

РАЗРАБОТКА НАУЧНОГО НАСЛЕДИЯ А. Ф. САМОЙЛОВА ЕГО УЧЕНИКАМИ

Г. С. Юнъев

Кафедра физиологии человека и животных (зав. — проф. Г. С. Юнъев) Белорусского университета им. В. И. Ленина

А. Ф. Самойлов в своей лаборатории в Казани создал школу электрофизиологов¹. В кратком очерке нет возможности представить полный обзор исследований всех его учеников. Мы рассмотрим работы по следующим пяти разделам.

А. Проблема центрального нервного торможения

М. А. Киселев (1931) обнаружил весьма существенный факт. Торможение спинномозгового рефлекса можно вызвать одиночным раздражением афферентных нервных волокон даже в тех случаях, когда это тормозящее раздражение производится позже одиночного возбуждающего на 2—3 мсек. Из этого наблюдения М. А. Киселев сделал вполне убедительный вывод, что афферентные импульсы, вызывающие торможение, пробегают к мотонейронам спинного мозга по более короткому центральному пути, чем импульсы возбуждающие. Этим фактом была раскрыта новая существенная сторона в явлениях центрального нервного торможения.

По нашему мнению, быстрота появления тормозящего эффекта может указывать, что помимо химического (медиаторного) механизма центрального нервного торможения имеется еще и другой, более быстро реагирующий механизм — биоэлектрический, реализующий раннюю фазу торможения.

Факт, описанный М. А. Киселевым, должен быть признан самым ранним экспериментальным аргументом на этом теоретическом пути, хотя сам М. А. Киселев воздержался от такой интерпретации.

На наш взгляд, это открытие до настоящего времени еще не получило исчерпывающего анализа. Оно побуждает к постановке вопроса, требующего дальнейших экспериментальных исследований: не может ли затормозиться уже возникший в мотонейроне одиночный импульс возбуждения, который окажется заблокированным на выходе?

При таком предположении обнаружилась бы некоторая аналогия явлений центрального нервного торможения с наблюдаемыми в нервных стволах (Д. С. Воронцов) и в сердце. В школе А. Ф. Самойлова замечено, что уже начавшаяся систола может быть преждевременно прекращена интенсивным электрическим воздействием на сердце во время абсолютной рефрактерной фазы — одиночным индукционным раздражением или кратковременным синусоидальным импульсом (явление «редуцированной» или «абортивной систолы» — Г. С. Юнъев, К. А. Герчикова и М. Н. Никольская, 1936; Г. С. Юнъев и А. Г. Мершиков, 1937).

Дальнейшая разработка рассматриваемой проблемы, выдвинутой А. Ф. Самойловым, недавно проводилась его школой в иных экспериментальных условиях. Изучались многогранные билатеральные влияния двигательной области коры больших полушарий при ее одиночном унилатеральном раздражении на дыхательную деятельность у лабораторных млекопитающих (Г. С. Юнъев и Г. И. Захаревская-Мартинович). В этих условиях часто наблюдается торможение дыхательного центра, обнаруживаемое на электромиограммах диафрагмы, межреберных мышц и косых мышц живота у собаки, кошки, кролика. Торможение характеризуется весьма значительной продолжительностью (1,5—4 сек.) и очень большим латентным периодом.

Соображения, выдвинутые А. Ф. Самойловым и М. А. Киселевым (1927) в обоснование химической теории центрального нервного торможения, имеют значительно большую убедительность при анализе описанных выше наблюдений. Ведь цитированные исследователи строили свои предположения на факте длительного спинального торможения (до 0,2—0,3 сек.), вызванного одиночным раздражением афферентных нервных волокон. Торможение же дыхательного центра, по нашим наблюдениям, имеет значительно увеличенную продолжительность.

Можно было бы предпринять попытку, оставаясь верным биоэлектрической концепции о механизме межнейронных связей в центральной нервной системе, считать причиной рассматриваемого пролонгированного тормозящего эффекта участие вставочных нейронов. Однако эта попытка, как нам представляется, встречает существенное возражение в следующих наблюдениях, относящихся к полисинаптическим рефлексам (к рефлексу мигания).

¹ Сведения о персональном составе школы А. Ф. Самойлова даны И. А. Ветохиным (1960) и Н. А. Григорян (1963). В последней книге допущена неточность: ошибочно причислен к этой школе И. А. Аршавский.

В нашей лаборатории изучался рефлекс мигания у взрослых, вызванный с различных рецептивных полей: при механическом раздражении конъюнктивы струей воздуха и при ударе по коже подглазничной области (тригеминальный), при внезапном сильном звуковом раздражении (акустический, или кохлеарный), при раздражении сетчатки вспышкой света (оптический, или ретикулярный).

