

A CSILLÓMOZGÁS MECHANIZMUSÁRÓL

PÁRDU CZ BÉLA

Országos Természettudományi Múzeum, Budapest

(Érkezett: 1952. április 25.)

Az amöboid és az izommozgás mellett az élő szervezetek harmadik fő mozgásformájának, a csillómozgásnak első elemzését s a kapcsolatos problémák első összefüggő áttekintését G. Valentin-nek 1849-ben megjelent tanulmányában találjuk meg. Az azóta eltelt több mint száz év kutatásai ezen a téren is számos új adattal bővítették tudásunkat. Így fokozatosan tisztázódott a csilló-, ill. a lényegében hasonló alapelveken nyugvó ostormozgásnak a növény- és állatvilágban való széleskörű elterjedése és fontos biológiai szerepe. Kiderült, hogy a baktériumokon és számos egysejtű növényen kívül (ideszámítva a rajzó spórákat is) különösen az állatvilágban jut alkalmazáshoz a szervezeteknek ez az ősi, primitív mozgásformája. A testfelületi ostor vagy csillózat a hím csírarsejtek és a kistestű vízi szervezetek (véglények, férgek, számos gerinctelen állat álcaformája) esetében itt is elsősorban a helyváltoztatást szolgálja, a magasabbrendűeknél pedig, fel egészen az emberig, a szervezet belsejében tölt be különböző fontos szerepet. A csillós hám egyfelől a mikroszkópikus méretű tápláléknak az emésztőterületre való besodrását, vagy a lélekzéshez szükséges friss víztömegnek a légzőfelülethez való áramoltatását végezheti, vagy pedig, mint a szervezet örökmozgó futószalagja, az oda bekerült idegen testecskék kiküszöböléséről, ill. a különböző halmazállapotú gyüledékeknek, mirigytermékeknek vagy sejteknek (peték) tovaszállításáról gondoskodik.

Általános elterjedését és kimagasló oikológiai jelentőségét figyelembe véve érthető, hogy a legrégebb időktől kezdve és a legkülönbözőbb vizsgálati objektumokon a kutatók egész sora igyekezett ezeknek az érdekes mozgásszervecskéknél szerkezetét és működési módját tisztázni. Különösen serkentő hatású volt azonban ezekre a vizsgálatokra az a korai felismerés, hogy az izomrost mellett úgyszólván az ostor, ill. a csilló az egyetlen olyan sejtszervecske, amely lehetőséget nyújthat külső tényezőknek az élő sejtre, az élő protoplazmára gyakorolt hatása közvetlen tanulmányozására. Jogos volt tehát az a remény, hogy olyan értékes adatokhoz is hozzájuthatunk rendszeres és beható tanulmányozásuk útján, amelyek a biológia alapproblémájához, a protoplazma sajátosságainak megismeréséhez is jelentős lépéssel közelebb visznek majd bennünket. E távolabbi célkitűzések szempontjából elsősorban az egysejtűek jöhettek mint kísérleti objektumok számításba. De az ostor és csilló mikroszkópikus és szubmikroszkópikus alkotását érintő kérdéseknek, továbbá mozgásmódjuk általános törvényszerűségeinek tisztázásával kapcsolatban is,

idővel egyre inkább a véglények kerültek a kutatások homlokterébe. A metazoonok esetében ugyanis az undulipodiumok az egyoldalú igénybevételnek (bizonyos anyagoknak egyirányba való továbbítása) megfelelően, rendszerint csak egy megszabott irányban csapkodnak és ezzel kapcsolatosan az egyes csapkodó szervecskék alkata is leegyszerűsödött. Az egysejtűeknél viszont — a szabad életmóddal kapcsolatos változatos mozgásigényüknek megfelelően — a csillózat és ostorkészülék a strukturális bonyolódottságnak és a teljesítőképeségnek olyan magas fokát éri el, hogy a magasabbrendűek csillós hámja ennek az ősi mozgató berendezésnek csupán egy leegyszerűsödött, egyoldalúan specializálódott változatát képviselheti.

A nagy lendülettel és széles körben megindult vizsgálatok morfológiai vonatkozásokban napjainkig kielégítő eredményekhez is vezettek. Különböző festőeljárások, a polarizációs optikai és sötétlátóteres megfigyelések, továbbá a fáziskontraszt-metodika alkalmazása, majd az utolsó évtizedben az elektronmikroszkóp feloldóképességének igénybevétele nem remélt mértékben bővítette ki a finomabb szerkezeti viszonyokra vonatkozó tudásunkat. Viszont korán elakadtak a vizsgálatok és így máig is fogyatékosak és megbízhatatlanok ismereteink különösen a csilló működésére vonatkozóan. Természetesen nem azokra a végső intraplazmatikus, kémiai-energetikai folyamatokra gondolok itt, amelyek eredményeként a csilló csapkodása végeredményben létrejön — hiszen ebben a vonatkozásban még az izomműködés terén is meglehetősen ellentmondóak a vélemények. A vonatkozó irodalom áttanulmányozásakor kitűnik, hogy nemcsak a mozgás végső okainak felderítése, hanem még a csillómozgás ú. n. külső mechanizmusa területén is nagyon kevés biztosat tudunk. Pedig azt gondolhatnánk, hogy legalább ez a terület részben a közvetlen megfigyelés révén, részben pedig közvetett módszerek, tehát elsősorban modellkísérletek és hidrodinamikai számítások útján viszonylag könnyen hozzáférhető.

Hogy éppen az evező csillómozgás mechanizmusára vonatkozó kutatások olyan vontatottan haladtak előre, annak okát elsősorban a kérdés beható tanulmányozásakor lépten-nyomon felmerülő súlyos és sokszor szinte leküzdhetetlennek látszó metodikai nehézségekben kell keresnünk.

A csillót magában, az élő szervezettől az izomrosthoz hasonlóan elkülönítve, experimentális vizsgálatoknak alávetni nem lehet. Az élő csillót természetes működése közben megfigyelni viszont rendkívül nehéz, csaknem lehetetlen feladat. Gondoljunk csak arra, hogy átlag 12–15 μ hosszú, 0,3 μ vastag, fénytörése tekintetében a környező közegtől rendszerint alig különböző, s ugyanakkor villámgyorsan csapkodó képletek tanulmányozásáról van szó, — amelyeket emellett rendszerint nagy sebességgel száguldozó és mikroszkópikus kicsinységű lényeken kellene megfigyelnünk. A csillócsapás mesterséges lelassításának módszere (gelatin, traganth, agar stb., ill. különböző narkotikumok segítségével), továbbá halódó vizsgálati objektumokon való

megfigyelése nem váltotta be a hozzája fűződő reményeket. Hiszen elsősorban a normális és mesterséges külső hatásoknak ki nem tett szervezetek csillóinak működésére vonatkozólag van megbízható adatokra szükségünk. Kerülő úton, így a csillók csapkodása nyomán keletkező vízáramlásnak a megfigyelése révén, továbbá az ostormozgás vizsgálatához már jól bevált módszerrel, nevezetesen sötétlátóteres megvilágításnál a mozgó csilló pályáját jelző fénypásztá alakjának tanulmányozása útján is igyekeztek legalább hozzávetőleges képet kapni a villámgyors folyamat lefolyásáról. A csillók esetében ezek a kísérletek sem vezettek kielégítő eredményekhez, mert amint kiderült, e módszerek csődöt mondanak ott, ahol szoros kötelékben, nagyszámú csapkodó képlet működik egyidejűleg. — Nyugvó állaton bizonyos vonatkozásokban értékes megfigyelésekre nyújtott ugyan lehetőséget a stroboszkópikus módszer alkalmazása (Metzner, 1920a), de ez éppen a bennünket leginkább érdeklő területen, tehát a természetes helyváltoztatásukat végző szervezetek csillóműködésének megismerésére nem alkalmazható.

A csillóműködés mechanizmusának felderítését nagymértékben megnehezíti másrészt a kapcsolatos hidrodinamikai problémák bonyolult volta és elsősorban az a körülmény, hogy a rendkívül kicsiny testek folyékony közegben való mozgásának törvényszerűségei több vonatkozásban még máig is tisztázatlanok. Ezen a téren valóban úttörőek voltak Prandtl (1923) megállapításai, majd Ludwig (1931) vizsgálatai. Különösen alapvető fontosságú Ludwig munkássága, aki a csillómozgás mechanizmusával kapcsolatos kérdés-komplexumot egy addig elhanyagolt oldalról közelítve meg, megfigyeléseknek, számításoknak és modellkísérleteknek kombinálásával az evező csillóműködés régóta nélkülözött pontos analizisét adta meg és különösen az idevágó hidrodinamikai alapproblémák terén töltötte ki nagymértékben tudásunk hézagait.

Nyilvánvaló azonban, hogy önmagukban bármily értékesek is az ilyenirányú kutatások és bármilyen nélkülözhetetlenek az élő szervezeten már észlelt jelenségek megmagyarázásához, mégsem helyettesíthetik a közvetlen megfigyelést, ill. nem pótolhatnak egy olyan módszert, amely a valóságos csillóműködést a természetes mozgását végző állaton, továbbá a különböző mozgásreakciók minden fázisában a valóságnak megfelelően mutatja meg. Erre a célra legkézenfekvőbbnek tűnik a mikroszkópikus kinematográfiának, mint a bonyolult és gyors mozgásjelenségek egyetlen tárgyilagos regisztráló módszerének az alkalmazása. Történtek is ebben az irányban kísérletek, de egyelőre nem sok eredménnyel. Eddig még nem tudták kielégítően megoldani azt a nehéz technikai kérdést, miként lehetne a víztérben csavarmentes pályán száguldó állaton az egyes csillók mozgásmódjának tanulmányozásához szükséges maximális nagyítás és lehetőleg sötétlátóteres vagy fáziskontrasztos metodika alkalmazása mellett a megfelelő mélységélességet és elegendő fényerőt biztosítani. S ugyanakkor gondoskodni kell arról is, hogy a vizsgált élő szervezet normális élettevékenységét az erős fény- és hőhatások károsan ne befolyásolják.

Úgy látszott tehát, hogy a csillómozgás mechanizmusának tisztázására irányuló vizsgálatokat fel kell egyelőre függesztenünk, mindaddig, amíg ezeket az egymással ellentétes követelményeket a technikusok kielégítően össze nem tudják egyeztetni. A kutatásoknak ebben a reménytelennek látszó periódusában jelent meg rövid egymásutánban Gelei-nek két cikke (Gelei, 1926; 1926—27), amelyekben a probléma megközelítésének egészen új lehetőségére mutatott rá. Ezekben a közleményekben kitűnő csillófestő eljárást ismertetett, amelynek segítségével sikerült különböző egysejtűeken a csillók pillanatnyi mozgásformáját megrögzítenie.

Első tekintetre nehezen érthető, hogy amikor végre ilyen sokatigérő módszer állott a megtorpant kutatások rendelkezésére, annak rendszeres kiaknázására a publikálás óta eltelt több mint két évtized alatt még csak kísérlet sem történt. Ez annál is inkább feltűnő, mert Gelei-nek az eljárás ismertetésével egyidejűleg a csillók megrögzített mozgásformáira vonatkozólag közölt első meglepő és rendkívül érdekes adatai már világosan megmutatták, hogy a módszer értékes szolgálatokat tehet számos, alapvető fontosságú kérdés tisztázása tekintetében.

A magyarázat után nem kell sokáig kutatnunk, ha az első kísérleteket a gyorsrögzítő eljárás alkalmazása terén elvégezzük. Elsősorban is kitűnik, hogy nem is olyan egyszerű és könnyű feladat a sokezernyi, látszólag minden rendszer nélkül összevissza görbülő és hajladozó csillózúzravarából az értelmet, a törvényszerűséget kihámozni. Másrészt azonban rövidesen kiderült az is, hogy a mikroszkópikus képek helyes értelmezésének, az elemzés körültekintő és fáradságos munkáján túlmenőleg, van még egy elkerülhetetlen előfeltétele. Tudnunk kell nevezetesen azt, hogy a csapkodás különböző stádiumát megörökítő csillóhullámmustrázat vizsgálati állatunk *melyik mozgásformájának kifejtése közben*, továbbá pontosan a mozgás milyen fázisában merevedett meg. Ennek eldöntése pedig éppenséggel nem könnyű feladat, amikor tudjuk, hogy a külvilág számos tényezője mint inger (mechanikai, hő, fény, vegyi stb.) hat a véglényekre, s közülök is különösen a Csillósokra, s hogy a Ciliata-szervezet ezekre a külső ingerhatásokra, továbbá egy és ugyanazon inger különböző intenzitásaira irányított mozgásokkal (taxisok), mozgásváltozásokkal, továbbá változatos phobikus reakciókkal rendkívül érzékenyen reagál. De változatlan külső feltételek mellett is módosulhat az állatok viselkedése. Különösen Alverdes (1922) és Dembowszki (1923) hívta fel a figyelmet arra, hogy az egysejtűek, pillanatnyi fiziológiai állapotuknak megfelelően, egy és ugyanazon inger hatására is esetenként különböző, látszólag spontán mozgásokat végezhetnek. Elképzelhető tehát, hogy vizsgálati állatainkat a rögzítés pillanatában a legváltozatosabb mozgásformák kifejtése közben érheti a rögzítőszerszám. A helyzetet kétségtelenül még jobban komplikálják azok az erőszakos ingerek, amelyeknek a rögzítési folyamat során, de még a protoplazma végleges megdermedése előtt vannak állataink kitéve. Feltehető ugyanis, hogy ebben a rövid, a másod-

perc tört részeivel mérhető kritikus időszakban a tenyésztvíz felkavarodása, a fokozatosan felhíguló rögzítőszer vegyi hatása, a rögzítőfolyadék és tenyésztvíz között fennálló esetleges hőmérsékletkülönbség stb. hatással van legalább a példányok egy részének mozgására, úgy hogy mindennek figyelembevételével a gyorsrögzítő eljárással kapott képek kiértékelését előreláthatóan nagymértékben megnehezíti.

