

УДК 612.821.6

ДИНАМИКА НЕЙРОВИСЦЕРАЛЬНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ В ИНДИВИДУАЛЬНОМ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ: АНАЛИЗ ВАРИАБЕЛЬНОСТИ СЕРДЕЧНОГО РИТМА

© 2024 г. А. В. Бахчина^{1,2,*}, И. С. Созинова¹, Ю. И. Александров¹

¹Лаборатория психофизиологии им. В.Б. Швыркова, Институт психологии Российской академии наук, Москва, Россия

²Кафедра психофизиологии, Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия

*e-mail: nastya18-90@mail.ru

Поступила в редакцию 10.11.2023 г.

После доработки 19.11.2023 г.

Принята к публикации 01.12.2023 г.

В статье приведен обзор экспериментальных работ, исследующих характер нейровисцеральных взаимодействий через анализ variability сердечного ритма на разных этапах развития индивида и у представителей разных видов. Анализ variability сердечного ритма – это один из наиболее распространенных и доступных к использованию в эксперименте способов наблюдения и оценки аспектов нейровисцеральных (а именно нейрокардиальных) взаимодействий. Нестационарные, нелинейные компоненты в динамике RR-интервалов (временных промежутков между соседними ударами сердца) отражают процессы согласования активности сердца с изменениями в организации нейронной активности, обеспечивающими текущее соотношение индивида со средой. Математически эти аспекты динамики сердечного ритма выражаются в оценках сложности, нерегулярности, энтропии, непредсказуемости временной последовательности междударных интервалов. Описываемая таким образом динамика нейрокардиальных взаимодействий не одинаковая у разных видов и усложняется в филогенезе. Аналогично в индивидуальном развитии динамика сердечного ритма усложняется и отражает в том числе степень созревания некоторых нервных структур на разных этапах онтогенеза. Особенности динамики нейровисцеральных взаимодействий в индивидуальном и филогенетическом развитии рассмотрены нами в рамках системно-эволюционного подхода и интерпретированы в связи с изменениями структуры индивидуального опыта – характеристик набора функциональных систем, актуализируемых в поведении, а именно ростом дифференцированности соотношений индивида со средой.

Ключевые слова: нейровисцеральные взаимодействия, variability сердечного ритма, энтропия, онтогенез, филогенез, системно-эволюционный подход

DOI: 10.31857/S0044467724020018

ВВЕДЕНИЕ

Вариability сердечного ритма (ВСР) – изменчивость временных интервалов между последовательными сердечными сокращениями (RR-интервалы, см. рис. 1) – рассматривается как один из наиболее доступных показателей, отражающих множественные физиологические процессы модуляции сердечного ритма, обеспечивающие адаптацию организма в текущих взаимодействиях со средой (Баевский и др., 2001; Баевский, 2004; Бахчина, 2018; Acharya et al., 2006 и др.). Физиологически формирование ВСР описывают через гуморальные факторы (адреналин, норадреналин, ацетилхолин, ангиотензин-2, калий, натрий и др.) и нейровисцеральные взаимодействия: активность симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы (ВНС) (Acharya et al., 2006). Такое описание является базовым в классической двух-

контурной модели регуляции сердечного ритма (Баевский и др., 2001) и концепции нейровисцеральной интеграции (Thayer, 2012) (см. рис. 1). В рамках данных моделей в процесс нейрогуморальной регуляции сердечного ритма вовлечен ряд центральных и периферических структур нервной системы, в том числе префронтальная и орбитофронтальная кора, поясная извилина, ядра таламуса и гипоталамуса, структуры ствола и др. (Winkelmann et al., 2017). Предполагается, что функциональные взаимосвязи между этими структурами объясняют нелинейную динамику сердечного ритма, связанную с поддержанием гомеостаза в связи с обеспечением поведения. Например, в периоды более энергозатратной активности происходит мобилизация ресурсов организма через вегетативные механизмы обеспечения текущей деятельности (Вейн, 2003). Это отражается в динамике сердечного ритма: увеличение частоты сердечных сокращений (ЧСС)

связывают с активацией симпатического отдела ВНС, и наоборот, замедление ЧСС связывают с увеличением активности парасимпатического отдела. Конечный результат зависит от их взаимодействия. Например, повышение ЧСС может наблюдаться при снижении активности вагуса без усиления симпатических модуляций. Таким образом, на фоне непрерывного действия гуморальных факторов регуляции сердечного ритма симпатическая и парасимпатическая ВНС согласованно модулируют автономную активность

сердца, обеспечивая ее соответствие состоянию и задачам целого организма.

Вышеописанные две модели рассматривают активность сердца вне поведенческого контекста, т.е. без учета особенностей вовлечения активности сердца в реализацию конкретного поведения. Гуморальная регуляция сердечного ритма описывается как более медленная с долгосрочными интракардиальными эффектами (Imbrogno et al., 2019). Вегетативная регуляция

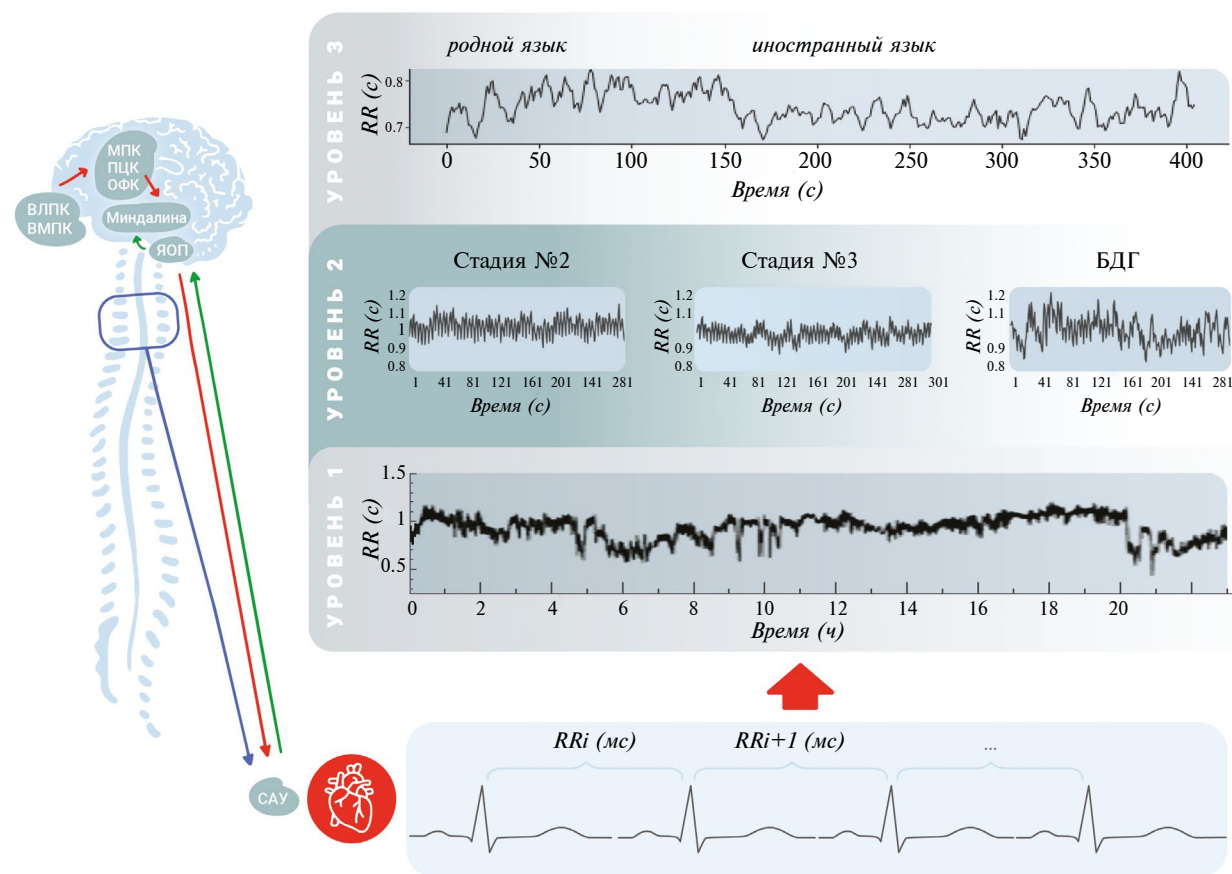


Рис. 1. Примеры трех уровней рассмотрения активности сердца разной степени дифференцированности через анализ вариабельности сердечного ритма. Уровень 1 – суточная динамика сердечного ритма (Время (ч) – время суток, $RR(c)$ – длительность RR -интервалов в с), уровень 2 – динамика сердечного ритма в разных стадиях сна (Стадия N2 – стадия медленного сна 2, Стадия N3 – стадия медленного сна 3, БДГ – стадия быстрых движений глаз, Время (с) – время в с, $RR(c)$ – длительность RR -интервалов в с), уровень 3 – динамика сердечного ритма при реализации поведения разного возраста формирования (решении задач на родном и иностранном языке) ($RR(c)$ – длительность RR -интервалов в с, Время (с) – время записи в с). Обозначения на сигнале ЭКГ: RRi (мс) – длительность текущего RR -интервала, $RRi+1$ – длительность следующего RR -интервала в мс. САУ – синоатриальный узел. Обозначения структур мозга: ЯОП – ядро одиночного пути, МПК – медиальная префронтальная кора, ПЦК – передняя цингулярная кора, ОФК – орбитофронтальная кора, ВЛПК – вентролатеральная префронтальная кора, ВМПК – вентромедиальная префронтальная кора.

Fig. 1. Examples of three levels of consideration of cardiac activity of varying degrees of differentiation through analysis of heart rate variability. Level 1 – daily dynamics of the heart rate, level 2 – dynamics of the heart rate in different stages of sleep, level 3 – dynamics of the heart rate during the implementation of behaviour acquired at different ages (tasks in native and foreign languages). САУ – the sinoatrial node, ЯОП – the nucleus tractus solitarius, МПК – the medial prefrontal cortex, ПЦК – the anterior cingulate cortex, ОФК – the orbitofrontal cortex, ВЛПК – the ventrolateral prefrontal cortex, ВМПК – the ventromedial prefrontal cortex.