Общее среднее значение латентного периода тригеминального рефлекса при раздражении конъюнктивы равнялось 29 мсек, при раздражении рецепторов кожи — 26 мсек, при звуковом раздражении — 27 мсек (Г. С. Юньев, В. Т. Шалатонин, Л. Н. Кондратюк, 1966). Указанные значения латентного периода значительно превышают величины, которые характеризуют моносинаптический коленный рефлекс у человека (17—22 мсек).

Если принять во внимание, что периферические звенья рефлекторной дуги при рефлексе мигания имеют гораздо меньшую протяженность, чем при коленном рефлексе, необходимо прийти к заключению, что первый рефлекс (мигательный) характеризуется в несколько раз большей длительностью центрального рефлекторного времени, чем второй, и относится к той группе полисинаптических рефлексов, которые осуществляются при участии наибольшего числа вставочных нейронов. Несмотря на наличие большего числа вставочных нейронов, мигательный рефлекс у человека, по наблюдениям нашей лаборатории, представлен на электронограмме сравнительно коротким тетанусом с длительностью при раздражении рецепторов конъюнктивы струей воздуха от 30 до 40 мсек, при механическом раздражении нервных окончаний кожи подглазничной области — от 20 до 30 мсек (Л. Н. Кондратюк, 1966). У животных же (у собаки) мигательный рефлекс в большинстве опытов выражен на электронограмме одиночной биоэлектрической осцилляцией (Г. С. Юньев, А. М. Селянинова, 1940, 1947).

Таким образом, вряд ли можно объяснить описанные факты длительного тормозящего влияния одиночных раздражений двигательной области коры больших полушарий на дыхательный центр ролью биоэлектрического фактора в механизме межнейронных взаимодействий. Развитая А. Ф. Самойловым и М. А. Киселевым концепция о химической природе центрального нервного торможения более удовлетворительно решает обсуждаемый вопрос.

Б. Закономерности проприоцептивных рефлексов

В совместных исследованиях А. Ф. Самойлова и М. А. Киселева было обнаружено, что раздражение проприоцепторов одной мышцы (четырёхглавой) вызывает генерализованные изменения функционального состояния других мышц на задних и передних конечностях.

Продолжая после смерти учителя эксперименты в этой области, М. А. Киселев установил в тех же условиях еще более широкой круг явлений — влияния на сердце и на дыхание.

У учеников А. Ф. Самойлова накопились и другие факты в этой области: при развитии судорог у лягушки, отравленной стрихнином, часто наблюдается остановка сердца, вероятно в результате раздражения проприоцепторов (Г. С. Юньев, 1937).

Исследования школы развертывались и в другом направлении: изучалась динамика латентного периода проприоцептивного (коленного) рефлекса при общем наркозе, изменениях электролитного состава цереброспинальной жидкости и при выключении супрасегментарных влияний методом локальной компрессии спинного мозга (в лаборатории Г. С. Юньева).

В. Проблема центральной задержки нервного проведения

А. Ф. Самойлов и М. А. Киселев (1927) выдвинули идею, что химический механизм межнейронных взаимосвязей составляет основу явлений не только центрального торможения, но и возбуждения. Такое предположение дает ключ к пониманию центральной задержки нервного проведения при рефлексах.

Эта идея послужила стимулом для развертывания в школе А. Ф. Самойлова опытов, поставивших своей задачей ориентировочное определение скорости проведения импульса в центральной звене рефлекторной дуги — в сером веществе мозга (Г. С. Юньев и А. М. Селянинова, 1940, 1947). Так как непосредственно определить ее крайне трудно, был выбран косвенный путь.

На основании исследований В. М. Бехтерева известно, что у лабораторных млекопитающих в первые дни жизни в проводящих путях спинного мозга еще не закончена миелинизация. Возникла мысль использовать эти проводники как макромодель для изучения поставленного вопроса. Оказалось, что у котят до 20-дневного возраста для изучения поставленного вопроса в пирамидных путях в несколько десятков раз понижена по сравнению со взрослыми животными и варьирует в пределах 0,4—2 мсек, приближаясь к величинам, характеризующим безмякотные нервные волокна. Позднее аналогичные результаты были получены в нашей лаборатории при опытах на крольчатах.

На основании этих исследований нами центральное рефлекторное время интерпретируется как следствие чрезвычайно замедленного проведения импульса в тонких

безмякотных волокнах серого вещества мозга. Во втором издании своего руководства (т. 2, 181, 1948) И. С. Беритов излагает эту концепцию, не указывая, однако, первоисточника.

