

AZ IZOMMŰKÖDÉS ALAPTÖRVÉNYEI

JENDRASSIK LORÁND, FAISZT JÓZSEF és BARTHA TIBOR

(A II. Biológiai Vándorgyűlésen, Szegeden elhangzott előadás)

Az élettani kutatás célja az életműködések lefolyását megállapítva, eredményeit ún. törvények, törvényszerűségek, szabályok, szabályszerűségek, tételek formájába foglalni. Ezek, mint tudjuk, azt mondják ki, hogy meghatározott belső és külső körülmények között, a szervezetben milyen változások szoktak történni. Legfontosabbak persze az alapfunkciókat kifejezők, ezeket mondjuk alaptörvényeknek.

A következőkben nem az izomműködés ismert és elfogadott alaptételeit kívánjuk elmagyarázni. Szólani kívánunk azonban olyanokról, amelyek, jelentőségük dacára az izomélettan mai ismert szövegeiből hiányoznak. Rá kívánunk mutatni azután egyes nagyigényű állításokra, amelyeket ma tanítani szoktak, de helytelenek, avagy korrekcióra szorulnak. Főként azonban azokkal az új törvényekkel szeretnénk, áttekintő formában, foglalkozni, amelyek újabb kutatásaink zsákmányai, és amelyek az izom ingerlékenységének és kontraktilitásának magyarázatában lényegesek.

Az I., 1956-i vándorgyűlésen az izomkontrakció kezdő vegyefolyamataira vonatkozó megfigyeléseinket ismertettük. Többek között kimutattuk, hogy sem az izom rövidülése, sem ellazulása nem jár együtt szükségképpen pergentartalombeli változással. (Pergen-eknek gyűjtőnéven a makroerg foszphatokat nevezzük, köztük az ATP és KrP a főpergenek). Ha volna is bennük változás, ez használt analitikai eszközeink számára hozzáférhetetlenül kicsiny, s az egyetlen rángás alatt fejlődő hőmennyiséghez képest is elenyésző volna. Azt találtuk azonban, hogy azonnal bomlanak a főpergenek, ha nemcsak kontrahálódik az izom, hanem aktíve feszül is és munkát végez. Ezek alapján kimondottuk, mint alaptételt: *A kontrakció maga nem, csak az erő és munkakifejtés jár együtt kimutatható pergenbomlással.* Úgy hisszük, ezt az izomkontrakció minden magyarázó-kísérletének tekintetbe kell vennie.

A továbbiakban magának a fizikai teljesítménynak törvényeit vizsgáltuk, tekintettel a kontrakció két főformájára, a rángásra és a tetanuszra. Becsessé tette szemünkben a talált eredményeket az, hogy erősen átjátszott területről valók, hiszen éppen az izomélettan áll a modern kutatás kezdete óta az érdeklődés előterében, minthogy a legkiválóbb fiziológusok először itt reméltek egy életfunkció fizikokémiai magyarázatáig eljuthatni.

Különös, hogy a tetanusz keletkezése a rángások összetevődéséből még ma sincs kielégítően megmagyarázva. A kérdés érdemi elintézetlenségét jelzi a terminológia rendezetlensége. A rángásnak nincsen internacionális neve, s a különböző nemzetek csak saját nyelvükön tudják kifejezni, mint „rángás”, „Zuckung”, „secousse”, „twitch”, stb.; a tetanusz-nak pedig nemzeti nevei hiányoznak, de nemzetközi neve sem célszerű, mert a tetanusz betegségével közös. A hiányok pótlására vannak megfelelő javaslataim, de őket egyelőre használni nem akarom, mert nézetem szerint a terminológiai javaslatokat célszerűbb előbb megfelelő nemzeti, illetve nemzetközi szakbizottságoknak elfogadni, s csak azután venni használatba.

A tetanusz keletkezését az ismételt ingerek kellő magas frekvenciája alapján szokás, látszólag plauzibilis módon, magyarázni (amikor is az ingerközöknek a rángásidőnél kisebbnek kell lennie). Ezzel azonban a tetanusz leglényegesebb vonása még nincsen megmagyarázva, az ti., hogy miért erősebb alatta a kontrakció, valamint a feszülés. Ez az, ami a vázizmot a szintén harántcsíkos szívizomtól viselkedés tekintetében a leginkább megkülönbözteti. Nemrég múltott 100 éve, hogy ezt a körülményt HELMHOLTZ az ő *szummáció-* vagy *szuperpozíció-törvényében* kifejezte. A tetanusz magassága a rángásénak, a körülményektől függően, 2—5-szöröse is lehet.