Mindenképpen tisztázásra várt tehát elsősorban az a kérdés, hogy adott esetben az állat egy természetes feltételek mellett is megnyilvánuló mozgásformájáról van-e szó, vagy pedig a készítmények csupán olyan mozgásreakcióknak pillanatképeit adják esetleg vissza, amely mozgásreakciók az eljárás technikai kivitelével együttjáró különleges ingerek hatására lépnek fel. Ha pedig ez a veszély fennáll — s Ludwig (1931) erre fel is hívta a figyelmet — esetleg az eljárás megfelelő módosításával, továbbá kísérletes ellenőrző vizsgálatokkal meg kell állapítanunk az élethű rögzítés technikai feltételeit. Ezeknek a problémáknak a tisztázása természetes hosszadalmas laboratóriumi munkát igényel, s a vizsgálatokhoz többek között nagyon sok készítmény előállítására van szükség. Eközben rövidesen nehézségek jelentkeznek magának a módszernek alkalmazásával kapcsolatban is, — s úgy gondolom éppen ez a legfontosabb oka annak, hogy mindeztideig nem került sor a gyorsrögzítő eljárás szélesebb körben való alkalmazására.

Az osmium-toluidinkékes módszer — a csillózat elektív színeződése tekintetében — kétségtelenül messze kimagaslik a többi, hasonló célokra eddig kidolgozott eljárások közül, viszont a csillók mozgásállapotainak megörökítése tekintetében meglehetősen szeszélyesen viselkedik. Különböző, részben ismeretlen és általunk nem befolyásolható tényező nagymértékben befolyásolja az eredményt, s így sokszor tömegesen állíthatjuk elő a csillók színeződése tekintetében egyébként kifogástalan készítményeket, anélkül, hogy az állatokon a csillók rögzített mozgásformáit megkapnánk. Mivel pedig egy-egy készítmény előállításának ideje átlag másfél óra, a céljaink szempontjából nemsikerült készítmények megismétlése meglehetősen idővesztést jelent. Másrészt az eredményes vizsgálatokhoz elsősorban a normális mozgásforma megörökítésére van szükségünk, máskor viszont, nevezetesen a mozgásreakciók tanulmányozásához, a kísérleti állatokat a rögzítést megelőzően a legkülönbözőbb fizikai és vegyi hatásoknak kellene kiténnünk. A rögzítésnek előírt módja (Gelei, 1934) viszont, — nevezetesen a tenyésztvíznek pipetta segítségével a rögzítőkeverékbe való fecskendezése — egyiket sem teszi lehetővé. A pipetázással kapcsolatban a tenyésztvízben keletkező erős áramlások mechanikai ingerhatása ugyanis nemcsak az állatok normális mozgását zavarja meg, hanem a jelek szerint minden más, előzetesen alkalmazott kezelés hatását is befolyásolja vagy éppenséggel elnyomja.

Főként ezek a vizsgálatok során felmerült nehézségek késztettek arra, hogy a gyorsrögzítő eljárás további tökéletesítésének módjai után kutassak.

Olyan, lehetőség szerint százszázalékos biztonsággal dolgozó eljárásra volt szükségem, amelynek segítségével a csillók rögzített mozgásformáit hosszabb és körülményesebb kezelés nélkül megkapom, s amely lehetővé teszi a kísérleti állatoknak, közvetlenül a rögzítés előtt, különböző ingeranyagokkal való kezelését. — Hosszas kísérletezés után ezeknek a kívánalmaknak sikerült is jó részt eleget tennem, s kialakult fokozatosan egy olyan egyszerű módszer (Párducz, 1952a), amelynek segítségével a csillók rögzített mozgásformáit alig egynegyed óra alatt megkaphatjuk. Következő lépésként ennek az ú. n. *osmium-hämatoxylines eljárásnak* hatásmechanizmusa terén, főként pedig az élethű rögzítés feltételeinek bonyolult kérdéseiben igyekeztem tájékozódni (Párducz, 1952b).

Ezeknek az előtanulmányoknak eredményeként sikerült is néhány, a módszer használhatósága szempontjából jelentős kérdést tisztázni, viszont ugyanakkor az újabb problémák egész sora vetődött fel. Ennek ellenére úgy láttam, hogy bizonyos vonatkozásokban máris megnyílt a lehetőség ahhoz, hogy a csillómozgás mechanizmusának kérdés-komplexumát erről az új oldalról közelítve meg, a Gelei által kapott első adatoknak továbbiakkal való kiegészítését megkíséreljem.

Vizsgálati objektumul — különböző előnyös tulajdonsága miatt — én is egy csillós egysejtűt, a *Paramécium*-ot választottam. Bár vizsgálataim során — ahol csak lehetőség nyílt rá — a korszerű élvevizsgálati módszereket (sötétlátóteres megvilágítás, fáziskontraszt-metodika) is igénybevettem, az eddig kapott eredményeket mégis elsősorban az osmium-hämatoxylines eljárás alkalmazásának köszönhetem. Mindenekelőtt arra a kérdésre kell tehát kitérnem, hogy a gyorsrögzítő eljárással kapott készítmény elemzése, tehát egy lényegében sztatikus módszer követése miért alkalmas a csillók mozgásának, tehát egy fiziológiai folyamat, egy életjelenség lefolyásának tanulmányozására.

Az eljárás különös értékét egyrészt az adja meg, hogy az alkalmazott energikus rögzítőszer eredményeként — a több mint száz év óta folyó kutatások során először — egy mozgó egysejtű csillózatáról is végre *élethű* »pillanatsfelvételeket« kapunk. A csillómozgás sajátosan rendezett lefolyása következtében ezek a rögzített készítmények azonban valójában még ennél is többet nyújtanak.

Mindazon esetekben, ahol többé-kevésbé szoros kötelékben, rendszerint hosszanti sorokban rendeződve, nagyobb számú csilló működik össze, az egyes csilló csapkodása tudvalevően a szomszédokéhoz igazodik: egy-egy morfológiai csillósorban rendszerint metachronikusan koordinált. Ez másszóval azt jelenti, hogy a csillósor első tagjától kiindulólág az egymás mögött következő csillók azonos ritmusban, de a sorban előttiük állóhoz képest kissé megkésve, meghatározott fáziseltolódással csapkodnak. A csillósor mentén hátrafelé haladva, több-kevesebb (átlag 6–20) csillótag után ily módon újra és újra

eljutunk olyan csillókhoz, melyek az elsővel pontosan egyidejűleg végzik kilengésüket. Mivel a gyorsrögzítő eljárás a test valamennyi csillóját villámcsapásszerűen, egyidejűleg dermedti meg, a mikroszkópikus képen egy-egy csilló teljes mozgásperiódusát soronként legalább 6—20 csilló szukcesszív mozgás formájában megörökítve, tehát *mintegy közbülső stádiumaira tagolva* kapjuk meg (1. ábra). A csillósor tagjai mentén végighaladva, ilymódon, egyetlen



1. ábra. Balra csavarodó csillóhullámok a *Paramecium* jobb oldalán. Osmium-hämatoxylines eljárás. 450 ×

pillanatfelvétel helyett a csillók mozgásának egyes stádiumairól voltaképpen egy gyorsfrekvenciájú mozgófényképfelvétel összefüggő képsorozata áll rendelkezésünkre. Mivel a szomszédos sorok megfelelő magasságba eső, ill. legtöbbször kissé rézsútosan eltolódott tagjai is ugyanazzal a periódussal csapkodnak, az állat csillózata összességében *jellegzetes hullámmustrázatot* mutat, amelyben a hullámhegyeket a szomszédos soroknak a testfelszíntől legjobban kiemelkedő csillói képviselik. —

Természetesen nem szabad azt hinnünk, hogy a módszer alkalmazásával most már egykettőre tisztázhatunk minden függő kérdést. A sűrű, gyakran

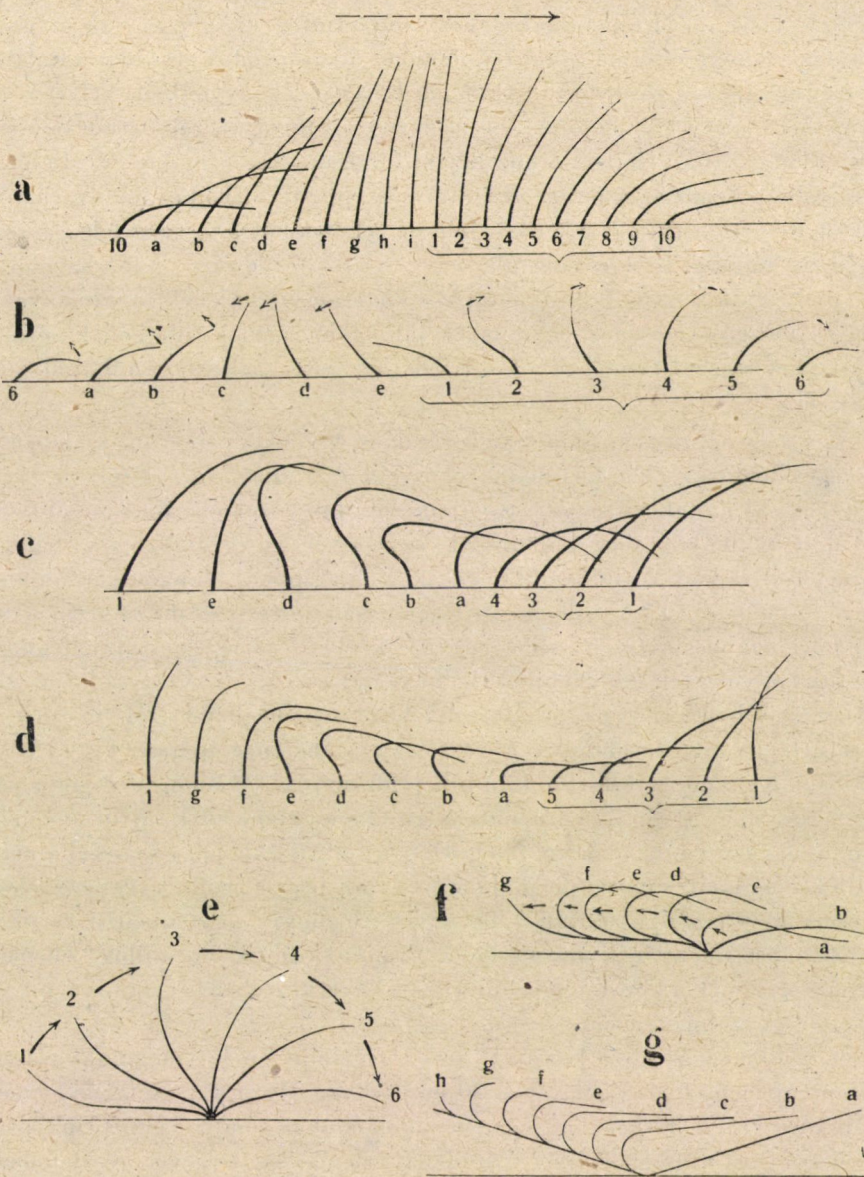
egymásraboruló csillók miatt, azok mozgásformáinak és dőlési irányának elemzése sem mindig könnyű dolog. Méginkább tévedhetünk a csillómozgást uraló fizikai törvények megállapítása tekintetében — hiszen ennek a fizika különböző területén, főként azonban a hidrodinamikában való alapos jártasság és elmélyülés az előfeltétele. A lényeg azonban az, hogy a gyorsrögzítésnek Gelei által felvetett ötletével végre rendelkezésünkre áll az első szilárd támpont ahhoz, hogy a biológiának egy érdekes, egymásbaszövődő problémákban gazdag és sokat vitatott területét előbb vagy utóbb felderíthessük.

A csillómozgás konstans külső és belső feltételek között

A csillók csapkodása és motorikus erő kifejtése lényegében az evezőmozgás törvényszerűségein alapszik. Minden egyes csilló olyan mikroszkópikus méretű evezőnek felel meg, amely váltakozva majd hátra, majd előre lendül. Egy csilló teljes mozgásperiódusa tehát két fázisból tevődik össze, a hatékony kicsapásból (progresszív fázis) és a kiinduló helyzetbe való visszahúzódásból (regresszív fázis).

A csillómozgásnak alapvető, de teljesen még máig sem tisztázott problémája az, hogy a csillónak, mint mikroszkópikus méretű és egész hosszában állandóan a vízben működő evezőnek csapkodásából hogyan adódik hasznos teljesítmény, amely tehát környezetében egy meghatározott irányú vízáramlást tud előidézni, ill. a közeg ellenállása alapján a csillós szerveget ellenkező irányú elmozdulásra tudja kényszeríteni. Egyirányú evezőhatás nyilvánvalóan csak akkor lehetséges, ha a csillómozgás két fázisa, tehát a kicsapás és visszahúzódás, mechanikai hatásukban különböznek egymástól. Hosszú ideig magától értetődőnek tartották, hogy a csillócsapás látható effektusa lényegében a két fázis különböző időtartamára vezethető vissza. A Newton-féle ellenállási törvény értelmében ugyanis a közeg ellenállása a sebesség négyzetének arányában növekszik. Ha tehát a csilló kicsapása gyorsabban játszódik le, mint a visszahúzódás, a kicsapás mechanikai hatékonysága is nyilván növekedni fog és a csillós szerveget eltolódik az ellenkező irányba.

2. ábránk a csillómozgás mechanizmusára vonatkozó fontosabb, s a szakirodalomban leginkább elterjedt felfogásokat tünteti fel, a szerzőknek jórészt a tankönyvekből is ismert vázlatos rajzai alapján. Az első négy rajz (2. ábra, *a—d*) egy morfológiai csillósoron belül és egy teljes mozgásperiódusra (kicsapás + visszahúzódás) kiterjedően mutatja be az egyes csillók csapkodásának metachronikus egymásutánját. Az *e* és *f*-jelzésű rajz viszont egy és ugyanazon csilló mozgás- és alakváltozásait szemlélteti, külön a kicsapás és külön a visszahúzódás fázisában. A rajzok összehasonlításánál figyelembe kell vennünk, hogy azok egyike-másika nem mindenben tükrözi hűen vissza a szerzőnek a megfelelő szövegrészben kifejtett álláspontját. Így pl. Verworn szerint a



2. ábra. a—d a csillók mozgásának metachronikus egymásutánja, egy csillósoron és egy teljes mozgásperióduson belül (Vervorn, 1909; Gray, 1928; Metzner, 1923 és Kühn, 1949 szerint). e és f ugyanazon csilló egymást követő mozgásformái a kicsapás és visszahúzódás fázisában (Kühn, 1932). —→ a metachronikus hullám tovaterjedésének és egyúttal a csilló aktív kicsapásának iránya. A kisebb nyilak a csillók mozgásirányát jelzik. A számok sorrendje a kicsapás, a betűké pedig a regresszió egymást követő stádiumait jelzi. Az egyöntetű jelölés érdekében valamennyi rajz kissé módosítva

regresszív fázis időtartama sokkal hosszabb mint a kicsapásé, rajzán viszont mégis fázisonként egyenlő számú csillótagot ill. közbülső stádiumot találunk. Másrészt ugyancsak Verworn, továbbá Gray is, könyvükben helyesen írják le a metachronikus csillómozgás legjellemzőbb sajátosságát, tehát, hogy minden egyes csilló a sorban előtte állóhoz képest kissé megkésve működik. Mindkettőnek rajzából viszont ennek a megállapításnak éppen az ellenkezője olvasható ki: ezeken a rajzokon ugyanis a sorban jobbra, tehát a hátsó testvég felé eső csillók képviselik mindig a kicsapásnak vagy visszahúzódnak előrehaladottabb stádiumait. A két első rajzon, ennek a következtetésnek folyamányaként, az egyes mozgásstádiumok egymásutánját jelölő számok, ill. betűk sorrendje a másik két rajzzal ($c-d$) és a valóságos helyzettel ellentétben balról jobbra halad előre.