Г. Проблемы физиологической кардиологии

Электрофизиологические исследования А. Ф. Самойлова (1927) значительно укрепили фундамент медиаторной теории воздействия блуждающего нерва на сердце. Позднее М. А. Киселев (1934) продолжил экспериментальный путь, проложенный учителем. Совместно с Л. М. Рахлиным и Дунаевским он доказал, что и воздействие симпатической системы на сердце осуществляется также единственным механизмом — химическим.

В школе А. Ф. Самойлова был использован и другой путь для изучения того же вопроса. Блуждающий нерв (или его бульбарное ядро) у лягушки подвергался интенсивному одиночному раздражению. При анализе электрограммы сердца ставилась задача определить латентный период от момента раздражения до появления первых признаков тормозящего влияния на сердце. Разумеется, это влияние на автоматическую деятельность органа позволяло лишь ориентировочно определить рассматриваемую величину. Латентный период оказался весьма продолжительным — до 500 мсек и больше (Г. С. Юньев, К. Л. Поляков и Н. Л. Гурвич, 1937).

Такая длительность латентного периода указывает, что механизм воздействия блуждающего нерва на сердце имеет химическую природу, и помимо этого химического механизма нет другого (биоэлектрического), который мог бы проявиться в наступлении более ранних признаков торможения (в этих опытах изучалось также и батмотропное влияние блуждающего нерва).

В школе А. Ф. Самойлова продолжалась начатая разработка вопроса о генезе зубца Т электрограммы сердца. По инициативе и под руководством М. А. Киселева углубленно и многогранно исследовался этот вопрос — один из наиболее темных пунктов электрофизиологии сердца с весьма противоречивой литературой (Т. Б. Киселева, 1947). При воздействии на сердце лягушки или на полоски, вырезанные из сердца, как различными фармакологическими веществами, так и электролитами, а также при колебаниях температуры обнаружена тесная корреляция между изменениями зубца Т и следовой электрической активностью. Безукоризненный в методическом отношении экспериментальный материал побудил исследователей допустить, что зубец Т является выражением низковольтной следовой фазы в деятельности сердца. Как нам представляется, рассматриваемые наблюдения могут быть приведены в согласие с теоретическими представлениями А. Ф. Самойлова о происхождении зубца Т¹.

В лаборатории М. А. Киселева было проведено углубленное и весьма обстоятельное электрофизиологическое исследование компенсаторных изменений в сердце у собаки (Л. М. Рахлин, 1941), а также изучено влияние электротона на электрограмму сердца лягушки (О. Д. Курмаев, 1941).

В школе А. Ф. Самойлова продолжалась разработка выдвинутого учителем вопроса об условиях возникновения кругового ритма возбуждения в организме. Еще при жизни А. Ф. Самойлова его старейший ученик И. А. Ветохин осуществил на Мурманской биологической станции прекрасный классический опыт этого явления на препарате из колокола медузы.

Позднее в той же школе изучалась проблема кругового ритма возбуждения в сердце у млекопитающих. При кратковременном воздействии на необнаженное сердце собаки переменного тока возникает фибрилляция желудочков, ЭКГ обнаруживает картину кругового («орбитального») ритма возбуждения (Г. С. Юньев, К. А. Герчикова и М. И. Никольская, 1937).

Наблюдения А. Ф. Самойлова и И. А. Ветохина о возможности искусственного прекращения явления кругового ритма добавочным раздражением, а также факты, ранее описанные Прево и Баттели, послужили для нас основанием выдвинуть идею о применении конденсаторного разряда достаточной интенсивности для прекращения возникшего состояния фибрилляции и восстановления нормальной деятельности сердца. Эта идея была проверена экспериментально в опытах, проведенных нами совместно с Н. Л. Гурвичем. Конденсаторный метод оказался весьма эффективным средством дефибрилляции и при этом вполне безопасным для организма в нормальных физиологических условиях. Результаты исследований опубликованы в совместных сообщениях авторов (1939, 1946, 1947) и доложены на заседании Биологического отделения АН СССР (в мае 1941 г.). Таким образом, опыты А. Ф. Самойлова по изучению кругового ритма в сердце черепахи открыли надежный путь к современной клинической методике терапии при фибрилляции желудочков и при мерцательной аритмии. Используемые в клиниках разнообразные модели дефибрилляторов являются лишь модификациями того аппарата, который ранее был сконструирован для указанных выше исследований в нашей электрофизиологической лаборатории при прежнем институте физиологии АН СССР (директор института — акад. Л. С. Штерн).

