

УДК 612.821

НЕРВНО-МЫШЕЧНЫЙ ТОНУС: ПРЕДСТАВЛЕНИЯ “МОСКОВСКОЙ ШКОЛЫ ДВИГАТЕЛЬНОГО КОНТРОЛЯ” ОТ НИКОЛАЯ АЛЕКСАНДРОВИЧА БЕРНШТЕЙНА ДО НАШИХ ДНЕЙ

© 2021 г. В. Л. Талис*

ФГБУН Институт проблем передачи информации имени А.А. Харкевича РАН, Москва, Россия

*E-mail: talis@iitp.ru

Поступила в редакцию 16.12.2020 г.

После доработки 24.12.2020 г.

Принята к публикации 24.12.2020 г.

В данной статье рассмотрены некоторые аспекты определения нервно-мышечного тонуса, начиная с Н.А. Бернштейна, который относил его к “рубро-спинальному уровню палеокинетических регуляций”, уровню А в своей книге “О построении движений” 1947 г. В 1963 г. в статье “Тонус”, написанной для Большой Медицинской Энциклопедии совместно с Я.М. Коцем, Н.А. Бернштейн расширяет понятие нервно-мышечного тонуса с привлечением новых экспериментальных данных, полученных к тому времени R. Granit и P.V.C. Matthews. В статье приводятся выдержки беседы с А.Г. Фельдманом, автором “Теории равновесной точки”, где обсуждаются особенности научного поиска и достижения представителей “московской школы двигательного контроля”. В настоящей работе приведены некоторые методы экспериментального измерения и способы воздействия на нервно-мышечный тонус человека.

Ключевые слова: Н.А. Бернштейн, нервно-мышечный тонус, теория равновесной точки.

DOI: 10.31857/S0131164621030176

В 2010 г. совместно с первым биографом Н.А. Бернштейна, Иосифом Моисеевичем Фейгенбергом на конференции международного сообщества по нейронаукам нами был подготовлен доклад, в котором впервые был использован термин “московская школа двигательного контроля”. В этом докладе мы писали, что началом развития этой школы стал сборник, выпущенный учениками Николая Александровича “Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем” [1], впоследствии неоднократно переведенный и переизданный. К представителям этой школы можно отнести и Инесу Бенедиктовну Козловскую, которая за время своего долгого научного пути неоднократно обращалась к такому фундаментальному понятию мышечной физиологии, как нервно-мышечный тонус. Этот интерес был связан с тем, что причиной ряда двигательных нарушений в условиях невесомости является патологическое изменение нервно-мышечного тонуса. Для Николая Александровича Бернштейна – одного из основателей “московской школы двигательного контроля” – нервно-мышечный тонус относился к уровню А, “рубро-спинальному уровню палеокинетических регуляций”, и определение нервно-мышечного тонуса было дано им еще в 1947 г. в его главной книге “О построении движений” [2]. Там, в частности, Бернштейн ввел термин “фи-

зиологический тонус поперечнополосатой мышцы”, прибавляя, что тот “до сих пор не имеет точного и общепринятого определения”, и затем указал, что “мышечный тонус есть палеокинетический модус работы поперечнополосатой мышцы, иными словами – деятельность ее по образцу и подобию гладкой мышцы”.

К определению мышечного тонуса Николай Александрович Бернштейн возвращается в 1963 г., публикуя совместно с Яковом Михайловичем Коцем¹ для 2-го издания Большой Медицинской

¹ Коц Яков Михайлович (1931–2019) – д. м. н., профессор, в 1955 г. окончил 1-й ММИ, затем аспирантуру в Институте физиологии детей и подростков под руководством В.С. Фарфеля. Кандидатскую диссертацию защитил в 1961 г. (официальный оппонент – Н.А. Бернштейн, с которым были написаны совместные статьи по физиологии в энциклопедии). Работал в Институте биофизики АН СССР под руководством И.М. Гельфанда в лаборатории биофизики в группе В.С. Гурфинкеля. С 1964 г. – в ГЦОЛИФК, где с 1973 г. руководил кафедрой физиологии. В 1972 г. защитил докторскую диссертацию на тему “Спинальные механизмы организации произвольного движения” в АМН СССР. Основные труды: “Регуляция позы человека” (в соавторстве с В.С. Гурфинкелем и М.Л. Шиком. М.: Наука, 1965 г.); “Организация произвольного движения – нейрофизиологические механизмы”. М.: Наука, 1975 г. (впер. На англ.: Organization of voluntary movement / Ed. Evarts E.V. N.Y.: Plenum Press, 1977 г.); учебник “Общая физиология мышечной деятельности” для студентов институтов физической культуры. С 1986 г. в США. Мировую известность приобрел, как автор методики электростимуляции мышц.