A jelenség magyarázatára nézve nem lehet közömbös, hogy ha bizonyos fizikai vagy vegyi hatások a rángás magasságát módosítják, vele párhuzamosan változik-e a tetanusz magassága is. Ez irányú kísérleteink azt mutatják, hogy e párhuzamosság általában nincs meg. Hogyha ugyanis az izmot bizonyos fizikai vagy kémiai hatásoknak vetjük alá, e hatások a rángás és a tetanusz elérhető maximális magasságát ellenkező értelemben befolyásolják. Így, hogyha az izom terhelését jelentékenyen növeljük, illetve nyújtjuk, avagy pedig a Ringer-oldat Ca-tartalmát növeljük meg a rendes érték 3—5-szörösére (0.06—0.1% CaCl_2), akkor a rángásmagasság (ugyanúgy a feszülés) lényegesen csökken. Még kifejezettebb ez, ha a két tényező együttesen hat, tehát, ha emelt Ca-tartalmú oldatban terheljük meg erősen az izmot. A tetanusz maximális magassága ennek dacára ilyenkor is közel változatlan marad.

Kimondhatjuk tehát a *törvényt*: *A rángás és tetanusz maximális magasságai függetlenek egymástól, az egyiknek valamely tényező által okozott változását nem követi szükségképp a másiknak hasonló irányú változása.*

Természetes, hogy e törvény nem akarja azt állítani, hogy a tetanusz nem rángások összetevődése. Kétségtelenül mutatja azonban, hogy a szummáció nem egyszerű addíciós jellegű folyamat. Benne még olyan egyéb mozzanatok is szerepelnek, amelyeknek jelentősége a két kontrakciós formánál eltérő, s a végeredményt különbözőképpen befolyásolják.

Egy másik egyszerű törvény, amit a tökéletlen tetanuszok görbéinek megfigyelése tanúsít, és amit érdemesnek tartok most megfogalmazni és kimondani, a *tetanusz tökéletesedésének (perfektualizációjának)* más néven

teljesedésének (totalizációjának) törvénye. Minden tökéletlen tetanusz görbéjének csipkézetei, ha másodpercek során át tart a folyamat, mindjobban simulnak, kellő idő után rendszeren megszűnnek (Vö. GAD és HEYMANS, szintúgy HARTREE és HILL-nél). A törvény érdekessége azért nem nagy, mert magyarázata igen egyszerű. A folytonosan fokozódó fáradás az összetevődő rángások tartamát mindjobban nyújtja, az új inger tehát a megelőző rángást egyre korábbi és korábbi stádiumban találja. Amikor behatása a rángásgörbe tetőpontjához ér vissza, a tetanusz tökéletesen, teljesen simává válik. A jelenséget törvény alakjában kimondani mégis érdemesnek látszik, mert ellenkező értelmű állítással is találkozunk az irodalomban, mégpedig egy igen lényeges helyen, a NAGEL f. „Handbuch der Physiologie des Menschen” izomfejezetében, M. v. FREY tollából, aki szerint tartósabb tetanuszok fokozatosan mind kifejezettebb önálló rángások sorává hajlamosak feloldódni. Mi ezt a jelenséget vázizmon, legalábbis a békánál, sohasem találjuk, hanem csak sima izmokon, pl. melegvérűek bélizomzatán, amelyeknek kontraktúrái, szinte szabályként, eső tendenciát mutatnak, s egyre erősebb automatás kontrakciók sorozatába mennek át. Béka vázizmán azonban az említett tökéletesedési törvény az érvényes.