¹ Рассматриваемая работа Т. Б. Киселевой имела своим ценным продолжением электрофизиологическое изучение деятельности сердца куриного эмбриона, выполненное с большим экспериментальным искусством (1958).

А. Ф. Самойлов плодотворно использовал электромиографическую методику для исследований в данной области (1924, 1925, 1930). Работа по этому пути продолжалась его учениками.

М. А. Киселев (1933, 1935) критически подошел к вопросу о природе открытого Н. Е. Введенским явления одиночного тетанизованного сокращения; он обнаружил, что одиночное сильное раздражение нерва создает условия для активирования в первую последующую подпороговой тетанизации, как доказывает электронейрограмма. Проведенные им опыты заставили его отказаться от допущения, что активирование происходит в мионевральном звене.

В тесной связи с работой М. А. Киселева в той же школе А. Ф. Самойлова были развернуты исследования по изучению влияния пробегающего одиночного нервного импульса на электрическое сопротивление нерва (импеданс). При гальванометрической регистрации последующих весьма слабых подпороговых одиночных индукционных раздражений было обнаружено, что физическая интенсивность (амплитуда) этих подпороговых стимулов значительно возрастает одновременно с возбуждением соответствующего участка нерва и может в кульминационной точке рассматриваемого эффекта превышать исходную величину на 15—25%, указывая на уменьшение импеданса. Явление длится 10—12 мсек (Г. С. Юньев, 1935, 1939; Г. С. Юньев и Н. В. Семенов, 1936).

Описываемые наблюдения не только подкрепили рассмотренные выше экспериментальные данные М. А. Киселева, но вместе с тем представили дополнительный экспериментальный аргумент в обоснование мембранной теории происхождения биоэлектрических явлений в нерве.

Богатый и весьма ценный материал по изучению физиологии мионеврального звена получен И. Г. Валидовым в физиологической лаборатории Казанского университета (1934, 1936, 1948). Его исследования посвящены углубленному экспериментальному и теоретическому анализу феномена посттетанического усиления сокращения мышцы. То активирование в мионевральном синапсе, которое А. Ф. Самойлов допускал в условиях одиночного раздражения нерва, И. Г. Валидов обнаружил и детально исследовал при тетаническом раздражении. В той же лаборатории И. Г. Валидова накоплены и другие ценные наблюдения по характеристике мионеврального проведения (Плещинский, 1959; Каталимов, 1966).

Наш краткий очерк позволяет видеть, что ученики А. Ф. Самойлова вложили немало труда в разработку физиологических проблем на тех путях, которые озарены светлыми и глубокими мыслями учителя, его творческим вдохновением.

УДК 612 (092 Самойлов)

А. Ф. САМОЙЛОВ И МЕДИАТОРНАЯ ТЕОРИЯ ПЕРЕДАЧИ ВОЗБУЖДЕНИЯ

И. Н. Волкова и К. В. Лебедев

(Казань)

Имя А. Ф. Самойлова тесно связано с отечественной электрофизиологией, которая обязана ему становлением и возмужанием.

В 1906 г. в физиологическом кабинете физико-математического факультета Казанского университета по инициативе нового руководителя проф. А. Ф. Самойлова впервые в России был установлен струнный гальванометр Эйнтховена — прибор, позволявший записывать на фотобумаге электрические токи нервов и мышц, а два года спустя отсюда начали выходить многочисленные электрофизиологические работы, получившие мировое признание. Казанская лаборатория А. Ф. Самойлова стала русским электрофизиологическим центром, здесь была записана первая в России электрокардиограмма, отсюда метод электрокардиографии шагнул в клинику, к постели больного, вооружив врача новым диагностическим средством.

Научные интересы А. Ф. Самойлова сложились под влиянием трех его знаменитых учителей и современников. От И. П. Павлова А. Ф. Самойлов воспринял идеи нервизма. И. М. Сеченов, под руководством которого завершилось формирование А. Ф. Самойлова как ученого, передал ему идеи о неразрывной связи физиологии с физикой и химией живой материи, позволявшие рассматривать возбуждение как комплекс физико-химических реакций, поддающихся тонкому инструментальному исследованию. Н. Е. Введенский, с которым А. Ф. Самойлов встречался во время заседаний VII съезда русских естествоиспытателей и врачей, привлек его внимание к электрическим явлениям, возникающим при возбуждении живых тканей. Токи мышц, обнаруженные Н. Е. Введенским с помощью телефона, Самойлов научился записывать капиллярным электрометром, а затем, получив в свое распоряжение струнный гальванометр, стремился применить электрофизиологический метод исследования везде, где приходилось сталкиваться с возникновением и проведением возбуждения.