

УДК 612.171.019-048.66:597.556.31

ФЕНОМЕН ПОЛНОГО ПОДАВЛЕНИЯ СЕРДЕЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕРНОМОРСКОЙ СКОРПЕНЫ *SCORPAENA PORCUS* (SCORPAENIDAE) ПРИ РЕАКЦИИ НАСТОРОЖЕННОСТИ

© 2021 г. Е. Э. Колесникова, М. П. Кирин, А. А. Солдатов, И. В. Головина

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация
E-mail: dr-kolesnikova@mail.ru

Поступила в редакцию 04.03.2021; после доработки 14.05.2021;
принята к публикации 01.09.2021; опубликована онлайн 20.09.2021.

Костистые рыбы известны как экспериментальные модели для изучения физиологических и патофизиологических процессов, в частности связанных с работой сердца. Методы, позволяющие производить анализ частотных характеристик сердечного ритма в течение длительного периода времени, нуждаются в учёте особенностей поведенческих реакций рыб, способных повлиять на результаты эксперимента. Целью работы было изучить воздействие простейшей тестовой нагрузки (звуковой раздражитель) на частотные параметры сердечной деятельности, фиксируемые волоконно-оптическим методом. Объект исследования — взрослые особи *Scorpaena porcus* длиной 12–15 см, массой 80–120 г. В ходе экспериментов каждую скорпену содержали в отдельном аквариуме с морской водой размером 400×400×350 мм с постоянной температурой ($21 \pm 0,5$) °C и регулируемым содержанием кислорода (5,5–6,7 мг·л⁻¹, нормоксия). Регистрацию частоты сердечных сокращений (ЧСС) производили инвазивным волоконно-оптическим методом, суть которого состоит в передаче излучения инфракрасного полупроводникового лазера фотоплетизмографа по тонкому волоконно-оптическому кабелю к перикардиальной мембране сердца и в последующей фиксации отражённого от сокращающегося миокарда сигнала в фотоприёмнике. При имплантации световодов фотоплетизмографа рыбу наркотизировали путём помещения в раствор анестетика (уретан, 2,4 г·л⁻¹ морской воды). В своде оперкулярной полости над областью условной проекции сердца производили минимальное рассечение выстилающего эпителия, через которое подлежащие ткани последовательно разъединяли тупым методом до достижения перикардиальной мембраны, не прорывая её. Через образовавшийся в тканях просвет к поверхности перикардиальной мембраны вводили два датчика световодов. В дальнейшем свободно плавающие скорпены принимали участие в эксперименте спустя одни сутки после хирургического вмешательства. Дополнительно нами было оценено функциональное состояние животных путём визуальной фиксации дыхательной активности по количеству движений оперкулярных крышек в минуту. При изучении влияния тестовых нагрузок на корректность регистрации ЧСС у скорпены был выявлен феномен кратковременного полного подавления сердечной деятельности, проявлявшийся при предъявлении звуковых стимулов (реакция настороженности, «замирание»). Длительность остановки сердечных сокращений составляла 31–50 с., она сопровождалась прекращением движения оперкулярных крышек (остановка дыхания, апноэ). При восстановлении сердечной деятельности отмечали два типа физиологических реакций. Для восстановительной реакции первого типа характерно одновременное увеличение ЧСС в 1,5 раза и амплитуды сигнала фотоплетизмографа в 2 раза. Второй тип восстановительной реакции сопровождался увеличением ЧСС на 22 % ($p < 0,05$) на фоне снижения амплитуды сигнала датчиков фотоплетизмографа на 28 % ($p < 0,05$); в пределах ~ 120 с. ЧСС скорпены возвращалась к исходным показателям. Предполагается, что в основе кратковременной

задержки сердечной деятельности скорпены лежит явление кардиореспираторного сопряжения и синхронизации. Поведенческая реакция в виде подавления генерации сердечной и одновременно дыхательной активности обеспечивает отсутствие акустических и электрических сигналов, демаскирующих местоположение хищника-засадчика, и способствует выживанию скорпен.

Ключевые слова: рыбы, *Scorpaena porcus*, сердце, кардиореспираторное сопряжение, реакция осторожности

Костистые рыбы в значительной степени сохраняют сходство ряда анатомических и физиологических черт с млекопитающими, что превращает их в удобную и надёжную экспериментальную модель для изучения фундаментальных / «законсервированных», проявляющихся в разных классах животных, физиологических и патофизиологических процессов (Gut et al., 2017). Двухкамерное сердце рыб подобно сердцу человека в особенностях своего развития, регенерации, электрических свойств миокарда и наличия ряда синдромов, в частности синдрома удлинённого интервала QT (long QT syndrome) (Sun et al., 2009). Существуют различные подходы к оценке сердечной деятельности костистых рыб, которые подразумевают использование разнообразных приборных «инструментов», обеспечивающих решение конкретных экспериментальных задач. В любом случае метод, который позволил бы производить анализ частотных характеристик сердечного ритма в течение длительного периода времени (до нескольких дней), нуждается в учёте особенностей поведенческих реакций рыб, способных повлиять на результаты эксперимента. В качестве объекта исследований нами была выбрана устойчивая к действию ряда стрессорных факторов (Kolesnikova & Golovina, 2020 ; Soldatov et al., 2020) черноморская скорпена (морской ёрш) *Scorpaena porcus*.