A vázizom legjellemzőbb tulajdonsága, szemben a szívizmokkal, a rángások szuperpozíciója, összetevődésükben, a tetanuszban. Az izomműködés teljes magyarázatához ennek megválaszolása is szükséges. E probléma megértéséhez célszerű egy sokat tárgyalt, s a vázizomra is érvényesnek tartott tétellel, a „minden vagy semmi” törvényével szembenéznünk. Ez az eredetileg idegroston megismert tétel, mint tudjuk, azt mondja ki, hogy a küszöböt éppen meghaladó erősségű inger egyúttal maximális hatású is. A vázizom viselkedése tulajdonképpen ellentmondani látszik e törvénynek, mert az inger erősségét a küszöb fölött is fokozva, az izmon fokozatosan nagyobb és nagyobb hatások (rángások) megjelenését látjuk. LUCAS, ADRIAN és mások munkássága alapján azonban már közel négy évtizede tudjuk, hogy e viselkedés oka csupán a rostok különböző ingerlékenysége és elérhetősége az ingerlő áram számára; izolált izomrost a minden vagy semmi törvényének megfelelően viselkedik. (Bizonyos leírt kivételek szempontunkból most nem lényegesek.) Mi azt tartjuk azonban, hogy mindezek dacára a vázizomra a minden vagy semmi törvényét így kimondani nem szabad, mert az a jelenségeket nem jól fejezi ki, sőt éppen félrevezető. Az a körülmény, hogy a rángás fennállta alatt adott második ingerre a kontrakció magassága és erőssége fokozódik (s még a továbbiakra is), nyilvánvalóan bizonyítja, hogy egyetlen ingerre *nem minden* jött ki a vázizomrostból, s hogy annak teljes összehúzóódását csak több inger tudja kiváltani. Próbálták a törvényt úgy fogalmazni, hogy ipso facto csak egyetlen inger hatását mondja ki. A „minden” azonban így is félrevezető, más fogalmazás és elnevezés kétségtelenül célszerűbb volna. Az elnevezés azonban nem oldhatná meg az alapvető problémát, hogy

hogyan tudják az egyes rángásokat kiváltó ingerek, sűrű egymásutánban hatva, a sokszorosan magasabb tetanuszt létrehozni.

Itt le kell számolnunk egy elterjedt téves magyarázattal, amely a bécsi pharmako-fiziológustól, FRÖHLICHTŐL származik, s a régi nagytekintélyű VERWORN könyvein át jutott REIN kitűnő modern tankönyvébe, ahonnan a legelterjedtebb magyar tankönyv vette át. Így ezt a dolgot nálunk is évtizedek óta egész tévesen tanítják. E nézet szerint ugyanis a tetanusz összehúzódása azért erősebb fokú a rángásénál, mert alatta, az ismételt ingerlés következményeképpen, egyidejűleg több kontrakciós orsó (csomó, hullám) fut végig, s van egyidejűleg jelen. Így szemléletesen elképzelhető volna (amint azt a magyar könyv egy ábrája mutatja is), hogy a tetanuszos kontrakció többszöröse a rángásénak. Eltekintve azonban különböző nehézségektől, amikkel e magyarázat járna, helytelensége egyszerűen bizonyítható. Lehetőség ugyanis csak akkor volna, ha egy izomroston elérhetne több kontrakciós csomó, aminek hosszát a rángás időtartama (kb. 0.1 sec), s a kontrakció terjedési sebessége (1—3 msec) határoz meg. Eszerint a csomó hossza 10—30 cm, a csupán 3 cm hosszú békasartorius hosszának kb. 3—10-szerese. Tehát nem hogy több kontrakciós csomó nem fér el az izomroston, hanem egyetlen egy sem, s rendszeren csak harmada vagy tizede. Így a tetanuszos szuperpozíció e magyarázata nyilvánvalóan helytelen. (BEZNÁK tankönyvének tárgyalásmódja a tetanusz létrejöttére nézve egyenesen félrevezető, s komoly magyarázattal nem is próbálkozik.)