Энциклопедии статью под названием “Тонус” [3]. Тонус в этой статье рассматривается авторами, в соответствии с новыми данными этого времени, как “подготовка сегментарного уровня к фазическому сокращению”. В этой статье для энциклопедии, основываясь на последних исследованиях этого времени, сделанных R. Granit [4] и P.V.C. Matthews [5], авторы говорят о том, как супрасегментарный уровень контролирует порог и наклон функциональной связи рефлекса на растяжение. Когда в 1999 г. эта статья была переведена на английский язык и выпущена с комментариями в журнале “*Motor Control*”, авторы публикации называли такое управление “низкопараметрическим”, т.е. таким, когда управление идет по одной или двум переменным [6].

Статья же Бернштейна и Коца, как это было свойственно Николаю Александровичу, начинается с определения нервно-мышечного тонуса. Тонусом (от лат. “*tonus*” – напряжение) авторы называют “регулируемую совокупность характеристик возбудимости нервно-мышечного аппарата и механических параметров мышцы (ее ненагруженной длины, модуля упругости, коэффициента вязкости)”. Представляя такое определение, авторы, по существу, открывали читателю глубокую природу этого феномена, так до конца и не понятого до настоящего времени. В 2010 г. автору посчастливилось обсуждать научное наследие и специфику школы двигательного контроля Николая Александровича Бернштейна с ее ярким представителем, признанным ныне классиком двигательной физиологии, Анатолием Григорьевичем Фельдманом, который заметил, что “для его поколения главным в наследии Бернштейна был тот уровень понимания, который он создавал, касающийся не столько глубины анализа Бернштейна, сколько его настрой заниматься правильной постановкой научных вопросов, его представления о том, что наука – это не просто собирание данных, а их интеграция”. Пытаясь соединить разрозненные факты в логическую систему, чтобы можно было продвинуться в понимании работы мозга, Николай Александрович, по мнению Анатолия Григорьевича, “формулировал большие вопросы, которыми стоило заниматься”. Работая с молодыми, начинающими учеными, к которым относился в то время Я.М. Коц, Бернштейн пытался задать своим ученикам направления, в которых надо двигаться, будучи сам “прогрессивным ученым в смысле анализа”. Отсюда логическим образом вытекало, что главным в наследии Бернштейна является стиль его мышления, его попытка понять не просто локальные факты, но и объяснить их и сделать некую логическую систему. Сравнивая биологию с другими областями науки, например, физикой, Фельдман подчеркивал, что “есть теории, которые дают воз-

можность понимать некие явления, ставить вопросы, критические для этой теории, и двигаться дальше, а в науке двигательного управления и в нейронауке в целом такой теории ни до, ни после Бернштейна, не было”. Действительно, в 60-х гг. прошлого века представления Бернштейна нашли отражение в тех идеях, которые генерировали И.М. Гельфанд и М.Л. Цетлин, в том числе в идее неиндивидуализированного управления многими двигательными элементами [7]. В наших беседах А.Г. Фельдман подчеркивал, что видит связь этих идей с современным пониманием того, как неиндивидуализированно управляется огромное количество мышц и суставов, где есть такие глобальные факторы, которые превращают всю эту систему, казалось бы, разрозненных элементов, в ансамбль, который работает на достижение цели. По мнению Фельдмана, вся “московская школа физиологии движения”, созданная И.М. Гельфандом, несла заряд, полученный от Бернштейна, и стиль мышления людей этой школы уже был определенный, настроенный бернштейновскими подходами. Этот заряд определялся тем, что надо не просто заниматься локальными задачами, а пытаться понять, как мозг управляет движениями. Одним из таких примеров, приводимых в нашей беседе, была так называемая “кошачья локомоция” [8], исследования которой были инициированы, возможно, подосознательно, идеей о том, что можно сравнительно просто управлять большим количеством элементов. Поиск такой локомоторной области завершился тем, что ученые “московской школы” нашли область, которую можно тонически стимулировать, чтобы вызвать ходьбу у децеребрированной кошки, и, усиливая стимуляцию, можно менять скорость движения и заставить кошку перейти, например, с ходьбы на галоп [9–11].