Цель работы — изучить влияние простейшей тестовой нагрузки (звуковой раздражитель) на частотные параметры сердечной деятельности скорпены, фиксируемые волоконно-оптическим методом. В задачи работы входило исследовать влияние случайных средовых факторов на результаты регистрации ритма сердца скорпены.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования служили 7 взрослых особей *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758 длиной 12–15 см, массой 80–120 г. Рыбу отловили в августе — сентябре ставным неводом в акватории г. Севастополя и доставили в лабораторию в пластиковых баках объёмом 60 л, с аэрацией. Для снятия стресса после транспортировки рыбу содержали в течение 7 сут в проточном аквариуме; использовали только подвижных и активно питающихся особей. В ходе проводимых экспериментов каждую скорпену содержали в отдельном аквариуме-стенде размером 400×400×350 мм с морской водой при контролируемой температуре ($21 \pm 0,5$) °C и содержании кислорода (5,5–6,7 мг·л⁻¹, нормоксия) (Soldatov et al., 2020).

Регистрацию частоты сердечных сокращений (далее — ЧСС) производили инвазивным волоконно-оптическим методом впервые на представителе костистых рыб; ранее подобный метод использовали на ракообразных (Сладкова и др., 2016). Суть волоконно-оптического метода состоит в передаче излучения инфракрасного полупроводникового лазера фотоплетизмографа (ЛВОФ-3, производитель ООО «НИЦ Экоконтур», Россия) по тонкому волоконно-оптическому кабелю к перикардиальной мембране сердца (рис. 1А) и в последующей регистрации отражённого от сокращающегося миокарда сигнала в фотоприёмнике.

После соответствующего усиления, фильтрации и преобразования в цифровую форму кардиосигнал анализировали на компьютере и записывали в виде фотоплетизмограммы (рис. 1В), позволяющей судить о динамике ЧСС. Волоконно-оптический метод даёт возможность длительное время исследовать функциональное состояние рыб, не оказывая влияния на их поведение и не вызывая состояния стресса. При имплантации световодов фотоплетизмографа адаптированную

к лабораторным условиям рыбу наркотизировали путём помещения в раствор анестетика (уретан, $2,4 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$ воды) (Soldatov, 2005). Затем в своде оперкулярной полости над областью условной проекции сердца производили минимальное рассечение выступающего эпителия, через которое подлежащие ткани последовательно разъединяли так, чтобы избежать их повреждения, до достижения перикардиальной мембраны, не прорывая её. Через образовавшийся в тканях просвет к поверхности перикардиальной мембраны вводили два датчика световодов.

