

KETTŐS BEIDEGZÉS VIZSGÁLATA ÉDESVÍZI KAGYLÓ (*ANODONTA CYGNEA* L.) ZÁRÓIZOM TÓNUSÁNAK SZABÁLYOZÁSÁBAN

SALÁNKI JÁNOS és LÁBOS ELEMÉR

Érkezett: 1963. március 19-én

Az alacsonyabb rendű állatoknál, többi között a molluskákon is, fontos funkcionális szerepet játszanak a simaizmok, melyek igen kis energiaszükséglettel hosszú ideig tartó tónusos kontrakcióra képesek. Kagylóknál a záróizmok tónusos kontrakciója az, ami a héjak szoros összezáródását esetenként órákon át biztosítja. A kagyló záróizmai azonban nemcsak tónusos kontrakciót tudnak fenntartani, hanem viszonylag gyors, fázisos összehúzódást is végezhetnek, melyet lassúbb, de azonnali elernyedés követ. A tónuszabályozás kérdése sok tekintetben tisztázatlan, éppen ezért e kétféle működés szabályozására vonatkozó felfogás nem egységes.

Az első megfigyeléseket a kagyló záróizmának tónuszabályozására vonatkozóan PAVLOV (1885) végezte, aki azt találta, hogy a cerebroviscerális connectivumok (CVC), ill. a hátsó záróizomzatot ellátó postganglionáris degek ingerlésével egyes esetekben a záróizom kontrakciója, más esetekben annak elernyedése hozható létre. Megfigyelte, hogy a CVC ingerlésének hatása nagymértékben függ az ingerimpulzusok paramétereitől. Az eredmények elemzése során arra a következtetésre jutott, hogy a záróizom tónusának csökkenéséért különleges gátló rostok felelősek. E gátló rostok PAVLOV véleménye szerint különböznek a tónust fokozó rostoktól, a záróizmoknak tehát kettős beidegzésük van. FLETCHER (1937) *Mytilus* lábretaktor izmának direkt ingerlése kapcsán azt figyelte meg, hogy egyenáram alkalmazásakor csak kontrakció és minimális ernyedés jön létre, váltóáram alkalmazásakor viszont nagyfokú ernyedés következett be. LOWY (1953, 1954) *Mytilus edulis* és *Pecten maximus* adductor izmából akciós potenciálokat vezetett el, s azt találta, hogy a relaxáció elektromos aktivitással jár együtt. Ez arra mutat, hogy a relaxáció aktív folyamat, s ez megerősíti PAVLOV álláspontját.

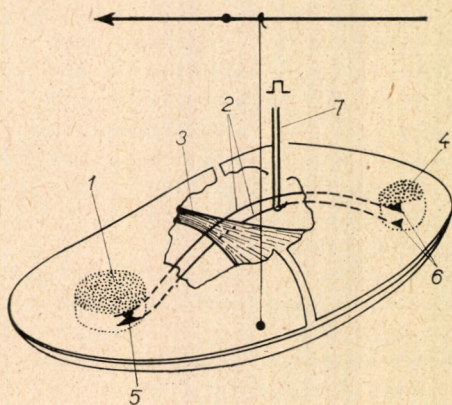
ZSUKOV és munkatársai (1956), valamint ZSIRMUNSZKAJA (1940) PAVLOV következtetéseivel ellentétben úgy vélik, hogy nem az idegelemek ingerparaméterek szerinti különbsége és funkcionálisan eltérő jellege, hanem a záróizom állapotának megváltozása az oka annak, hogy a CVC ingerlésére egyszer a tónus csökkenése, másszor a tónus fokozódása következik be. Nézetük szerint VEGYENSZKIJ típusú gátlásmechanizmusra lehet gondolni, azaz ugyanazon idegizom struktúrák különböző állapota volna felelős a különböző effektusokért. Véleményük szerint tehát nincs kettős — tónusfokozó és tónusgátló — beidegzés feltételezésére szükség.

Vizsgálataink célja az volt, hogy pontosabb metodikával részben megismételve és kiegészítve PAVLOV vizsgálatait, megismerjük a CVC ingerlésére

kapott válaszoknak az ingerparamétereiktől való függését, részben pedig elektrofiziológiai módszer segítségével adatokat nyerjünk a CVC rostösszetételére vonatkozóan. A kapott eredmények elemzése kapcsán igyekszünk közelebb jutni a záróizom tónuszabályozásának kérdéséhez, és taglaljuk, hogy a törvényszerűségek a pavlovi értelemben vett kettős beidegzés vagy pedig a Zsukov által feltételezett mechanizmus létezése mellett szólnak-e.

Módszer

Kísérleteinket édesvízi kagyló (*Anodonta cygnea* L.) felnőtt példányain végeztük, melyeket kísérlet előtt napokon át folyó csapvízben tartottunk. A kagyló egyik héjának megfelelő részét eltávolítottuk, a zárószalagot középen átmetsztük, és így a hátsó héjfél mozgását függetlenítettük az elülső héjfél



1. ábra. A kísérleti körülmények sematikus ábrázolása. 1. m. adductor posterior; 2. connectivum cerebroviscerale; 3. m. retractor pedis; 4. m. adductor anterior; 5. ganglion viscerale; 6. ganglion cerebrale; 7. ingerlő elektródok

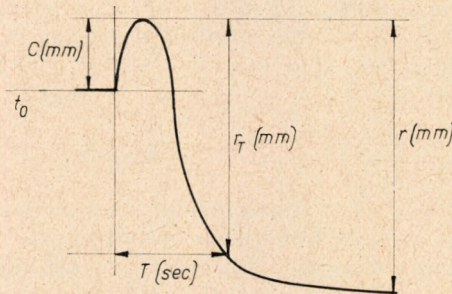
1. рис. Схематическое изображение опыта. 1 — задняя заперательная мышца. 2 — церебро-висцеральный коннектив. 3 — ретракторная мышца ноги. 4 — передняя заперательная мышца. 5 — висцеральный ганглий, 6 — церебральный ганглий. 7 — раздражающие электроды