Возвращаясь к работе самой мышцы и, соответственно, к вопросу о нервно-мышечном тонусе, следует сказать, что уже к 1947 г. Бернштейн хорошо понимал, что мышца – это не фиксированная пружина, а пружина с переменными свойствами, которые описываются семейством характеристик, основываясь на известном уже в то время факте, что, если электрически стимулировать мышцу с разной интенсивностью, то кривая зависимости силы от длины мышцы меняется. Из этого факта Бернштейн заключил, что из-за такой неоднозначности система должна как-то решать, как достичь желаемого результата, и придумал систему сенсорных коррекций, ввел понятие сенсорного кольца, принципиально отличающегося от рефлекторной дуги Павлова.

Такое представление о том, что мышца имеет много статических (зависимость силы от длины мышцы) и динамических характеристик (зависи-

мость силы от скорости сокращения мышцы) — остается актуальным и по сей день [12–14].

Однако, если подход Бернштейна был основан на идее, что система должна непрерывно получать информацию о длине мышцы и скорости ее изменения, чтобы правильно выбрать силу мышечной активации и таким образом мышечную характеристику, “теория равновесной точки” А.Г. Фельдмана отвергала идею непосредственного управления мышечной активацией. Согласно теории Фельдмана, система оперирует не характеристикой мышцы, а характеристикой мышцы вместе с рефлексом, что и называется инвариантной характеристикой между силой и длиной мышцы. Активность мышцы, таким образом, не постоянна, и важное свойство этой характеристики заключается в том, что она имеет порог — тот суставной угол, при котором начинается рекрутирование двигательных единиц. Задавая пороговый угол, центральная нервная система (ЦНС) может в существенной степени ограничить неоднозначность мышечных состояний, и ограничивает она ее не абсолютно, а резко сужает множество возможных состояний. В этих новых условиях система уже за счет взаимодействия всех элементов, включая внешние силы, достигает конкретного равновесного состояния. Система вынуждена двигаться к равновесному состоянию, и ЦНС, или управленческая структура, может либо признать это движение как соответствующее цели, либо принять решение опять изменить порог и таким образом вызвать новое движение. Сам Н.А. Бернштейн в дальнейшем, и особенно в последней своей книге “Очерки о построении движений” (1966 г.) также объяснял, что в нервной системе не идет постоянная коррекция по сенсорному сигналу. Он различал непрерывную и дискретную коррекцию, последняя из которых заключается в том, что есть какой-то план, и если он не выполняется, то необходима коррекция.

В статье же 1963 г., авторы, начиная, с самых первых упоминаний тонуса пишут, что “обозначение тонуса, впервые примененное Галеном к механизмам обеспечения позы, получало в дальнейшем много разноречивых определений у разных авторов, относивших его к различным механизмам и субстратам”. Резюмируя исторический экскурс, авторы подчеркивают, что под тонусом “неизменно подразумевались лишь: а) механизмы позной активности и б) медленные и плавно протекающие на низком энергетическом уровне сократительные процессы в мышцах, получившие название тонических в противоположность кратким и сильным фазическим процессам” и “при этом предположение о существовании особого тонического типа мышечного сокращения, обеспечивающего сохранение позы животными и