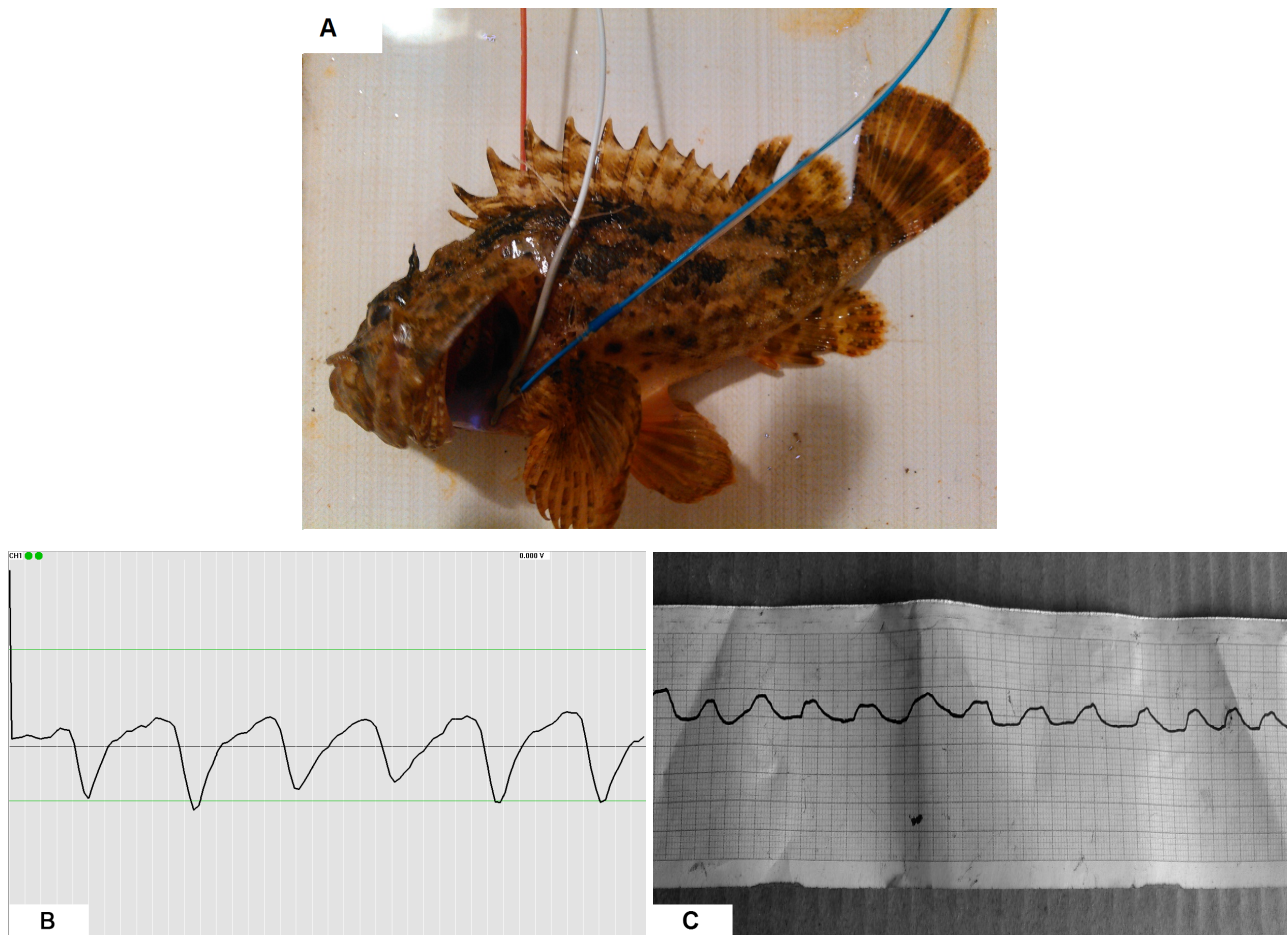


Рис. 1. *Scorpaena porcus* с прикреплёнными регистрирующими датчиками (А): 1 и 2 — электроды портативного электрокардиографа; 3 и 4 — световоды оптических датчиков фотоплетизмографа. Фоновая сердечная активность скорпены в состоянии покоя: при регистрации фотоплетизмографом (В); при регистрации портативным электрокардиографом (С)

Fig. 1. *Scorpaena porcus* with attached recording sensors (А): 1 and 2 – electrodes of a portable electrocardiograph; 3 and 4 – light guides of photoplethysmograph optical sensors. Steady state cardiac activity of *Scorpaena porcus*: photoplethysmograph registration (В); portable electrocardiograph registration (С)

Устойчивую позицию датчиков обеспечивали путём подшивания шёлковой нитью кабелей световодов к кожным покровам над клейтрумом и в области спинного плавника, что позволяет фиксировать кабели в вертикальном положении, перпендикулярно относительно продольной оси тела скорпены. В дальнейшем свободно плавающие скорпены принимали участие в эксперименте спустя одни сутки реабилитации после хирургического вмешательства. У рыб учитывали реакции только на первые два предъявления раздражителя в связи с частичным угасанием последующих реакций на стимул в виде укорочения времени проявления настороженности, не отмечавших установленного физиологического феномена. Фотоплетизмограммы были сопоставлены

с ЭКГ (рис. 1В), полученными с помощью портативного электрокардиографа (ЭК1Т-03М); при регистрации ЭКГ модифицированные электроды выставляли в основание спинного и левого грудного плавников скорпены (рис. 1А). Дополнительно оценивали функциональное состояние животных путём визуальной фиксации дыхательной активности по количеству движений оперкулярных крышек в минуту. Для изучения влияния тестовых нагрузок на сердечную деятельность нами выбран простейший звуковой раздражитель, постукивание по стеклу аквариума, который мог оказать воздействие на физиологические реакции скорпены.

Статистические сравнения выполнены на основе двустороннего *t*-критерия Стьюдента, результаты представлены как ($M \pm m$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные фотоплетизмограммы позволили определить средние показатели ЧСС скорпены в состоянии покоя, ($11,22 \pm 1,07$) уд. \cdot мин⁻¹, которые соответствовали аналогичному количеству дыхательных движений (рис. 2). При изучении влияния тестовой нагрузки на регистрируемые параметры работы миокарда нами выявлен феномен полного подавления сердечной деятельности. Так, простое постукивание по стеклу аквариума, наряду со взмахом руки, сопровождалось возникновением у рыб реакции настороженности («замирания») с сопутствующим практически полным исчезновением сердечных сокращений (рис. 2А).