Abb. 1. 1. m. adductor posterior; 2. connectivum cerebro-viscerale; 3. m. retractor pedis; 4. m. adductor anterior; 5. ganglion viscerale; 6. ganglion cerebrale; 7. Reiz-elektroden

mozgásától. A köpeny átmetszésével feltártuk a CVC-nek a cerebralis ganglionok és a lábretaktor közti darabját kb. 2–3 cm-es szakaszon. A CVC-nek a cerebralis ganglionokkal való összeköttetését az esetek egy részében megszakítottuk, hogy a cerebralis ganglionok esetleges hatását ezáltal kiküszöböljük. Az állat ép héját vályúban rögzítettük, a szabadon maradt héjat pedig írókarral kötöttük össze. A hátsó héjfél mozgásait kimográfia felvételével regisztráltuk. Kontraktió esetén az írókar felfelé mozdult el (1. ábra). Időjelzést percenként adtunk. Az ingerlést négyszög hullámú impulzusgenerátorral végeztük. A vizsgált paramétereket a következő értékek között változtattuk: feszültség 0–20 V, impulzusszélesség 0,2–120 msec, frekvencia 0,5–200 impulzus/sec., az ingerlés időtartama 1–64 sec. Az ingerlő elektróda két egymástól 2 mm

távolságban levő 250μ átmérőjű, hajlított ezüsthuzal volt, mellyel a CVC mindkét szálát ingereltük. Hogy az ideg kiszáradását megakadályozzuk, nem higroszkópos paraffin olajat rétegeztünk fölé, melybe az elektródák segítségével a CVC-t beemeltük. Az elektródákat az elülső záróizom és a m. retraktor pedis közé, utóbbtól kb. 4–5 mm távolságra helyeztük a CVC kipreparált szakaszára. Valamely paraméter hatásának vizsgálatánál a többi paramétert állandó értéken tartottuk. A szükséges preparálás után a vizsgálatokat 15–20 perc múlva kezdtük. Az egyes vizsgálatok időtartama $1\frac{1}{2}$ –2 órát vett igénybe.

Az elektrofiziológiai vizsgálatokat izolált CVC-n végeztük. A CVC-t teljes hosszúságban kipreparáltuk, a ganglionokat eltávolítottuk, majd az ideget speciális elektródatartó berendezésben, paraffin alatt helyeztük el. Négyszög-hullámú ingerlőkészülék alkalmazásával egyes impulzusokkal ingereltük és az akciós potenciálokat unipolárisan vezettük el.



2. ábra. Magyarázat a szövegben
2. рис. Объяснение в тексте
Abb. 2. S. Erläuterung im Text

Vizsgálataink az izomválaszok alábbi sajátosságaira terjedtek ki:

- a) a kontrakció nagysága;
- b) az ernyedés kezdetének időpontja, időbeli lefolyása és nagysága;
- c) a kontrakció és ernyedés nagyságának egymáshoz való viszonya.

E sajátosságokat vázlatosan a 2. ábra mutatja, ahol t_0 a kiindulási tónusszint, C a kontrakció nagysága mm-ben, T az ingerlés kezdetétől azon időpillanatig eltelt idő, amikor az ernyedés nagyságát lemértük (ez rendszerint a relaxáció maximumának ideje volt), r_T pedig a T időhöz tartozó ernyedés nagysága mm-ben. A kontrakció és ernyedés nagyságának egymáshoz való viszonyát a c/r_T hányados adja. A maximális relaxációt r jelöli.

Az akciós potenciálok vizsgálata során azok alakját és nagyságát vettük tekintetbe.

A kísérletek száma minden szériában 15 fölött volt, s a kapott eredmények teljesen egyértelműek voltak.

Eredmények

A preparátum elkészítése után a hátsó záróizom az esetek többségében tartós tónusos kontrakció állapotában volt. Megállapítottuk azt, hogy 10–20 voltos, 4 msec impulzusszélességű, 8/sec frekvenciájú ingerek 20–60 sec-os

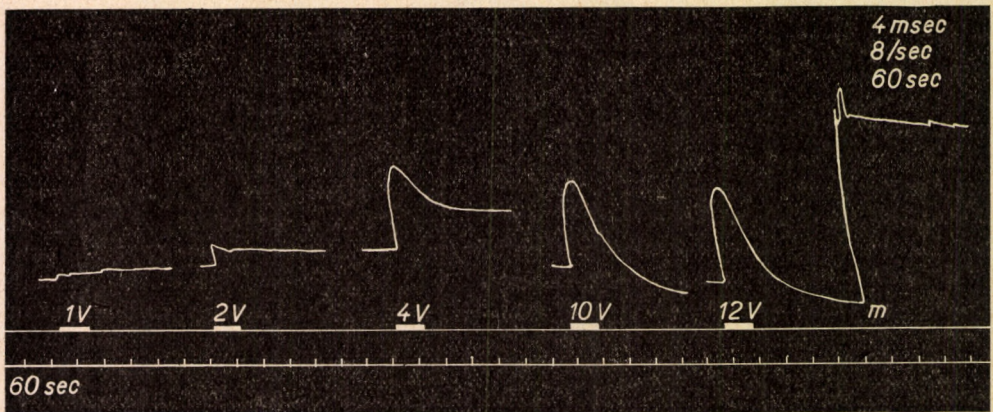
ismételt alkalmazásával a tónusos kontrakció állapotában levő izmot ernyedésre lehet bírni. A későbbiek során is ezeket az értékeket tekintettük alapnak, amikor a többi paraméter állandósága mellett közülük valamelyiket változtattuk. A nagymértékben elernyedtt izmot a köpeny mechanikus ingerlésével lehetett ismét tartós tónusos kontrakcióra bírni. Ahhoz, hogy a kontrakció és relaxáció alakulását tanulmányozhassuk, az izmot közepesen ernyedtt állapotba kellett hozni, amit ezen ernyesztő ingerek alkalmazásával, ill. a köpeny mechanikus ingerlésével értünk el.

A CVC elektromos ingerlésére bekövetkező izomválasz sajátosságai nem különböztek egymástól, akár megvolt a CVC cerebrális ganglionokkal való összeköttetése, akár előzőleg megszakítottuk azt.

Vizsgálva a CVC elektromos ingerlésére kapott izomválaszokat megállapítottuk, hogy azok az ingerlés paramétereitől függően különbözők. Általában a válasz kontrakcióból és ernyedésből áll. A kontrakció és ernyedés mértéke az ingerparamétereiktől függően nemcsak abszolút értékben változik, hanem változik ezek egymáshoz viszonyított nagysága is. Bizonyos ingerparaméterek alkalmazása esetén pedig csak kontrakciót lehetett megfigyelni, amit ernyedés nem követett.

A) Az izomválaszok függése az ingerimpulzusok feszültségétől

Ha a záróizom közepes tónusszintjén állandó impulzusszélesség, frekvencia és ingerlési idő mellett különböző feszültségekkel ingereltük a CVC-t, azt találtuk, hogy a kapott kontrakciók nagysága különböző volt. A 3. ábrán láthatók egy ilyen kísérlet eredményei. A feszültséget 1–12 V-ig változtattuk, az impulzusszélesség 4 msec, a frekvencia 8/sec, az egyes ingerlések időtartama



3. ábra. A hátsó záróizom válaszainak függése a feszültségtől. m- mechanikus inger alkalmazása a hátsó köpenyszélre. Állandó egyéb paraméterek: 4 msec impulzusszélesség, 8/sec frekvencia, 60 sec ingerlési idő

3. рис. Зависимость ответа задней заперательной мышцы от напряжения. m — применение механического раздражения на край заднего мантия. Остальные неизменяемые параметры: ширина импульсов 4 мсек, частота 8/сек, время возбуждения 60 сек

Abb. 3. Die Abhängigkeit der Reaktionen des rückwärtigen Schliessmuskels von der Spannung. m — die Anwendung mechanischer Reizung auf den rückwärtigen Mantelrand. Sonstige ständige Parameter: 4 msec Impulsbreite, 8/sec Frequenz, 60 sec Reizungsdauer

pedig 60 sec volt. Az ábrából kitűnik, hogy a feszültség emelésével kezdetben növekszik a kontrakciók nagysága, majd 12 V-nál maximumot ér el. A feszültséget tovább emelve kontrakció növekedést már nem észleltünk. A kapott maximális kontrakció nem jelenti azonban azt, hogy az izom teljesen összehúzott állapotban van, mert a köpeny mechanikus ingerlésével ennél nagyobb méretű összehúzódást is el lehet érni (3. ábra, m).