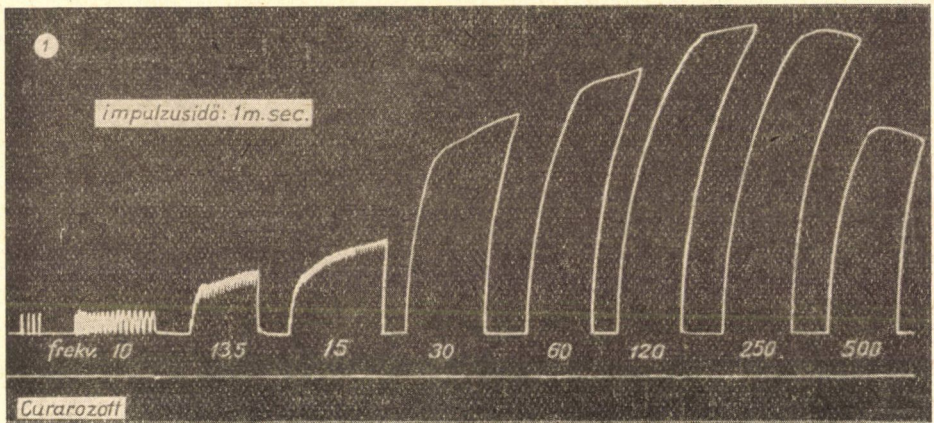
Magam egy ideig egy más természetű magyarázatot tartottam valószínűnek, amiről most is csak nehéz szívvel tudnék lemondani. Ez a magyarázat az ingerületi folyamat és a kontrakció kapcsolódásának jelenségét venné alapul, azét a jelenségét, amelyhez sokáig hozzá sem tudott nyúlni az izomélettan, de amely újabban az érdeklődés homlokterében áll. Amikor ugyanis az izom ingerületi folyamata a sarcolemmán végigszalad, bizonyos jeleket kell a rost belsejében levő myofibrillumok felé adnia, hogy ezek útján őket összehúzásra készítse. Képzeltető volna, hogy ez a Z-hártyán át történnék, talán hasonló vezetési mechanizmus útján, mint amellyel az ingerület a sarcolemmán fut végig. De lehetséges volna, hogy ezt a hatást valamely anyag diffundálása jelentené, a sarcolemmától befelé (amit mobilátor-nak avagy aktivátornak nevezhetnénk). Persze, lehetne az is, hogy egy anyagnak éppen ki kellene jutni ilyenkor a myofibrillumokból. Ezen mobilátor útja is a Z-hártya lehetne, ami talán hálószerkezetű (ez magyarázná a legjobban ismert mechanikai tulajdonságait), s a háló fonalai lehetnének üresek, cső-szerűek. Képzeltető útjai lehetnének ezen anyagáramlásnak a SJÖSTRAND által nemrég elektronmikroszkóppal kimutatott rések is, amik a myofibrillumok közt harántirányban haladnak, tehát merőlegesen a rost hosszára. Magam és mások is gondoltak már arra, hogy ez az anyag a calcium. HILL rámutatott arra, hogy a diffúzió túl lassú folyamat ahhoz, hogy segítségével

a mobilizáló hatás a sarcolemmától a rost belsejéig bejuthasson. Én úgy gondolom, hogyha a mobilator egy kapillaraktív anyag volna (akár feltétlen, akár feltételes), az kellő gyorsasággal, még a lappangási időszak alatt a rost tengelyéig is beérhetne. (BRINKMAN és SZENT-GYÖRGYI szerint ezek több méteres másodpercenkénti sebességgel terjednek a fázishatárfelületeken.) Minthogy azonban bizonyára kellő koncentrációnak kell felhalmozódnia ezen anyagokból (bármik is) a hatás helyén, bejutásuk nem mehet egész könnyen. Nézetem szerint tehát elég valószínűnek tűnhetne fel a tetanuszos szuperpozíciónak következő elmélete: Egyetlen inger hatására a mobilatorok csupán a sarcolemmához legközelebb eső, tehát külső fibrillumrétegeket tudnák elérni és őket összehúzódnásra bírni. Ezért alacsonyabb és gyengébb a rángás, mint a maximális tetanusz. A további ingerekre felszabaduló és bediffundáló mobilátormennyiségek azután a további belső rétegekben is kellő koncentrációt érnének el ahhoz, hogy (a 2.—5. hatására) végül a legbelsőbb fibrillumok is kontrahálódjának. Sokáig azt hittem, hogy ez a magyarázat teljesen új. Később ismertem azonban meg HILL-nek egy 1950-ből való, az irodalomban nem kellően méltányolt dolgozatát, amelyben ezt a gondolatot felveti, de az ott leírt kísérleteivel mindjárt meg is cáfolja. Ezekben a rángás és tetanusz állapotában lévő izmokra meghatározott külső rántásokat alkalmaz, s a fellépő feszüléseket piezoelektromos-oszcillográfos úton regisztrálja. Azt találja így, hogy a rángásban levő izom feszülése teljesen egyenlő a maximális tetanuszban levőével. A szokásos módszerek azonban azért nem mutatják ezt, mert a nyúlékony izmon (amelyben a kontraktilis és rugalmas szakaszok sorosan vannak egymásután kapcsolva), a nyúlásnak kellő időt igénylő folyamata miatt az egyensúly nem tud a rángás alatt beállni. Ha azonban egyetlen rángás alatt valójában a teljes feszülési erőt a rost produkálja, úgy benne az összes fibrillumnak részt kell vennie, s a rángás és tetanusz tárgyalt elmélete nem lehet helyes. Tekintettel azonban arra, hogy e kísérletek nem a legegyszerűbbek, és értelmezésük is alapos megfontolást kíván, úgy vélem, még ne tekintsük lezártnak e fontos problémát, s várjuk meg további megerősítő vizsgálatok eredményeit. Amennyiben Hill ezen következtetései véglegesen elfogadhatónak bizonyulnak, akkor értelmet nyer a minden vagy semmi törvénye is, legalábbis a rost kontraktilis szakaszaira nézve, mert ezek így már egyetlen ingerre is minden erő kifejtésüket tudnák aktiválni.