Необходимо отметить, что реакция настороженности также сопряжена с прекращением движения оперкулярных крышек (остановка дыхания, апноэ). Спустя несколько десятков секунд (от 31 до 50 с.; $39,0 \pm 7,6$) с.) после действия звукового раздражителя сокращение сердца скорпены возобновлялось (рис. 2В). При восстановлении сердечной деятельности отмечены два типа физиологических реакций. Для первого типа восстановительной реакции ($n = 2$) характерно одновременное увеличение в 1,5 раза ЧСС (тахикардия) и в 2 раза амплитуды сигнала фотоплетизмографа (рис. 2С). Второй тип восстановительной реакции ($n = 5$) сопровождался увеличением ЧСС на 22 % ($p < 0,05$) на фоне снижения амплитуды сигнала датчиков фотоплетизмографа на 28 % ($p < 0,05$) (рис. 2D). В пределах приблизительно 120 с. ЧСС скорпены возвращалась к исходным показателям. Подобная реакция сердечной мышцы костистых рыб ранее не была описана в литературе.

Известно, что сокращения сердца позвоночных инициируются встроенным в него миогенным генератором сердечного ритма; кроме того, фоновые значения ЧСС могут регулироваться механизмами ЦНС, которые, используя эфферентные пути вегетативной нервной системы, оказывают как тормозное парасимпатическое, так и возбуждающее симпатическое воздействие на работу сердца (Taylor et al., 2014).

Между сокращениями сердца и дыхательной активностью рыб существуют тесные временные взаимоотношения в виде кардиореспираторного сопряжения (cardiorespiratory coupling, CRC) и синхронизации (cardiorespiratory synchronization, CRS), достигающие соотношения 1:1 (Satchell, 1959 ; Taylor, 1992 ; Taylor et al., 2009); они определяются спецификой движения потока воды через жаберный аппарат и его перфузией циркулирующей кровью. Подобное тесное согласование пропорций вентиляции и перфузии способствует оптимизации газообмена относительно циркуляторного противотока в жаберной ткани (Taylor, 1992). CRS, очевидно, зависит от комбинации «прямого» центрального и рефлекторного, связанного с различными рецепторами, контролирующими механизмов (Taylor, 1992 ; Taylor et al., 1999). Анатомической основой проявления CRS является тесное соседство кардио- и респираторного центров в стволе мозга, включающих элементы моторных ядер тройничного (V), лицевого (VII), языкоглоточного (IX) и блуждающего (X) черепно-мозговых нервов (черепно-мозговых нервов, далее — ЧМН); двигательные ядра ЧМН связаны между собой и с ретикулярной формацией.