A kontrakciót követő ernyedések elemzése során az volt tapasztalható, hogy alacsony feszültség alkalmazásakor a kontrakció dominál, s azt követően a relaxáció csak kis mértékben vagy egyáltalán nem lépett fel. A feszültség emelése során a kontrakciót követő ernyedés egyre kifejezettebbé vált, s egyidejűleg az ernyedés sebessége is növekedett. A bemutatott esetben a relaxáció 4–10 V között érte el a kontrakció nagyságát, amikor is az izom az ingerlés előtti tónusszintre tért vissza. Tovább emelve a feszültséget a relaxáció mértéke meghaladta a kontrakciót, miáltal az ernyedés vált dominálóvá, s az izom a kiindulásnál alacsonyabb tónusszintre állt be. Figyelemre méltó, hogy 12 V-nál a kontrakció már maximumot ért el, s az ingerfeszültség fokozásával azt növelni már nem lehetett, ugyanakkor a bekövetkező relaxáció még egyre nagyobbodik, és a maximumot csak 20 V-nál éri el (7. ábra, A).

Ha azt az időpontot vizsgáljuk, amikor a relaxáció megindul, azt lehet tapasztalni, hogy az nincs összefüggésben az ingerlés megszűntével. A relaxáció kellő feszültség és egyéb paraméterek alkalmazásakor akkor is megkezdődik, ha az ingerlést nem hagyjuk abba 60 sec múltán. Ha azonban ismét alacsony feszültséget alkalmazunk, vagy pedig a köpenyt mechanikusan ingereljük, az izomtónus fokozható és az izom tartós tónusos kontrakcióban marad (3. ábra, m).

Ezek alapján megállapítható, hogy van olyan feszültségérték, melynél kisebb feszültség esetében a kontrakciót megfelelő nagyságú egyéb paraméterek mellett sem követi ernyedés. Ugyanezen egyéb paraméterek mellett, ha növeljük a feszültséget, az inger tónuscscökkenítő sajátsága előtérbe lép. A kontrakció és ernyedés viszonya a feszültség emelése során olyan, hogy kezdetben nem követi ernyedés a kontrakciót, majd megjelenik az ernyedés is, de kisebb a kontrakciónál, végül további feszültségnövelés mellett az ernyedés nagysága meghaladja a kontrakciót. A c/r feszültségtől való függését mutatja a 7/A ábra egy tipikus kísérlet alapján.

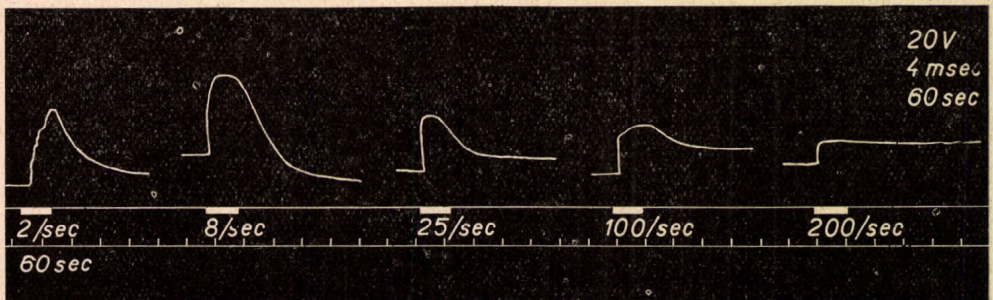
Kísérleteink során a küszöbfeszültség nagysága, melyre egyáltalában izomválaszt kaptunk, a többi paramétertől függően általában 0,5–2 V-nak adódott. Azon feszültség, melyet tónuscscökkenés még nem követ, esetenként ugyancsak különböző, általában 1–3 V. Az a minimális feszültség pedig, amelytől kezdve az ernyedés megjelent, 3–5 V. Ezen határértékek abszolút nagysága meglehetősen változó, de minden esetben jól meghatározható.

A kontrakció időbeli lefolyása és a feszültség között olyan jellegű az összefüggés, hogy a tetőzés kezdetének időpontja magasabb feszültségek esetében általában közelebb esik az ingerlés kezdetének időpontjához. Az ernyedés sebessége és a feszültség között határozott az összefüggés. Minél nagyobb a feszültség, annál meredekebb az ernyedés és ennek megfelelően rövidebbé válik az az idő, amely alatt az ernyedés kapcsán az izom a kiindulási tónusszintre visszatér.

Látható tehát, hogy a magasabb feszültségű ingerek alkalmazása esetén romlanak a tartós tónusos kontrakció keletkezésének feltételei, s a létrejövő tónusos kontrakció csak rövid ideig marad fenn.

B) Az izomválaszok függése az ingerimpulzusok frekvenciájától

A különböző frekvenciák hatását 20 V, 4 msec impulzusszélességű ingerek 60 sec-ig tartó sorozatának alkalmazásával vizsgáltuk. A vizsgált frekvenciaértékek 0,5–200 impulzus/sec voltak. Azt tapasztaltuk, hogy a frekvencia változtatásával a feszültség változtatásához hasonlóan, különböző nagyságú kontrakciókat, ill. ernyedéseket lehetett kiváltani. Egy ilyen kísérletsorozatot

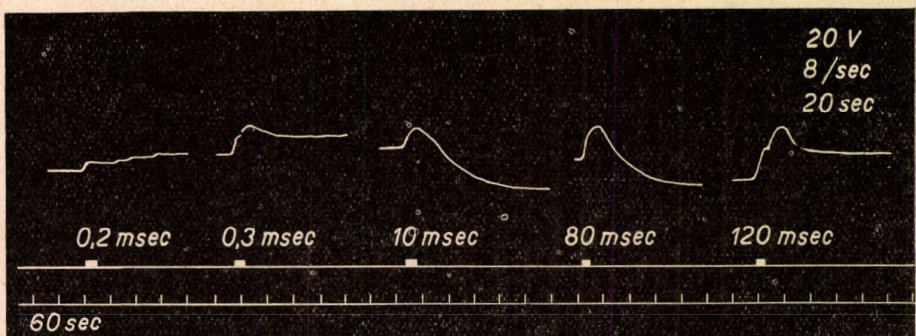


4. ábra. Az izomválaszok függése a frekvenciától. Állandó egyéb paraméterek: 20 V feszültség, 4 msec impulzusszélesség, 60 sec ingerlési idő