A vázlatos rajzok tanulmányozásakor egyébként rögtön szembetűnik, hogy a csillómozgás két fázisának relatív időtartamát (a fázisokhoz tartozó csillótagok számának viszonyát) továbbá a csillók csapkodásának amplitudóját illetően is többé-kevésbé különbözik egymástól az egyes szerzők felfogása. Valamennyi rajzon a csillóműködésnek voltaképpen csupán két sajátossága azonos egymással: 1. A csilló aktív kicsapásának és visszahúzódnakának síkja mindenütt egybeesik. 2. A csilló, mozgás közben, az egyenestől jellegzetesen eltérő alakot vesz fel. A régebbi szerzőknél (Verworn, Gray) a csilló a csapás mindkét fázisában konstans görbülettel ívben kissé meghajlik; Metzner-nél és Kühn-nél viszont ez a görbület a regresszív fázisban erőteljesebb, s a visszahúzódnak folyamán a töréstől kiindulva fokozatosan vándorol végig a csilló egész hosszán. A csilló homorú oldala azonban valamennyi rajzon s mindkét fázisban ugyanarra az oldalra, mégpedig az aktív kicsapás irányába tekint. A csillók eme sajátos mozgásformája a Newton-féle ellenállási törvény alapján álló szerzők véleménye szerint is hozzájárul bizonyos mértékben a csapkodás hasznos teljesítményének növeléséhez. Amint kifejtik, a csilló ellenállása kicsapáskor, ennek a konstans görbületnek a következtében is valamivel nagyobb lesz, mint visszahúzódnakkor.

A csillómozgás által kifejtett produktív teljesítmény megmagyarázására merőben új elgondolást vetett fel a 20-as években Prandtl és Gray, amelyet azután Ludwig 1931-ben megjelent tanulmányában pontos számítások és mintaszerű körültekintéssel elvégzett modellkísérletek segítségével részleteiben is alátámasztott. E felfogás értelmében a csillómunka hasznos teljesítménye nem a kicsapás és visszahúzódnak sebessége között esetleg mutatkozó különbségre hanem *kizárólag* az eddig csak mellékesen figyelembevett tényezőre, tehát *a mozgó csilló célszerű alakváltozására* vezethető vissza. Az említett szerzők szerint ugyanis a csillóműködésre, a csilló méreteit és mozgássebességét figyelembe véve, nem a Newton-féle quadratikussal, hanem az ú. n. Stokes-féle ellenállási törvény az érvényes, amely szerint az ellenállás nem a sebesség négyzetével, hanem annak *csupán első hatványával* arányos. Ez pedig azt jelenti, hogy egy

a mozgás mindkét fázisában konstans (akár egyenes, akár pedig hajlott) formájú csilló csapkodásából még abban az esetben sem származhatik hasznos teljesítmény, ha a kicsapás gyorsabban történik, mint a visszahúzódás. A progresszív fázis nagyobb sebességét a visszahúzódás nagyobb időtartama ugyanis teljes mértékben kompenzálja.

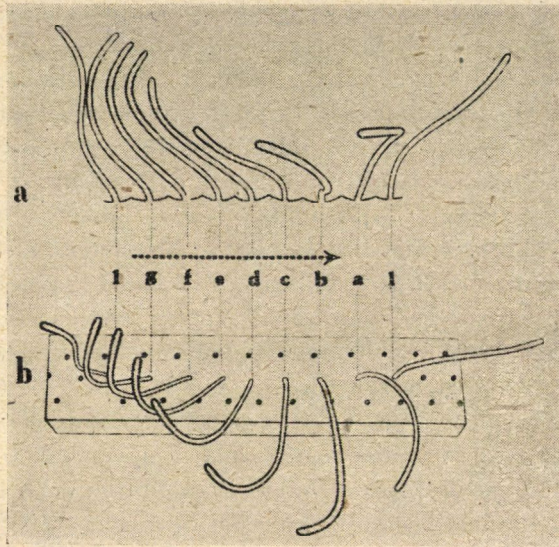
Ludwig a Stokes-féle ellenállási törvény figyelembevételével, elméleti úton, meg is konstruálta a csillómozgás ideális, legcélszerűbb formáját. Eszerint kicsapáskor, a lehető legnagyobb ellenállás elérése érdekében a csilló kinyújtott, feszes állapotban és töve körül fordulva lendül ki, majd a kicsapás végstádiumáig tartása fokozatosan elernyed. Visszahúzódáskor (2. ábra, g), — amely Ludwig szerint is a kicsapással azonos síkban történik — a csilló tövétől kiindulólág fokozatosan nyeri újra vissza feszes tartását. Ennek következtében a disztális csillószakasz visszahajlik s puha fonalként, passzív hűződik az előregörbülő törész után. A visszahúzódásnak vázolt, ú. n. *testfelülethez simuló típusa*, amelynek néhány jellegzetes sajátágát — amint láttuk — már egyik-másik régebbi szerző rajzain is megtaláljuk, amiatt lenne előnyös, mert a káros közegellenállást két szempontból is csökkenti. Csökkenti elsősorban azzal, hogy a csilló két végpontja a görbület következtében közelebb kerül egymáshoz, s a csilló csúcsa így jóval kisebb magasságban emelkedik ki a testfelszín fölé, mint kicsapáskor. Másrészt, mert a törész után vonzóuló disztális csillószakasz már nem merőlegesen, hanem hossz tengelyével párhuzamos irányban szeli a vizet. A csillónak ez az ideális mozgásmódja, ugyancsak Ludwig megállapítása szerint, annál gazdaságosabb, minél nagyobb (legalább 120 fokos) amplitúdóval történik, s minél kevésbbé különbözik egymástól a mozgás két fázisának sebessége.

Lássuk most már, hogy egy teljes mozgásperiódus folyamán milyen alakváltozáson megy keresztül a csilló a készítményeken megörökített mozgásképek szerint (3. ábra).

Elsősorban megállapíthatjuk azt, hogy a kicsapás, a testen, rendkívül gyorsan játszódik le, mivel annak különböző stádiumai, egy-egy csillósoron belül a legritkább esetben rögzítődnek meg. A fázist itt rendszerint csak egyetlen, legtöbbször a testfelületre ívben ráhajló, vagy arra többé-kevésbbé merőleges helyzetű, éppen a kicsapás lendületében megrögzített csilló képviseli (3. ábra, 1; 4. ábra, 1). Mivel azonban a szomszédos hosszanti csillósorok metachronikus működésében is rendszerint némi eltolódás van (a csillózat egyidejűleg kicsapó tagjai éppen ezért nem haránt, hanem legtöbbször rézsútos sorokat képeznek), a szomszédos sorok megfelelő szakaszán így néha megkaphatjuk a kicsapás egy-két közbülső stádiumát is (4. és 7. ábrán 1' és 1'' jelzésű csillók). Ezek figyelembevételével megállapítható, hogy a kicsapó testcsilló alakja nem szabályos egyenes, sem pedig homorú oldalával a kicsapás irányába tekintő ívelt forma (amilyenek a tankönyvek általában feltüntetik), hanem *kilengés közben* egy kihúzott és megfordított »S« betű alakját veszi fel

(21a ábra, 1¹-1⁵). Ez a szigmoid forma nyilvánvalóan két ellentétes erő hatására jön létre: a csilló az egyoldali kontrakció következtében egyrészt a kicsapás irányába görbül, másrészt ugyanakkor disztális, tehát a legnagyobb lineáris sebességgel mozgó szakasza a közeg ellenállásának hatására ívben kissé visszahajlik.

Az állat csillóbundáját alkotó csillók túlnyomó többsége a regresszív fázis különböző stádiumaiban dermedt meg (3. ábra, a—g), jelezve, hogy a kiinduló



3. ábra. Metakrónikus fáziseltolódással csapkodó csillók sora a *Paramecium*-on oldalnézetben (a) és felülről tekintve (b). Vázlatos rajz. Jelölésmód, mint a 2. ábrán

helyzetbe való visszatérés jóval lassúbb, mint az aktív kicsapás lendülete. Valószínűleg ezzel a kisebb szögsebességgel kapcsolatos, hogy a kicsapás fázisával ellentétben a visszahúzódó csillón a közegellenállásra visszavezethető alakváltozásnak nyomát nem találjuk.

Megállapíthatjuk másodsorban azt, hogy a rögzített példányok többségén a regresszív fázisra eső csillókat rendszerint a visszahúzódásnak már csak egy előrehaladottabb stádiumától kezdődően kapjuk meg: valamennyi csilló a testfelület síkjában fekvő olyan sarlóformát utánoz, amelynek homorú oldala a testen *jobbra-előrefelé* tekint (3. ábrán b, ill. c; 5.—6. ábra). Ez az a szakasz tehát, amikor a csilló törésze, Gelei kifejezésével élve, a képen balra hajolva elfekszik a csillóhullámok alkotta hullámvölgyben.

Egyelőre figyelmen kívül hagyva a regresszív fázis korábbi stádiumait, ezektől a testen harántállásban elfekvő csillóktól kiindulva a sorra következő csillókon szukcesszíve és egyidejűleg négyféle alak-, ill. helyzetváltozás

figyelhető meg (3. ábra, *b—g*): 1. A distalis görbület fokozatosan a törész felé terjed, úgy hogy a csilló a fázis végén már egy csaknem szabályos ívet formál. 2. A csilló törésze harántállásából, az óramutató járásával megegyező irányban, továbbfordul 90 fokkal a mellső testvég felé. 3. Közben a testfelülettel kezdetben még csaknem párhuzamos törész fokozatosan emelkedni kezd, úgy hogy a fázis végén a testen előredőlvé, a felszínnel nagyjából 50—70 fokos szöveget képez. 4. A meggömbült csilló síkja is fokozatosan elfordul a csilló két végpontját összekötő képzeletbeli húr, ill. átmérő körül, ugyancsak kb. 90 fokkal, s a csillócsúcs felől nézve az óramutató járásával megegyező irányban.



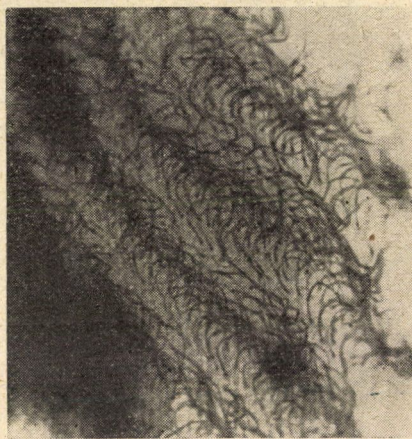
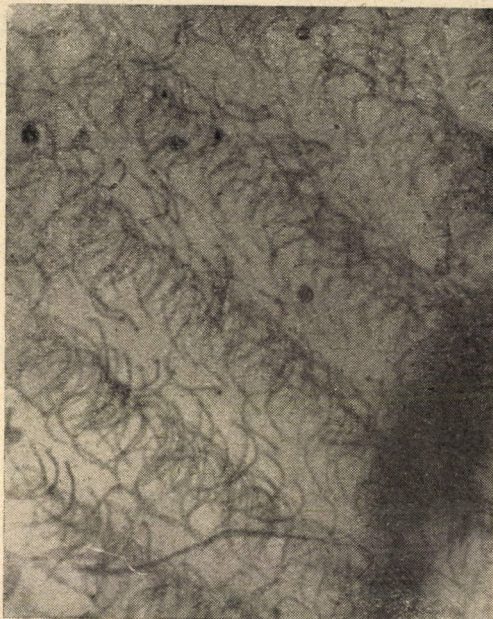
4. ábra. Optikai hosszmetset a test csillóhullámairól az állat baloldala felől. *I* a kicsapás lendületében megdermedt csillók. —————> a mellső testvég iránya, 1100 ×

E négyféle és egyidejűleg lejátszódó folyamat eredményeként a visszahúzóds befejeztével a csilló homorulata már a test hátsó vége felé, pontosabban a testfelületi csavarmentes hullámtarajok lefutására merőlegesen és kissé felfelé tekint; az új kicsapás ebből a helyzetből indul meg.

Gyorsabb tempóban követik egymást, s ezért a készítményekben már jóval ritkábban kapjuk meg a visszahúzóds legkorábbi stádiumait, amelyek alapján tehát a csillónak a kicsapás befejezésétől a hullámvölgyben balra elfekvő helyzetéig való 90 fokos elfordulását rekonstruálhatnánk (3. ábra, *a* és *b*). Számos készítmény alapos áttanulmányozása után erre a csillóműködés elvének szempontjából rendkívül fontos mozgásszakaszra vonatkozólag a következőket állapíthattam meg:

A kicsapás végén a testfelület felé ívesen hajló csilló egy sajátos, minden valószínűség szerint egybehangolt lokális kontrakciók sorozatára visszavezethető folyamat eredményeként, mintegy leválasztja magát a testen tovasuhanó hullámhegy hátoldaláról. Ez a folyamat azzal kezdődik meg, hogy a csilló disztális fele oldalt, mégpedig a test síkjában balra, erősen meggömbül. Csúcsa ennek következtében visszafordul az állat mellső testvége felé.