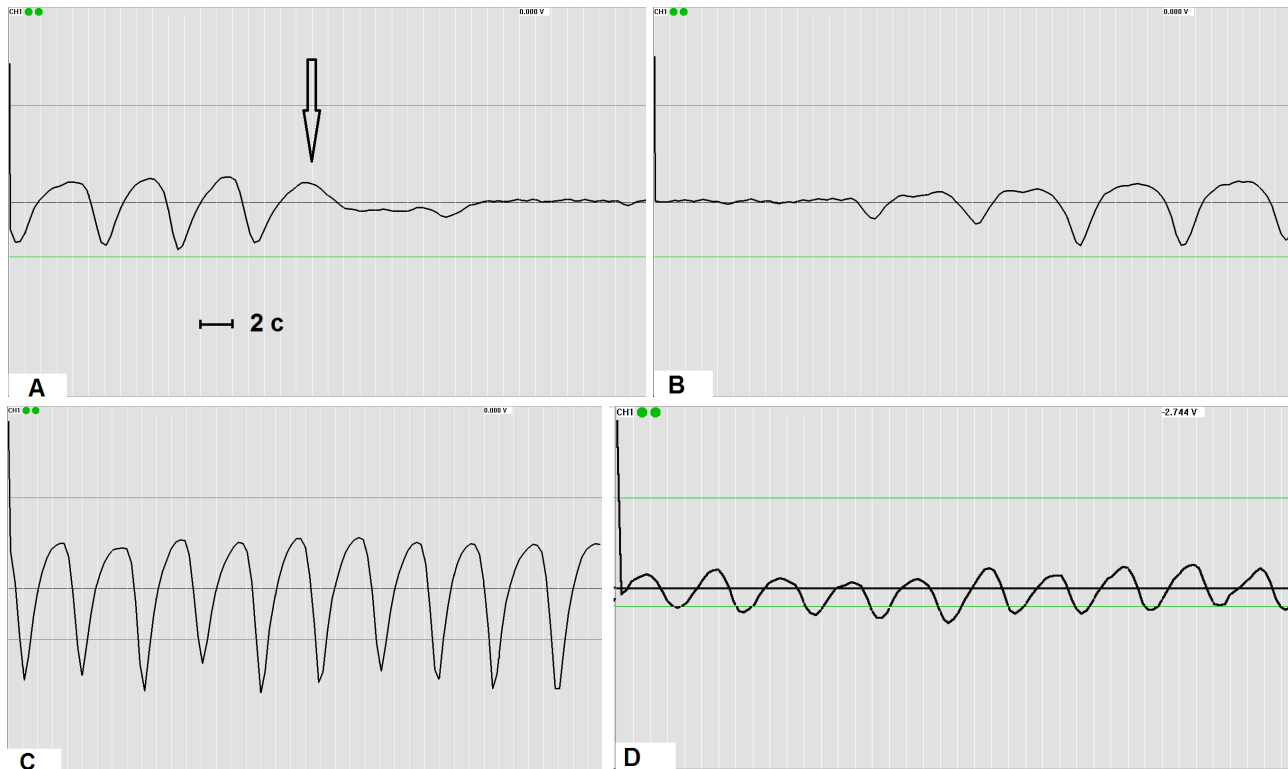


Рис. 2. Фотоплетизмограммы скорпены *Scorpaena porcus*. А — задержка сердечной деятельности скорпены при реакции настороженности, возникавшей при постукивании по стенке аквариума (момент предъявления стимула отмечен стрелкой); В — восстановление сердечной деятельности скорпены после прекращения действия раздражителя и отмены реакции настороженности; С — увеличение количества сердечных сокращений и их амплитуды в период, следующий за отменой реакции настороженности (первый тип восстановительной физиологической реакции); D — увеличение количества сердечных сокращений при низкой амплитуде в период, следующий за отменой реакции настороженности (второй тип восстановительной физиологической реакции)

Fig. 2. Photoplethysmograms of the scorpionfish *Scorpaena porcus*: A – delayed cardiac activity of the scorpionfish during the alertness reaction under the tapping on the aquarium wall (the moment of stimulus presentation is marked by an arrow); B – restoration of the scorpionfish cardiac activity after the stimulus and the cancellation of alertness reaction; C – an increase in the heart rate and its amplitude in the period following the cancellation of the alertness reaction (first type of restorative physiological reaction); D – an increase in the heart rate at low amplitude in the period following the cancellation of the alertness reaction (second type of restorative physiological reaction)

Определённые элементы CRS также присутствуют у млекопитающих в виде увеличения ЧСС во время вдоха, определяемого как дыхательная синусовая аритмия (respiratory sinus arrhythmia, RSA) (Jordan & Spyer, 1987). Причиной RSA считают связанные с дыханием флуктуации тормозного действия блуждающего нерва (*n. vagus*, X ЧМН) на сократительную активность миокарда, закладывающиеся под депрессорным влиянием локализованных в двойном ядре (*nucleus ambiguus*) инспираторных нейронов вентральной респираторной группы на преганглионарные нейроны *n. vagus*. У костистых рыб «варьирующий» сердечный ритм также включает «респираторные компоненты». Активность *n. vagus* может обеспечивать преобладающий режим регуляции сердечной функции рыб (Taylor et al., 1999), устраняемый при ваготомии (перерезке *n. vagus*) (Cambell et al., 2004). Считают, что тормозной эффект *n. vagus* реализуется через непосредственно связанные с миогенным механизмом генерации сердечного ритма м-холинорецепторы (Taylor et al., 1999).

У морских рыб тоническая активность сердечных ветвей *n. vagus* регулируется относительно притока афферентных импульсов от хемо- (Cambell et al., 2004) и механорецепторов жаберного аппарата (Young et al., 1993). В частности, в эксперименте со стимуляцией жаберных

ветвей *n. vagus* установлено наличие афферентной обратной связи, которая, вероятно, «берёт начало» от жаберных механорецепторов и управляет ритмической активностью сердечных ветвей *n. vagus* (Young et al., 1993); при этом отдельные преганглионарные нейроны *n. vagus* выказывают отчётливую реакцию на механическую стимуляцию жаберных перегородок в виде такого всплеска их активности, вследствие которого может развиваться преходящая брадикардия (Barrett & Taylor, 1985). Выраженное подавление сердечных сокращений при стимуляции *n. vagus* показано у камбалы *Pleuronectes platessa* (Cobb & Santer, 1972) и карпа *Cyprinus carpio* (Saito, 1973). Кроме того, установлено, что развивающееся после ваготомии увеличение ЧСС также сопровождалось отменой так называемого рефлекса приближения (approach reflex) с характерными, наблюдаемыми при беспокойстве, периодами брадикардии у интактной форели *Oncorhynchus mykiss* (Priede, 1974).

Как упоминалось выше, у скорпены подавление сокращений сердечной мышцы отмечено одновременно с прекращением движений оперкулярных крышек (остановка дыхания). Рыбы сохраняют черты более примитивной метамерной организации дыхательной системы по сравнению с млекопитающими (Satchell, 1959), когда многочисленные механорецепторы жабр обеспечиваются тормозными афферентными волокнами в составе жаберных ветвей VII, IX ЧМН, включая *n. vagus* (Sutterlin & Saunders, 1969). Иницируемый при вдохе поток афферентных импульсов от механорецепторов жабр переносится волокнами *n. vagus* и участвует в регуляции жаберного дыхания рыб (Satchell, 1959); вероятно, упомянутый механизм в определённом приближении является аналогом рефлекса Геринга — Брейера млекопитающих, так как у рыб, помимо эпизодов брадикардии, стимуляция *n. vagus* сопровождается задержками дыхания (Satchell, 1959). Вместе с тем у млекопитающих задержки дыхания в виде преходящего апноэ возникают при фармакологической блокаде *n. vagus* (Harris & Milsom, 2001). Вопрос о том, возможно ли у рыб ситуационно устранять/модифицировать афферентную импульсацию *n. vagus* до развития апноэ (Harris & Milsom, 2001) либо задействовать обратную связь между рефлекторной остановкой дыхания и активностью *n. vagus*, обеспечивающего подавление сердечной деятельности, требует дальнейшего изучения.