сердечного ритма рассматривается как более быстрый процесс с собственными специализированными центрами в ЦНС: ядра блуждающего нерва, двойное ядро X черепного нерва, интермедиалатеральные столбы 5, 6 верхних грудных и 1, 2 нижних шейных сегментов спинного мозга (Шишко, 2009). Можно предполагать, что нейронные группы, принадлежащие к упомянутым структурам, будучи не вариативны в своем составе, могут быть вариативны в своей активности – в зависимости от того, с каким составом нейронов поведенческой специализации происходит текущее взаимодействие – согласование активности. Так, с позиции теории функциональных систем (ФС) (см. (Анохин, 1973, 1975)), клетки разных органов тела, в том числе и сердца, вовлекаются в единые общеорганизменные ФС обеспечения поведения. Так, П.К. Анохин пишет о дыхании: “Любой из эффекторных компонентов как условной пищевой, так и всякой другой реакции, как бы много ни было этих компонентов, не является отдельным и независимым от характера общей реакции. Все компоненты условной пищевой реакции проявляются в таком составе и в такой степени, как это характерно для специфического обеспечения именно пищевой реакции. Иначе говоря, дыхательный компонент пищевой условной реакции это не “вообще дыхание”, а такое дыхание, которое по своему объему, ритму и напряжению приспособлено к характеру и интенсивности именно целостной пищевой реакции. Наоборот, тот же самый дыхательный компонент, входящий в состав эффекторного комплекса другой целостной условной реакции, например оборонительной, будет выражен иным образом, но также в полном соответствии с биологическим характером данной реакции. Дыхательный компонент всегда обеспечивает реакцию животного энергетически (интенсивность окислительных процессов). То же самое можно сказать и в отношении к другим многочисленным компонентам условной реакции, например сердечно-сосудистым” (Анохин, 1968, с. 307). В данном отрывке предполагается, что дыхание в одном поведении (например, оборонительном), отличается от дыхания в другом поведении (например, пищедобывательном). Подобным образом, как мы показывали в предыдущих работах (см. обзор в (Bakhchina et al., 2018)), активность сердца включается в реализацию разных форм поведения, направленных на достижение разных результатов. Таким образом, можно утверждать существование некоторой степени специфичности в активности висцеральных компонентов реализуемых ФС по отношению к конкретному

поведению. Поэтому представляется важным изучение разрешающих возможностей этой специфичности (то есть насколько точно может быть определено конкретное поведение) и в каких параметрах активности сердца она выражается. Такая модель описания динамики сердечного ритма, предложенная в рамках основанного на теории ФС системно-эволюционного подхода ((Швырков, 2006); см. также в (Alexandrov, 2022; Александров, 2021)), рассматривает динамику сердечного ритма в связи с характеристиками поведенческого континуума индивида (Бахчина, 2022). В рамках системно-эволюционного подхода разработано представление об общеорганизменных ФС, в которых согласуется активность нейронов и соматических клеток других тканей (в том числе сердца). Это согласование, устанавливаемое в актах научения, в процессе которых осуществляется, в частности, “пригонка ... вегетативного компонента к задаче” формируемого поведения (Анохин, 1968, с. 361), и обеспечивает эффективное достижение полезных приспособительных результатов в целостном взаимодействии индивида со средой.

В теории функциональных систем научение рассматривается как процесс системогенеза (Швырков, 1978; Судаков, 1979), включающий с позиций системно-эволюционного подхода формирование новых элементов опыта (ФС) за счет селекции и специализации нейронов, репрезентирующих новые поведенческие акты (Швырков, 2006; Александров, 2009). Развитие тогда – это процесс дифференциации структуры индивидуального опыта: усложнения и детализации соотношений организма со средой, расширения диапазона, разнообразия ФС, доступных для реализации в поведении (Александров, 1989; Александров, 2009).

В основном обзоры, включающие результаты экспериментального анализа динамики ВСР в развитии, рассматривают специфику физиологии и экологии вида, исключая анализ поведенческой сложности. Аналогично, рассмотрение ВСР в онтогенезе обычно ставит задачей определение возрастных физиологических факторов, влияющих на изменения ВСР. С позиций системно-эволюционного подхода рассмотрение аспектов описания ВСР в развитии индивида необходимо для проверки гипотезы об отражении системной организации поведения в активности сердца в связи с динамикой активности нервной системы. На основе сформулированных в системно-эволюционном подходе положений

можно ожидать, что динамика сердечного ритма будет все более разнообразной и изменчивой с возрастом, так как в процессе индивидуального развития взаимодействие организма со средой становится все более дифференцированным за счет приобретения новых элементов индивидуального опыта. Аналогичное изменение динамики сердечного ритма можно ожидать и в филогенетическом ряду, так как растет количество специализаций клеток организма, связываемое с нарастанием сложности поведения (Bonner, 1988), а значит, в том числе разнообразие компонентов, с активностью которых будет согласована активность сердца в системной организации поведения индивида. Тогда ВСП можно будет определить не просто как результат воздействия разного рода регуляторных факторов, а как активный процесс согласования ритма сердца с нейронным компонентом ФС поведенческих актов и другими висцеральными процессами: дыханием, пищеварением и пр.

С целью проверки сформулированных предположений в данной работе проведен анализ экспериментальных исследований, в которых проводится оценка параметров ВСП сравнительно у разных видов (в филогенетическом развитии) и у человека в онтогенетическом развитии.

Аспекты описания активности сердца через характеристики variability сердечного ритма

Для оценки ВСП используют широкий спектр математических инструментов, применяемых к анализу временных рядов. Принято выделять три группы методов: методы временной области (статистические показатели распределения RR-интервалов в последовательности), спектральный анализ (показатели мощности плотности спектра колебаний RR-интервалов в последовательности в разных диапазонах частот), методы области нелинейной динамики (параметры нерегулярности, непредсказуемости и комплексности последовательности RR-интервалов). Стоит отметить, что исторически эти подходы в оценке ВСП были включены в исследовательскую практику в таком же порядке, поэтому можно выделить ряд особенностей интерпретации параметров трех групп в связи с экспериментальными парадигмами, в которых они использовались и развивались (Бахчина, 2022).

Упомянутая во введении концепция нейровисцеральной интеграции на данный момент

преобразована в концепцию уровней нейровисцеральной интеграции (Smith et al., 2017). Авторы концепции выделяют восемь уровней: 1) интракардиальная регуляция, 2) сердечно-сосудистая регуляция, 3) межорганная координация, 4) координация с двигательной активностью и эндокринными процессами, 5) координация с сенсорными процессами, 6) регуляция в соответствии с общим соматическим состоянием, 7) координация с когнитивными процессами, 8) координация с текущей целенаправленной поведенческой активностью. Данная концепция имеет ряд ограничений. Во-первых, в основном авторы оперируют результатами работ, в которых ВСП сопоставляется с данными функциональной магнитно-резонансной томографии мозга (фМРТ), а процедура фМРТ сама по себе уже является специфическим контекстом, не типичным для реализации поведения человеком. Для характеристики ВСП используется по большей части только показатель мощности высокочастотных колебаний в спектре RR-интервалов (HF), то есть в математическом аппарате не предлагается способов анализа конкретного уровня из предложенных. Кроме того, выделение уровней регуляции не имеет строго обоснованного единого критерия (что в целом рассматривается как значительный недостаток при формулировке разного рода уровневых представлений; см., например, в (Александров, 1989)), предполагающего качественные изменения в динамике ВСП. Если первые 5 уровней разделяются по анатомо-функциональному критерию, то 6, 7 и 8-й уровни, имеющие единую нейрофизиологию, разделены без указания обоснований. Фактически предложенные 8 уровней являются перечислением тех общеорганизменных процессов, аспекты которых коррелируют с динамикой ВСП.

Если в качестве критерия использовать разделение математических показателей (то есть способов описания) ВСП на три группы, то можно выделить следующие уровни рассмотрения нервно-кардиальной координации.

Статистические показатели более чувствительны к стохастическим процессам в динамике ВСП. Поэтому они более информативны по отношению к смене базовых состояний индивида (сон, бодрствование, норма, патология и пр.) и менее специфичны в отношении аспектов поведения. К ним можно отнести описание интракардиальных процессов, которые включают свойства кардиомиоцитов (внутриклеточная регуляция вероятности формирования потенциала действия на мембране) и особенности взаи-

модействия их с внутрисердечными ганглиями (Campos et al., 2018).

Спектральные показатели более чувствительны к периодическим составляющим в динамике ВСР и исторически разрабатывались для характеристики автономной регуляции сердечного ритма (со стороны вегетативной нервной системы). Поэтому к ним можно отнести автономные парасимпатические процессы – тонические текущие изменения – и симпатические процессы – быстрые экстренные активации. Спектральные показатели наиболее информативны по отношению к смене функциональных состояний субъекта (фазы сна, стадии стресса, смены позы в двигательном акте и пр.), но менее специфичны в отношении аспектов поведения (von Borell et al., 2007). К этому уровню рассмотрения относится также и феномен дыхательной аритмии (у млекопитающих) или сердечно-дыхательного синхронизма (у рыб), которым приписывается роль оптимизации газообмена в процессе дыхания (Taylor et al., 2014). Дыхательные модуляции сердечного ритма последовательно формируются у человека в гестационном периоде, приобретая свою оформленность в периодическую структуру в 5–6-летнем возрасте (Гудков и др., 2013).

Показатели нелинейной динамики сердечного ритма по своей математической сути более чувствительны к нестационарным компонентам в последовательности и отражают ее комплексность, непредсказуемость, что хорошо подходит для анализа переходных процессов. Они оказываются более специфичны (чем статистические и спектральные показатели) к аспектам поведения (смене актов в поведенческом континууме, возрасту формирования реализуемого поведения и пр.), однако могут отражать и сильные изменения состояния: стресс, сонливость и др. Поэтому к ним можно отнести поведенческий уровень рассмотрения, который включает нейровисцеральные взаимодействия, обеспечивающие согласованность сердечного ритма с нейронными группами, активность которых сменяется в соответствии с реализуемым поведением для достижения полезных приспособительных результатов (по описанной выше теории ФС) (Bakhchina et al., 2018).