Maga a törész ilyenkor még változatlanul az aktív kicsapás irányában, tehát *hátrafelé* hajlik. A csillócsúcs visszagörbülését kiváltó egyoldali kontrakció következtében a visszahajló szakasz a törésszel ilymódon nagyjában párhuzamos helyzetbe kerül, ill. azzal a mikroszkópikus képen, oldalnézetben, látszólag hurkot képez (8. ábra, *a'* és *a''*). Majd a testfelszínre egyre jobban ráhajló csilló törése is visszafordul, de nem a kicsapás síkja mentén, hanem balfelé körözve; közben a csilló aktív kicsapását kiváltó kontrakció enyhül, a proximális



5—6. ábra.—Két példány balraesavardó csillóhullámai az állat jobb- és baloldalán 1400 ×, ill. 940 ×

szakasz kiegyenesedik, s a csilló, a hullámhegyet követő hullámvölgy legmélyén fokozatosan felveszi azt a sarló-, ill. ívformát (8. ábra, *b*), amely a regresszív fázist általában jellemzi, s amelynek alak- és helyzetváltozásait az előzőekben már végigkísértük.

Láttuk, hogy a disztális csillócsúcs visszahajlásának görbülete a kicsapás végső szakaszában fokozatosan enyhül (21a ábra, 1¹—1⁵), a regresszív fázis végső szakasza viszont mindig több stádiummal van képviselve mint a visszahúzóadás kezdetén. Ezekből a képekből a csillók mozgásának két érdekes sajátosságára lehet következtetni. Egyrészt, hogy a csilló szögsebessége a *fázisokon belül sem konstans*, hanem mozgása mindkét fázis végén lelassul. Másrészt, mivel a kicsapás időtartama is mindig kisebb mint a visszahúzóadásé, egy teljes mozgásperiódus folyamán a csilló szögsebessége *fokozatosan csökken a visszahúzóadás*

befejezéséig, hogy azután, a következő periódus megkezdésekor, újra *ugrásszerűen* megnövekedjék. Ezzel szemben a kicsapásnak a visszahúzódásba való átmenete már *simább*: a csilló mintegy a kicsapás végstádiumának lendületével kezdi meg a visszahúzódás folyamatát.

Hangsúlyoznom kell, hogy a csillónak egy teljes mozgásperiódusát, minden részletében csak számos készítmény áttanulmányozása után sikerült rekonstruálnom. Maga a 3. számú vázlatos rajz is több példány, továbbá a legkülönbözőbb testtájakhoz tartozó csillók rögzített mozgásformáinak figyelembevételével készült, s a csillómozgás menetének sémáját, egy teljes mozgásperiódus *ideális lefolyását* tünteti fel. A valóságban azonban, az állat helyváltoztatásának adott módja és sebessége szerint, de egy és ugyanazon állat testtájai szerint is, a csillók mozgása bizonyos mértékben módosulhat, sőt gyors lezajlása miatt annak egyik másik stádiumát az alkalmazott eljárás esetleg nem is örökíti meg. Így különösen jellegzetesen különbözik egymástól egyfelől a testcsillók, másfelől pedig a szájteknőben szolgálatot teljesítő csillók csapkodásának módja.

Általában azt tapasztaljuk, hogy a teknőben a csillók mozgásának egybehangolása tökéletesebb (9. és 10. ábra). A szinkron-kicsapó sorok egyöntetűbben, rendezettebben mozognak, s ugyanakkor a fáziseltolódás mértéke is egyenletesebb itt mint egyebütt a testfelületen. A sűrűbb csillózat (kettős csillók!) mellett ez a körülmény is közrejátszik abban, hogy a metachronikus csillóhullámok és völgyek legszebben éppen a teknőben formálódnak ki, — annak ellenére, hogy a regresszáló csillók oldalkihajlásának mértéke itt a legkisebb. Másodsorban megállapítható a készítmények alapján az is, hogy a teknőcsillók viszonylag mindig kisebb sebességgel csapnak ki, mint a test csillói. A visszahúzódás vége és az új periódus kezdete között a teknőben az átmenet is fokozatosabb. Éppen ezért, itt esetenként rendkívül nehéz kérdés annak eldöntése, hogy a két fázis között pontosan hol is van a határ. A csillócsúcs ugyanis, a visszahúzódás végén, egyidejűleg kétféle és ellentétes irányú mozgást is végez: a törész az óramutató járásának megfelelő kanyarodása miatt még a test mellső vége felé, a törész fokozatos emelkedése következtében viszont ugyanakkor már hátrafelé, a kicsapás irányába is mozog. Annyi azonban kétségtelen, hogy a teknőben a progresszív fázis időtartama viszonylag mindig hosszabb, s ahhoz rendszerint nem egy, hanem több csillótag is tartozik.

A testen viszont a visszahúzódó csilló mozgásmódja rendszerint amiatt variálódik, mert a csilló alakját és helyzetét a visszahúzódás végstádiumaiban meghatározó említett folyamatok tempója a valóságban nem szorosan egybehangolt. Így nagyon gyakoriak az olyan képek (4. ábra), amelyeken a regresszív fázis végstádiumait a testfelületre még mélyen ráhajló s homorulatukkal még jobbra-előre tekintő csillók képviselik. A kicsapáshoz felmeredő egyetlen csillótag felé fokozatos átmeneti stádiumokat itt tehát nem találunk. Az új kicsapáshoz soron következő csillótag valószínűleg csupán az öt megelőző kicsapá-

sával és a csapás síkjából való kikanyarodásával egyidejűleg emelkedik fel és fordul be az új készenléti helyzetbe. — Máskor meg az aktív kicsapás síkjába való visszafordulás többé-kevésbé már a regresszív fázis vége előtt bekövetkezik s a továbbiakban lényegében már csak a csilló törészének a fokozatos emelkedése következik be. — A legkülönbözőbb helyváltoztatásmód kifejtése közben megdermesztett állatok csillózatának alapos áttanulmányozása alapján azonban, — az említett és az egyéb lehetséges változatok ellenére — mégis az a benyomásunk, hogy a kicsapás és visszahúzóadás folyamata lényegében mindig az ismertetett módon és ugyanazon elvek alapján játszódik le.

A csilló mozgásának a készítmények alapján rekonstruált módját tanulmányozva, nyilvánvaló, hogy különösen a visszahúzóadásra vonatkozóan kapott bonyolult kép *semmiképpen sem felel meg a Ludwig szerint ideális, energetikai szempontból legcélszerűbb típusnak*. Igaz ugyan, hogy ugyanakkor több sajátága tekintetében a régebbi szerzők leírásától és rajzaitól is lényegesen különbözik.

Elsősorban megállapítottuk, hogy 1. a csilló visszahúzóadása nem a kicsapás síkjában következik be, hanem abból *oldalt kihajolva*. 2. A regresszív fázis nem a törész visszahajlásával, hanem a *disztális csillószakaszon* fellépő görbülettel indul meg, s ez a görbületi hullám terjeszkedik ki a továbbiakban a csilló egész hosszára. 3. A visszakanyarodó csilló a kicsapás végstádiumát követő lokális kontrakció-sorozat után jellegzetes sarló-, ill. ívformát ölt, s ezt az alakját többé-kevésbé *mindvégig megtartja*. Tehát nem valami puha fonál módjára viselkedik, hanem tengelyére csaknem merőleges irányban mozog, sőt jóideig egyenesen homorú oldalával tekint az előrehaladás irányába. — Megállapíthatjuk tehát, hogy a regresszív fázis lefolyása nemcsak az eddigi szerzők leírásától különbözik, hanem esetünkben a visszahúzóadásnak elméletileg ideális, a test felszínéhez símuló formája sem valósult meg.

De a készítmények alapján megállapítható az is, hogy a *Paramécium* csillói nem dolgoznak az elméletileg optimális, tehát a legalább 120 fokos lengésamplitúdóval. Ez a lehetőleg minél nagyobb kilengési-szög Ludwig szerint azért célszerű, mert így a csilló a kicsapás kezdetén és végén erősen megközelíti a testfelszínt, s ennek következtében visszahúzóadásakor is betarthatja az előnyös, a testfelülethez símuló helyzetét. A csillómozgás egyes stádiumainak elemzésekor ezzel szemben az derült ki, hogy a csilló sem a kicsapás végstádiumában, még kevésbé a kicsapás kezdetén nem kerül a test felszínével csak megközelítően is párhuzamos helyzetbe. A készenléti helyzetben a testfelszínnel előrefelé kb. 50–70 fokos szöget képező csilló *legfeljebb 90 fokos* (a teknőcsilló még ennél is kisebb) amplitúdóval csap ki. Legmélyebb fekvését *nem a kicsapás kezdetén vagy végén*, hanem a regresszív fázis középső szakaszában (3. ábra, b) éri el, amikor tengelye a kicsapás síkjára többé-kevésbé merőleges. — 90 fokos, sőt annál jóval kisebb (2. ábra, c) kilengési szöget több szerző is leír (2. ábra, a, d), mint a teljes, tehát közel 180 fokos csapásamplitúdónak egy módosulatát. A csilló azonban ilyenkor

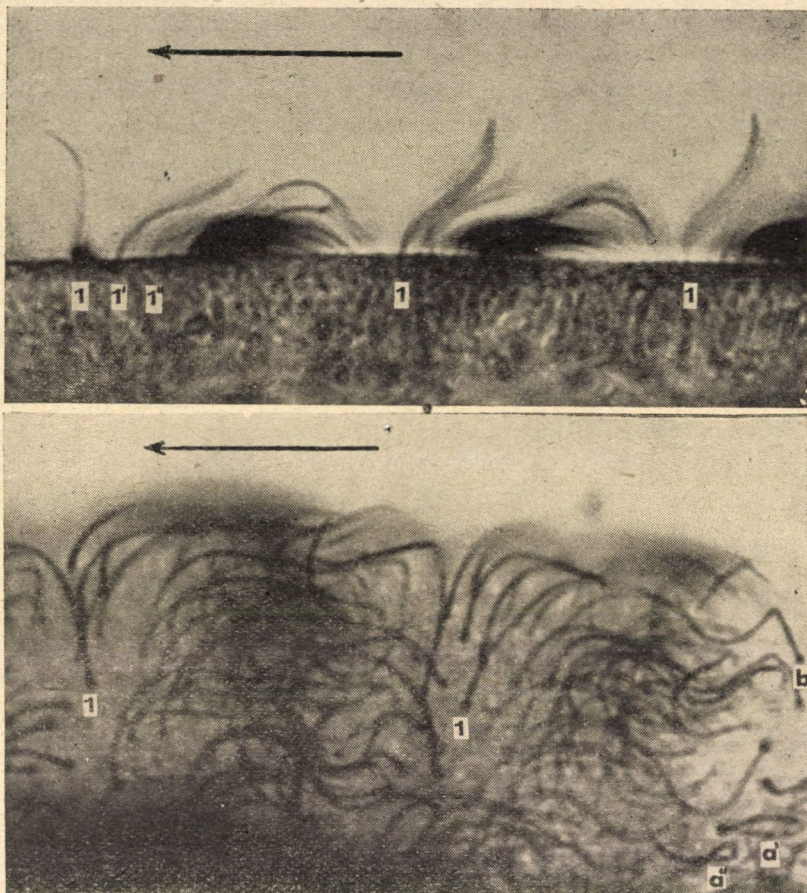
a testfelületre *merőleges helyzetből* lendül ki (ugyanabban a síkban is tér vissza) és a kicsapás végén a testfelületet egészen megközelíti.

A harmadik eltérés a kicsapás és visszahúzódás időtartamának viszonya tekintetében jelentkezik. Mivel a Stokes-féle törvény értelmében a produktív csillómozgás egyetlen feltétele csupán az, hogy kicsapáskor a csilló alaki ellenállása nagyobb legyen, mint visszahúzódáskor, a két fázis közötti optimális időtartam-viszony Ludwig szerint ideális esetben (nyugvó állaton) 1:1-hez, mozgó állaton pedig 1:2—3-hoz. A teknőben amely egyéb vonatkozásban is különleges viszonyokat tüntet fel, a kicsapó és visszahúzódó csillók száma tényleg kb. ebben az arányban oszlik meg. Egyebütt az egész testen ezzel szemben a készítményekből azt olvashatjuk ki, hogy a hullámhegyeket alkotó csillók túlnyomó többsége a valóságban még a regresszív fázishoz tartozik: vagy még emelkedőben vannak, vagy pedig az új csapás síkjába való visszafordulásuk nem következett még be. Legtöbbször csupán a végstádiumban lévő, vagy a testfelületről legjobban kiemelkedő *egyetlen csilló* képviseli a kicsapást. Az utána következő (a mellső testvég felé eső) első tag már túl van a progresszív fázison, s a visszahúzódási szakaszhoz tartozik. E két megörökített mozgásforma közé esik tehát a kicsapás villámgyors folyamata. Csak egészen kivételesen látunk olyan képeket, amelyekből egynél több csillótag által képviselt progresszív fázisra kell következtetnünk.

7. számú képünk egy jobbracsavaradó pályán (a nyíl irányában) előrefelé haladó példány optikai hosszmeteszét tünteti fel. Ezen kétségtelenül több csillót látunk a kicsapás különböző stádiumaiban. Mivel azonban jobbracsavaradó mozgáskor a csillók nem az állat hossz tengelye mentén, hanem balra-hátrafelé (a kép síkjából rézsutosan jobbra kifelé) csapkodnak, az 1' és 1''-val jelzett csillók nyilvánvalóan a *mögöttes* hosszanti csillósorok részben felénk kilendülő, s a hullámtarajok csavarmenetes lefutása miatt a csapásnak már egy későbbi stádiumában megdermedt tagjait képviselik. Az aktív kicsapást közvetlenül megelőző, a visszahúzódás végstádiumait képviselő szomszédos tagok — mivel ezenfelül még a kicsapás síkjából is kihajolnak — a képen nem láthatók. Viszont élesen kirajzolódnak a mögöttes csillósorok visszahúzódó csillóinak a kép síkjába oldalt behajló disztális szakaszai.