В формирование дыхательных движений рыб также вовлекается задний мозг (Ballintijn & Roberts, 1982), который содержит мостовую часть и мозжечок. Подобное заключение базируется на результатах перерезки ромбовидного мозга рыб по каудальной и ростральной границам, что не сопровождалось отменой дыхательной активности, обеспечиваемой соматическими мышцами жаберного аппарата. Участие координирующего двигательного центра (в том числе в качестве универсального регулятора соматических и вегетативных функций) в механизмах генерации дыхательной активности рыб может облегчать рефлекторную остановку вентиляторных движений жаберного аппарата, которые опосредованно сопряжены с механизмами формирования сердечного ритма.

Можно предположить, что основным триггером «консервативного» механизма CRS является респираторная модуляция сердечных сокращений (Taylor et al., 2014), которая задействует «пути» *n. vagus*. Установленное нами полное подавление сердечной деятельности при реакции настороженности скорпены является частным случаем CRS, так как остановка ритмических сокращений сердечной мышцы была отмечена одновременно с прекращением движений оперкулярных крышек, обеспечивающих дыхательный процесс. Очевидно, что в организме скорпены степень CRS приобретает такой уровень выраженности, при котором рефлекторное прекращение дыхательных движений влечёт за собой полное подавление работы сердца.

Известно, что жизнь рыб протекает в разнообразных физических (световых, акустических и электрических) полях (Баринава и Асылбекова, 2019). Вместе с тем дальность видимости объектов в воде очень мала и колеблется в ограниченных пределах (один-два десятка метров).

В плотной водной среде механические, звуковые колебания очень быстро распространяются на значительные расстояния, что может либо способствовать демаскировке животных, либо заблаговременно предупреждать о приближении потенциальной опасности (Протасов, 1965). Кроме акустических сигналов (включая звуки работающих крышек жаберного аппарата и сокращений камер сердца, хруст сочленений скелета, гидродинамические звуки), очень слабые электрические разряды, возникающие в результате сокращения мышц, исходят практически от всех морских животных (Протасов, 1972), что привлекает к ним хищных рыб, обладающих способностью обнаруживать электрические поля других живых существ. Скорпена является признанным хищником-засадчиком, которому важно не проявлять своё присутствие при приближении потенциальной жертвы. По-видимому, аналогичная поведенческая реакция скорпены в виде полного «замирания» должна проявляться и в том случае, когда она сама выступает в качестве потенциальной жертвы для более крупных хищников. В обеих ситуациях прерывание генерации и полное отсутствие акустических и электрических сигналов, указывающих на местоположение маскирующейся скорпены, способствуют её выживанию как вида. Очевидно, установленный нами феномен соответствует максиме, согласно которой физиологическая трансформация предполагает акцент на роли собственной активности организма в эволюционном процессе, подчёркивая, что «жить — значит реагировать, а отнюдь не быть жертвой» (Чайковский, 1990).

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (№ гос. регистрации 121041400077-1) и при поддержке проекта РФФИ № 20-44-920001.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Барина Г. К., Асылбекова А. С. *Этология рыб*. Астана : Казахский агротехнический университет им. С. Сейфуллина, 2019. 300 с. [Barinova G. K., Asylbekova A. S. *Etologiya ryb*. Astana : Kazakhskii agrotekhnicheskii universitet im. S. Seifullina, 2019, 300 p. (in Russ.)]. <http://repository.kazatu.kz/jspui/handle/123456789/389>
2. Протасов В. Р. *Биоакустика рыб*. Москва : Наука, 1965. 208 с. [Protasov V. R. *Bioakustika ryb*. Moscow : Nauka, 1965, 208 p. (in Russ.)]
3. Протасов В. Р. *Биоэлектрические поля в жизни рыб*. Москва : Наука, 1972. 228 с. [Protasov V. R. *Bioelektricheskie polya v zhizni ryb*. Moscow : Nauka, 1972, 228 p. (in Russ.)]
4. Сладкова С. В., Сафронова Д. В., Холодкевич С. В. Изучение влияния изменений режимов освещённости, температуры и процесса кормления на кардиоактивность раков – биоиндикаторов в биоэлектронных системах мониторинга качества поверхностных вод // *Вестник СПбГУ. Серия 3*. 2016. № 1. С. 137–149. [Sladkova S. V., Safronova D. V., Kholodkevich S. V. The study of the effect of light intensity, temperature and feeding conditions changes on the cardiac activity of crayfish-bioindicators in bioelectronic systems for surface water quality monitoring. *Vestnik SPbGU, Seriya 3*, 2016, no. 1, pp. 137–149. (in Russ.)]
5. Чайковский Ю. В. *Элементы эволюционной диатропники*. Москва : Наука, 1990. 272 с. [Chaikovskii Yu. V. *Elementy evolyutsionnoi diatropiki*. Moscow : Nauka, 1990, 272 p. (in Russ.)]
6. Ballintijn C. M., Roberts B. L. A Hering–Breuer-type reflex from the gill arches of teleost fish. In: *Exogenous and Endogenous Influences on Metabolic and Neural Control* : proceedings of the third congress of the European Society for Comparative Physiology and Biochemistry, 1982, vol. 2, pp. 55–56. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-028845-1.50036-6>
7. Barrett D. J., Taylor E. W. The location of cardiac vagal preganglionic neurones in the brainstem of the dogfish. *Journal of Experimental Biology*, 1985, vol. 117, iss. 1, pp. 449–458. <https://doi.org/10.1242/jeb.117.1.449>
8. Cambell H. A., Taylor E. W., Egginton S. The use of power spectral analysis to determine cardiorespiratory control in the short-horned