Таким образом, с помощью ВСР можно проводить анализ разных аспектов включения сердца в общеорганизменную организацию: интракардиального, физиологического (вегетативная

регуляция в соответствии с колебаниями артериального давления, дыхания, теплообмена и пр.) и поведенческого (нестационарные адаптационные модуляции). Выделяемые уровни рассмотрения координации отражаются в динамике временного ряда и наблюдаются на разных временных масштабах последовательности RR-интервалов.

Параметры из области нелинейной динамики, а именно энтропийные, фрактальные и корреляционные оценки сложности временных рядов, в приложении к анализу ВСР в большей степени отражают поведенческие аспекты изменений активности сердца и поэтому представляют больший интерес. Однако эти показатели требуют более длительных непрерывных последовательностей RR-интервалов для расчета и потому менее применимы в исследовательской практике. В данной работе анализ публикаций проведен по исследованиям, использующим любой из трех описанных подходов.

Филогенетическая динамика параметров активности сердца

До того, как в филогенезе сердце сформировалось как отдельный орган сердечно-сосудистой системы, существовали его предшественники, выполняющие сходные роли. Например, у многих низших животных (немертины) наблюдается активная перистальтика сосудов и антеградное (от центра к периферии) продвижение крови при отсутствии сердца (Титов, 2010). Формирование сердечно-сосудистой системы и появление ритма связывают с формированием выделительной и гуморальной систем. До появления центрального насоса в филогенезе долгое время были некоторые предшественники сосудов и просто сосуды, в том числе каналы для выведения катаболитов. В основе этого лежала гуморальная регуляция. Позже в ходе дальнейшего филогенеза над этой организацией сформировались нервно-гуморальная и вегетативная регуляция. Таким образом, в организмах с развитой сердечно-сосудистой системой наблюдается как центральная регуляция гомеостаза организма с помощью вегетативной иннервации, так и локальная регуляция активности задающих ритм клеток с помощью определенных медиаторов – гуморальных факторов (Титов, 2010).

В процессе эволюции структура сердца изменялась от сокращения части сосудистой трубки у низших организмов до формирования четырех

изолированных камер и двух кругов кровообращения. В филогенезе вначале наблюдается открытый незамкнутый тип кровеносной системы, затем появился закрытый тип. Формирование закрытой сосудистой системы связывают с появлением истинной полости организма. В это же время появляется желудок как отдельный орган, плевра легких (Hartenstein, Mandal, 2006). Предполагается, что объединение клеток в органы происходило по их функциональной и морфологической схожести с помощью гуморальной регуляции (Титов, 2010).

У насекомых сосуды содержат гемолимфу и, сокращаясь, обеспечивают ее ток. Считается, что сократительные клетки сосудов являются предшественниками сердца. На основе молекулярных и эмбриологических данных Hartenstein и Mandal показали, что клетки сосудов и гемоциты происходят от одного предшественника — гемангиобластов. Они тесно взаимодействуют с нефроцитами — клетками, которые относятся к выделительной системе (Hartenstein, Mandal, 2006). На основе данных о предшественниках сердца как отдельного органа сердечно-сосудистой системы, а также данных о синхронизации работы некоторых органов и частей сосудистой системы у представителей современных видов с оформленным сердцем появилась теория “периферических сердец” — системы органов, которые до появления отдельной сердечной мышцы обеспечивали кровоток в организме и с появлением сердца продолжают частично участвовать в этом процессе. Поэтому отражение их активности можно наблюдать и в изменениях ВСР (Титов, 2010).

Появление сердца как отдельного органа тесно связано с эволюцией дыхательной системы. Впервые сердце как отдельный орган появляется у рыб, на этой же стадии происходит переход от диффузного дыхания к жаберному, то есть оформляются отдельные органы дыхания. На основе обширного пласта экспериментальных данных исследователи сделали вывод о том, что дыхательная активность вносит наибольший вклад в регуляцию сердечного ритма, что обеспечивается парасимпатической нервной системой, которая является частью автономной нервной системы (наряду со второй ее частью — симпатической нервной системой).

Традиционно парасимпатическую регуляцию сердечного ритма связывают с тормозящими действиями, в то время как симпатическая

нервная регуляция изменяет активность сердца, ускоряя сердцебиения. Однако существуют данные о том, что у циклостом, эласмобранхов и двоякодышащих отсутствует непосредственно симпатическая иннервация (Taylor et al., 2014). При этом у миногов (представителей циклостом) стимуляция вагуса сопровождалась не тормозящим, а возбуждающим действием на сердце, действуя не на мускариновые холинорецепторы, как у большинства других видов, а на никотиновые холинорецепторы (Augustinsson et al., 1956 цит. по Taylor et al., 2014).

Основным нервом парасимпатической нервной системы является блуждающий нерв (вагус). Поливагусная теория (Porges, 2007) основывается на его значении в эволюции живых существ и иннервации им сердечной деятельности. Базовым положением поливагусной теории является тезис о том, что активность блуждающего нерва лежит в основе социального поведения, обуславливая ключевые паттерны поведения, такие как “бежать или сражаться”. В рамках поливагусной теории описываются этапы становления автономной нервной системы, в частности блуждающего нерва, в филогенезе (Porges, Kolacz, 2018). В течение первого филогенетического этапа у позвоночных животных формировался дорсальный комплекс блуждающего нерва (начало эфферентных путей и конец афферентных) в области ствола головного мозга. В ходе развития позвоночных развивалась спинномозговая симпатическая нервная система. Авторы полагают, что на третьем этапе с появлением млекопитающих произошла миграция некоторых из клеток блуждающего нерва из дорсального ядра блуждающего нерва в *ambiguus nucleus* (двойное ядро). Возбуждение клеток в этом ядре связывают с активностью поперечнополосатых мышц лица. В соответствии с этими представлениями объясняется взаимодействие между подсистемами автономной нервной системы: система социального взаимодействия, связанная с миелинизированным блуждающим нервом и опосредованная клетками двойного ядра (*ambiguous nucleus*); система мобилизации, действие которой обусловлено активностью симпатической системы; и система иммобилизации, связанная с активностью немиелинизированной части блуждающего нерва и опосредованная спинным моторным ядром блуждающего нерва (Porges, 2007; Rispoli et al., 2018).

В исследованиях филогенетической истории формирования парасимпатической и сим-

патической регуляции сердца для большинства животных с развитой автономной нервной системой показано преобладание роли парасимпатической нервной системы в регуляции сердечного ритма (Taylor et al., 2014), что выражается в том числе в наличии синусовой аритмии, и большого вклада высокочастотной компоненты в мощности спектра ВСП. Признаки синусовой аритмии были выявлены у змей. Эксперименты с селективной вегетативной блокадой выявили 55%-ную долю холинергически регулируемого тонуса сердца и 37%-ную – адренергически регулируемого. В ходе восстановления после операции вживления сердечного электрода было обнаружено, что большой вклад в ВСП змей вносит синусовая аритмия, гомологичная синусовой аритмии млекопитающих. Спектральный анализ мощности ВСП выявил пик на той же частоте, что и вентиляция легких (Sanchez et al., 2019). Подобную синусовую аритмию обнаружили и у ящериц (Duran et al., 2020).

Таким образом, в филогенезе ритмические процессы регуляции жизнедеятельности организма, поддерживающие постоянство гомеостаза, изначально организовывались гуморальными факторами – гормонами. Позже они дифференцируются в отдельные системы (дыхательная, выделительная, сердечно-сосудистая и др.), и “над” гуморальной регуляцией формируется нервно-гуморальная, в том числе посредством эфферентных и афферентных путей автономной нервной системы. Адаптация и регуляция сердечного ритма к динамике жизнедеятельности организма автономной нервной системой обеспечивались через симпатический и/или парасимпатический компоненты. Ритмическая активация симпатических нервов учащает сердцебиение, а парасимпатическая активация, наоборот, приводит к урежению сердцебиения, однако такие представления о механизме ритмогенеза не могут объяснить весь спектр адаптивных изменений сердечного ритма в целостном организме, наблюдаемых в поведении (Покровский, 2006). У всех позвоночных преобладающий вклад в ВСП вносит именно парасимпатическая нервная система, тогда как симпатическая нервная система у некоторых таксонов отсутствует вовсе.

Таким образом, в исследованиях в области сравнительной физиологии полное описание характеристик ВСП для разных видов отсутствует и является перспективным направлением для дальнейших исследований. Как правило, срав-

нивают только значения ЧСС и его изменения при селективных адreno- и холиноблокадах. Однако на основе имеющихся данных можно утверждать, что в большинстве случаев у животных в динамике ВСП мы наблюдаем 1-й и 2-й уровни описания координации активности сердца, то есть интракардиальные и автономные (в том числе гуморальные) аспекты регуляции. Однако наличие некоторых работ, которые используют ВСП для дифференциации эмоциональных аспектов поведения домашних (Zupan et al., 2016) и сельскохозяйственных (Frondelius et al., 2015; Borell et al., 2007) животных (млекопитающих) по спектральным показателям и индексам нелинейной динамики, позволяет утверждать, что такие описания активности сердца у них возможно использовать для исследования психофизиологической организации поведения.

Онтогенетическая динамика параметров активности сердца

У людей блуждающий нерв, связанный с парасимпатической иннервацией сердца, начинает формироваться в третьем триместре гестации (Mangone et al., 2020). Так как считается, что одна из задач парасимпатической системы состоит в согласовании действий дыхательной и кровеносной системы, то развивается она уже ближе к эпизодам попыток самостоятельного дыхания плода. При этом в третьем триместре (между 24 и 38 неделями) созревания плода более пятидесяти процентов изменений в ВСП описывают повышением амплитуды флуктуаций и повышением сложности (измеренной по мультимасштабной энтропии [multiscale entropy]) динамики сердечного ритма (Hoyer et al., 2019). Развитие интегративной вегетативной регуляции плода связано с увеличением связей разных во временных масштабах показателей сердечного ритма (Wallwitz et al., 2012; Gieraltowski et al., 2015). Иными словами, по разным компонентам ВСП наблюдается усиление нейрокардиальных взаимодействий в процессе созревания плода (Hoyer et al., 2019).

