуру повторяли десять раз. Высота трубки была разбита на девять секторов по пять сантиметров. По фотографиям проводили подсчет и рассчитывали индекс взбирания группы по формуле

$$\Sigma(nm) / N,$$

где  $n$  — количество особей в секторе  $m$ ,  $m$  — порядковый номер сектора по высоте трубки (от одного до девяти),  $N$  — количество мух.

#### *Регистрация локомоторной активности*

После завершения регистрации взбирания самцов с помощью аспиратора рассаживали по одному в камеры для регистрации локомоторной активности. Для регистрации параметров локомоции использовали стандартную методику (Fedotov et al. 2014; Panova et al. 2013). С помощью нескольких веб-камер и компьютерной программы «Drosophila Tracks» (Н. Г. Камышев) в течение пяти часов регистрировали поведение до 80 самцов одновременно. Параметры локомоторной активности — индекс активности (% времени, занятый побежками), частоту инициации, длительность, скорость побежек — вычисляли с помощью анализирующего модуля программы. Расчеты представлены по первому часу наблюдения.

#### *Регистрация поведения ухаживания*

В экспериментах в качестве партнеров стандартно использовали самок линии *Canton-S* (возраст 3–5 суток), оплодотворенных самцами этой же линии. Для регистрации и анализа данных использовали программу «Drosophila Courtship» (Н. Г. Камышев). Этограмму поведения самца фиксировали в течение пяти минут. Для вычисления параметров этограммы (элементы ритуала ухаживания и поведения, несвязанного с ухаживанием) использовали анализирующий модуль программы.

#### *Регистрация звукопродукции*

Регистрацию звукопродукции осуществляли с помощью чувствительных ленточных микрофонов в течение пяти минут. Звукозаписи сохраняли в виде звуковых файлов (wav файл, mono, 44100 Гц, 16 bit). Записи анализировали с помощью программы «Drosophila courtship song analysis» (DCSA, Н. Г. Камышев), которая автоматически распознавала импульсную песню и после ручного редактирования результатов

распознавания рассчитывала ее параметры (индекс, частота, длительность, межимпульсный интервал) (Fedotov et al. 2018).

Статистическую обработку проводили с помощью двустороннего теста рандомизации ( $p < 0,05$ ).

## Результаты и обсуждение

### Взбирание и локомоторная активность

Взбирание и локомоторную активность регистрировали на одних и тех же мухах последо-

вательно в один день. После полета на МКС у мух наблюдается значительное снижение способности к взбиранию. Это снижение сохраняется по крайней мере в течение 11 суток после завершения полета (рис. 2А). На способность к взбиранию по вертикальной поверхности влияют два фактора — общий уровень двигательной активности и геотаксис. Для дрозофилы в норме характерен отрицательный геотаксис (направленная двигательная реакция, вызываемая земной гравитацией). Вполне ожидаемо, что длительное пребывание в условиях микро-