4. рис. Зависимость ответа мышцы от частоты. Остальные неизменяемые параметры: напряжение 20 В, ширина импульсов 4 msec, время возбуждения 60 сек

Abb. 4. Die Abhängigkeit der Nervenreaktionen von der Frequenz. Sonstige ständige Parameter: 20 V Spannung, 4 msec Impulsbreite, 60 sec Reizungsdauer

mutat be a 4. ábra. Az ábrán látható, hogy a legnagyobb kontrakciót a 8/sec-os ingerlés alkalmazásakor kaptuk. Ennél kisebb, ill. nagyobb frekvenciájú ingereket alkalmazva a kontrakció nagysága kisebb lett. Ha az ingerlést követő ernyedések mértékét vizsgáljuk, az látható, hogy az is a 8/sec-os ingerlés esetén a legnagyobb, amikor is az izom a kiindulási tónusszint alá



5. ábra. Az izomválaszok függése az impulzusszélességtől. Állandó egyéb paraméterek: 20 V feszültség, 8/sec frekvencia, 20 sec ingerlési idő

5. рис. Зависимость ответа мышцы от ширины импульсов. Остальные неизменяемые параметры: напряжение 20 В, частота 8/сек, время возбуждения 20 сек

Abb. 5. Die Abhängigkeit der Nervenreaktionen von der Impulsbreite. Sonstige ständige Parameter: 20 V Spannung, 8/sec Frequenz, 20 sec Reizungsdauer

ernyed. A frekvencia növelésével a csökkenő nagyságú kontrakciókat egyre kisebb ernyedés követi, végül az ernyedés csaknem teljesen megszűnik. Tehát a magas frekvenciatartomány lényegesen kevésbé kedvez a kontrakciót követő tónuscsökkenésnek, mint magának a kontrakciónak. A 2/sec frekvenciájú ingerlésre kapott izomválasz kisebb mértékű ernyedése arra utal, hogy alacsony frekvenciák ismét kevésbé kedveznek a tónuscsökkenésnek. A 7/B ábrán látható, hogy az összetartozó ernyedés és kontrakció viszonya 7/sec-os ingerlés esetén szélső értéket mutat az ernyedés javára. Ebben a kísérletben a c/r hányados frekvenciafüggését 10 V, 4 msec és 20 sec ingerparaméterek mellett vizsgáltuk.

Megállapítható tehát, hogy mind a kontrakció, mind a tónuscsökkenés számára optimális frekvencia létezik. Az optimális frekvenciától való eltérés-kor azonban az ernyedés feltételei kifejezettebben romlanak, mint a kontrakcióé. Ez az oka annak, hogy a kontrakció és ernyedés aránya bizonyos frekvencia alatt, ill. fölött 1 fölé emelkedik (7. ábra, B).

C) Az izomválaszok függése az impulzusszélességtől

Az impulzusszélesség hatásának vizsgálata során az állandó paraméterek 20 V, 8/sec és 20 sec ingerlési idő voltak. Az impulzusszélességet 0,2–120 msec között változtattuk. A kapott izomválaszokat az 5. ábra mutatja. Az ábrán látható, hogy a kontrakció nagysága, az ernyedés sebessége és mértéke összefüggésben áll az impulzusszélességgel. Nevezetesen: növelve az impulzusszélességet, a kontrakció nagysága növekszik. Az ernyedés az impulzusszélesség bizonyos értékig (kb. 10 msec) való növelésével egyre gyorsabb lesz, ugyanazon időtartam alatt nagyobb értéket ér el, és kezdetének időpontja, valamint az ingerlés időpontja közötti időtartam egyre csökken.

A kontrakció és ernyedés egymáshoz viszonyított arányát vizsgálva (7/C ábra), azt láthatjuk, hogy rövid impulzusszélesség esetén a kontrakció dominál, vagyis a c/r 1-nél nagyobb. 3 és 4 msec impulzusszélesség között $c/r = 1$, majd 1 alá esik, ami a relaxáció jelentős megnövekedésével függ össze. 5 msec impulzusszélesség fölött újra csökken a relaxáció nagysága, és 100 msec fölött a c/r ismét 1 fölé emelkedik.

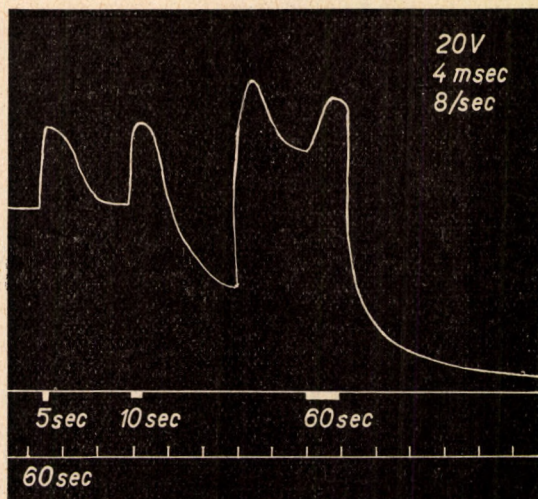
A kísérletek tehát azt mutatják, hogy van egy meghatározott impulzusszélesség-tartomány, mely a tónusos kontrakció megszűnésének, vagyis a relaxáció előtérbe jutásának kedvez, míg ennél rövidebb, ill. hosszabb impulzusszélességek alkalmazása tónusos kontrakció létrejöttét idézi elő.

D) Az izomválaszok függése az ingerlés időtartamától

A hátsó adductor izom működésének az ingerlés időtartamától való függését 20 V, 4 msec és 8/sec egyéb paraméterek mellett vizsgáltuk. Az alkalmazott ingerlési idők 5, 10, 60 sec voltak. A kapott eredményeket a 6. ábra demonstrálja.