человеком, длительное время поддерживалось исследованиями на гладкой мускулатуре беспозвоночных животных... Весь круг явлений в этих филогенетически древних нервно-мышечных приборах ... характеризуется рядом твердо установленных признаков: как нервные, так и мышечные процессы в них дозируемы, т.е. не подчинены закону “все или ничего”; они двузначны, т.е. проявляются как в виде активного возбуждения с сокращением, так и в виде активного же торможения с удлинением мышцы, характеризующаясь соответствующими смещениями биоэлектрического потенциала [15]. Это — состояния деятельной мышцы, непрерывные как по своему механическому, так и по электрическому выражению”. Важно заметить, что и в статье 1963 г., переходя к основной теме своего изложения — тонусу скелетной мышцы — Бернштейн и Коц объясняют, что “значительно более сложна проблема тонуса по отношению к скелетной мускулатуре позвоночных животных, где тонические явления наблюдаются наряду с фазическими сократительными процессами”. В продолжение этого вопроса авторы замечают, что “рефлекторно регулируемая природа тонуса сейчас не подлежит сомнению. О наличии так называемого рефлекторного тонуса свидетельствует, в частности, резкий спад тонического напряжения мышц после их деафферентации. Роль высших мозговых центров, регулирующих тонус, была установлена в опытах на животных. Так, перерезка мозгового ствола на уровне красных ядер вызывает картину децеребрационной ригидности с попутным усилением тонических вестибулярных и шейно-тонических туловищных рефлексов (рефлексы Магнуса—Клейна) [16]. На ригидных разгибательных мышцах децеребрированного животного впервые был обнаружен и изучен основной рефлекторный механизм тонуса — рефлекс на растяжение, или миотатический рефлекс [17]. Установлено, что рефлекс на растяжение включает несколько рефлекторных звеньев [4], обеспечивающих саморегулируемое приспособление рефлекторного напряжения к длине мышцы (система рефлекса на растяжение). Децеребрационная “модель” тонических рефлекторных механизмов длительное время использовалась для составления представлений о нормальной регуляции длительного напряжения покоящихся и сохраняющих позу мышц здорового человека. Однако прямые исследования на человеке с регистрацией биопотенциалов мышц показали, что ни в состоянии покоя, ни при позной активности мышцы здорового человека не ведут себя в соответствии с этой моделью. Центральная регуляция проявляется не в постоянном рефлекторном напряжении мышц, а в реакциях, возникающих в ответ на изменение их

длины, что обеспечивает, в частности, в условиях прямостояния постоянную коррекцию нарушения активной позы” [18]. Тонус в определении Бернштейна — “основная настроечная функция скелетно-двигательного аппарата, приспособляющая его текущее состояние и меру возбудимости его структурных частей к задачам активной позы или движения в соответствии с афферентными сигналами от всех видов рецепторов”.

В статье авторы также обращаются к методам оценки и измерения мышечного тонуса у человека, подразделяя их на прямые и косвенные. К косвенным относятся методы измерения побочных явлений, которые могут сопутствовать изменениям тонуса: 1) измерение поперечной твердости мышц — склерометрия; 2) измерение внутримышечного давления по сопротивлению мышечной ткани впрыскиванию в нее физиологического раствора; 3) прямые методы оценки тонуса, основанные на определении пассивного сопротивления мышцы ее продольному растяжению. Среди них Бернштейн и Коц выделяют, как “наиболее точный” метод эквитонометрии. Этот метод, который тогда разрабатывался Яковом Михайловичем Коцем, позволял определять тонус не одной выделяемой мышцы, а “тонический баланс антагонистов данного сустава по отношению к производимому движению при исключении влияния силы тяжести перемещаемого звена”.

В настоящее время исследован широкий круг особенностей “тонического вибрационного рефлекса”, того невысокого “тонического” напряжения мышцы, которое отражает функциональные особенности и участие той или иной мышцы в том или ином двигательном регулировании. Существенным вкладом в экспериментальное исследование тонической мускулатуры всего тела стало создание эквитональной установки скручивания одних звеньев тела относительно других с медленной и сверхмедленной скоростью. К методам воздействия на уровень тонической регуляции относятся и так называемые мышечные постэффекты, в том числе эффект Конштамма, проявляющийся у человека с опущенными вниз руками в виде непроизвольного подъема руки вверх после 30–40 с отталкивания рукой вбок от стены. Этот эффект оказался более выраженным для проксимальных, чем для дистальных мышц [19, 20]. Было также показано, что мышечные постэффекты возникают в результате 30 с закручивания торса стоящего испытуемого [21] и произвольного изометрического напряжения мышц шеи сидящего человека [22]. В последней работе постэффект напряжения мышц шеи приводил также к выравниванию вертикальной стойки