Динамика ВСП в первые дни после рождения отражает многочисленные адаптационные перестройки организма, в том числе к разного рода факторам родового стресса (гипоксия, переохлаждение и пр.). Сразу после рождения (первые 4 дня) у здоровых младенцев наблюдается кратный рост ВСП по всем показателям, в том числе показателям графика Пуанкаре, которые оценивают хаотические компоненты в последовательности (Lehotska et al., 2007). Этому периоду онто-

генеза соответствует повышенный уровень гибели нейронов коры больших полушарий и высокий уровень экспрессии *c-fos*, что рассматривается как непосредственное нейрофизиологическое отражение системогенетических процессов, модифицирующих структуру индивидуального опыта (Сварник и др., 2001). Javorka с соавт. (Javorka et al., 2017) на основе анализа параметров ВСП у новорожденных делают заключения о зрелости не только органов сердечно-сосудистой системы, но и нервных структур. Большая ВСП характерна для нормально сформированных (зрелых) ЦНС и ВНС. Также показана связь между более низкими значениями ЧСС на фоне более высокой ВСП в первые дни жизни с более эффективным решением сенсорных и моторных задач в раннем детстве (1–2 года).

В течение первых лет жизни происходит снижение ЧСС, которое связывают с увеличением влияния парасимпатической нервной системы (Seals, Esler, 2000). Общая ВСП (TP) (Mangone et al., 2020) и конкретно соотношение мощностей низко- и высокочастотных компонент ВСП (LF/HF) растут (Галеев и др., 2002; Kazuma et al., 2002; Massin, Von Bernuth, 1997). В младенчестве происходит переход от преобладания симпатической нервной системы в регуляции сердечного ритма к преобладанию парасимпатической нервной системы, что связывают с процессами миелинизации блуждающего нерва (Mangone et al., 2020). По другим данным, в пятилетнем возрасте только половина детей из наблюдаемой выборки имели преобладающий вклад парасимпатической нервной системы в ВСП. Дети “парасимпатического типа” обладают большим уровнем адаптационных резервов организма (Догадкина, 2008). Отметим, что, хотя показатели LF (низкочастотный компонент спектра ВСП) и LF/HF в классической интерпретации рассматриваются как показатели выраженности вклада симпатической нервной системы в регуляцию сердечного ритма, в последнее время такое представление уточняется (см., например, Vilman, 2013).

В результате проведенного сравнительного анализа показателей ВСП у детей (до 15 лет) и у молодых людей (от 15 до 40 лет) выявлено, что наблюдаемое с возрастом увеличение ВСП проявляется только в стандартном отклонении сердечного ритма и спектральных показателях, в то время как различий в сложности сердечного ритма (по энтропийным показателям) между этими возрастными группами обнаружено не было (Pikkujamsa et al., 1999). Далее, сравнительный

анализ групп молодых людей (от 15 до 40 лет), людей среднего возраста (от 40 до 60 лет) и людей старшего возраста (старше 60 лет) указывает на снижение ВСП, в том числе показателей сложности. Однако в другом исследовании при сравнении детей (от 5 до 15 лет) и молодых людей (от 15 до 30 лет) показан обратный эффект – увеличение сложности динамики сердечного ритма (рассчитываемой по аппроксимированной энтропии), при этом стандартное отклонение уменьшается, а далее оба показателя имеют тенденцию к снижению по мере увеличения возраста (до 70 лет) (Acharya et al., 2004). Такое разнообразие эмпирических феноменов может быть связано с особенностями организации исследований по регистрации сердечного ритма. В первом случае запись сердечного ритма проводилась в течение 24 ч с использованием Холтеровского мониторирования, для анализа использовались длинные последовательности (от 1 до 2 ч), при этом никак не регистрировалась двигательная и поведенческая активность участников. Во втором случае запись проводили в состоянии покоя (сидя, с закрытыми глазами) 5 мин. Отсутствие разности в сложности сердечного ритма между детьми и молодыми людьми в первом случае может объясняться тем, что дети за период 1–2 ч чаще изменяют свою поведенческую активность, а вместе с тем растет и нерегулярность, и, соответственно, сложность динамики сердечного ритма. Так, например, Ноуег с соавт. подчеркивает важность учета контекста поведения при поиске корреляций показателей сердечного ритма с гестационным возрастом плода (Ноуег et al., 2013). В частности, положительная корреляция возраста с ВСП (по показателям SDNN, RMSSD и мультимасштабной энтропии) больше выражена в состоянии покоя, а не при активных движениях плода. Также в этой работе демонстрируются положительные корреляции между сложностью динамики сердечного ритма (по показателям мультимасштабной энтропии) и сложностью поведенческих паттернов, регистрируемых у плода. Это еще раз подчеркивает важность учета поведенческого контекста в исследованиях развития нейровисцеральных взаимодействий. Подробнее обзор исследований, выполняющих сравнение ВСП у индивидов на разных этапах онтогенеза, представлен в табл. 1.

Таким образом, по имеющимся в литературе на данный момент данным, можно отметить, что возрастная динамика сложности сердечного ритма имеет колоколообразную форму с максимумом в период от 20 до 40 лет. Это показано в ряде

Таблица 1. Сравнительные исследования ВСП у индивидов на разных этапах онтогенеза
Table 1. Comparative studies of HRV between individuals at different stages of ontogenesis

Источник	Сравниваемые возрасты	Задача / условие	Показатели ВСП	Динамика
Yum et al., 1997	20–24 недели (1), 25–26 недель (2), 29–30 недель (3), 37–38 недель (4), 39–40 недель (5), 41–42 недели (6)	Сравнивали показатели плодов разного гестационного возраста за периоды покоя и движения	ApEn	ApEn в покое: 1 < 6, 2 < 6 ApEn в движении: 1 < 3, 3 > 4, 3 > 5
Bar-Haim et al., 2000	4 мес (1) 9 мес (2) 14 мес (3) 24 мес (4) 48 мес (5)	Дети лежали, отвлекаемые визуальными стимулами, либо сидели на коленях у матери. Измерение проводилось в течение 2 ч	Mean_RR, HF	Mean_RR: 1 < 2, 2 < 3, 3 < 4, 4 < 5 HF: 2 < 3, 3 < 4, 4 < 5.
Bobkowski et al., 2017	3–6 (1), 7–12 (2), 13–18 лет (3)	Суточный мониторинг	Mean_RR, SDNN, ULF, VLF, LF, HF, LF/HF, SD1, SD2	Mean_RR: 1 < 2, 2 < 3, 1 < 3 SDNN: 1 < 3, 2 < 3 ULF: 1 < 3, 2 < 3 VLF: 1 < 3, 2 < 3 LF: 1 < 3 LF/HF: 1 < 3, 2 < 3 SD2: 1 < 3, 2 < 3
Gasior et al., 2015	6–7 (1), 8–9 (2), 10–11(3), 12–13 лет (4)	6-мин регистрация в покое лежа	HR, SDNN, RMSSD, pNN50, TP, VLF, LF, HF	HR: 1 < 3, 1 < 4
Pikkujämsä et al., 1999	1–15 (1), 16–40 (2), 40–60 (3), 60–84 лет (4)	24-часовой мониторинг в клинике	Mean_RR, SDNN, ULF, VLF, LF, HF, ApEn, a1, a2	Mean_RR: 1 < 2, 1 < 3, 1 < 4 SDNN: 1 < 2, 1 < 3, 4 < 2, 4 < 3 ULF: 2 > 1, 2 > 3, 2 > 4, 4 < 1, 4 < 2, 4 < 3 VLF: 2 > 1, 2 > 3, 2 > 4, 4 < 1, 4 < 2, 4 < 3 LF: 2 > 1, 2 > 3, 2 > 4, 4 < 1, 4 < 2, 4 < 3 HF: 3 < 1, 3 < 2, 4 < 1, 4 < 2, 4 < 3 ApEn: 1 > 3, 2 > 3, 1 > 4, 2 > 4, 3 > 4 a1: 1 < 3, 1 < 4 a2: 1 < 3, 2 < 3, 1 > 4, 2 < 4, 3 < 4
Бойцов и др., 2002	18–35 (1) 35–48 (2) 48–65 лет (3)	Суточный мониторинг	SDNN, RMSSD, pNN50, TP, LF, HF, VLF, LF/HF	SDNN: 1 > 2, 2 > 3 RMSSD: 1 > 2, 2 > 3 pNN50: 1 > 2, 2 > 3 TP: 1 > 2, 2 > 3 LF: 1 > 2, 2 > 3 HF: 1 > 2, 2 > 3 VLF: 1 > 2 LF/HF: 1 < 2, 2 > 3
Srinivasan et al., 2002	6–11 (1), 20–30 (2), 60–70 лет (3)	10 мин лежа на спине, 2 мин после быстрого подъема на ноги (ортостатическая проба)	HR, LF, HF, LF/ HF, LFn, HFn	На спине: HR: 1 > 2, 1 > 3 LF: 1 < 2, 2 > 3 HF: 1 < 2, 2 > 3 Изменения после подъема: HF: 2 < 3 LF/HF: 1 > 3, 2 > 3 LFn: 1 < 3, 2 < 3 HFn: 2 > 3

Продолжение табл. 1.