Könnyen félrevezethetnek bennünket az olyan képek is, amelyeken a test csillózatát nem felülről, hanem kissé oldalról is szemlélhetjük (8. ábra). Mivel ilyenkor a felénk kihajló és ívben meggörbült csillókat csak vetületben látjuk, könnyen arra a következtetésre jutunk, hogy egy-egy csillósor mentén egyszerre több egymásután következő csilló van a kicsapás különböző stádiumaiban. Ha azonban elemezni kezdjük a képet, nyomban kitűnik, hogy a legjobban meggörbült (a valóságban a kép síkjából legjobban kihajló) csilló a hátsó testvéghez esik közelebb (a nyállal ellenkező irányban). A mellső testvég felé következő csillók viszont a kicsapásnak egy-egy korábbi stádiumát képviselik. Ezek sorában az utolsó, a kicsapás kezdetét képviselő és így legjobban kiemel-

kedő tag (1) után, minden átmenet nélkül, hosszában a testfelszínhez símuló és csúcsával a mellső testvég felé tekintő csillókat találunk (lásd az 1 jelzésűtől balra eső csillókat a kép balszélén). Ha már most ezt a stádiumot következetesen esetleg egy nagy (közel 180 fokos) amplitudójú kicsapás kezdetének tekintjük, azt kellene feltételeznünk, hogy a csillók csapkodását szabályozó metachro-



7—8. ábra. Csillóhullámok optikai hosszmetSZete az állat jobboldala felől (7. ábra) és kissé felülről tekintve. 1 kicsapó csillók; 1' és 1'' mögöttes csillósorok megfelelő, de a kicsapás kissé későbbi szakaszaiban megdermedt csillói. a' és a'' a regresszió első, b a második stádiuma.
 —————> mellső testvég iránya. 2000 X

nikus hullám hátulról előre felé terjed tova az állaton, — ami nyilvánvalóan képtelenség, hiszen a kicsapó csillók a test hátsó vége felé görbülnek, az állat tehát kétségtelenül előre felé haladt.

A testen ezek szerint a kicsapás sebessége a visszahúzódását legtöbbször többszörösen felülmulja. A progresszív és regresszív fázis időtartama közötti átlagos viszony itt hozzávetőleg 1 : 8-ra becsülhető.

Egy adott konkrét esetben, egy *Ciliata* fajnál, a csillócsapás mechanizmusa a valóságban tehát több vonatkozásban (az aktiv kicsapás és visszahúzódás különböző síkja és időtartamaránya, a visszahúzódás jellegzetes módja, s a csapás amplitudója tekintetében) sem felel meg teljesen annak az energetikai szempontból optimális mozgásformának, amelyet a Stokes-féle ellenállási törvény érvényességét feltételezve konstruálhatunk meg. Ez a kényszerű megállapítás annál is inkább meglepő, mert hiszen Ludwig különböző szerzők (Gray, Metzner, Krijgsman) megfigyeléseire és rajzaira hivatkozhatik álláspontja támogatására (lásd Ludwig, 1931; Abb. 3.). Ezek a rajzok azonban — amint arra maga Ludwig is rámutat, a kutatónak természetesen csupán a megfigyelések alapján szerzett benyomásait, elgondolását tükrözik vissza, — bizonyító erejük tehát kétséges.

Ha viszont a csillók valóságos mozgásformáját fényképfelvételszerű hűséggel megörökítő mikroszkópikus képek nem illeszthetők be a Stokes-féle törvény alapulvételével megkonstruált sémába, szükségszerűen számolnunk kell azzal a lehetőséggel, hogy *valami hiba csúszott be az elméleti számításokba*. Ez a gyanú annál is inkább indokolt, mert a csillómozgásnak ez az optimális mechanizmusa feltűnően, — egyenesen azt kell mondanunk: valószínűtlenül — alacsony (Ludwig számításai szerint legfeljebb 1%-os) hatásfokkal működik.

Ludwig az ideális csillómozgás jellemvonásait meghatározó adatokhoz lényegében olymódon jutott el, hogy a Stokes-féle törvény figyelembevételével csupán *egyetlen csilló* leggazdaságosabb csapkodásmódjának hidrodinamikai feltételeit számította ki elméleti megfontolások alapján; majd az ilymódon kapott adatokat ellenőrizte — ugyancsak *egyetlen* megmintázott csillón, modellkísérletek segítségével. S valószínűleg éppen ezen a módszerezen múltott, hogy számításainak és kísérleteinek *egyetlen csilló mozgására* kétségkívül pontos eredményei nem egyeztethetők össze a gyorsrögzítő eljárás alkalmazásával kapott mikroszkópikus képekkel. Ludwig a jelek szerint egyetlen, de lényeges körülményt nem vett kellőképpen figyelembe, nevezetesen azt, hogy *egy szoros kötélekben csapkodó csilló esetleg más fizikai feltételek mellett működik, mint ugyanaz a csilló egymagában*.

Pedig ennek az összcillózatra kiterjedő szemléletnek előnye és indokolt-sága nyomban kitűnik, ha annak alapján az említett ellentmondásokat még-egyszer röviden sorravezessük.

Aligha tudnánk magyarázatot találni arra, hogy egy egymagában működő csilló miért hagyja el visszahúzódáskor a kicsapás síkját. Viszont kötélekben, amint arra már Gelei rámutatott, ez a fázisonként különböző mozgáspálya a legegyszerűbb megoldása annak a követelménynek, hogy a készenléti helyzetbe visszatérő csillók az éppen kicsapókat mozgásukban ne akadályozzák. De ugyanennek az oldalt-kihajlásnak, ha a csillók összességének tevékenységét nézzük, azt hiszem, a káros ellenállás csökkentése szempontjából is jelentősége van, — ha nem is egészen abban az értelemben, ahogyan azt Gelei megadja.

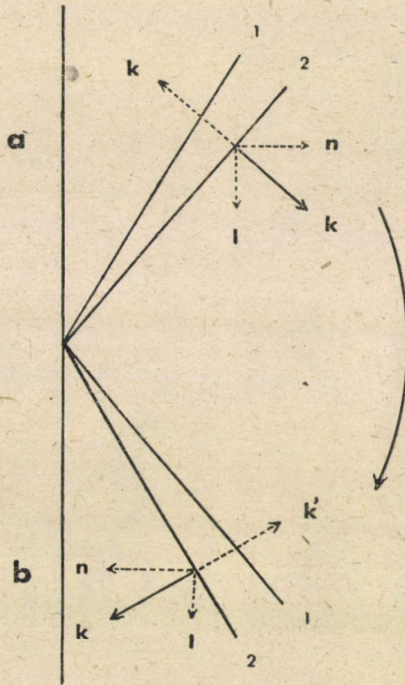
Egyetlen csillóra vonatkoztatva itt is teljes mértékben el kell ismernünk Ludwig érvelésének elvi helyességét: egy magányosan működő csilló hasznos erő kifejtése szempontjából teljesen közömbös, hogy az a kicsapás síkjában vagy attól eltérő pályán tér-e vissza a kiindulási helyzetbe. Nyilvánvalóan módosul azonban a helyzet egy koordinálatlan működő csillóbunda kötelékében. Abból a nyilvánvaló tényből ugyanis, hogy a csillócsúcs lineáris sebessége jóval nagyobb, mint a törészé, következik, hogy a test felszíne mentén kisebb a hullámtarajok keltette vízsodrás sebessége, mint egy teljes csillóhossznak megfelelő magasságban. A hullámvölgyekben oldalt elfekve visszahúzódnó csilló tehát feltehetően kisebb ellenállásba ütközik, mint esetleg a testfelületre merőleges pályán haladva.

Az ideális csillóműködés követelményeinek megfelelő, tehát a lehető tág csapásamplitúdó mellőzésénél valószínűleg hasonló szempontok érvényesülnek. Annyi mindenesetre bizonyos, hogy a nagy kilengési szögű csillócsapásnak Ludwig által feltételezett előnye (lásd 265. oldal) a mi esetünkben már azért sem érvényesülhet, mert a csilló visszahúzódnása nem az ideális típus szerint történik. Nem nehéz azonban belátni azt sem, hogy egy teljes 180, vagy akár 120 fokos amplitúdóval kicsapó, majd oldalt visszakanyarodó csilló körzetében jóval több csilló eredményes működését akadályozná, mint 90 fokos kilengés esetében, — eltekintve attól, hogy ilymódon a testen egyidejűleg kicsapó, tehát a voltaképpeni lokomotorikus erő kifejtést szolgáltatató csillók száma is kb. a felére csökkenne le. Viszont a megvalósult, tehát a szűk határok közé szorított mozgáspályának hidrodinamikai szempontból megvan a maga külön előnye is.

Amint arra Engelmann és Khawkiné már 1880-ban, ill. 1888-ban rámutattak, a tág, közel 180 fokos amplitúdóval csapkodó csilló aktív kicsapásának kezdetén és végén a kifejtett erő olyan mellékkomponensek irányában érvényesül, amelyek a helyváltoztatás szempontjából előnyt nem jelentenek (9. ábra). Könnyű belátni, hogy a csapás kezdetén és végén a csilló által kifejtett erőnek a testfelületre merőleges komponense (n) megnövekszik, s ez csupán a sejtfalra gyakorolt nyomásban, ill. a hátsó testvégen húzóhatásban nyilvánul meg. A testfelület ellentétes oldalán működő ellenlábás csillók ezen erőkomponensei egymást kölcsönösen ellensúlyozzák, s így a csilló mozgására fordított energia egy jelentős része a helyváltoztatás szempontjából elfecsérlődik. Azzal tehát, hogy a csilló a csapás kezdetén és végén is a testfelszínre merőleges helyzettől viszonylag csak kis szöggel tér el, kiiktatódik a felesleges energiapazarlással járó mindkét csapásszakasz, s így az összcsillózat működésének határfoka végeredményben tetemesen megnövekszik.

Egyébként, hogy mennyire nem lehet a valóságos csillómozgás törvényszerűségeit és hasznos teljesítményét csupán egyetlen, természetes kötelékből kiszakított csillóra kiszámított adatok alapján megítélni, arra elsősorban a perisztomális teknőben szolgálatot teljesítő kettős-csillók sajátos visel-

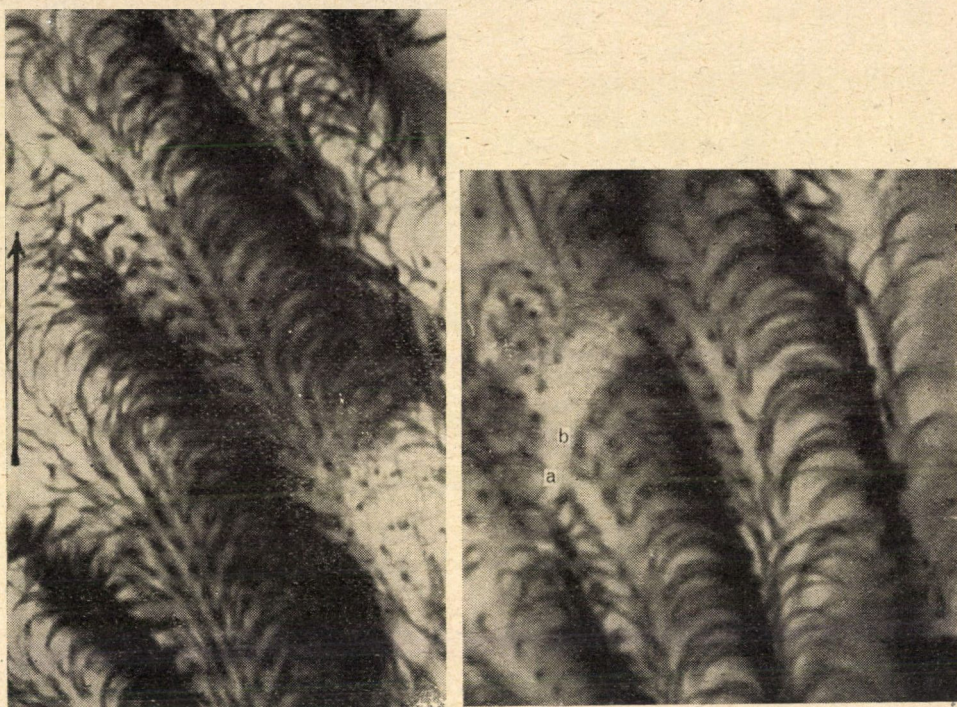
kedése hívta fel a figyelmet. Eddig úgy tudtuk, hogy ezek a csillópárok csapkodáskor úgy működnek, mintha egyetlen, nagyobb felületű csillót képviselnének. Az eljárás segítségével kapott készítmények győztek meg arról, hogy ez a megállapítás csupán a progresszív fázisra érvényes. Visszahúzódnáskor ugyanis a csillópárok egyes tagjai *szétválnak egymástól*, s a »V« formát alkotó



9. ábra. Tág amplitúdójú aktív kicsapás vázlatos rajza, kezdeti (a) és végső (b) stádiumában. k a csilló által kifejtett erőnek, l és n a testfelszínnel párhuzamos, ill. arra merőleges mellékkomponenseknek az iránya (Khawkine, 1888 nyomán, kissé módosítva)

csillótagok egy ideig *egymás mögött* haladva emelkednek fel és fordulnak be az új kicsapás síkjába (10. ábra; 11. ábrán főként a b jelzésű csillósorba tartozó csillók). A kettős-csillóknak ez a *fázisonként váltakozó*, majd synchronikus, majd pedig metachronikus mozgásmódja nyilvánvalóan olyan fiziológiai alkalmazkodásként fogható fel, amely kicsapáskor az ellenállás növelését, visszahúzódnáskor pedig annak csökkentését szolgálja. Egyúttal a kettős-csillók esete meggyőzően demonstrálja előttünk azt is, hogy a csillózat lokomotorikus összteljesítménye végeredményben nagyobb lehet, mint az egyes csillókra külön-külön kiszámított teljesítmények összege.

Ez a megállapítás azonban bizonyos mértékben vonatkozik a testfelület valamennyi csillójának működésére is. Hiszen a progresszív fázisban a test helyváltoztatási irányára harántul álló, egymásmelletti csillók sora csap ki egységes, nagyfelületű hullámtarajként; visszahúzódkor viszont hosszanti lefutású csillósorok szukszesszive egymás mögött haladó tagjai térnek vissza mélyfek-



10. és 11. ábra. Két példány perisztomális teknőjének csillóhullámai. *a* és *b* a visszahúzódkás első stádiumai. —→ a mellső testvég iránya. 1800 ×

vésben a kiindulási helyzetbe. Nagyon is kézenfekvő tehát Hoffmann feltevése (l. Ludwig, 1931, 472. old.), hogy a kötelékben, az előzőnek mintegy az árnyékában ilymódon visszahúzódkó testcsillónak is kisebb ellenállást kell legyőznie, mintha egymagában mozogna. Mászóval, egy koordináltan működő sűrű csillóbunda kötelékében valószínűleg a szomszédos csillók fázisonként variálódó csoportosulása és összeműködése jelentős szerepet játszik a csapkodás hasznos teljesítményének kiváltásában.