Az ábrából kitűnik, hogy a kapott kontrakciók mértéke egymástól alig tér el, ugyanakkor az ernyedés számára egyébként kedvező többi paraméter mellett is lényegesen kisebb fokú az ernyedés, ha az ingerlés időtartama rövid. Így 5 sec ingerlés esetében a tónus kb. a kiindulási szintig csökken, 10 sec-ig tartó ingerlés esetén a kiindulási szint alá esik, 60 sec-ig tartó ingerlés esetén pedig igen nagyfokú ernyedés észlelhető. Különbségek vannak az ernyedés

meredekségében is. Hosszabb ideig tartó ingerlés hatására gyorsabb az ernyedés. Az ernyedés rövid ideig tartó ingerlés esetén az ingerlés abbahagyásakor azonnal megindul, 60 sec-os ingerlés esetében pedig általában 35—90 sec-mal követi az ingerlés kezdetét. 60 sec-nál hosszabb ideig tartó ingerlés esetében



6. ábra. Az izomválaszok függése az ingerlés időtartamától. Állandó egyéb paraméterek: 20 V feszültség, 4 msec impulzusszélesség, 8/sec frekvencia

6. рис. Зависимость ответа мышцы от времени возбуждения. Остальные неизменяемые параметры: напряжение 20 V, ширина импульсов 4 msec, частота 8/sec

Abb. 6. Die Abhängigkeit der Nervenreaktionen von der Zeitdauer der Reizung. Sonstige ständige Parameter: 20 V Spannung, 4 msec Impulsbreite, 8/sec Frequenz

7. ábra. A kontrakció és a relaxáció viszonyának (c/r) függése az ingerlés paramétereitől (féllogaritmikus ábrázolás)

A) c/r_T függése a feszültségtől. Állandó egyéb paraméterek: 4 msec, 8 Hz, 20 sec.
 $T = 180$ sec

B) c/r függése a frekvenciától. Állandó egyéb paraméterek: 10 V, 4 msec, 20 sec

C) c/r függése az impulzusszélességtől. Állandó egyéb paraméterek: 20 V, 8 Hz, 20 sec

D) c/r függése az ingerlés időtartamától. Állandó egyéb paraméterek: 20 V, 4 msec, 8 Hz

7. рис. Зависимость отношения сокращения и расслабления (c/r) от параметров раздражения (полулогарифмическое изображение). А — зависимость c/r_T от напряжения. Остальные неизменяемые параметры: 4 msec, 8 герц, 20 сек, $T = 180$ сек. В — зависимость c/r от частоты раздражения. Остальные неизменяемые параметры: 10 V, 4 msec, 20 сек. С — зависимость c/r от ширины импульсов. Остальные неизменяемые параметры: 20 V, 8 герц, 20 сек. D — зависимость c/r от времени раздражения. Остальные неизменяемые параметры: 20 V, 4 msec, 8 герц

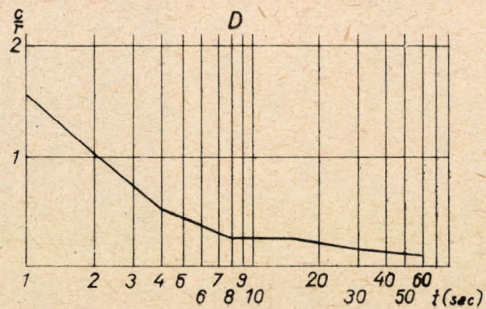
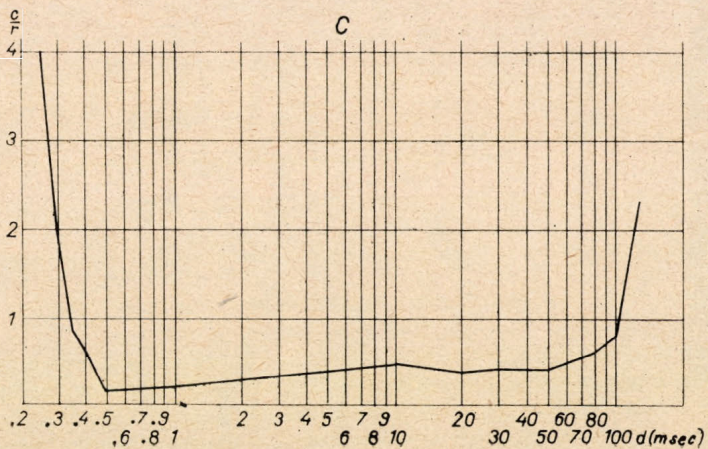
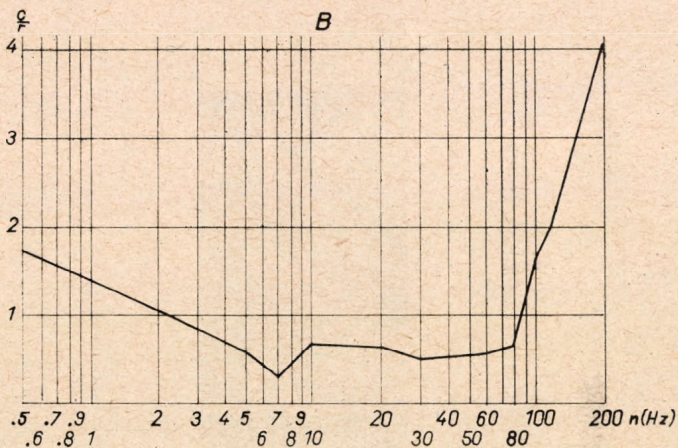
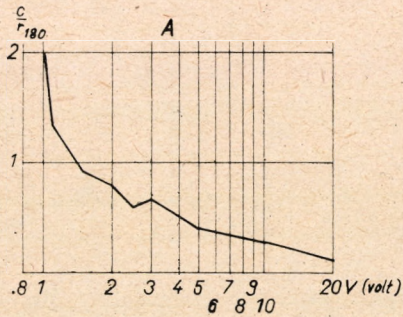
Abb. 7. Die Abhängigkeit des Verhältnisses zwischen Kontraktion und Relaxation (c/r) von den Parametern der Reizung

A. Die Abhängigkeit von c/r_T von der Spannung. Sonstige ständige Parameter: 4 msec, 8 Hz, 20 sec. $T = 180$ sec

B. Die Abhängigkeit von c/r von der Frequenz. Sonstige ständige Parameter: 10 V, 4 msec, 20 sec

C. Die Abhängigkeit von c/r von der Impulsbreite. Sonstige ständige Parameter: 20 V, 8 Hz, 20 sec

D. Die Abhängigkeit von c/r von der Zeitdauer der Reizung. Sonstige ständige Parameter: 20 V, 4 msec, 8 Hz.

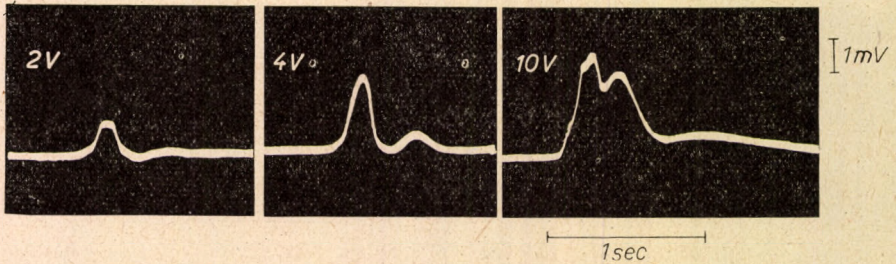


is fellép ennyi idő múlva az ernyedés, tehát nemcsak az ingerlés abbahagyásakor, hanem már azalatt is. Az ingerlés abbahagyása a már megindult ernyedés sebességében változást okoz, a tónuscsökkenés sebessége ilyenkor fokozódik.