Minthogy az izom összehúzódnását ingerülete előzi meg és váltja ki, alapvetően fontosak az *izom ingerlékenységének törvényei*, mind a természetes, mind az elektromos ingerekkel szemben. Tekintettel pontos adagolhatóságukra, célszerű a kérdés elvi alapjait az elektromos ingerekre tisztázni, s ezek ismeretében foglalkozni a természetes, neurogén ingerekkel. Az eddigi ismeretek terén a főhiány az, hogy az ingerlés törvényei lényegében az ingerküszöbökre vannak kidolgozva, s az izomra is csak ezeket ismerjük. Ezt a helyzetet talán az okozta, hogy e kérdések tanulmányozásában igen nagy rész jutott fizikusok-

nak, akik a szervek sajátos viszonyai és működés módja iránt kevésbé érdeklődtek, s még a kvalitatív viszonyok tisztázása előtt mindenáron kvantitatív törvények konstruálására törekedtek. Nézetünk szerint azonban az izomra nézve sokkal fontosabbak azok az ingerhatások, amelyek teljes összehúzódását képesek kiváltani, mintsem a minimális kontrakciókat adó küszöbingerek. Hiszen az izom elsősorban munkavégző szerv, s végzett munkájának nagysága a rövidüléssel arányos.

De még a küszöbértékek elektrofiziológiájában is akad korrigálni való. Így a *Lapicque f. isochronia-törvényt* még minden szak- és tankönyv emlegeti, éppenhogy némi fejszóválás kíséretében. A már elég régen megállapított

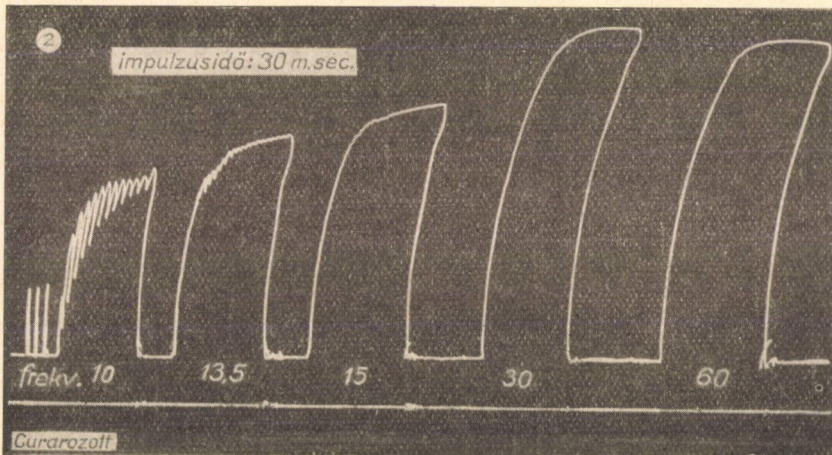


1. ábra. Curarázott béka sartoriusa. Tetanuszok 5—5 pernyi időközökben felvéve, pihenés alatt az izmokat oxigénezett Ringerben tartva; 1 msec időtartamú egyenáramlökésekkel, különböző frekvenciák mellett ingerelve. 10/sec-nél csak rángássor mutatkozik, 15/sec-nél még tökéletlen tetanusz, 30/sec-nél sima tetanusz. Az összehúzódás maximuma 120/sec-nél jön létre; 500/sec-nél ez lényegesen kisebb