Ez a következtetés annál is inkább valószínű, mert a csillózat kifejtett impulzusa szempontjából az egyes csillók fázisonként változó mozgásformájának különösebb jelentőséget nem tulajdoníthatunk. A túlnyomórészt harántfekvésben regresszáló csilló alakja ugyanis a negatív hajtóerő csökkentése szem-

pontjából optimálisnak aligha tekinthető. Amint láttuk, ebben a vonatkozásban valószínűleg csak az oldaltkihajlás ténye játszik komolyabb szerepet. De ez a tényező is *csupán az összcsillózat kötelékében* érvényesülhet, annak következtében, hogy a testfelületre ráfékvő csillónak feltehetően kevésbé kell a kicsapó csillók keltette ellentétes irányú vízsodrással küzöldnie.

Kétségtelen, hogy a csillócsapás két fázisa közül a visszahúzódás a bonyolultabb folyamat, s így Ludwig-gal együtt feltételezhetjük, hogy a kicsapásnál már emiatt is szükségszerűen valamivel hosszabb ideig tart. A testesillók progresszív és regresszív fázisa között megállapítható gyakori és feltűnően nagy időtartam-különbség azonban — még ha ezt a lehetőséget számításba is vesszük — mégis azt a benyomást kelti bennünk, hogy a fázisonként eltérő mozgássebességnek a csillóműködés produktív teljesítménye szempontjából is jelentősége van.

A Stokes-féle törvény tudvalevően csupán rendkívül kicsiny tárgyak mozgására, rendkívül lassú mozgásokra, vagy rendkívül viszkózus folyadéokban történő mozgásokra alkalmazható. A csilló mérete kétségtelenül megfelel a törvény megkívánta feltételeknek. Ludwig pontos számítások segítségével meggyőzően valószínűsíteni tudta azt is, hogy a törvény a csillómozgás folyamán fellépő legnagyobb sebességre, tehát a kicsapó csilló disztális részének sebességére is változatlanul érvényes.

Mivel azonban a fellépő maximális sebesség kiszámításához szükséges értékek közül a mozgásamplitúdó, amint láttuk, nem 120, hanem a valóságban csak 90 fok, mindenesetre újra kiszámítottam a kicsapó csilló csúcsának lineáris sebességét, — annál is inkább, mert a gyorsrögzítő eljárás segítségével a progresszív fázis eddig csupán hozzávetőleges becslés útján megállapított időtartamát is reálisabb értékkel tudtam kifejezni. A testfelületen egyidejűleg megjelenő csillóhullámok számából ugyanis pontosan megtudjuk állapítani a csillók egy teljes mozgásperiódusának abszolút időtartamát, — feltéve, hogy ismerjük azt az időt, amely szükséges ahhoz, hogy egy-egy metachronikus hullám a teljes testhossznak megfelelő utat megtegye. Ennek megmérése vizont, bizonyos kedvező optikai feltételek mellett, már meg is van a lehetőség. Mozgásban lévő *Paramécium* esetében így azt találtam, hogy egy csillóhullám kb. fél másodperc alatt fut végig az állaton. Mivel a készítmények tanúsága szerint a testet egyidejűleg általában 9—16 hullámtaraj övezi körül, egy hosszanti csilló sor minden egyes tagja ezek szerint fél másodperc alatt átlag 12-szer csap ki. Ennek megfelelően két egymástkövető kicsapás között eltelt idő, s egyben a csilló egy teljes mozgásperiódusának tartama: 1/24 másodperc. A kicsapás és visszahúzódás időtartamának a testesillókra megállapított arányából (1 : 8) következik vizont, hogy magának a csapásfázisnak abszolút időtartama átlag 1/216, a visszahúzódásé pedig 1/27 másodperc.

Ha már most ennek a csapásidőnek a figyelembevételével számítjuk ki a csillócsúcs lineáris sebességét, a kisebb amplitúdó ellenére is végeredményben

0,47 cm/sec.-ot, tehát a Ludwig által kiszámítottnál (másodpercenként 0,38 cm) valamivel nagyobb értéket kapunk.

A csilló mozgásakor fellépő maximális sebességre vonatkozólag kapott fenti értéktöbblet egymagában nyilvánvalóan nem teheti kétségessé esetünkre a Stokes-féle törvény érvényességét. Úgy gondolom azonban, hogy joggal feltehető itt is a kérdés: vajjon az ú. n. Reynolds-féle szám értékének kiszámításánál — amelynek nagysága végeredményben eldönti, hogy a csillómozgásra melyik ellenállási törvény az érvényes — helyesen járunk-e el akkor, midőn a vízben mozgó test lineáris kiterjedését illetően a képletbe egyszerűen *egyetlen csilló* méretére vonatkozó adatokat helyettesítünk be. Figyelembe véve ugyanis az 1 μ -nál alig nagyobb csillótérközöket, mindenképpen érdemes volna tisztázni, hogy vajjon a hullámtarajok nem tekinthetők-e bizonyos mértékig *egységes, lapszerűen kiterjeszkedő hártványoknak*, amelyek tehát a *Paramécium* esetében mintegy 15 μ -nyi magasságban és 300–500 μ -nyi kiterjedésben fogják közre többszörös csavarmenetben a véglénytestet. Megfelelő modellkísérletek segítségével kétségtelenül eldönthető volna, hogy helytálló-e és ha igen, milyen mértékben ez a feltevés. Tisztázhatnánk tehát azt, hogy a mozgó test lineáris kiterjedésére fílymódon adódó értéktöbblet, továbbá az aktív kicsapásnak az eddig alapulvettnél csaknem kétszeres sebessége, együttesen elegendő-e ahhoz, hogy a csillómozgást legalább is a kétféle ellenállási törvény érvényességi körzetének egyelőre még kevésbé felderített átmeneti területére tolja el.

A csillómozgás módosulása változó környezethatások következtében

A gyorsrögzítés technikájának további tökéletesítésével a jelek szerint számíthatunk arra, hogy ez a ma még úgyszólván teljes egészében felderítetlen, viszont általános biológiai vonatkozásai miatt különösen érdekes terület is eredményesen tanulmányozhatóvá válik. A kísérletek ebben a vonatkozásban még folyamatban vannak, s így alább következő megfigyeléseim is természetesen részben még felülvizsgálatra, ill. kiegészítésre szorulnak.

Amint tudjuk, konstans külső (fizikai, vegyi) és belső feltételek mellett a *Paramécium* meghatározott pályán mozog, — a csillók aktiv kicsapásának iránya és ritmusa állandó marad. A feltételek egyikének vagy másikának megváltozása pillanatában azonnal megváltozik az állat helyváltoztatásmódja is: új mozgáspályára tér át, amelyen mindaddig megmarad, amíg a tényezők újra meg nem változnak.

Az élvezvizsgálatok szerint a mozgáspályának ingerhatások nyomán bekövetkező megváltozása elsősorban az állat *mozgássebességének* módosulásában nyilvánul meg.

A rögzítés előtt állatainkat enyhe hőhatásnak téve ki, ami az állatokat elevenebb mozgásra készíti, a készítményekben gyakoriak az olyan példányok,

amelyeken a csillóhullámok száma megszorodik, fel egész 18-ig (12. ábra). Valószínű tehát, hogy a *nagyobb mozgássebesség* és a *sűrű hullámustrázat* között összefüggés van. A mozgásállapotukban megrögzített csillók elemzésekor kiderül, hogy a regresszív fázist képviselő csillótagok száma ilyenkor megcsökken. A gyorsrögzítő eljárás a testen átlagosan 1/200 másodperc alatt lezajló aktív kicsapás egyes közbülső stádiumait, amint láttuk, egy-egy csilló-



12–14. ábra. Sűrű és tág hullámustrázatú példányok, olyan vizsgálati anyagból, amely rögzítés előtt hő-, ill. narkotikum hatásának volt kitéve. 14. ábra hátrafelé szökellés közben megrögzített példány csillózata. 240 ×, 450 ×, 320 ×

soron belül már nem képes stabilizálni. A helyváltoztatás gyorsulásakor a progresszív fázis időtartamában esetleg bekövetkező változást ennél fogva a készítményeken nem is tudtam regisztrálni.

Narkotikumokkal való előzetes kezelés után viszont, a jelek szerint, a hullámok közötti távolság az állaton megnövekszik, s a visszahúzó mozgata jóval több csillótagra oszlik szét, úgy hogy egy-egy példányon gyakran csupán 6–8 hullámrajt tudunk megszámolni (13. ábra). Ebben az esetben már megállapítható, hogy az aktív kicsapást most is változatlanul egyetlen csillótag képviseli, azaz a progresszív szakasz időtartama nem hosszabbodott meg. Feltételezhetjük tehát azt is, hogy a kicsapás időtartama a helyváltoztatás gyorsulásakor sem lesz rövidebb. Ennek a feltevésnek végleges beigazolására másszóval azt jelentené, hogy az *aktív kicsapás, függetlenül a helyváltoztatás gyorsaságától, mindig ugyanazzal a maximális sebességgel történik.* A helyváltoztatás lassulását vagy gyorsulását ezek szerint közvetve, valószínűleg

egyedül a regresszív fázis időtartamának kihúzóda, ill. megrövidülése eredményezi olymódon, hogy pl. gyorsan mozgó állaton sűrűbb egymásutánban suhannak végig a metachronikus hullámtarajok, a csapások gyorsabb ritmusban követik egymást; ennek következtében a testen, egy adott pillanatban, a kicsapó csillók száma és ezzel a csillózat lokomotorikus összeteljesítménye tetemesen megnövekszik.

A regresszív fázis lerövidülésének természetesen van egy bizonyos határa, amely a metachronikus csillómozgás keretében határt szab a mozgássebesség ilymódon való fokozásának. A mozgássebesség további — igaz, hogy csak rövid útszakaszokra kiterjedő — növelésére van azonban még egy lehetőség. Erőteljes ingerhatásoknak kitett állatokon gyakran megfigyelhetjük, hogy egyébként is felgyorsult mozgásukat időnként villámgyors, rövid, különböző irányú nekiszökellések szakítják meg. A rögzített készítmények alapján arra lehet következtetni, hogy ilyenkor átmenetileg megszűnik a csillózat metachronikusan összehangolt működése, s ehelyett valamennyi csilló egyetlen, erőteljes kicsapást végez. Ilyen, az egész testen szinkron-előre kicsapó csillókat örökít meg 14. ábránk.

Különböző ingerhatásokra másrészt megváltozik — a sebesség egyidejű módosulásával vagy attól függetlenül — az állat *csavarodásának iránya*, s létrejönnek a jobbra, balra csavarodó pályán történő, a helyben pergő, sikló és a hátráló mozgásreakciók különböző változatai.

Az egyes csillók mozgásformáinak tanulmányozásakor kitűnik, hogy a csillómozgás mechanizmusának elve e mozgástípusokat képviselő példányokon is ugyanaz: gyors aktív kicsapás, majd — az aktív kicsapás síkjából oldalt kihajolva — lassú visszatérés a készenléti helyzetbe. Csupán a kicsapás iránya módosul, amely a mindenkori hullámtarajok lefutására merőleges.

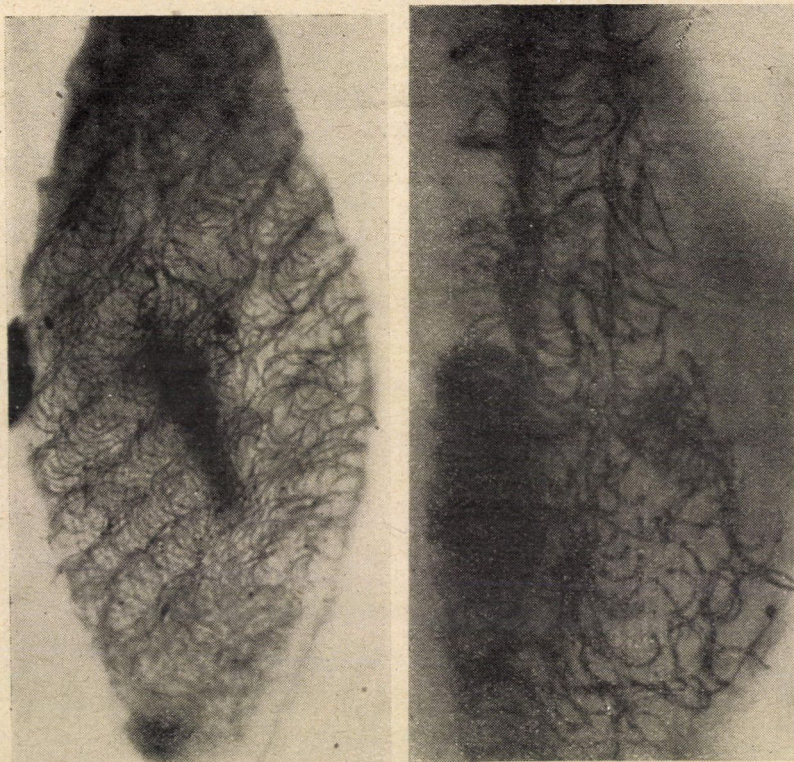
Normális helyváltoztatáskor az állat — jobbra csavarodó hullámtarajokkal — balra csavarodó pályán úszik előre. A csillók ilyenkor jobbra hátra csapnak ki (15. ábra, 20. ábrán *a* irány).

Az ugyancsak előretartó, de jobbra csavarodó mozgáskor, a hullámtarajok lefutása balra csavarodó spirális (1. ábra), a csillók csapásiránya viszont balhátsó (*b* irány).

Balra rotáláskor a csillóhullámok a test hossz tengelyével párhuzamosak (16. ábra), s a csillók oldalirányban, jobbra csapkodnak (*c*).

A transzlatorikus siklómozgásnak haránthelyzetű hullámtarajok (17. ábra) és tisztán hátrafelé csapó csillók (*d*) felelnek meg.

Hátráló mozgás esetén az állat, gyors hossz tengely körüli pergés közben, jobbra csavarodó pályán úszik hátrafelé. A csillóhullámok ilyenkor meredeken balra csavarodó lefutásúak (18. ábra), s a csillók jobbra-előre csapnak ki (*e*). Ugyancsak ebben az irányban csapkodnak a teknőből kifelé sodró csillók is (19. ábra).