A 7/D ábra a kontrakció és ernyedés arányának az ingerlés időtartamától való függését mutatja be egy tipikus kísérlet alapján. Látható, hogy az ingerlési idő hosszabbodásával az izomválasz mindinkább a relaxáció irányába tolódik el.

E) Elektrofiziológiai vizsgálatok a CVC-n

Különböző paraméterű négyszöghullámú, egyes impulzusokkal ingerelve az izolált cerebro-viscerális connectivumot, az elvezetett akciós potenciál az ingerparaméterektől függően változott. A feszültség és az impulzusszélesség változtatása a kapott akciós potenciál nagyságának, valamint alakjának vál-



8. ábra. Izolált cerebro-visceralis connectivum akciós potenciálja egyes impulzusok hatására 2, 4, 10 V feszültséggel történt ingerlés esetén. Az impulzusszélesség mindhárom esetben 3 msec volt

8. рис. Токи действия изолированного церебро-висцерального коннектива при его раздражении одиночными импульсами 2, 4, 10 V напряжения. Во всех трех случаях ширины импульсов равняется трем

Abb. 8. Das Aktionspotential des isolierten Connectivum cerebro-viscerale unter der Einwirkung von Einzelimpulsen bei Reizung mit Spannungen von 2, 4 und 10 V. Die Impulsbreite war in allen drei Fällen 3 msec.

tozásában egyaránt kifejezésre jutott. E kísérletekben azt a feszültség-, ill. impulzusszélesség-tartományt vizsgáltuk, melynél a megelőző, in situ kísérletekben a kontrakció és ernyedés arányának (c/r) 1 alá esését tapasztaltuk. Ennek megfelelően 1–4 msec impulzusszélesség mellett vizsgáltuk az 1–10 V feszültség által kiváltott akciós potenciálokat. A kapott eredmények jellegzetes eseteit a 8. ábra demonstrálja. Az ábra 3 msec impulzusszélesség mellett 2, 4 és 10 V feszültségű egyes impulzussal való ingerlés esetén kapott akciós potenciálokat mutat. Az elvezető elektróda 20 mm-re volt a hozzá közelebb eső ingerlő elektródától. 2 V-tal történt ingerlés esetén az akciós potenciál egyetlen hullámból áll, 4 V-os ingerlés esetén az akciós potenciálon második hullám is megjelenik, 10 V alkalmazásakor pedig ez utóbbi kifejezetté válik, s részben egybeolvad az első hullámmal. Az ingerfeszültség növelésével az akciós potenciál nagysága is növekszik, s végül kb. 3 mV-ot ér el. Az is látható, hogy az akciós potenciál első hulláma a feszültség emelése során nem marad egységes, hanem legalább 3 egymástól kevésbé eltérő komponensre bomlik.

Az akciós potenciál alakja arra mutat, hogy a connectivum rostösszetétele nem egységes, hanem legalább két nagy csoportba oszlik vezetési sebesség szempontjából. Az is megállapítható, hogy a két rostcsoport ingerküszöb szempontjából jól elkülöníthető. A kísérletek során általában 2 és 4 V közé esett az az érték, amikor az akciós potenciál második komponense határozottan megjelent. Ha az impulzusszélességet növeltük, akkor a feszültséget csökkenteni kellett ahhoz, hogy az akciós potenciálnak csak az első komponense jelenjék meg, és fordítva, az impulzusszélesség csökkentését a feszültség növelésével lehetett kompenzálni, ha azt akartuk, hogy az akciós potenciál második hulláma is megjelenjék.

Megbeszélés

Eredményeink, melyeket a CVC különböző paraméterekkel történt ingerlése során kaptunk, azt mutatják, hogy az izomválasz milyensége döntő mértékben az ingerlés minőségétől függ. Alacsony feszültség csak kontrakciót, magasabb feszültség pedig a kontrakciót követően jelentős ernyedést is hoz létre. Egyéb paraméterek vizsgálata is azt eredményezte, hogy bizonyos frekvenciához, impulzusszélességhez és ingerlési időhöz csak kontrakció társul, más esetekben azonban a kontrakciót ernyedés is követi. A paraméterek változtatásával befolyásolni lehet az ernyedés mértékét is: egyes esetekben a kontrakciót követő relaxáció csak a kiinduló tónusszintig tart, más esetekben azonban azt lényegesen meghaladja, és a tónus a kiindulási szint alá esik.

Az a tény, hogy a feszültség emelésével, valamint az impulzusszélességnek egy meghatározott értékig való növelésével nő a kontrakció nagysága, az ingerületbe jövő rostok számának fokozódásával magyarázható. Az pedig, hogy az ernyedés csak bizonyos paraméterhatárokon túl lép fel, arra a gondolatra készített, hogy a tónuscsökkenést valamely más, nagyobb ingerküszöbű rostok ingerlése idézi elő. Az ernyedés mértékének a feszültség, valamint impulzusszélesség növelésével való fokozódása ugyancsak az ingerületbe jövő tónusgátló rostok számának növekedésével magyarázható. Az a tény, hogy rövid ideig alkalmazott nagyfeszültségű és nagy impulzusszélességű ingerlés csak kontrakciót eredményez ernyedés nélkül, nézetünk szerint azzal magyarázható, hogy a tónuscsökkenést előidéző rostok ingerlésekor egy relaxációt előidéző anyag szabadul fel, aminek hatásos mennyiségű felszabadulásához bizonyos időre van szükség. Ezt a lehetőséget támasztja alá az is, hogy megfelelő paraméterekkel történő ingerlés esetén az ernyedés nem az ingerlés befejezésekor, hanem már azt megelőzően is megkezdődik, és az ingerlés alatt is maximális fokot érhet el, jöllehet az izom kifáradásáról nincs szó, hiszen az más módon tartós kontrakcióra bírható.

A két fajta, eltérő fiziológiai funkciót ellátó, különböző ingerküszöbű rostosoporra vonatkozó elképzelést alátámasztják az izolált CVC elektrofiziológiai tanulmányozása során nyert adatok. Az egyes impulzusokkal nyert ingerlés kapcsán kapott akciós potenciál a rostok két fő csoportjára utal a CVC-ben. A paraméterek változtatása során kapott eredmények pedig arra világítanak rá, hogy kétségtelenül van olyan ingerhatár, mely alatt döntően csak az első rostcsoport jut ingerületbe, ami nagy vonásokban megegyezik azzal az ingerhatárral, mely alatt az in situ kísérletben csak izomkontrakciót kaptunk. Azon paraméterekkel való ingerléskor pedig, amikor az izolált CVC akciós potenciálján kifejezetten megjelenik a második hullám, in situ ingerlés

kapcsán a relaxáció is megjelenik, ill. dominálóvá válik. Ez arra enged következtetni, hogy a relaxáció folyamata és az akciós potenciál második hulláma között összefüggés van. Éppen ezért feltételezzük, hogy az akciós potenciál második hullámát adó rostcsoport az, melynek ingerülete a relaxációt létrehozza.