- sculpin *Myoxocephalus scorpius*. *Journal of Experimental Biology*, 2004, vol. 207, pp. 1969–1976. <https://doi.org/10.1242/jeb.00972>
9. Cobb J. L., Santer R. M. Excitatory and inhibitory innervation of the heart of plaice (*Pleuronectes platessa*); anatomical and electrophysiological studies. *Journal of Physiology*, 1972, vol. 222, iss. suppl., pp. 42–43.
 10. Gut P., Reischauer S., Stainier D. Y. R., Arnaud R. Little fish, big data: Zebrafish as a model for cardiovascular and metabolic disease. *Physiological Reviews*, 2017, vol. 97, no. 3, pp. 889–938. <https://doi.org/10.1152/physrev.00038.2016>
 11. Harris M. B., Milsom W. K. Vagal feedback is essential for breathing in unanesthetized ground squirrels. *Respiration Physiology*, 2001, vol. 125, iss. 3, pp. 199–212. [https://doi.org/10.1016/S0034-5687\(00\)00220-6](https://doi.org/10.1016/S0034-5687(00)00220-6)
 12. Jordan D., Spyer K. M. Central neural mechanisms mediating respiratory-cardiovascular interactions. In: *Neurobiology of the Cardiorespiratory System*. Manchester : Manchester University Press, 1987, pp. 322–341.
 13. Kolesnikova E. E., Golovina I. V. Oxidoreductase activities in oxyphilic tissues of the Black Sea ruff *Scorpaena porcus* under short-term hydrogen sulfide loading. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 2020, vol. 56, no. 5, pp. 459–470. <https://doi.org/10.1134/S0022093020050099>
 14. Priede I. G. The effect of swimming activity and section of the vagus nerves on heart rate in rainbow trout. *Journal of Experimental Biology*, 1974, vol. 60, iss. 2, pp. 305–319. <https://doi.org/10.1242/jeb.60.2.305>
 15. Saito T. Effects of vagal stimulation on the pacemaker action potentials of carp heart. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 1973, vol. 44, iss. 1, pp. 191–199. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(73\)90381-2](https://doi.org/10.1016/0300-9629(73)90381-2)
 16. Satchell G. H. Respiratory reflexes in the dogfish. *Journal of Experimental Biology*, 1959, vol. 36, iss. 1, pp. 62–71. <https://doi.org/10.1242/jeb.36.1.62>
 17. Soldatov A. A. Physiological aspects of effects of urethane anesthesia on the organism of marine fishes. *Hydrobiological Journal*, 2005, vol. 41, no. 1, pp. 113–126. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v41.i1.130>
 18. Soldatov A. A., Golovina I. V., Kolesnikova E. E., Sysoeva I. V., Sysoev A. A., Kukhareva T. A., Kladchenko E. S. Activity of energy metabolism enzymes and ATP content in the brain and gills of the Black Sea scorpionfish *Scorpaena porcus* under short-term hypoxia. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 2020, vol. 56, iss. 3, pp. 224–234. <https://doi.org/10.1134/S0022093020030059>
 19. Sun P., Zhang Y., Yu F., Parks E., Lyman A., Wu Q., Ai L., Hu C. H., Zhou Q., Shung K., Lien C. L., Hsiai T. K. Micro-electrocardiograms to study post-ventricular amputation of zebrafish heart. *Annals of Biomedical Engineering*, 2009, vol. 37, no. 5, pp. 890–901. <https://doi.org/10.1007/s10439-009-9668-3>
 20. Sutterlin A. M., Saunders R. L. Proprioceptors in the gills of teleosts. *Canadian Journal of Zoology*, 1969, vol. 47, no. 6, pp. 1209–1212. <https://doi.org/10.1139/z69-188>
 21. Taylor E. W. Nervous control of the heart and cardiorespiratory interactions. In: *Fish Physiology*. New York : Academic Press, 1992, pp. 343–387.
 22. Taylor E. W., Jordan D., Coote J. H. Central control of the cardiovascular and respiratory systems and their interactions in vertebrates. *Physiological Reviews*, 1999, vol. 79, iss. 3, pp. 855–916. <https://doi.org/10.1152/physrev.1999.79.3.855>
 23. Taylor E. W., Leite C. A. C., Levings J. J. Central control of cardiorespiratory interactions in fish. *Acta Histochemica*, 2009, vol. 111, iss. 3, pp. 257–267. <https://doi.org/10.1016/j.acthis.2008.11.006>
 24. Taylor E. W., Leite C. A., Sartori M. R., Wang T., Abe A. S., Crossley D. A. The phylogeny and ontogeny of autonomic control of the heart and cardiorespiratory interactions in vertebrates. *Journal of Experimental Biology*, 2014, vol. 217, iss. 5, pp. 690–703. <https://doi.org/10.1242/jeb.086199>
 25. Young M. J., Taylor E. W., Butler P. J. Central electrical stimulation of the respiratory nerves of the anaesthetized, decerebrate dogfish, *Scyliorhinus*, and its effect on fictive respiration. *Journal of Physiology*, 1993, vol. 459, iss. suppl., pp. 104.