valóság azonban az, hogy az isochronia törvénye teljesen helytelen, súlyos tévedésből származik, s ezért az élettan törvénytárából törlendő. E törvény szerint ugyanis az ingerlő ideg, s az ingerelt effektorszerv chronaxia-értékei mindig közel egyenlőek, mert enélkül az ideg ingerhatása nem is jöhetne létre. Megállapításánál az izmon azonban Lapicque nem gondolt arra, hogy az ideg könnyebben ingerelhető az izomnál. Ezért, ha az izmot direkt módon ingereljük, s a küszöbértéket akarjuk megállapítani, akkor a rostok közt futó idegágakra állapítjuk meg ezt. Ezért ha így, a szokásos módon a chronaxia-értékeket direkt és indirekt ingerekre egyenlőknek találjuk, csak az idegchronaxia bizonyult egyenlőnek az idegchronaxiával. Az izomchronaxiát curarozás után lehet meghatározni. Téves tehát Lapicque híres véleménye, hogy a curara az izom chronaxiáját megváltoztatja, mert éppen valódi, eredeti értékét mutatja meg, s hatalmas eltérését a mozgató idegétől. Mindezt RUSHTON

és mások már régen kimutatták. Mi csak azért említjük, mert az isochronia törvényét véglegesen eliminálandónak tartjuk, s erre szeretnénk a biológusokat figyelmeztetni.

Mi az utóbbi időben azt kutattuk, hogy az *izom maximális kontrakcióját* milyen, direkt és indirekt módon alkalmazott ingerekkel lehet létrehozni. Vizsgálataink egészen új arcú elektrofiziológiai törvényekre vezettek, amelyek eltérők a rángásra és a tetanuszra nézve. E kísérletekhez egy BOCSKAI-féle*, céljainknak megfelelően készített derékszögű impulzusgenerátort használtunk, melynek áramlökési karakterisztikái széles határok közt változtathatók.



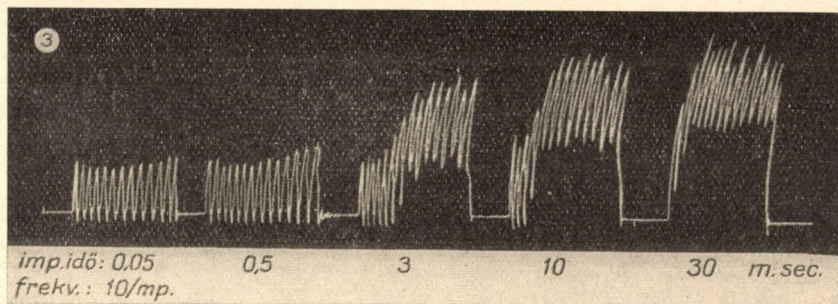
2. ábra. Ua., curarázott sartorius. Impulzus-időtartam: 30 msec. Így már 10/sec frekvenciával közép magas tökéletlen tetanusz jön létre, 15/sec-nél már sima. Maximális a magasság 30/sec-nél

Objektumul főként az *esculenta sartoriusát*, ritkábban *gastrocnemiusát* használtuk. Az elektródok, a felfüggesztőhorgok az izom két végén voltak elhelyezve. Az izmokat állandóan oxigénezett ringeroldatban tartottuk, s ezt ingerlés előtt mindig lebocsátottuk. A kontrakciókat (közepes isotoniás terhelés, 10–20 gr mellett) könnyű iviróval vittük kimográfra.