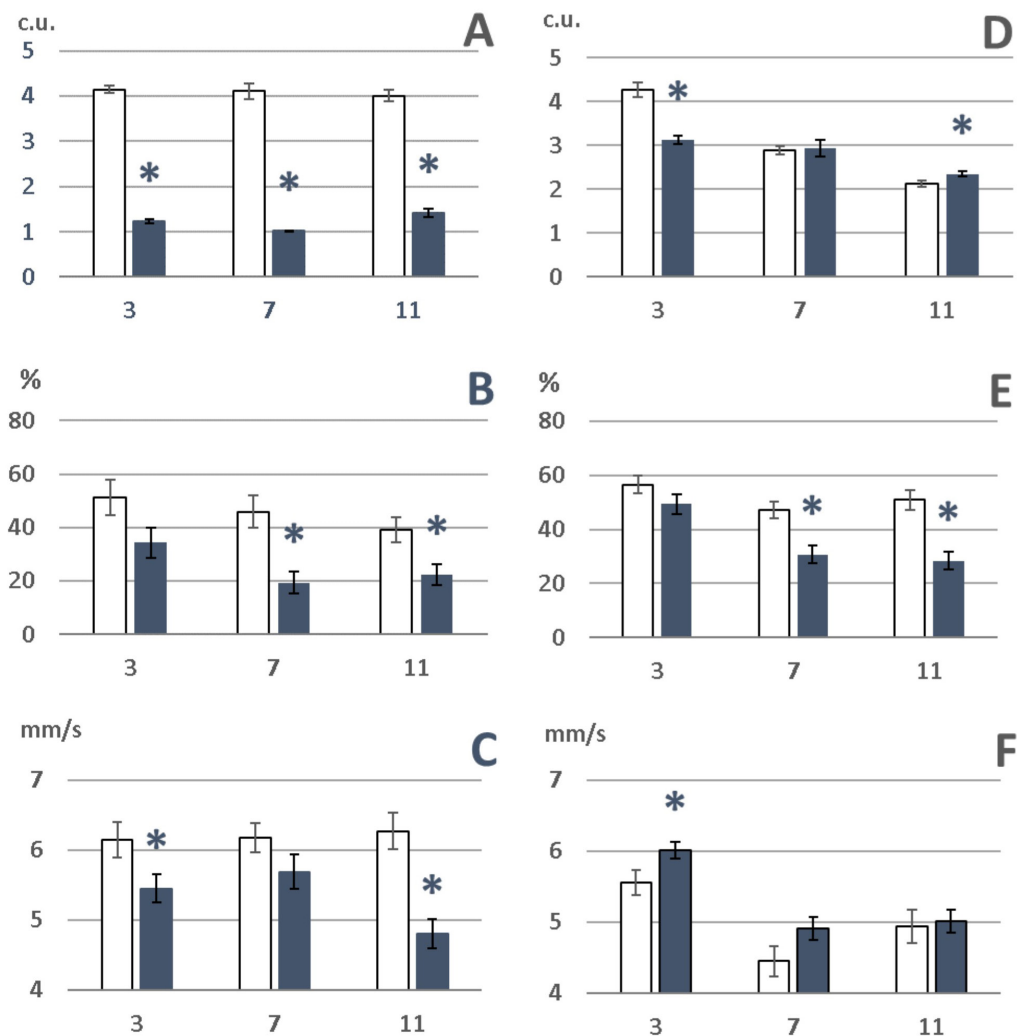


Рис. 2. Взбирание и локомоторная активность. Полет на МКС: А — индекс взбирания, В — индекс двигательной активности, С — скорость побежки. Эксперимент с ограничением воздухообмена: D — индекс взбирания, E — индекс двигательной активности, F — скорость побежки. Белые столбцы — контроль, серые столбцы — эксперимент. По горизонтальной оси — дни после эксперимента. Показаны средние значения со стандартными ошибками. \* —  $p < 0,05$

Fig. 2. Climbing and locomotion. Flight to the ISS: (A) Climbing index; (B) Locomotor activity index; (C) Running speed. Experiment with poor ventilation: (D) Climbing index; (E) Locomotor activity index; (F) Running speed. White—control, gray—experiment. Horizontal axis—days after the experiment. The diagram shows mean values with standard errors. \*— $p < 0.05$

гравитации на МКС приводит к нарушениям геотаксиса и снижению способности к взбиранию. Полет на МКС также вызвал длительное снижение локомоторной активности на горизонтальной поверхности (рис. 2В). Индекс двигательной активности является интегративным показателем, он зависит от длительности и частоты инициации побегов. В данном случае оказались снижены оба показателя (данные не представлены). Также было обнаружено достоверное снижение скорости побегов (рис. 2С). Таким образом, после полета на МКС происходит нарушение реакции геотаксиса и общее снижение уровня двигательной активности.