Következésképpen a relaxáció nem passzív jelenség, hanem aktív idegi folyamat eredménye lenne, mely feltehetően egy relaxációs anyag felszabadulását idézné elő, és így vezetne a tónusos kontrakció állapotában levő izom elernyedéséhez.

Az a tény, hogy a frekvencia bizonyos határ alá való csökkentése ismét a tónusos kontrakció létrejövetelének kedvez, véleményünk szerint azzal lehet összefüggésben, hogy az idegességre eső ingerimpulzusok száma nem elegendő ahhoz, hogy az ernyedés előidézéséhez szükséges relaxációs anyag hatásos koncentrációt érjen el. Az impulzusszélesség jelentős növelésének hasonló, tónusos kontrakciót előidéző hatása pedig azzal lenne magyarázható, hogy a hosszú impulzusszélesség következtében az egymás után következő ingerimpulzusok a refrakter periódusba esnek, és nem képesek előidézni a magasabb ingerküszöbű ernyesztő rostok kellő mértékű ingerületét.

Adatainkat tehát úgy tekintjük, mint ami a tónusszabályozás PAVLOV féle értelmezését támasztja alá, és a válaszok különbözősége nem az izomrostok nagyfokú labilitásváltozásának, hanem kettős beidegzésének tulajdonítjuk. A kettős beidegzés általunk értelmezett módja eltér attól, amit PUMPHREY (1938) leír, aki a *Mya arenarián* kettős beidegzés alatt gyors potenciálokot adó, fázisos működést biztosító, ill. hosszú kisülési idejű, tónus létrehozására szolgáló beidegzést írt le. Ehhez hasonlóan értelmezik HOYLE és LOWY (1956) is a kettős beidegzést *Mytilus edulis* byssus retraktor izmán. A kettős beidegzés fogalmának általunk való értelmezése a WINTON (1937) és FLETCHER (1937) féle értelmezéshez hasonló, akik az egyenáram tónusfokozó és a váltóáram tónusos kontrakciót megszüntető hatását írták le kagyló láb-retraktor izmán. Ha ehhez hozzávesszük a PUMPHREY, valamint HOYLE és LOWY által leírt kettős beidegzést is, akkor tulajdonképpen hármas beidegzésről beszélhetünk. Vagyis külön beidegzés szolgálna a fázisos kontrakció (a), tónusos kontrakció (b) előidézésére, valamint (c) a tónusos állapotot megszüntető relaxációs mechanizmus működtetésére.

Különböző kagylókon végzett vizsgálatok összevetése során mi is tapasztaltuk azt a ZSIRMUNSKAJA (1940) által leírt jelenséget, hogy adott paraméterekre a különböző állapotok izmai különbözőképpen reagálnak. Ezt véleményünk szerint többek között a CVC dekrementes vezetésével (KAHN és KUSNEZOV, 1938) lehet magyarázni. Az állatok nagyságától és egyéb körülményeitől függően ugyanis az ingerlő elektródák különböző távolságra kerülnek az izomtól, ami a dekrementes vezetés miatt döntően befolyásolja az izmot elérő inger nagyságát. Ez magyarázza azt, hogy az elektródák izomtól való távolságának változtatásával ugyanazon állat esetében is különböző válaszokat lehet kapni egyazon paraméterű ingerlésre. Ez azonban minden esetben oly módon alakul, hogy az elektródák izomtól való távolításakor fokozni kell az ingerfeszültség nagyságát. Ezt támasztja alá az a tény is, hogy azonos helyről történő ingerlés esetében azonos paraméterű ingerlésre egyébként azonos feltételek mellett azonos válaszokat kaptunk.

Az izomválasz paramétereiktől való függésének vizsgálata során azt tapasztaltuk, hogy egyéb tényezők is vannak, amelyek befolyásolják a tónus-

fokozódás és a tónuscsökkenés nagyságát, sebességét és egymáshoz való viszonyát. Ilyen tényezőknél bizonyultak: az ingerlés kezdetének időpontjában észlelhető tónusszint, a tónusváltozás iránya és nagysága az ingerlés kezdetének időpontjában, megelőző ingerek és azoktól az ingerlés kezdetéig eltelt idő, valamint az állat aktuális motorikus aktivitási állapota. Ezen tényezők együttes állandóságának biztosítása nagy nehézségekbe ütközik, és vizsgálatunk során ez nem is volt tökéletesen megvalósítható. Az izomválaszok sajátosságainak a paraméterektől való függése azonban rendkívül szembetűnő és egyértelmű, s az elektrofiziológiai vizsgálatok adatai is messzemenően egybeesnek az azokból levonható következtetésekkel. További vizsgálatok vannak folyamatban arra vonatkozóan, hogy megismerjük a relaxáció létrejöttének módját és az abban esetleg részt vevő, általunk feltételezett relaxációs faktor milyenségét.

Összefoglalás

Vizsgáltuk édesvízi kagyló (*Anodonta cygnea* L.) simaizom rostokból álló hátsó záróizmának válaszreakcióit a hozzá haladó ideg (cerebro-visceralis connectivum) elektromos ingerlése során. Ugyancsak vizsgáltuk az izolált cerebro-visceralis connectivumokról egyes impulzus hatására nyerhető akciós potenciálokat.

Az ingerlés paramétereit (feszültség, frekvencia, impulzusszélesség, ingerlés időtartama) változtatva, az izomválaszokban jelentős eltéréseket tapasztaltunk. Egyéb paraméterek érintetlenül hagyása mellett alacsony feszültség (1–2 Volt alatt) csak kontrakciót, magasabb feszültség (2–5 Volt fölött) a kontrakciót követő, jelentős ernyedést is kiváltott, ill. a tartós tónusos kontrakció állapotában levő záróizmot elernyesztette. Az alacsony feszültséggel azonos effektust váltott ki túlságosan alacsony és túlságosan magas (3–5/sec alatti és 20–60/sec fölötti) frekvencia, túl rövid és túl hosszú (3 msec alatti és 80 msec fölötti) impulzusszélesség, valamint rövid (2–4 sec-nál rövidebb) ingerlési idő alkalmazása. Magas feszültséghez hasonló hatású volt 5–20 impulzus/sec frekvenciájú ingerlés, 4–100 msec-os szélességű impulzusok sorozata, valamint 20 sec-nál hosszabb ingerlési idő alkalmazása.

Az izolált cerebro-visceralis connectivumról egyes impulzusokkal történt ingerlés során elvezetett akciós potenciál több, jól elkülöníthető komponensből áll, melyek két fő komponense a paraméterek változtatásával jól elválasztható egymástól.