Источник	Сравниваемые возрасты	Задача / условие	Показатели ВСП	Динамика
Zhang, 2007	10–20 (1), 20–30 (2), 30–40 (3), 40–50 (4), 50–60 (5), 60–70 (6), 70–80 (7), 80 и старше лет (80)	Фоновая ВСП (зарегистрированная в покое в разных исследованиях за последние 4 года, аппаратура идентичная)	Mean_RR, SDNN, RMSSD, TP, VLF, LF, HF, LF/HF, LFn, HFn	Mean_RR↑ SDNN↓ TP↓ VLF↓ LF↓ HF↓ (нелинейная связь с возрастом, значимость не представлена: 2 < 3, 4 < 5, 6 < 7, 7 < 8)
Acharya et al., 2004	10 ± 5 (1) 25 ± 10 (2) 40 ± 15 (3) 60 ± 5 лет (4)	Регистрация в положениях сидя и лежа	SDNN, SDDSD, RMSSD, pNN50, Triangle index, TiNN, ULF, VLF, LF, HF, LF/HF, ApEn, LLE (Largest Lyapunov Exponent), αs, αl, SD1/SD2	SDNN: 1 > 2, 2 > 3, 3 < 4 SDDSD: 1 > 2, 2 > 3, 3 < 4 RMSSD: 1 > 2, 2 > 3, 3 < 4 pNN50: 1 < 2, 2 > 3, 3 < 4 Triangle index: 1 > 2, 2 > 3, 3 < 4 TiNN: 1 < 2, 2 < 3, 3 > 4 LF/HF: 1 > 2, 2 > 3, 3 < 4 ApEn: 1 < 2, 2 > 3, 3 > 4 LLE: 1 > 2, 2 > 3, 3 > 4 αs: 1 > 2, 2 > 3, 3 < 4 αl: 1 > 2, 2 > 3, 3 < 4
Yeragani et al., 1997	11.1 ± 2.1 (1), 35.4 ± 10.4 лет (2)	24-часовой мониторинг	Mean_RR, TP, FD, ULF, VLF, LF, HF, LF/HF	Mean_RR: 1 > 2 TP: 1 > 2 FD: 1 > 2 ULF: 1 > 2 VLF: 1 > 2 LF: 1 > 2 HF: 1 > 2 LF/HF: 1 < 2
Коркушко и др., 1999	20–30 (1), 60–74 лет (2)	Суточный мониторинг	TP, LF, HF, VLF, LF/HF	TP: 1 > 2 LF: 1 > 2 HF: 1 > 2 VLF: 1 > 2
Choi et al., 2006	23–54 года	3-минутный покой	LF, HF, LF/HF	LF↓ HF↓
Jensen-Urstad et al., 1992	20–69 лет	24-часовой мониторинг	HR, SDNN, SDANN, SDNN-i, RMSSD, pNN50, TP, VLF, LF, HF, LF/HF	SDNN-i↓ RMSSD↓ pNN50↓ TP↓ VLF↓ LF↓ HF↓
Abhishekh et al., 2013	16–60 лет	5-минутный период покоя лежа на спине	SDNN, RMSSD, TP, HF, LF, HFn, LFn, LF/HF	SDNN↓ RMSSD↓ TP↓ HFn↓ LFn↑ LF/HF↑

Окончание табл. 1.

Источник	Сравниваемые возрасты	Задача / условие	Показатели ВСП	Динамика
Amano et al., 2006	18–19 (1), 20–29 (2), 30–39 (3), 40–49 (4), 50–59 (5), 60–69 (6), 70–79 лет (7)	10-минутная регистрация покоя в положении сидя	SDNN, RMSSD, pNN50, TP, HF, LF, HFn, LFn, LF/HF, энтропия Шэннона	SDNN: 1 > 5, 1 > 6, 1 > 7 RMSSD: 1 > 4, 1 > 5, 1 > 6, 1 > 7 pNN50: 1 > 4, 1 > 5, 1 > 6, 1 > 7 TP: 1 > 4, 1 > 5, 1 > 6, 1 > 7 HF: 1 > 2, 1 > 3, 1 > 4, 1 > 5, 1 > 6, 1 > 7 LF: 1 < 2 HFn: 1 > 2, 1 > 3 LFn: 1 < 2, 1 < 3 LF/HF: 1 < 2 энтропия Шэннона ↓: 3 < 1
Liao et al., 1995	45–54 (1), 55–64 лет (2)	2-минутная регистрация в покое в положении лежа	LF, HF, HF / LF	LF: 1 > 2 HF: 1 > 2
Reardon, Malik, 1996	40–102; 40–69 (1), 70–102 лет (2)	24-часовой мониторинг	Triangle index, RMSSD	Triangle index ↓: 1 > 2

Примечание. Знаками > и < указаны только достоверные различия по показателям ВСП между сравниваемыми возрастными группами при $p < 0.05$. Стрелки вниз и вверх обозначают отрицательную (↓) или положительную (↑) корреляционную связь указанного показателя ВСП с возрастом при $p < 0.05$. В таблице рассматривались только исследования с участием испытуемых без диагностированных сердечно-сосудистых нарушений. Расшифровка приведенных в таблице обозначений показателей ВСП дана в табл. 2.

Note. Signs > and < indicate only significant differences in HRV parameters between the compared age groups with $p < 0.05$. Arrows pointing downwards and upwards denote negative (↓) or positive (↑) correlation of the specified HRV parameter with age at $p < 0.05$. Only studies involving subjects without diagnosed cardiovascular disorders were considered in the table. The description of the HRV parameters abbreviations provided in the table is given in Table 2.

Таблица 2. Показатели ВСП, используемые в сравнительных исследованиях индивидов на разных этапах онтогенеза; математическое значение, интерпретация, ограничение

Table 2. Indices of HRV commonly used in comparative studies of individuals at different stages of ontogenesis including mathematical values, interpretation, and limitations

Параметр ВСП Математическое описание	Интерпретация и ограничения
Mean_RR Среднее арифметическое величин всех интервалов RR во время измерения HR Средняя частота сердечных сокращений в период измерения.	Могут служить показателями общей сердечной активности и уровня релаксации. Сравнение Mean_RR между различными группами требует нормального распределения последовательности RR-интервалов
TiNN Временной интервал между текущим и следующим сердечным сокращением	Является простым показателем временной изменчивости ВСП, который может использоваться для оценки активности вагусного нерва и параболической модуляции сердечного ритма
SDNN (SDNNi) Стандартное отклонение всех нормальных RR-интервалов за весь период анализа ритмограммы	Расчеты показателя требуют нормального распределения последовательности RR-интервалов
RMSSD $RMSSD = \sqrt{(1 / (N - 1)) * \sum (RR_{i+1} - RR_i)^2}$ где: – N — общее количество RR-интервалов, – RR _i — i-й RR-интервал, – RR _{i+1} — следующий после i-го RR интервал	Индекс зависит от длительности записи и среднего значения RR-интервалов в последовательности
pNN50 Представляет собой процент всех последовательных интервалов RR, разница между которыми превышает 50 мс	Высокая чувствительность к шумам и артефактам

Продолжение табл. 2.

Параметр ВСП Математическое описание	Интерпретация и ограничения
SDANN Стандартное отклонение средних RR-интервалов в рассматриваемых 5-минутных сегментах записи	Расчеты показателя требуют длительных записей: более 5 мин
TP Общая мощность спектра ритмограммы. Она представляет сумму всей вариационной мощности спектра для частот до 0.4 (0.6) Гц	Спектральный анализ требует длительных записей: от 100 с для LF и HF и более 600 с – для VLF и ULF. Существуют разные подходы для расчета спектра неравномерно дискретизированных временных рядов, сравнение результатов между которыми затруднено. Для анализа необходимо использовать только стационарные последовательности. Уровень и соотношение частотных диапазонов спектра ВСП различается у представителей разных видов. У некоторых видов отсутствует дыхательная аритмия и HF-компонент менее выражен. Уровень и соотношение частотных диапазонов спектра ВСП зависит от возраста. В детском и подростковом возрасте спектр ВСП не имеет четкой структуры с явно выраженными максимумами в VLF-, LF- и HF-диапазонах, поэтому границы определения этих диапазонов могут отличаться
ULF Мощность спектра ритмограммы в диапазоне ультранизких частот. Колебания ULF относятся к частотам ниже 0.003 Гц	
VLF Мощность спектра ритмограммы в диапазоне очень низких частот. Колебания VLF относятся к частотам между 0.0033 и 0.04 Гц	
LF Мощность спектра ритмограммы в диапазоне низких частот. Колебания LF относятся к частотам между 0.04 и 0.15 Гц	
LFn Значение, нормализованное на общую мощность спектра	
HF Мощность спектра ритмограммы в диапазоне высоких частот. Колебания HF относятся к частотам между 0.15 и 0.4 (0.6) Гц	
HFn Значение, нормализованное на общую мощность спектра	
LF/HF Это соотношение между мощностью низкой частоты (LF) и мощностью высокой частоты (HF)	Используется как показатель баланса между симпатической и парасимпатической нервной активностью
SD1 Стандартное отклонение относительно линии идентичности ($y = x$) на диаграмме Poincaré	Высокая чувствительность к шумам, артефактам и нарушениям ритма
SD2 Стандартное отклонение вдоль линии идентичности ($y = x$) на диаграмме Poincaré	Высокая чувствительность к шумам, артефактам и нарушениям ритма
SD1/SD2	Представляет собой меру относительного вклада короткосрочных и долгосрочных модуляций в организации ВСП
a1, a2 Главные экспоненты Ляпунова. Наибольшие положительные экспоненты Ляпунова описывают наиболее быстрое расхождение траекторий в фазовом пространстве	Малые значения главных экспонентов Ляпунова указывают на более предсказуемую динамику сердечного ритма. Требует длительных записей для анализа: от 1000 значений
as Средний экспонент Ляпунова. Он представляет собой среднее значение всех локальных экспонентов Ляпунова и описывает общую скорость расходимости или сближения траекторий в фазовом пространстве	Требует длительных записей для анализа: от 1000 значений
al (LLE) Локальный экспонент Ляпунова. Он описывает скорость расходимости или сближения траекторий вблизи определенной точки в фазовом пространстве	Требует длительных записей для анализа: от 1000 значений

Окончание табл. 2.