В эксперименте с ограничением воздухообмена достоверное снижение индекса взбирания наблюдали только в первой контрольной точке (через трое суток после завершения процедуры) (рис. 2D), однако уровень локомоторной активности оказался достоверно ниже, чем в контроле во всех контрольных точках (рис. 2E). Снижение индекса двигательной активности происходило только за счет снижения частоты инициации побегов. Скорость побегов у экспериментальных мух оказалась выше в первой контрольной точке, далее не отличалась от контроля (рис. 2F). Следовательно, отсутствие нормальной вентиляции полетных контейнеров (и, предположительно, кислородное голодание мух в отсутствие конвекции воздуха в условиях микрогравитации на МКС) может оказывать влияние на показатели локомоторной активности и не влияет на геотаксис у мух.

#### *Поведение ухаживания и звукопродукция*

Регистрацию поведения ухаживания самца за оплодотворенной самкой и запись песни ухаживания самца выполняли на двух независимых выборках мух в один и тот же день. Полет на МКС привел к существенному длительному снижению интенсивности ухаживания (рис. 3А). Анализ элементов ритуала ухаживания выявил, что происходит в основном снижение частоты инициации и в меньшей степени длительности ориентации/преследования самки самцом. Во время наблюдения за ухаживанием самца также фиксировали продолжительность элементов поведения, не связанных с ухаживанием (побежка, прининг, покой). После полета на МКС мухи проводили в состоянии покоя в два раза больше времени, чем наземный контроль, в четыре раза возросла продолжительность прининга (данные не представлены). Этот результат согласуется с описанным ранее общим снижением уровня локомоторной активности.

Отличия в параметрах импульсной песни ухаживания (индекс, частота инициации, длительность) у самцов после полета на МКС и наземного контроля были выявлены только через 13 дней после возвращения на Землю (рис. 3В). В первой контрольной точке (пять дней) величина межимпульсного интервала не отличалась у летавших мух и наземного контроля (рис. 3С). Однако через 9 и 13 суток было зарегистрировано достоверное увеличение этого показателя у мух после полета на МКС. Величина межимпульсного интервала позволяет напрямую судить о работе песенного центрального генератора моторного паттерна. Увеличение интервала между импульсами свидетельствует о замедлении работы генератора.

В эксперименте с ограничением воздухообмена регистрация поведения ухаживания и общих параметров звукопродукции не выявила отличий между контрольной и экспериментальной группами (рис. 3D, E). Обнаружены разнонаправленные изменения величины межимпульсного интервала в разные сроки после завершения эксперимента (рис. 3F). Таким образом, нарушение комплексного поведения, такого, как ритуал ухаживания, напрямую связано и зависит от общего снижения двигательной активности после полета на МКС.

#### **Заключение**

Впервые исследованы изменения поведения и динамика адаптации к земной гравитации после невесомости в условиях полета на МКС. После 12-суточного воздействия микрогравитации происходит нарушение реакции геотаксиса, снижение уровня локомоторной активности и скорости побегов самцов дрозофилы. Снижение интенсивности ухаживания самца за самкой по-видимому обусловлено общим снижением уровня двигательной активности. Уровень звукопродукции самцов не изменяется, однако обнаружены нарушения в параметрах импульсной песни ухаживания — увеличение межимпульсного интервала, что может свидетельствовать о нарушении (замедлении) работы песенного центрального генератора моторного паттерна. Все обнаруженные нарушения поведения сохраняются в течение двух недель после завершения космического полета.

Изменение микроклимата внутри контейнеров с мухами из-за ограничения воздухообмена в условиях микрогравитации может оказывать неспецифическое влияние на результаты