Kísérleteink alapján feltételezzük, hogy a záróizom kettős antagonista beidegzéssel rendelkezik, és nemcsak a kontrakcióra, hanem a tónusos állapotban levő izom relaxálására is speciális beidegzés szolgál. Ennek megfelelően a tónusos állapotban levő izom relaxációja nem passzív folyamat, hanem aktív idegi behatás eredményeként jönne létre.

IRODALOM

- FLETCHER, C. M. (1937): The relation between the mechanical and electrical activity of a molluscan unstriated muscle. — *J. Physiol.* **91**, 172—185
- HOYLE, G., J. LOWY (1956): The paradox of *Mytilus* muscle: a new interpretation. — *J. Exp. Biol.* **33**, 295—310
- KAHN, J. L., D. P. KUSNEZOV (1938): Decrement conduction of excitation in non-medullated nerve commissure of *Anodonta*. — *Bull. Biol. et Med. Exp.* **6**, 3—5
- LOWY, J. (1953): Contraction and relaxation in the adductor muscles of *Mytilus edulis*. — *J. Physiol.* **120**, 129—140
- LOWY, J. (1954): Contraction and relaxation in the adductor muscles of *Pecten maximus*. — *J. Physiol.* **124**, 100—105
- PAVLOV, I. P. (1885): Wie die Muschel ihre Schale öffnet? — *Pflüger's: Archiv.* **37**, 6—13
- PUMPHREY, R. J. (1938): The double innervation of muscles in the clam (*Mya arenaria*). — *J. Exp. Biol.* **15**, 500—505
- WINTON, F. R. (1937): The changes in viscosity of an unstriated muscle (*Mytilus edulis*) during and after stimulation with alternating, interrupted and uninterrupted direct currents. — *J. Physiol.* **88**, 492—511
- ZSIRMUNSZKAJA, Ж. (1940): Жирмунская, Е. А.: О формировании и нервной регуляций тонуса запираательных мускулов *Anodonta cygnea* *Физиол. Журн. СССР*, 29. 536—543.
- ZSUKOV, Ж.К. (1956): Жуков, Е. К.: Исследования о тонусе скелетных мышц. *Медгиз, Ленинград*.

ИССЛЕДОВАНИЕ ДВОЙНОЙ ИННЕРВАЦИИ В РЕГУЛИРОВАНИИ ТОНУСА ЗАПИРАТЕЛЬНОЙ МЫШЦЫ БЕЗЗУБКИ (*Anodonta cygnea* L.)

Я. Шаланки и Э. Лабощ

Резюме

Исследовали ответную реакцию задней запираательной мышцы беззубки (*Anodonta cygnea* L.) состоящей из гладких мышечных волокон, во время электрического раздражения подходящего к ней нерва (церебро-висцеральный коннектив). Исследовали также потенциалы действия, возникающие при одиночном раздражении изолированного церебро-висцерального коннектива.

Изменяя параметры раздражения (напряжение, частота, ширина импульса, длительность) мы наблюдали значительные различия в ответе мышцы. При низком напряжении (ниже 1—2 вольт), без изменения других параметров появляется только контракция, а при более высоком напряжении (выше 2—5 вольт) после контракции наступало значительное расслабление, или же запираательная мышца, находящаяся в длительном тонусе, расслаблялась.

Слишком низкая и слишком высокая частота (ниже 3—5/сек и выше 20—60/сек), слишком малая или большая длительность импульса (короче 3 мсек и продолжительнее 80 мсек), короткое время раздражения (ниже 2—4 сек) вызывали сходные с низким напряжением эффекты. Потенциалы действия, регистрируемые при раздражении одиночными импульсами изолированного церебро-висцерального коннектива, состоят из нескольких хорошо разделяемых компонентов, два главных из них можно отделить друг от друга при изменении параметров.

На основании наших экспериментов мы предполагаем, что запираательная мышца обладает двойной антагонистической иннервацией и эта специфическая иннервация служит для контракции и для релаксации мышцы. Согласно этому, релаксация мышцы, находящейся в тоническом состоянии, является не пассивным процессом, а возникает вероятно, в результате активного нервного влияния.

UNTERSUCHUNG DER DOPPELTEN INNERVATION
 IN DER REGELUNG DES TONUS DES SCHLIESSMUSKELS
 BEI DER SÜSSWASSERMUSCHEL *ANODONTA CYGNEA* L.

János Salánki und Elemér Lábos

Zusammenfassung

Die Gegenreaktionen des aus glatten Myofibrillen bestehenden rückwärtigen Schliessmuskels bei der elektrischen Reizung des dazu führenden Nerves (connectivum cerebro-viscerale) wurden bei der Süßwassermuschel *Anodonta cygnea* untersucht. Weiters wurden die Potentiale geprüft, die von den isolierten cerebro-visceralen Connectiven unter der Einwirkung von Einzelimpulsen gewonnen werden können.

Bei Veränderung der Parameter der Reizung (Spannung, Frequenz, Impulsbreite, Dauer der Reizung) konnten in den Muskelreaktionen erhebliche Abweichungen beobachtet werden. Als die sonstigen Parameter unverändert belassen wurden, löste die niedrige Spannung (unter 1 bis 2 Volt) nur Kontraktion, höhere Spannungen (über 2 bis 5 Volt), aber auch eine, der Kontraktion folgende erhebliche Relaxation aus, bzw. der im Zustand der dauernden tonischen Kontraktion befindliche Schliessmuskel erfuhr eine Relaxation. Ein mit der niedrigen Spannung identischer Effekt wurde ausgelöst durch zu niedrige und zu hohe Frequenz (unter 3 bis 5 sec und über 20 bis 60 sec), ferner durch zu kurze und zu lange Impulsbreite (unter 3 msec und über 80 msec), sowie durch Anwendung einer zu kurzen Reizungsdauer (unter 2 bis 4 sec). Eine der hohen Spannung ähnliche Wirkung führte die Anwendung einer Reizung von 5 bis 20 imp/sec Frequenz, einer Serie von Impulsen von 4 bis 100 msec Breite, sowie einer Reizungsdauer von über 20 sec herbei.

Das vom isolierten Connectivum cerebro-viscerale im Verlaufe der Reizung mit Einzelimpulsen abgeleitete Aktionspotential besteht aus mehreren, gut trennbaren Komponenten; die beiden Hauptkomponenten können mittels Veränderung der Parameter leicht voneinander abgesondert werden.

Auf Grund der Versuchsergebnisse wird angenommen, dass der Schliessmuskel über eine doppelte antagonistische Innervation verfügt und nicht nur für die Kontraktion, sondern auch zur Relaxation des im tonischen Zustand befindlichen Muskels eine spezielle Innervation vorliegt. Dementsprechend wäre die Relaxation des im tonischen Zustand befindlichen Muskels kein passiver Vorgang, sondern käme als Resultat einer aktiven Nervenwirkung zustande.