DFA Detrended Fluctuation Analysis описывает зависимость между изменчивостью ритма и временным масштабом. Более высокое значение α указывает на более сложную и коррелированную изменчивость ВСП	Оценивает фрактальные свойства ряда и его самоподобие. Требуется длительных записей для анализа: от 1000 значений
Параметр ВСП Математическое описание	Интерпретация и ограничения
Triangle index Оценивает количество треугольников, образованных в трехмерном фазовом пространстве, построенном на основе интервалов между сердечными сокращениями	Более высокое значение индекса указывает на более сложную и непредсказуемую динамику сердечного ритма. Индекс может быть чувствительным к артефактам и шумам в записи сердечного ритма
ApEn (аппроксимированная энтропия) Является показателем сложности и непредсказуемости временных рядов RR-интервалов и рассчитывается по формуле: $ApEn(m, r) = \phi(m+1) - \phi(m)$, где m – длина шаблона (pattern length), r – фактор сходства (similarity factor), $\phi(m)$ – оценка условной энтропии (conditional entropy)	Оценивает степень случайности или регулярности в ритме сердца. Значения зависят от длительности записи
энтропия Шеннона Является мерой неопределенности или информационного содержания во временном ряду и рассчитывается по формуле: $H = -\sum(p(i) * \log_2(p(i)))$, где $p(i)$ – вероятность появления значения i во временном ряду	Оценивает степень равномерности и разнообразия значений в ритме сердца. Значения зависят от длительности записи

исследований. Снижение же сложности сердечного ритма с возрастом после 20–40 лет может с позиций системно-эволюционного подхода объясняться особыми изменениями в системной организации поведения. А именно, все большее преобладание с возрастом изменений межсистемных связей в структуре индивидуального опыта, нежели формирование новых элементов (Горкин, 2017). Таким образом, оценить ВСП в разных возрастных группах в “одном и том же” поведении пока является сложной задачей, на которую стоит обратить внимание в дальнейших исследованиях.

Стоит подчеркнуть, что при рассмотрении особенностей динамики сердечного ритма на более поздних этапах онтогенеза важно также учитывать и возможные возрастные морфологические изменения: увеличение вероятности наличия и выраженности сердечно-сосудистых нарушений, которые, как правило, сопровождаются снижением ВСП. Хотя в исследованиях возрастной динамики ВСП всегда отслеживается факт отсутствия сердечно-сосудистых заболеваний, не исключены случаи наличия синдромов на донологической, не диагностируемой стадии.

В ходе эмбриогенеза у человека первой начинается созревание симпатической нервной си-

стема. Блуждающий нерв формируется только в третьем триместре развития плода, при этом окончательная его миелинизация завершается уже после рождения (к 5–6 годам). В первые годы жизни ребенка преобладающее влияние на активность сердца оказывает симпатическая (“мобилизующая”) нервная система, вероятно, из-за происходящих активных перестроек в организме, необходимых для развития индивида, затем происходит переход к преобладающей парасимпатической нервной системе. Относительно нестационарных компонент в динамике сердечного ритма можно наблюдать, что от рождения до среднего возраста ВСП, оцениваемая по показателям нелинейной динамики, растет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как было упомянуто выше и аргументировано нами ранее (см., например, (Александров, 1989, 2006, 2009; Александров и др., 2022; Швырков, 2006)), реализация конкретного поведенческого акта обеспечивается актуализацией набора ФС в их взаимодействии. ФС как элемент структуры индивидуального опыта фиксируется группой специализированных нейронов и других клеток организма. При этом при обеспечении актов, направленных на достижение разных целей, актуализируется разный набор ФС.

Можно предположить, что активность сердца, которая согласуется с активностью группы нейронов, входящих в состав общеорганизменных ФС, обеспечивающих тот или иной акт, зависит от цели поведения. Поэтому параметры ВСР могут отражать динамику процесса согласования и базовые характеристики системной организации реализуемого поведения.

В настоящее время все больше исследователей считают, что сердце не является просто помпой, качающей кровь в организме (Титов, 2010; Покровский, 2006). При этом отмечают именно двунаправленные взаимодействия: не только регуляцию сердечной активности мозгом, но и афферентные сигналы от сердца в мозг и связанные с ними изменения его активности (Ernst, 2017). Это соответствует принципу взаимодействия в системно-эволюционном подходе (Максимова и др., 2013). С этих позиций могут быть интерпретированы и результаты ранее проводимых экспериментов. Например, В.Н. Черниговский проводил исследование механизмов включенности внутренних органов в общеорганизменные процессы (Черниговский, 1975). Он полагал, что саморегуляция висцеральных систем в организме, связанная с работой внутренних органов и обусловленная реализацией генетически детерминированной программы, осуществляется в координации с высшими отделами нервной системы. Тогда активность висцеральных систем может рассматриваться как процесс оптимизации всех внутренних перестроек организма в соответствии с текущими задачами взаимодействия субъекта со средой. Динамика ВСР может служить показателем оптимизации активности сердца в соответствии с параметрами реализуемого поведения, т.е. проявлением процесса взаимодействия распределенных в организме элементов ФС (по П.К. Анохину).

Важно отметить, что работа всех клеток сердца необходима для реализации любого поведения, поэтому активность сердца является менее “специфичной” в отличие от нервной системы, где предполагается, что вовлечение или невовлечение нейрона ЦНС в обеспечение поведения зависит от цели поведения. Что же касается периферических элементов нервной системы, то их вовлечение в большей степени зависит от того, какие параметры среды используются для организации поведения, хотя характеристики импульсной активности этих элементов проявляют зависимость и от цели поведения (Александров, 1989; Astrand et al., 1986; Aleksandrov, 2008).

Так же и активность сердца изменяется от одного вида поведения к другому, как показывают экспериментальные данные. Будучи специфическим компонентом организации целостного поведения как общеорганизменного процесса, активность сердца может быть связана с некоторыми базовыми характеристиками этого поведения, например типом домена индивидуального опыта, в который входят ФС, обеспечивающие данное поведение – приближение / избегание (approach / withdrawal) (Александров, 2009; Carver, 2006; Созинов и др., 2022) или поведение, направленное на формирование ложного / правдивого сообщения (Учаев и др. 2022), время формирования ФС в онтогенетическом развитии (Бахчина, Парина, 2017) и сложность поведения, обратимо уменьшающаяся при остром стрессе (Александров и др., 2022; Учаев и др., 2022) или остром воздействии алкоголя (Арутюнова и др., 2017; Бахчина и др., 2018). Было показано, что дифференцированность реализуемого поведения как одна из базовых его характеристик отражается в активности сердца, а именно в оценках энтропии последовательностей RR-интервалов. При этом в других исследованиях (см., например, (Yeh et al., 2013)) было показано снижение ВСР в таких состояниях, как сон, наркоз, кома или в ситуациях длительного повторения “одного и того же” простого поведения (монотония). Логично полагать, что такие базовые характеристики реализуемого поведения проявляются в изменениях активности и других элементов тела, входящих в общеорганизменную интеграцию: в динамике дыхания, кожногальванической активности (см., например, (Kolbeneva et al., 2016; Малахов и др., 2023)) и пр.

Рассматривая возрастные особенности ВСР в рамках вышеизложенных позиций, можно отметить также закономерные особенности в ситуациях поведенческой регрессии. На ранних этапах развития наблюдается доминирующий вклад симпатической регуляции активности сердца (Ernst, 2017), аналогично и во взрослом возрасте в ситуациях временной обратимой дедифференциации, регрессии к старым формам поведения (Александров и др., 2022) для поиска и формирования новых форм решения проблемы в динамике сердечного ритма мы также наблюдаем доминирование симпатической регуляции.

Развитие индивида происходит через все более дифференцированное соотношение со средой путем формирования новых ФС. Фиксация новой ФС не вытесняет ранее сформированные ФС, а

модифицирует их, таким образом, процесс развития индивида фиксируется в структуре индивидуального опыта как формирование новых ФС (Александров, 2006, 2009; Швырков, 2006). При этом поведение, сформированное на более поздних этапах развития, как правило, обеспечивается сравнительно большим набором ФС и межсистемных взаимодействий (Александров, 1989, 2006, 2009; Колбенева, 2013; Чуприкова, 1997).

Таким образом, в онтогенетическом и филогенетическом развитии наблюдается изменение активности сердца на всех выделенных уровнях описания. На интракардиальном уровне наблюдается усложнение морфологии сердца: появляются новые типы клеток и оформляются новые структуры. На уровне вегетативной регуляции наблюдается усложнение иннервации сердца: к гуморальным взаимодействиям добавляются более специализированные симпатические и парасимпатические. На уровне нейровисцеральных взаимодействий наблюдается усложнение динамики изменений сердечного ритма в связи с усложнением и детализацией целостных соотношений организма со средой. В индивидуальном развитии выделяются аналогичные процессы: развитие вегетативной регуляции сердечного ритма и усложнение нейровисцеральных взаимодействий в связи с расширением поведенческого репертуара (увеличением разнообразия поведенческих специализаций нейронных групп).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Статья подготовлена при поддержке Министерства науки и высшего образования РФ (НИР № 0138-2024-0013 “Системно-эволюционный анализ процессов консолидации, актуализации и реконсолидации памяти”), Институт психологии РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров Ю.И.* Психофизиологическое значение активности центральных и периферических нейронов в поведении. М.: Наука, 1989. 208. с.
- Александров Ю.И.* Опасность междисциплинарных исследований и ее преодоление. Психологическое знание: виды, источники, пути построения. Отв. ред. А.Л. Журавлев, А.В. Юревич. М.: Изд-во “Институт психологии РАН”. 2021. 159–198.
- Александров Ю.И.* От эмоций к сознанию. Психология творчества: школа Я.А. Пономарева. Под ред. Д.В. Ушакова. М.: Изд-во “Институт психологии РАН”, 2006. 293–328.
- Александров Ю.И.* Развитие как дифференциация. Теория развития: Дифференционно-интеграционная парадигма. Сост. Н.И. Чуприкова. М.: Языки славянских культур, 2009. 17–28.
- Александров Ю.И., Булава А.И., Бахчина А.В., Гаврилов В.В., Колбенева М.Г., Кузина Е.А., Знаменская И.И., Русак И.И., Горкин А.Г.* Стресс и индивидуальное развитие. Журн. высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова. 2022. 72 (4): 437–456.
- Анохин П.К.* Принципы системной организации функций. М.: Наука, 1973. 5–61.
- Анохин П.К.* Очерки по физиологии функциональных систем. Сост. П.К. Анохин. М.: Медицина, 1975. 448.
- Анохин П.К.* Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М.: Медицина, 1968. 546.
- Арутюнова К.Р., Бахчина А.В., Крылов А.К., Александров Ю.И.* Воздействие алкоголя на сердечный ритм и оценку действий при решении моральных дилемм. Экспериментальная психология. 2017. 10 (1): 5–22.
- Баевский Р.М.* Анализ variability сердечного ритма: история и философия, теория и практика. Клин. информат. и телемед. 2004. 1 (1): 54–64.
- Баевский Р.М., Иванов Г.Г.* Variability сердечного ритма: теоретические аспекты и возможности клинического применения. Ультразвуковая и функциональная диагностика. 2001. 3: 108–127.
- Бахчина А.В., Демидовский А.В., Александров Ю.И.* Соотношение сложности динамики сердечного ритма и системных характеристик поведения. Психологический журнал. 2018. 39 (5): 46–58.
- Бахчина А.В., Александров Ю.И.* Сложность сердечного ритма при временной системной дедифференциации. Экспериментальная психология. 2017. 10 (2): 114–130.
- Бахчина А.В.* Нелинейный анализ variability сердечного ритма: возможности использования в психологических исследованиях. Психологический журнал. 2022. 43 (2): 96–104.
- Бахчина А.В., Парина И.С.* Variability сердечного ритма при решении лингвистических задач, актуализирующих индивидуальный опыт разного возраста. Психология – наука будущего: Материалы VII Междунар. конф. молодых ученых “Психология – наука будущего”. Москва, 14–15 ноября 2017 г. М.: Ип РАН, 2017. 86–89.
- Бойцов С.А., Белозерцева И.В., Кучмин А.Н., Захарова И.М., Княжева Т.Ю., Черкашин Д.В., Карпенко М.А.* Возрастные особенности изменения показателей variability сердечного ритма у практически здоровых лиц. Вестник аритмологии. 2002. 26: 57–60.
- Вейн А.М.* Вегетативные расстройства (клиника, диагностика, лечение). М.: ООО “Медицинское информационное агентство”, 2003.
- Галеев А.Р., Игишева Л.Н., Казин Э.М.* Variability