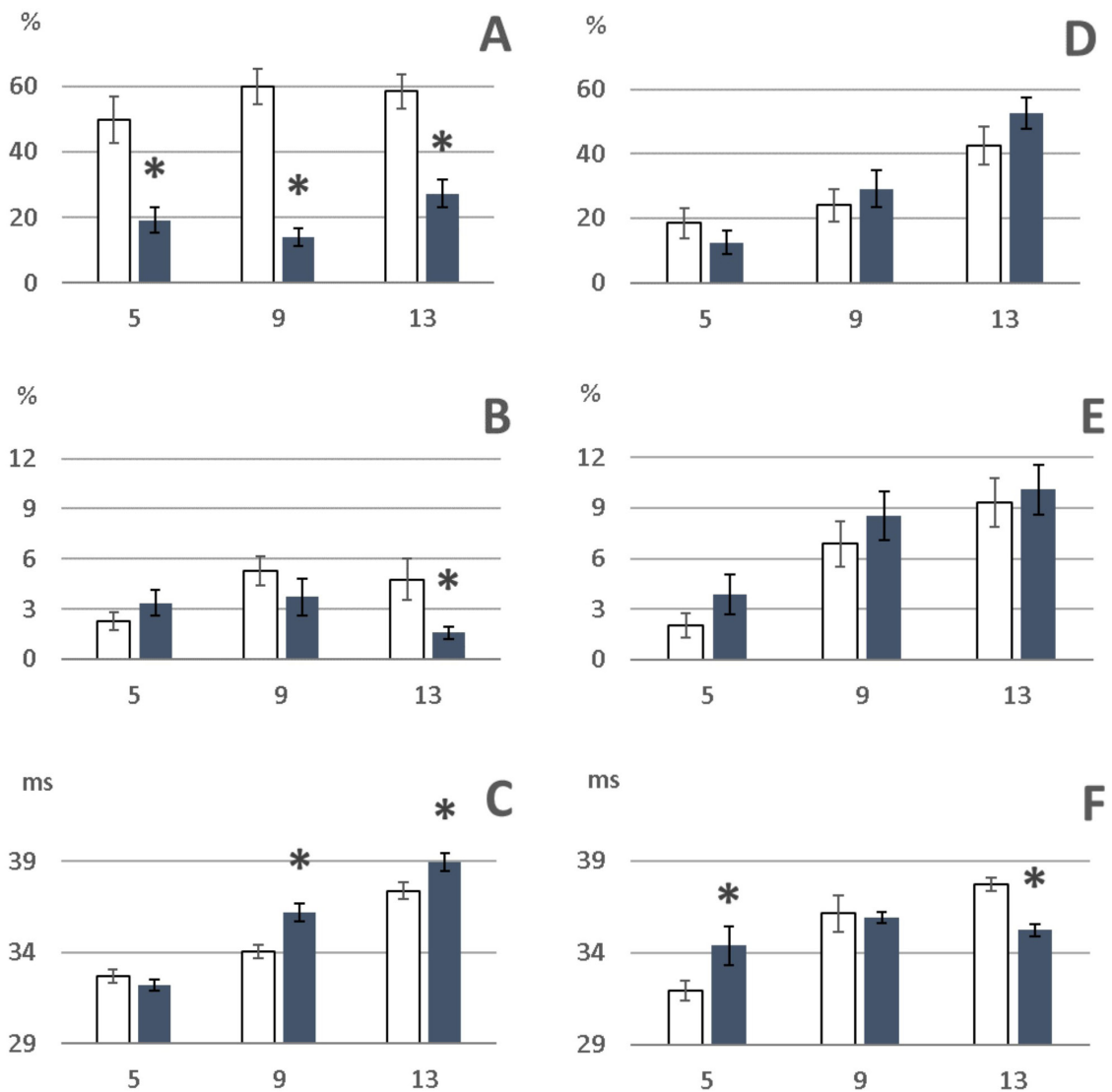


Рис. 3. Поведение ухаживания и звукопродукция. Полет на МКС: А — индекс ухаживания, В — индекс импульсной песни, С — межимпульсный интервал. Эксперимент с ограничением воздухообмена: D — индекс ухаживания, E — индекс импульсной песни, F — межимпульсный интервал. Белые столбцы — контроль, серые столбцы — эксперимент. По горизонтальной оси — дни после эксперимента. Показаны средние значения со стандартными ошибками. \* —  $p < 0,05$

Fig. 3. Courtship behavior and sound production. Flight to the ISS: (A) Courtship index; (B) Pulse song index; (C) Interpulse interval. Experiment with poor ventilation: (D) Courtship index; (E) Pulse song index; (F) Interpulse interval. White—control, gray—experiment. Horizontal axis—days after the experiment. The diagram shows mean values with standard errors. \*— $p < 0.05$

послеполетных поведенческих тестов. Обеспечение физиологического состава дыхательной смеси внутри полетных контейнеров с мухами позволит снизить неспецифическое влияние микроклимата.

### Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии потенциального или явного конфликта интересов.

### Conflict of Interest

The authors declare that there is no conflict of interest, either existing or potential.

### Вклад авторов

а. Брагина Юлия Валерьевна — планирование экспериментов, обработка данных, написание и редактирование рукописи;

б. Беседина Наталья Геннадьевна — сбор и обработка данных;  
в. Даниленкова Лариса Владимировна — сбор и обработка данных;  
г. Камышева Елена Аркадьевна — сбор и обработка данных;  
д. Ларина Ольга Николаевна — идея, планирование и проведение экспериментов;  
е. Бурлакова Анна Алексеевна — обеспечение полетного этапа эксперимента на МКС;  
ж. Камышев Николай Григорьевич — написание и редактирование рукописи.

### Author Contributions

a. Julia V. Bragina designed the experiment, processed the data and drafted the manuscript;  
b. Natalia G. Besedina collected and processed the data;  
c. Larisa V. Danilenkova collected and processed the data;  
d. Elena A. Kamysheva collected and processed the data;

e. Olga N. Larina conceived, designed and set up the experiments;  
f. Anna A. Burlakova ensured the flight stage of the experiment on the ISS;  
g. Nikolai G. Kamyshev drafted and edited the manuscript.

### Благодарности

Авторы благодарят ЦКП «Биоколлекция ИФ РАН для исследования интегративных механизмов деятельности нервной и висцеральных систем» Института физиологии им. И. П. Павлова РАН за помощь в содержании линий дрозофилы.

### Acknowledgements

The authors thank the Center for Collective Use “Biocollection of the IF RAS for the Study of Integrative Mechanisms of the Activity of Nervous and Visceral Systems” of the Pavlov Institute of Physiology RAS for their help in maintaining *Drosophila* strains.

### References

- Benguría, A., Grande, E., De Juan, E. et al. (1996) Microgravity effects on *Drosophila melanogaster* behavior and aging. Implications of the IML-2 experiment. *Journal of Biotechnology*, vol. 47, no. 2-3, pp. 191–201. [https://doi.org/10.1016/0168-1656\(96\)01407-1](https://doi.org/10.1016/0168-1656(96)01407-1) (In English)
- Fedotov, S. A., Bragina, J. V., Besedina, N. G. et al. (2014) The effect of neurospecific knockdown of candidate genes for locomotor behavior and sound production in *Drosophila melanogaster*. *Fly*, vol. 8, no. 3, pp. 176–187. <https://doi.org/10.4161/19336934.2014.983389> (In English)
- Fedotov, S. A., Bragina, J. V., Besedina, N. G. et al. (2018) Gene *CG15630 (fipi)* is involved in regulation of the interpulse interval in *Drosophila* courtship song. *Journal of Neurogenetics*, vol. 32, no. 1, pp. 15–26. <https://doi.org/10.1080/01677063.2017.1405000> (In English)
- Harrington, M. (2014) Fruit flies in space. *LabAnimal*, vol. 43, no. 1, article 3. <https://doi.org/10.1038/lab.451> (In English)
- Iyer, J., Mhatre, S. D., Gilbert, R., Bhattacharya, S. (2022) Multi-system responses to altered gravity and spaceflight: Insights from *Drosophila melanogaster*. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, vol. 142, article 104880. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2022.104880> (In English)
- Mhatre, S. D., Iyer, J., Petereit, J. et al. (2022) Artificial gravity partially protects space-induced neurological deficits in *Drosophila melanogaster*. *Cell Reports*, vol. 40, no. 10, article 111279. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2022.111279> (In English)
- Panova, A. A., Bragina, J. V., Danilenkova, L. V. et al. (2013) Group rearing leads to long-term changes in locomotor activity of *Drosophila* males. *Open Journal of Animal Sciences*, vol. 3, no. 4B, pp. 31–35. <http://doi.org/10.4236/ojas.2013.34A2004> (In English)