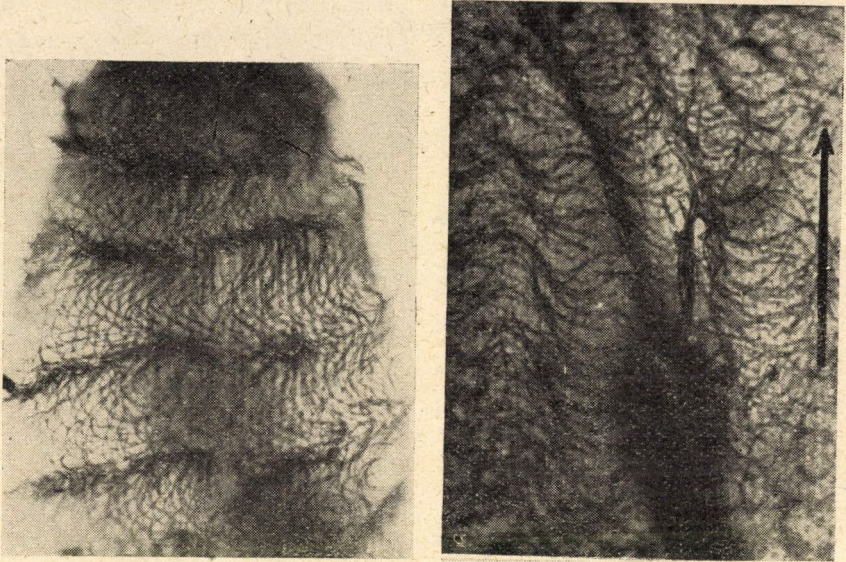
15–16. ábra. Normális (balra csavarodó) mozgás, továbbá balra perçrés közben megrögçzített állatok csillóhullámmustrázata. 450 ×

Az irodalomban szereplő további két mozgásformát, nevezetesen a balra csavarodó pályán történő hátrálást (Alverdes, 1922), továbbá a jobbrrotolást (Ludwig, 1929), tehát a *g*-nek és *f*-nek megfelelő csapásirányokat eddig nem észleltem, s a készítményekben sem került eddig elő a megfelelő hullámmustrázat.

A 20. ábrán az *a*–*e* jelzésű nyilak csupán a leggyakoribb csapásirányokat jelzik. Összhangban az élvevizsgálatok eredményeivel, a készítményekben a két bal-felső quadránsot kivéve e főirányok mellett természetesen minden elképzelhető közbülső csapásirányt is megtalálunk.

Az ingermozgások ismertetett változataival kapcsolatban az egyes csillók mozgásmechanizmusának egy rendkívül érdekes sajátosságára szeretnék különösen rámutatni: bármilyen irányban történjék is a kicsapás, utána a *csilló* az állaton *mindig jobbra körözve*, tehát az óramutató járásának megfelelő pályát leírva tér vissza a készenléti helyzetbe. Ahhoz tehát, hogy pl. egy normálisan balra csavarodva haladó állat bizonyos inger hatására forgási irányát jobbra váltsa át, csak arra van szükség, hogy a jobbra-hátra csapó csilló (20. ábra,

a irány) visszahúzódáskor ne az ellenlábás, tehát a 180 fokos helyzetben állapotjék meg (*g*), hanem további 90 fokot leírva, ebből a helyzetből (*e*) történjék az új kicsapás. Hasonlóképpen a normális, balracsavarodó pályának



17—18. ábra. Transzlatorikus (sikló) mozgást végző és jobbracsavarodó pályán hátrafelé úszó állatok csillóhullámai. —————> a mellő testvég iránya. 450 ×, 900 ×

a hátráló mozgásba való átesapásakor a visszahúzódó csillónak 180 fok helyett csupán 90 fokos ívben kell az új csapásirány (*e*) készenléti helyzetéhez visszakanyarodnia.

A csillómozgás, mint az ostormozgás egy módosult formája

A csillómozgásnak állandó és megváltozott környezeti viszonyok közepe megismert jellegzetes mechanizmusával kapcsolatban felvetődik végezetül még egy kérdés: vajjon nincs-e valami szorosabb összefüggés egyrészt a csillómozgás, másrészt pedig az ostormozgás bizonyos változatai között. A kérdés felvetése annál is inkább indokolt, mert az eddigi vizsgálatok szerint az ostor és csilló csupán méretükben különböznek egymástól, finomabb felépítésük azonban lényegében ugyanaz. Az újabb, elsősorban Chatton nevéhez fűződő vizsgálatok pedig, amint azt Dogelj (1951) könyvében részletesen kifejti, mindinkább megerősítik azt a régi feltevést, hogy a *Ciliáták* és *Flagelláták* csapkodó szervecskéi között genetikai szempontból is rendkívül szoros a kapcsolat. Dogelj, éppen ezért, a csillómozgást csupán az ostormozgás egy módosult formájának tekinti.

Anélkül, hogy erre a kérdésre részleteiben kitérnék, ebben a vonatkozásban csupán arra a hasonlóságra szeretném a figyelmet felhívni, amely egyrészt a csillómozgás, másrészt pedig az ostormozgások egy bizonyos változata között fennáll.

Amint láttuk, minden egyes csilló egy teljes mozgásperiódus (tehát $1/24$ mp) alatt, jobbra keringve, lényegében egy szabálytalan kúp palástjának megfelelő pályát ír le (20. ábra *a* és *b*). Keringésében a szabálytalanságot főként az okozza, hogy miután distalis szakasza egy félkört ír le (visszahúzóadás), hirtelen, megnövekedett sebességgel kicsap egy sík mentén a legrövidebb, tehát a félkör átmérőjének megfelelő irányban (progresszív fázis). Figyelemre méltó már most az, hogy a *Flagelláták*-nál Metzner vizsgálatai szerint, rendkívül elterjedt a polárisan ízesülő ostornak egy kúppalást mentén lejátszódó mozgása. Az ostornak eme légsavarra emlékeztető pergése segítségével valósággal »beleszívja« magát az egysejtű szervezet a vízbe, s az ostor mozgásának ellenszegülő közegellenállás következtében ugyanakkor ellenkező irányú csavarmentes pályára kényszerül. Ugyancsak Metzner (1922), továbbá főként Uehla (1911) vizsgálatai révén tudjuk másrészt azt is, hogy az ostor mozgáspályájának alakja és helyzete már a *Flagelláták*-nál is tág határok között módosulhat. Így pl. bizonyos fajoknál annyira ellapulhat, hogy az ostor voltaképpen már csak egy megszabott helyzetű sík mentén csapkod. — Úgy gondolom, hogy bizonyos *Flagelláták* ostorának egy kúppalást mentén keringő mozgásformája, s a *Ciliáták* mozgásszervecskéinek, amint láttuk, hasonló jellegű körözése között a Dogelj által feltételezett élettani kapcsolatot ebben az irányban kell keresnünk.

A csillók egyoldalasan irányított, evezőcsapásszerű mozgásmódja a törzsfejlődés során azzal a fejlődésmenettel párhuzamosan alakulhatott ki, amikor a poláris helyzetű ostort vagy ostorokat fokozatosan a véglénytest felszínét körben ellepő nagyszámú, de kisebb méretű csillók tömege váltotta fel. A szabályos és egyenletes sebességű tölcseréző mozgásforma, mint motorikus hajtóerő, ebben a fejlődési stádiumban már nem lehetett megfelelő, hiszen az ellenlábás fekvésben, a test túloldalán köröző csillók szívó hatása egymást kölcsönösen közömbösíti. Ezért a csillók mozgása, a sebesség és a mozgáspálya formája tekintetében, két egymástól mindinkább különböző szakaszra tagolódott: a meghatározott síkban, nagy sebességgel végbemenő kicsapás fázisára és a lassúbb visszahúzóadásra, amely utóbbi szakasz egyúttal többé-kevésbé megőrizte korábbi, kúpformájú mozgáspálya-jellegét. — Ezzel a hipotézissel kapcsolatban érdemes volna mindenképp azoknak a *Flagelláták*-nak helyváltoztatásmódját közelebbről tanulmányozni, amelyeknél a motorikus hajtóerőt a poláris helyzetű ostor tölcseréző keringése szolgáltatja. Figyelembevételre ugyanis a visszahúzó csillók csökönnyösen egyirányú, mindig az óramutatóval együttjáró körözését, könnyen lehetséges, hogy ezeknél a *Flagelláták*-nál is ilyen irányú ostormozgás, ill. a testnek az ellenkező irányú, tehát jobbra-csavarodó mozgáspályája dominál.



19. ábra. Balrac-savarodó állat, kifelé sodró teknőcsillókkal. 380 ×

Támpontok a csillómozgás elméletéhez

Amint az előző fejezetekben tárgyalt kérdésekből is kitűnik, a csillómozgás külső mechanizmusával összefüggő kérdéskomplexum bizonyos mértékig elemezhető, tanulmányozható, mivel ezek a jelenségek közvetett és közvetlen módszerek segítségével a megfigyelés, sőt a kísérlet számára is hozzáférhetőek. A csilló mikroszkópikus mérete ezzel szemben mindezideig útját állotta annak, hogy rajta behatóbb kémiai vizsgálatokat végezhessünk. Érthető tehát, hogy a működő csilló belsejében lezajló intraplazmatikus folyamatokról, a különböző vegyi átalakulások során létrejövő hatóerők természetéről, azok eloszlásáról, — végeredményben tehát a csillómozgás végső okáról ma még úgyszólván semmit sem tudunk. A belső vegyi, ill. energetikai folyamatokra vonatkozó adatok úgyszólván teljes hiánya természetesen tág teret hagy a képzelet csapongása számára, s így érthető a csillómozgásra vonatkozó elméletek feltűnő nagy száma. Ezek között különösen Schäfer (1891), Heidenhain (1911), Gray (1928) és Ludwig (1931) elméletei a legismertebbek.

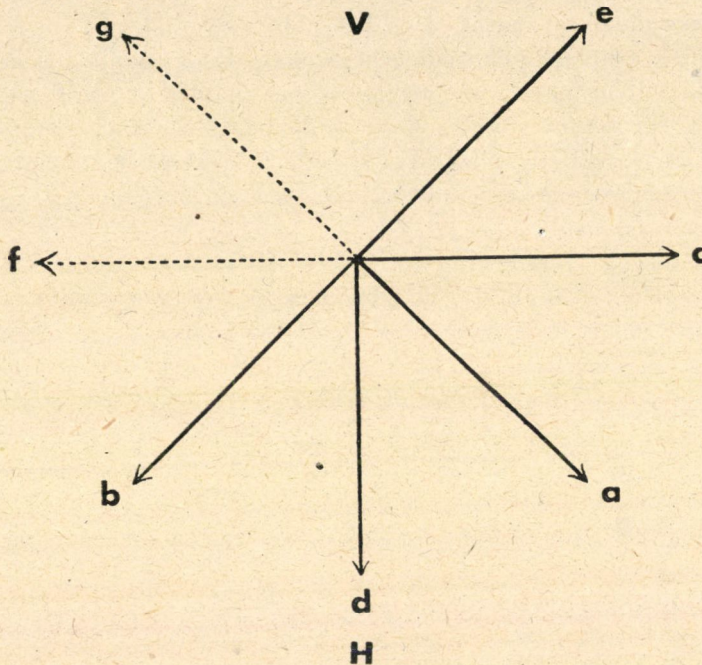
Annyi mindenesetre bizonyos, hogy exakt, elsősorban pontos vegyi elemzéseken alapuló támpontok hiányában végeredményben az eddig kidolgozott elméletek egyike sem alkalmas arra, hogy a csilló mozgása közben lejátszódó bonyolult jelenségeknek, főként a mozgás különböző módosulatainak egyetlen, általános érvényű magyarázatát megadja. Éppen ezért nem sok értelme volna annak, hogy sorra véve különböző szerzők felfogását, bennük kikeressem azokat a pontokat, amelyekkel vizsgálataim egyik-másik eredménye leginkább összhangba hozható. Még kevésbé szeretnék abba a hibába esni, hogy az eddigi, csupán tájékozódó jellegű vizsgálatok alapján, a kellően meg nem alapozott elméletek számát magam is egy újabbal gyarapítsam. Ehelyett helyesebbnek tartom, ha röviden összefoglalom azt a néhány adatot és megfigyelést, amelyek alapján mozgáskor a csilló belsejében lejátszódó *folyamatok természetére*, s főként a *működő erők eloszlására* vonatkozóan valamelyes következtetést lehet levonni.

A csillómozgás végső okát érintő elvi jelentőségű kérdések közül még leginkább megalapozottnak látszik az a felfogás, hogy a csilló a sejtplazma közreműködése nélkül is *autonom mozgásra képes*. Több más szerző után magam is ismételten megfigyeltem azt az érdekes jelenséget, hogy a véglénytestről levált csilló egy ideig még a szabad víztérben is csapkodó mozgást végez. Ugyancsak ezzel a felfogással magyarázhatók csak meg kielégítően azok a regresszióra vonatkozó képek, amelyek szerint pl. a *csillócsúcs* hosszabb-rövidebb ideig *nagyobb sebességgel mozog, mint a törész*, továbbá, hogy a csilló disztális szakaszán megfigyelhető görbületi hullám a fázis későbbi stádiumaiban a törész irányában, tehát a *test felé* haladva terjeszkedik ki.— Mindezek a jelenségek csak egyféleképpen értelmezhetők: a csilló csapkodását kiváltó vegyi-energetikai folyamatok színhelyét a csilló plazmájában kell keresnünk, s csupán a csapkodás szabályozása történik a sejttest közreműködése mellett.

A csillók különböző mozgásformáiról kapott rögzített képek másrészt világosan tanúsítják, hogy nemcsak a kicsapás, hanem a *visszahúzóadás fázisa is aktív folyamat*. Semmiképpen sem állhatja meg tehát a helyét az a lényegében *Heidenhain* (1911) nevéhez fűződő, s meglehetősen elterjedt felfogás, amely szerint a nyugalmi, az egyensúlyi helyzetéből a kicsapáskor kimozdított csilló egyszerűen rugalmassága következtében, tehát *passzive* tér vissza újra a kiinduló helyzetbe. A regresszió lefolyására vonatkozóan kapott képek több szempontból is ellene mondanak ennek az elképzelésnek. Visszahúzóadás közben ugyanis a csilló 1. kitér a kicsapás síkjából, 2. disztális szakasza huzamosabb ideig a haladás irányába, tehát előrefelé görbül, 3. sebessége változó, 4. rajta erős, egyoldali kontrakcióra utaló görbület keletkezik.