- сердечного ритма у здоровых детей в возрасте 6–16 лет. Вестник Харьковского национального университета им. В.Н. Каразина. Серия “Медицина”. 2002. 3 (545): 35–40.
- Горкин А.Г.* Некоторые особенности структуры индивидуального опыта, выявляемые по активности специализированных нейронов. Фундаментальные и прикладные исследования современной психологии. 2017. 1531–1537.
- Господинова А.И.* Филогенез сердца позвоночных животных. Академическая публицистика. 2018. 12: 245–247.
- Гудков Г.В., Пустовая Ж.В., Покровский В.М.* Феномен сердечно-дыхательного синхронизма у доношенного плода. Кубанский научный медицинский вестник. 2013. 5: 73–78.
- Догадкина С.Б.* Особенности вегетативной нервной регуляции сердечного ритма у детей 5 лет. Новые исследования. 2008. 1: 17.
- Колбенева М.Г.* Психофизиологические закономерности инициируемой словами актуализации индивидуального опыта разной дифференцированности: дисс. ... к. психол. н. М., 2013.
- Коркушко О.В., Писарук А.В., Лишневская В.Ю.* Возрастные и патологические изменения суточной вариабельности сердечного ритма. Вестник аритмологии. 1999. 14: 30–33.
- Максимова Н.Е., Александров И.О.* Компоненты психологического взаимодействия и возможность их операционализации. Материалы конференции: Человек, субъект, личность в современной психологии. Отв. ред. А.Л. Журавлев, Е.А. Сергиенко. М.: “Институт психологии РАН”, 2013. 3: 161–164.
- Малахов Д.Г., Орлов В.А., Карташов С.И., Скитева Л.И., Ковальчук М.В., Александров Ю.И., Холодный Ю.И.* Оптимизация параметров обработки сигналов в психофизиологических исследованиях на примере КГР и ФПГ. Экспериментальная психология. 2023. 16 (1): 62–86.
- Панкова Н.Б., Любина Б.Г., Щербаков В.П., Тяпин А.Н., Ковалев В.И.* Повышение уровня физической нагрузки школьников как метод профилактики задержки в функциональном развитии регуляторных систем их организма. Физическая культура: воспитание, образование, тренировка. 2008. 2: 6–9.
- Покровский В.М.* Интеграция уровней сердечного ритмогенеза: генератор ритма сердца в мозге. Бюллетень сибирской медицины. 2006. 5 (1): 26–31.
- Проссер Л.* Сравнительная физиология животных. М.: Изд-во “Мир”, 1978, 286–319 по Титов В.Н. Филогенез, становление переноса и поглощения клетками жирных кислот, биологической функции локомоции и действия инсулина. Патогенез синдрома резистентности к инсулину. Клиническая лабораторная диагностика. 2010. 6: 3–17.
- Сварник О.Е., Анохин К.В., Александров Ю.И.* Распределение поведенчески специализированных нейронов и экспрессия транскрипционного фактора c-Fos в коре головного мозга крыс при научении. Журн. высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова. 2001. 51 (6): 758–761.
- Созинов А.А., Бахчина А.В., Александров Ю.И.* Показатели вариабельности сердечного ритма студентов при достижении поощрения и избегании потери. История, современность и перспективы развития психологии в системе Российской Академии наук: Материалы конференции, 16–18 ноября 2022 г., Москва. Отв. ред. Д.В. Ушаков и др. М.: Изд-во “Институт психологии РАН”, 2022. 814–816.
- Судаков К.В.* Системогенез поведенческого акта. Механизмы деятельности мозга. М.: Госнаучтехиздат, 1979. 88–89.
- Титов В.Н.* Филогенез, становление переноса и поглощения клетками жирных кислот, биологической функции локомоции и действия инсулина. Патогенез синдрома резистентности к инсулину. Клиническая лабораторная диагностика. 2010. 6: 3–17.
- Учаев А.В., Александров Ю.И.* Системный анализ заданного экспериментатором и “свободного” поведения продуцирования лжи. Психологический журнал. 2022. 43 (6): 43–50.
- Учаев А.В., Александров Ю.И.* Обусловленные стрессом особенности актуализации субъективного опыта в процессе сокрытия информации. Российский психологический журнал. 2022. 19 (1): 158–172.
- Черниговский В.Н.* Деятельность висцеральных систем как особая форма поведения. Механизмы деятельности головного мозга. Тбилиси: Наука, 1975. 478–493.
- Чуприкова Н.И.* Психология умственного развития: Принцип дифференциации. М.: Столетие, 1997.
- Швырков В.Б.* Введение в объективную психологию. Нейрональные основы психики. М.: Изд-во “Институт психологии РАН”, 2006.
- Швырков В.Б.* Нейрональные механизмы обучения как формирование функциональной системы поведенческого акта. Механизмы системной деятельности мозга. Горький. 1978. 147–149.
- Шишко В.И.* Вегетативная регуляция сердечной деятельности. Журнал ГрГМУ. 2009. 3 (27): 6–8.
- Abhishekh H.A., Nisarga P., Kisan R., Meghana A., Chandran S., Raju T., Sathyaprabha T.N.* Influence of age and gender on autonomic regulation of heart. Journal of clinical monitoring and computing. 2013. 27: 259–264.
- Acharya U.R., Kannathal N., Sing O.W., Ping L.Y., Chua T.* Heart rate analysis in normal subjects of various age groups. Biomedical engineering online. 2004. 3: 1–8.
- Alexandrov Yu.I.* Chapter 3 Systemic Psychophysiology. For-