больного с ампутированной ногой. Принято считать, что существенное последствие тонического напряжения мышц связано с изменением состояния центральных структур в ответ на мышечное напряжение и демонстрирует роль тонических влияний на центральное управление позой и координацией движений. Следует подчеркнуть, что сложности измерения и воздействия на мышечный тонус связаны с тем, что у взрослого человека построение уровня тонической регуляции, как правило, завершено, однако исследования в группах больных с нарушениями сенсомоторной интеграции могут прояснить особенности формирования и восстановления мышечного тонуса. Исследования, проведенные нами у больных с нарушениями сенсомоторной интеграции, показали, что коррекционное воздействие в виде сдавливания головы испытуемого, сидящего на твердом стуле с ногами, плотно поставленными на пол, приводит через 1–2 мин к непроизвольному распрямлению позвоночника, сопровождающемуся растяжением мышц шеи. Исследование вертикальной стойки таких больных до и после коррекционного воздействия показали, что стойка больных с нарушениями сенсомоторной интеграции более чувствительна к изменениям проприоцептивной, чем зрительной афферентации, а 30-секундное непроизвольное напряжение мышц шеи позволяет приблизить показатели вертикальной устойчивости больных к уровню их возрастной нормы [23].

В связи с этим исследования изменения тонуса в микрогравитации имеют исключительное значение для выяснения организации этого уровня. В работах Инесы Бенедиктовны Козловской и ее сотрудников как на Земле, в условиях иммерсии и антиортостатической гипокинезии, так и в условиях космического полета, были не только проанализированы особенности изменения мышечного тонуса в этих патологических условиях, но и разработаны и проверены такие средства предотвращения тонических расстройств, как бегущие дорожки, велоэргометры, средства пассивной нагрузки мышц — костюм “Пингвин”, электростимуляция мышц и многие другие [24].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нервно-мышечный тонус, определенный Н.А. Бернштейном еще в 1947 г., как “палеокинетический модус работы поперечнополосатой мышцы”, по сей день остается не до конца изученным феноменом деятельности центральной нервной системы. С определением этого феномена неразрывно связана “Теория равновесной точки” А.Г. Фельдмана, согласно которой система

управления текущим состоянием мышцы оперирует не характеристикой мышцы, а характеристикой мышцы вместе с рефлексом, устанавливая, таким образом, инвариантную характеристику между ее силой и длиной. Развитие методов экспериментального исследования нервно-мышечного тонуса, таких как тонический вибрационный рефлекс, эквитональное скручивание одних звеньев тела относительно других с медленной и сверхмедленной скоростью, исследование мышечных постэффектов, в том числе эффекта Конштамма, диктуется как ростом заболеваний, вызванных сенсо-моторной дезинтеграцией, так и проблемами существенного изменения нервно-мышечного тонуса в условиях микрогравитации.

Финансирование работы. Исследование поддержано грантом РФФИ № 18-015-00222.