Különböző jelenségek, mint pl. egy bizonyos csapásirány biztos betartása, a csapásnak villámgyors, de ugyanakkor szigorúan megszabott irányba történő könnyű átváltása, s végül a kicsapás folyamatának rendkívül rövid időtartama arra utalnak, hogy a csilló összehúzóadása *preformált* s egymástól bizonyos

mértékig *izolált elemek* segítségével történik. Ez a következtetés viszont, ha módosult formában is, de újra aktuálissá teszi néhány, még a századforduló táján működő szerzőnek Engelmann 1881 ; Ballowitz, 1890 ; Heidenhain, 1911), azt a részben megfigyelésekre is támaszkodó elgondolását, hogy t. i. a csilló összehúzódnási képessége (éppúgy mint az izomé) egy szubmikroszkópikus, hosszanti irányítottságú rostos szerkezethez kötött. Ezt az elgondolást ter-



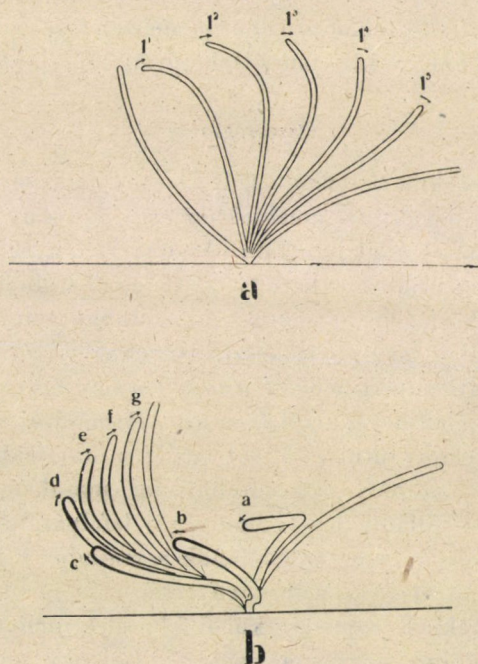
20. ábra. A testesillók csapásirányainak vázlatos rajza a gyakoriság sorrendjében. *V* a mellső testvég iránya. A szaggatott vonallal kihúzott nyilak az irodalomban szereplő, de a készítményekben eddig még elő nem került csapásirányok

mésztesen még egy további feltevéssel kellene kiegészítenünk, hogy t. i. a csilló alkotásában résztvevő szubfibrillumok élettani vonatkozásban bizonyos mértékig önállóak, tehát hogy lokális ingerhatásokra külön-külön, esetleg nyalábonként is különböző mértékű kontrakcióra képesek.

Az utóbbi években ezen a téren is megindult elektronmikroszkópikus vizsgálatok, — amennyire a számomra hozzáférhető irodalom alapján megállapítható volt — úgy látszik több vonatkozásban igazolni fogják ezt a régi, sokat támadott, majd az utolsó évtizedben egészen háttérbe is szorított felfogást. Így Schmidt, Hall és Jakus-nak (1943), Jakus-nak és Hill-nek (1946), továbbá Foster, Baylor, Meinkoth és Clark-nak (1947) különböző objektumokon (hím csirasejtek farokostorán, különböző véglényfajok csillóin, ill. ostorain) végzett vizsgálatai egybehangzóan azt mutatják, hogy a csapkodó szervecs-

kéknék bonyolult, hosszanti irányítottságú, bizonyos Flagelláták-nál csavarmentesen sodort belső struktúrájuk van, amennyiben mindenütt nagyjában egyenlő számú (9–11) és vastagságú szubmikroszkópikus fibrillumból tevődnek össze.

A bennünket közelebbről érdeklő *Paraméciu*-mot illetően Schmidt, Hall és Jakus, majd később az ú. n. »shadow casting«-technika alkalmazásával Jakus és Hill fentebb említett munkái tartalmaznak értékes adatokat. Azt találták, hogy a *Paramécium* egy csillójának alkotásában rendszerint 11 fibrillum



21. ábra. Ugyanazon csilló egymást követő mozgásformái a gyorsrögzítő eljárás alapján; a a kicsapás, b a visszahúzódás fázisában

vesz részt. Ezek a csilló egész hosszában végighúzódnak, hosszúságuk a csillóéval azonos (10–15 μ), átmérőjük viszont 300–600 Å között változik. Osmiumperoxyddal rögzített készítményekben a komponens rostok rendszerint kompakt köteggé tapadnak össze, míg a rögzítetlen (csak beszárított) csillók többékevésbé alkotó fibrillumokra pamacolódnak szét. Eddig még nem sikerült kideríteni azt az érdekes kérdést, hogy az élő csillóban mi fogja össze a rostok nyalábját; viszont más vizsgálati objektumokon (emlős-spermium farknyúlvánnya, *Euglena*-félék ostora) egy csavarmentes szerkezetű hüvelyt már ki tudtak mutatni a fibrillumok körül (Pitelka, 1949). Hasonlóképp nem találtak meg eddig a *Paramécium*-csillókon a tengelyszálat sem, az egyes rostok egymáshoz minden tekintetben hasonlóak.

Nyilvánvaló, hogy ez a hosszanti rostos szerkezet, továbbá a komponens rostoknak feltételezhető lokális összehúzódnási képessége már könnyűszerrel kiválthatja a csilló legbonyolultabb mozgásváltozásait is; a csapásirány biztos betartását a megfelelő oldal fibrillumainak (vagy fibrillumának) kontrakciója minden további nélkül biztosítani tudja. Az egyes rostok, rostcsoportok akcióbalépését pedig, a csillót az ingerületvezető neuronéma-rendszerhez kapcsoló és főként Gelei, Chatton és Klein vizsgálatai révén megismert bonyolult bazális készülék érzékenyen szabályozhatja. Kétségtelenül nagymértékben lendítené előre ezen a téren tudásunkat egy olyan módszer, amely a csillótöveket körülhálózó neuronéma-rendszer elemeinek elektronmikroszkópikustanulmányozását tenné lehetővé.

Összefoglalás

A közlemény azokat a csillómozgás mechanizmusára vonatkozó vizsgálati eredményeket ismerteti, amelyekhez egy újonnan kidolgozott gyorsrögzítő eljárás alkalmazásával jutottam. Az eljárás lényege az, hogy az alkalmazott rendkívül energikusan ható rögzítőszer (ozmium-szublimát) a csilló protoplazmáját gyakorlatilag a hatás pillanatában megdermeszti. Az ily módon kapott, s utólag megfestett készítményekkel a természetes helyváltoztatását végző vizsgálati objektumon (*Paramécium*) az egyes csillóknak a rögzítés időpontjában elfoglalt helyzetéről és mozgásformájáról voltaképpen egy-egy élethű pillanatfelvételhez jutunk. Mivel pedig a kötelékben működő csillók egymáshoz viszonyítva szabályos fáziseltolódással (metakrónikusan) működnek, egyben mód nyílik a villámgyors csillómozgás lefolyásának rekonstruálására. A módszer olyan érzékeny, hogy a csillónak a másodperc kétszázadrésze alatt lejátszódó elmozdulását is analizálhatóvá teszi.

Főbb eredmények: 1. Konstans külső feltételek mellett a csilló kicsapás- és visszahúzódnásmódjának pontos elemzése. 2. Egy-egy teljes mozgásperiódus, továbbá a progresszív és regresszív fázis abszolút időtartamának meghatározása. 3. A kapott, az irodalomban szereplőktől több vonatkozásban eltérő adatok alapján a csillómozgás törvényszerűségeinek, továbbá a hatékony csillóműködés elvének a megállapítása. 4. Változó környezethatásokra a csillómozgás lefolyásában bekövetkező főbb változások megállapítása. 5. A csillómozgás ú. n. külső mechanizmusára vonatkozóan kapott fenti adatok bizonyos mértékig módot nyújtanak arra is, hogy azokból a működő csilló belsejében lejátszódó kémiai-energetikai folyamatok természetére, főként a hatóerők eloszlására vonatkozóan következtetéseket tudjunk levonni.

IRODALOM

1. *Averdes, F.*: Untersuchungen über begeisselte und beflimmerte Organismen. Arch. Entw. Mech. 52. 281. 1922a.
2. *Averdes, F.*: Studien an Infusorien über Flimmerbewegung, Lokomotion und Reizbeantwortung. Arb. aus dem Gebiet der experim. Biologie. H. 3. Berlin, 1922b.

3. *Ballowitz, E.* : Fibrilläre Struktur und Kontraktilität. *Pflüger's Archiv.* 46. 433. 1889.
4. *Chatton, E.* u. *Lwoff, A.* : Les Ciliés apotomes. *Morphologie, éthologie, cytologie, évolution, systématique, I. Aperçu historique et général; étude monographique des genres et des espèces.* Arch. Zool. exper. gen. Bd. 77. S. 1. 1935.
5. *Dembcowsky, J.* : Über die Nahrungswahl und die sog. Gedächtniserscheinungen bei *P. c.* *Trav. Labor. biol. Nencki Varsovie, T. 1.* 1921.
6. *Doflein, F.* u. *Reichenow, E.* : Lehrbuch der Protozoenkunde. Jena, 1927.
7. *Dogelj, V. A.* : Obscsaja protistologija. Moskva. 1951.
8. *Engelmann, Th. W.* : Über die Flimmerbewegung. *Z. Med. u. Naturwiss.* 4. 321—478. 1868.
9. *Foster, E., Baylor, M. B., Meinkoth, Fr. A., Clark, G. L.* : Anelektron microscope study of protozoan flagella. *Biol. Bull.* 93. 114—121. 1947.
10. *Gelei, J.* : Cilienstruktur u. Cilienbewegung. *Verh. zool. Ges. Kiel. Zool. Anz.* 2. Suppl. 1926.
11. *Gelei, J.* : Eine neue Osmium-Toluidinmethode für Protistenforschung. *Mikrokosmos.* Jahrg. 20. Heft. 5. 1926—27.
12. *Gelei, J.* : Eine mikrotechnische Studie über die Färbung der subpelliculären Elemente der Ciliaten. *Z. Mikrosk.* 51. 1934.
13. *Gray, M. A.* : Ciliary movement. Cambridge, 1928.
14. *Hartmann, M.* : Allgemeine Biologie. 2. Aufl. Jena. 1933.
15. *Heidenhain, M.* : Plasma und Zelle. I., II. Jena. 1911.
16. *Jakus, M. A.* and *Hall, C. E.* : Elektron microscope observations of the trichocysts and cilia of *Paramecium.* *Biol. Bull.*, 91. 1946.
17. *Calmus, H.* : *Paramecium.* Das Pantoffeltierchen. Jena. 1931.
18. *Khawkinge, M. W.* : Le principe de l'hérédité et les lois de la mecanique en application à la morphologie de cellules solitaires. *Arch. Zool. exper. (II.), T. 6.* 1888.
19. *Klein, B. M.* : Das Ciliensystem in seiner Bedeutung für Lokomotion, Koordination und Formbildung mit besonderer Berücksichtigung der Ciliaten. *Erg. d. Biologie, Bd. 8.* 1932.
20. *Krijgsmann, B. J.* : Beiträge zum Problem der Geisselbewegung. *Arch. Prot.* Bd. 52. 1925.
21. *Kühn, A.* : Grundriss der Allgemeinen Zoologie. Stuttgart. 1949.
22. *Ludwig, W.* : Untersuchungen über die Schraubenbahnen niederer Organismen. *Zeitschr. vergl. Physiol.* Bd. 5. H. 9. 1929.
23. *Ludwig, W.* : Zur Theorie der Flimmerbewegung (Dynamik, Nutzeffekt, Energiebilanz). *Zeitschr. vergl. Physiol.* Bd. 13. 1931.
24. *Ludwig, W.* : Das Rechts-Links-Problem im Tierreich u. beim Menschen. Berlin. 1932.
25. *Merton, H.* : Experimentelle Untersuchungen des Kinoplasmas der Flimmerzeugung. *Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat.* Bd. 2. H. 3. 1925.
26. *Metzner, P.* : Stroboskopie. *Z. für wiss. Mikr. u. wiss. Technik.* Bd. 36. 1920a.
27. *Metzner, P.* : Zur Mechanik der Geisselbewegung. *Biol. Zbl.* 40. 1920b.
28. *Metzner, P.* : Studien über die Bewegungsphysiologie niederer Organismen. *Naturwissensch.* Bd. 11. 1923.
29. *Párducz, B.* : Új gyorsrögző eljárás a véglénykutatás és oktatás szolgálatában. *Annales Nat. Mus. Nation. Hung.* T. II. 1952a.
30. *Párducz, B.* : Die Fixation als Reizwirkung in der Tätigkeit der Zellorganellen. *Acta Biol. Hung.* 1952b.
31. *Peter, K.* : Das Centrum für die Flimmer- und Geisselbewegung. *Anat. Anz.* 15. 1899.
32. *Prandl, L.* : Zur Hydrodynamik der Infusorien. *Naturwissensch.* Bd. 11. 1923.
33. *Pütter, A.* : Die Flimmerbewegung. *Erg. Physiol.* 2, II. 1903.
34. *Reichert, K.* : Über die Sichtbarmachung der Geisseln und die Geisselbewegung der Bakterien. *Centralb. f. Bakter.* I. Abt. 51. 1909.
35. *Schäfer, E. A.* : On the Structure of Amoeboid Protoplasm, with a Comparison between the Nature of the Contractile Process in Amoeboid Cells and in Muscular Tissue, and a Suggestion regarding the Mechanism of Ciliary Action. *Proc. Roy. Soc.* 49. 1891.
36. *Uehla, V.* : Ultramikroskopische Studien über Geisselbewegung. *Biol. Zbl.* 31. 1911.
37. *Valentin, G.* : *Wagner's Handwörterb. der Physiol.* 1. 1842.
38. *Verworn, M.* : Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. *Pflüger's Archiv.* 48. 1890.
39. *Verworn, M.* : Allgemeine Physiologie. Jena. 1909.
40. *Williams, L. W.* : The Structure of Cilia, especially in Gastropods. *Amer. Naturalist.* 41. 1907.