- sythe C. (ed.). Russian Cognitive Neuroscience: Historical and Cultural Context. Leiden, The Netherlands: Brill, 2022. 56–86.
- Alexandrov Yu.I. How we fragment the world: the view from inside versus the view from outside. *Social Science Information. Spec. issue: Cognitive technologies.* 2008. 47 (3): 419–457.
- Amano M., Oida E., Moritani T. A comparative scale of autonomic function with age through the tone-entropy analysis on heart period variation. *European journal of applied physiology.* 2006. 98: 276–283.
- Astrand K., Hamalainen H., Alexandrov Yu.I., Jarvilehto T. Response characteristics of the peripheral mechanoreceptive units in man: relation to the sensation magnitude and to the subject' task. *EEG and Clin. Neurophysiol.* 1986. 64: 438–446.
- Augustinsson K.B., Fange R., Johnels A., Ostlund E. Histological, physiological and biochemical studies on the heart of two cyclostomes, hagfish (*Myxine*) and lamprey (*Lampetra*). *J. Physiol.* 1956. 13: 257–276. цит.
- Bakhchina A.V., Arutyunova K.R., Sozinov A.A., Demidovsky A.V., Alexandrov Yu.I. Sample Entropy of the heart rate reflects properties of the system organization of behaviour. *Entropy.* 2018. 20 (449). <https://doi.org/10.3390/e20060449>
- Bar-Haim Y., Marshall P.J., Fox N.A. Developmental changes in heart period and high-frequency heart period variability from 4 months to 4 years of age. *Developmental Psychobiology: The Journal of the International Society for Developmental Psychobiology.* 2000. 37 (1): 44–56.
- Benevides T.W., Lane S.J. A review of cardiac autonomic measures: considerations for examination of physiological response in children with autism spectrum disorder. *Journal of autism and developmental disorders.* 2015. 45 (2): 560–575.
- Bobkowski W., Stefaniak M.E., Krauze T., Gendera K., Wykretowicz A., Piskorski J., Guzik P. Measures of heart rate variability in 24-h ECGs depend on age but not gender of healthy children. *Frontiers in Physiology.* 2017. 8: 311.
- Bonner J.T. The evolution of complexity by means of natural selection. Princeton University Press, 1988.
- von Borell E., Langbein J., Després G., Hansen S., Leterrier C., Marchant J. et al. Heart rate variability as a measure of autonomic regulation of cardiac activity for assessing stress and welfare in farm animals – a review. *Physiol Behav.* 2007. 92 (3): 293–316.
- Campos D.I., Pinto V., Sousa N., Pereira V.H. A brain within the heart: A review on the intracardiac nervous system. *J Mol Cell Cardiol.* 2018. 119:1-9.
- Carver C.S. Approach, Avoidance, and the Self-Regulation of Affect and Action. *Motiv Emot.* 2006. 30: 105–110.
- Choi J.B., Hong S., Nelesen R., Bardwell W.A., Natarajan L., Schubert C., Dimsdale J.E. Age and ethnicity differences in short-term heart-rate variability. *Psychosomatic medicine.* 2006. 68 (3): 421–426.
- Duran L.M., Taylor E.W., Sanches P.V., Cruz A.L., Tavares D., Sartori M.R. et al. Heart rate variability in the tegu lizard, *Salvator merianae*, its neuroanatomical basis and role in the assessment of recovery from experimental manipulation. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology.* 2020. 240: 110607.
- Ernst G. Heart-rate variability – More than heart beats? *Frontiers in public health.* 2017. 5: 240.
- Frondelius L., Järvenranta K., Koponen T., Mononen J. The effects of body posture and temperament on heart rate variability in dairy cows. *Physiol Behav.* 2015. 139: 437–441.
- Gierałtowski J., Ciuchciński K., Grzegorzczak I., Kośna K., Soliński M., Podziemski P. RS slope detection algorithm for extraction of heart rate from noisy, multimodal recordings. *Physiological measurement.* 2015. 36 (8): 1743.
- Gasior J.S., Sacha J., Jeleń P.J., Pawłowski M., Werner B., Dąbrowski M.J. Interaction between heart rate variability and heart rate in pediatric population. *Frontiers in Physiology.* 2015. 6: 385.
- Hartenstein V., Mandal L. The blood/vascular system in a phylogenetic perspective. *Bioessays.* 2006. 28 (12): 1203–1210.
- Hoyer D., Nowack S., Bauer S., Tetschke F., Rudolph A., Wallwitz U. et al. Fetal development of complex autonomic control evaluated from multiscale heart rate patterns. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 2013. 304: 383–392, <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00120.2012.0363-6119/13>
- Hoyer D., Schmidt A., Gustafson K.M., Lobmaier S.M., Lakhno I., van Leeuwen P. et al. Heart rate variability categories of fluctuation amplitude and complexity: diagnostic markers of fetal development and its disturbances. *Physiological Measurement.* 2019. 40 (6): 064002.
- Imbrogno S., Filice M., Cerra M.C. Exploring cardiac plasticity in teleost: the role of humoral modulation. *Gen. Comp. Endocrinol.* 2019. 283: 113236.
- Javorka K., Lehotska Z., Kozar M., Uhrikova Z., Kolarovszki B., Javorka M., Zibolen M. Heart Rate Variability in Newborns. *Physiol. Res.* 2017. 66 (2): S203–S214.
- Jensen-Urstad K., Storck N., Bouvier F., Ericson M., Lindbland L.E., Jensen-Urstad M. Heart rate variability in healthy subjects is related to age and gender. *Acta Physiologica Scandinavica.* 1997. 160 (3): 235–241.
- Kazuma N., Otsuka K., Wakamatsu K., Shirase E., Matsuoka I. Heart rate variability in normotensive healthy children with aging. *Clinical and experimental hypertension.* 2002. 24 (1–2): 83–89.
- Kolbeneva M.G., Aleksandrov Yu.I. Mental reactivation and pleasantness judgment of experience related to vi-

- sion, hearing, skin sensations, taste and olfaction. PLoS ONE. 2016. 11 (7): e0159036.
- Lehotska Z., Javorka K., Javorka M., Zibolen M., Luptakova A.* Heart rate variability in small-for-age newborns during first days of life. *Acta Med.* 2007. 10–16.
- Liao D., Cai J., Brancati F.L., Folsom A., Barnes R.W., Tyroler H.A., Heiss G.* Association of vagal tone with serum insulin, glucose, and diabetes mellitus – The ARIC Study. *Diabetes research and clinical practice.* 1995. 30 (3): 211–221.
- Mangone L., Guerrini R., Emdin M.* Pediatric age and the ontogeny of the brain and heart connection. *Brain and Heart Dynamics.* 2020. 923–935.
- Massin M., Von Bernuth G.* Normal ranges of heart rate variability during infancy and childhood. *Pediatric cardiology.* 1997. 18 (4): 297–302.
- Pikkujämsä S.M., Mäkikallio T.H., Sourander L.B., Räihä I.J., Puukka P., Skyttä J. et al.* Cardiac interbeat interval dynamics from childhood to senescence: comparison of conventional and new measures based on fractals and chaos theory. *Circulation.* 1999. 100 (4): 393–399.
- Porges S.W.* The polyvagal perspective. *Biological Psychology.* 2007. 74: 116–143.
- Porges S.W., Kolacz J.* Neurocardiology through the lens of the polyvagal theory. In *Gelpe R.J., Buchholz B.* Neurocardiology: Pathophysiological aspects and clinical implications. Elsevier, Spain, 2018.
- Reardon M., Malik M.* Changes in heart rate variability with age. *Pacing and clinical electrophysiology.* 1996. 19 (11): 1863–1866.
- Rispoli L., Vacca R., Pedrelli E., Porges S.W.* Polyvagal theory and its possible impact on clinical practice: The Neo-Functionalism perspective. *Activitas nervosa superior rediviva.* 2018. 60 (2): 67–77.
- Salomon K., Matthews K.A., Allen M. T.* Patterns of sympathetic and parasympathetic reactivity in a sample of children and adolescents. *Psychophysiology.* 2000. 37 (6): 842–849.
- Sanches P.V.W., Taylor E.W., Duran L.M., Cruz A.L., Dias D.P., Leite C.A.* Respiratory sinus arrhythmia is a major component of heart rate variability in undisturbed, remotely monitored rattlesnakes, *Crotalus durissus.* *Journal of Experimental Biology.* 2019. 222 (9): 1–9.
- Seals D.R., Esler M.D.* Human ageing and the sympathoadrenal system. *The Journal of physiology.* 2000. 528 (3): 407–417.
- Smith R., Thayer J.F., Khalsa S.S., Lane R.D.* The hierarchical basis of neurovisceral integration. *Neurosci Biobehav Rev.* 2017. 75: 274–296.
- Srinivasan K., Sucharita S., Vaz M.* Effect of standing on short term heart rate variability across age. *Clinical physiology and functional imaging.* 2002. 22 (6): 404–408.
- 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. 217 (5): 690–703.
- Thayer J.F., Ahs F., Fredrikson M., Sollers J.J., Wager T.D.* A meta-analysis of heart rate variability and neuroimaging studies: implications for heart rate variability as a marker of stress and health. *Neurosci Biobehav Rev.* 2012. 36(2):747–756.
- Wallwitz U., Schneider U., Nowack S., Feucker J., Bauer S., Rudolph A., Hoyer D.* Development of integrative autonomic nervous system function: an investigation based on time correlation in fetal heart rate patterns. *Journal of perinatal medicine.* 2012. 40 (6): 659–667.
- Winkelmann T., Thayer J.F., Pohlack S., Nees F., Grimm O., Flor H.* Structural brain correlates of heart rate variability in a healthy young adult population. *Brain Struct. Funct.* 2017. 222: 1061–1068.
- Yeh R.G., Shieh J.S., Chen G.Y., Kuo C.D.* Detrended fluctuation analysis of short-term heart rate variability in late pregnant women. *Autonomic Neuroscience.* 2009. 150 (1–2): 122–126.
- Yeragani V.K., Sobolewski E., Kay J., Jampala V.C., Igel G.* Effect of age on long-term heart rate variability. *Cardiovasc. Res.* 1997. 35 (1): 35–42.
- Yum M.K., Kim N.S.* Change of complex and periodic heart rate dynamics with change of pulmonary artery pressure in infants with left-to-right shunt lesion. *Int. J. Cardiol.* 1997. 60 (2): 143–150.
- Zhang J.* Effect of age and sex on heart rate variability in healthy subjects. *Journal of manipulative and physiological therapeutics.* 2007. 30 (5): 374–379.
- Zupan M., Buskas J., Altimiras J., Keeling L.J.* Assessing positive emotional states in dogs using heart rate and heart rate variability. *Physiol. Behav.* 2016. 155: 102–111.

NEUROVISCERAL INTERACTIONS IN INDIVIDUAL AND PHYLOGENETIC DEVELOPMENT

A. V. Bakhchina^{a, b, #}, I. S. Sozinova^a, Yu. I. Alexandrov^a

^aShvyrkov's Lab, Neural Bases of Mind, Institute of Psychology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

^bDepartment of Psychophysiology, National Research University Nizhny Novgorod State University Named after N.I. Lobachevsky, Nizhny Novgorod, Russia

[#]e-mail: nastya18-90@mail.ru

The article provides a review of experimental studies exploring the nature of neurovisceral interactions through the analysis of heart rate variability at different stages of individual development and within different species. Analysis of heart rate variability is one of the most common and accessible experimental methods to observe aspects of neurovisceral (for example, neurocardiac) interactions. Nonstationary, nonlinear components in the dynamics of inter-beat intervals (periods between adjacent heart beats) reflect the processes of coordination of heart activity with changes in the organization of neural activity, ensuring the current relationship of the individual with the environment. Mathematically, these aspects of heart rate dynamics are expressed in estimates of the complexity, irregularity, entropy, and unpredictability of the time sequence of inter-beat intervals. The dynamics of neurocardiac interactions described in this way are not the same in different species and become more complex in phylogeny. Similarly, in individual development, the dynamics of the heart rate becomes more complex and reflects, among other things, the degree of maturation of certain nervous structures at different stages of ontogenesis. We examined the features of the dynamics of neurovisceral interactions in individual and phylogenetic development within the framework of the system-evolution theory and interpreted them in connection with changes in the structure of individual experience – the characteristics of a set of functional systems actualized in behavior (increasing differentiation of the relationship between the individual and the environment).

Keywords: neurovisceral interactions, heart rate variability, entropy, ontogeny, phylogeny, system-evolution theory