Благодарности. Автор выражает благодарность М.Л. Латашу и О.В. Казенникову за ценные замечания, сделанные ими при подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем (Сб. статей). М.: Наука, 1966. 323 с.
2. Бернштейн Н.А. О построении движений. М.: Медгиз, 1947. 255 с.
3. Бернштейн Н.А., Коц Я.М. Тонус. Большая Медицинская Энциклопедия, 2 изд. Под ред. Бакулева А.Н. М.: Медгиз, 1963. Т. 32. С. 418.
4. Granit R. Neuromuscular interaction in postural tone of the cat's isometric soleus muscle // J. Physiol. (London). 1958. V. 143. № 3. P. 387.
5. Matthews P.B.C. Effect of activity of γ -motoneurons on relation between tension and extension in stretch reflex // J. Physiol. (London). 1958. V. 140. № 2. P. 54.
6. Meijer O.G., Kots Y.M., Edgerton V.R. Low-Dimensional Control: Tonus (1963) // Motor Control. 2001. V. 5. № 1. P. 1.
7. Гельфанд И.М., Цетлин М.Л. О математическом моделировании механизмов центральной нервной системы / Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем. М.: Наука, 1966. С. 9.
8. Shik M.L., Orlovsky G.N. Neurophysiology of locomotor automatism // Physiol. Rev. 1976. V. 56. № 3. P. 465.
9. Шик М.Л., Орловский Г.Н., Северин Ф.В. Организация локомоторной синергии // Биофизика. 1966. Вып. 11. С. 879.
10. Шик М.Л., Северин Ф.В., Орловский Г.Н. Контроль ходьбы и бега с помощью электростимуляции среднего мозга // Биофизика. 1966. Вып. 11. С. 659.
11. Шик М.Л., Орловский Г.Н., Северин Ф.В. Локомоция мезенцефалической кошки, вызываемая стимуляцией пирамид // Биофизика. 1968. Вып. 13. С. 127.
12. Фельдман А.Г. Центральные и рефлекторные механизмы управления движениями. М.: Наука, 1979. 184 с.
13. Feldman A.G., Levin M.F. The origin and use of positional frames of reference in motor control // Behav. Brain Sci. 1995. V. 18. № 4. P. 723.
14. Feldman A.G. Referent control of action and perception. N.Y.: Springer, 2015. 258 p.
15. Pflüger E.F.W. Die sensorischen Funktionen des Rückenmarks der wirbelthiere, nebst einer neuen Lehre der die Leitungsdeetze der Reflexionen. Berlin: August Hirschwald, 1853.
16. Магнус Р. Установка тела. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 624 с.
17. Liddell E.G.T., Sherrington C.S. Reflexes in response to stretch (myotatic reflexes). Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 1924. V. 96. P. 212.
18. Гурфинкель В.С. Задержка в афферентной обратной связи и координация движений / Доклады 6 научной сессии научных исследований Института протезирования и протезостроения, 1958. С. 171.
19. Гурфинкель В.С., Левик Ю.С., Лебедев М.А. Позные автоматизмы, выявляемые усилением тонического фона // Докл. АН СССР. 1989. Т. 305. № 5. С. 1266.
20. Craske B., Craske J.D. Oscillator mechanisms in the human motor system: investigating their properties using the after contraction effect // J. Mot. Behav. 1986. V. 18. № 2. P. 117.
21. Ivanenko Y.P., Wright W.G., Gurfinkel V.S. et al. Interaction of involuntary post contraction activity with locomotor movements // Exp. Brain Res. 2006. V. 169. № 2. P. 255.
22. Duclos C., Roll R., Kavounoudias A. et al. Postural changes after sustained neck muscle contraction in persons with a lower leg amputation // J. Electromyogr. Kinesiol. 2009. V. 19. № 4. P. 214.
23. Талис В.Л., Капитонов М.А., Максимова Е.В. Мышечные постэффекты и поддержание равновесия у здоровых и больных с нарушениями сенсомоторной интеграции // Журн. высш. нерв. деят. 2011. Т. 1. № 4. С. 413.
24. Kozlovskaya I.B., Yarmanova E.N., Yegorov A.D. et al. Russian Countermeasure Systems for Adverse Effects of Microgravity on Long-Duration ISS Flights // Aerospace Medicine and Human Performance. 2015. V. 86. № 12. P. 24.

Neuromuscular Tone: Conceptions of “Moscow School of Motor Control” from N.A. Bernstein until Nowadays

V. L. Talis*

Kharkevich Institute for Information Transmission Problems RAS, Moscow, Russia

**E-mail: talis@iitp.ru*

The notions of neuromuscular tone are discussed up from the time of N.A. Bernstein, who concern muscle tone as a part of level A, rubro-spinal level of Paleokinetic regulation in his book “On the Construction of Movements”. In 1963, an article on “Tonus” (tone) written by N.A. Bernstein and Y.M. Kots, appeared in the second edition of the Grand Medical Encyclopedia, extended the notion of neuromuscular tone, influenced by Granit and Matthews last experimental achievements. Parts of the interview of the author with A.G. Feldman, author of “Equilibrium-Point Hypotheses” are also presented, where the speciality and achievements of “Moscow school of motor control” are discussed. Different methods of tone assessments and tone change are presented at the end of paper.

Keywords: N.A. Bernstein, neuromuscular tone, equilibrium-point hypothesis.