PHENOMENON OF THE COMPLETE SUPPRESSION OF CARDIAC ACTIVITY IN THE BLACK SEA SCORPIONFISH *SCORPAENA PORCUS* (SCORPAENIDAE) DURING AN ALERTNESS REACTION

E. E. Kolesnikova, M. P. Kirin, A. A. Soldatov, and I. V. Golovina

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: dr-kolesnikova@mail.ru

Teleosts serve as experimental models for the physiological and pathophysiological processes investigation, in particular those related to the heart work. Methods allowing to analyze the frequency parameters of the heart functioning over a long period of time require taking into account the peculiarities of fish behavioral reactions, that can affect the results of the experiment. The aim of this study was to examine the effect of the simplest test loading (sound stimulus) on the frequency parameters of the heart activity recorded by the fiber-optic method. The objects of the study were adults of *Scorpaena porcus* (12–15 cm long, 80–120 g in weight). In the course of experiments, each scorpionfish was kept in a separate aquarium with seawater (400×400×350 mm), with constant temperature (21 ± 0.5) °C and given oxygen content (5.5–6.7 mg·L⁻¹, normoxia). The heart rate (HR) recording was carried out by an invasive fiber-optic method, the essence of which is to transmit the radiation of the infrared semiconductor laser of the photoplethysmograph through a thin fiber-optic cable to the pericardial membrane of the heart and then to fix the signal reflected from the contracting myocardium in the photodetector. During implantation of the photoplethysmograph light guides, the fish were anesthetized by placing them in an anesthetic solution (urethane, 2.4 g·L⁻¹ of seawater). In the fornix of the opercular cavity above the area of the conditional heart projection, a minimal dissection of the lining epithelium was performed, through which the underlying tissues were sequentially separated by a blunt method until the pericardial membrane was reached without breaking it. Through the lumen formed in the tissues, two optical light guide sensors were introduced to the surface of the pericardial membrane. Further, free-swimming scorpionfish participated in the experiment after a day of rehabilitation after the surgery. Additionally, we assessed the functional state of the animals by visual fixation of respiratory activity by the quantity of movements of the opercular covers *per* minute. During studying the test loading effect on the correct registration of the scorpionfish HR, the phenomenon of temporary complete suppression of cardiac activity was revealed, which manifested itself upon presentation of sound stimuli (alertness, “freezing” reaction). The duration of cardiac arrest was 31 to 50 seconds; it was accompanied by the cessation of movement of the opercular covers (respiratory arrest, apnea). During the restoration of cardiac activity, two types of physiological reactions were noted. The first type of recovery reaction was characterized by a simultaneous 1.5-fold increase in the HR and a 2-fold enhancement in the photoplethysmograph signal amplitude. The second type of reaction was accompanied by a rise in the HR by 22 % ($p < 0.05$) against the backdrop of a decrement in the signal amplitude of the photoplethysmograph sensors by 28 % ($p < 0.05$); within ~ 120 seconds, the scorpionfish HR returned to baseline. It is assumed that the short-term delay in the scorpionfish cardiac activity is based on the phenomenon of cardiorespiratory coupling and synchronization. The behavioral reaction in the form of suppression for the cardiac and simultaneously respiratory activity generation ensures the complete absence of acoustic and electrical signals, which unmask an ambush predator location, and contributes to the scorpionfish survival.

Keywords: fish, *Scorpaena porcus*, heart, cardiorespiratory coupling, alertness reaction