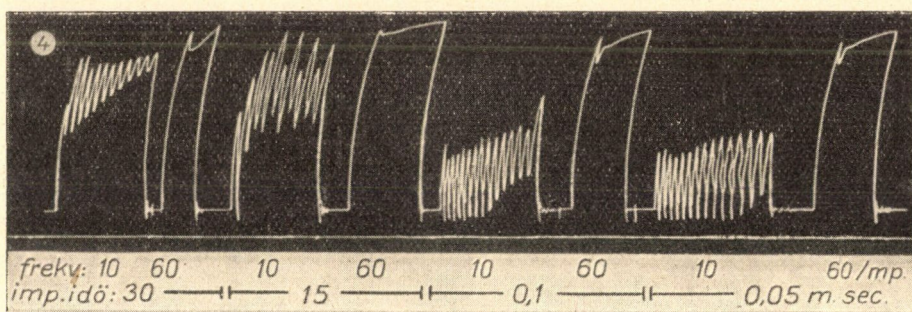
Rángás maximális értékének eléréséhez az áramintenzitás fokozása (a voltszám fokozása útján) nem volt elegendő, hanem ehhez az impulzusidőnek is bizonyos értéke elengedhetetlenül szükséges. Az impulzustartam hiányát e minimumon alul nem lehetett a voltszám emelésével pótolni. Hasonlóképpen, ha a voltszámot (tehát az áramintenzitást) nem vettük kellően magasra, akkor ennek hiányát sem lehetett az impulzustartam emelésével helyettesíteni. E karakterisztikák tehát nem voltak vikariálólóg használhatóak, mint a küszöbérték vizsgálatánál. Éppen ellenkezőleg: Az intenzitás kellő

* Budapest, VIII. Puskin u. 9., orvosegyet. Élettani Intézet.

hatásosságához az impulzustartam bizonyos alsó értéke, az impulzustartam kellő hatásosságához az intenzitás bizonyos alsó értéke volt minimálisan szükséges. Az impulzusidőnek a szélső határok közötti változtatása azonban a rángás nagyságát nem nagyon változtatja.



3. ábra. Nem curarázott béka, sartorius állandóan 10/sec frekvencia mellett ingerelve különböző időtartamú impulzusokkal: 0,5 msec-nél még rángássor; 3 msec-nél alacsony, 30 msec-nél közép magas tökéletlen tetanusz

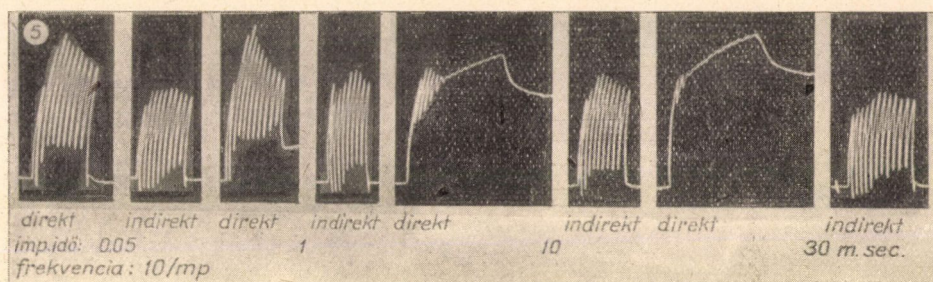


4. ábra. Curarázatlan sartorius. 2—2 tetanusz 10 és 60/sec frekvenciák mellett kül. impulzusidőkkel ingerelve. Magas impulzusidő mellett kis (10-es) frekvenciánál is magas a tetanusz, míg nagy frekvenciánál minden impulzusidő, tehát rövid esetén is magas. Alacsony frekvenciánál rövid impulzustartammal csak alacsony tetanusz keletkezik

Ha ugyanis a maximális (készülékünkön 30 msec) impulzusidővel és szupermaximális voltszámmal nyerhető rángás magasságát egységnek (1) tekintjük, s azután a nyerhető minimális impulzustartammal (ugyanazon voltszám mellett) vizsgáljuk ugyanazt, a magasságot kb. $\frac{1}{3}$ -nak találjuk. Ilyenek a viszonyok rendes, curarázatlan izmokon. Ha azonban a békának előzetesen a teljes hatás eléréséhez szükséges curaraadagot adtunk, akkor izma az előző összehasonlítás esetén csak annyiban viselkedik másképpen, hogy minimális (0,05 msec) impulzusidővel ugyanúgy ingerelve a maximálisan kaphatónak valamivel nagyobb részét, $\frac{1}{2}$ -ét éri el.

Tetanusok előállításánál az előzőkhöz harmadikként még egy karakterisztika, a frekvencia járul. Kellően magas frekvenciával (supermaximális voltszám mellett) még a legalacsonyabb előállítható impulzustartamunk mellett is meg lehet kapni a maximális magasságú sima tetanuszt. Csupán az ehhez szükséges frekvencia értékében van eltérés az alkalmazott impulzustartam szerint. Míg alacsony (1 msec) impulzustartamnál ehhez 60/sec frekvencia szükséges és 15/sec-nél tökéletlen a t., addig a nálunk maximális 30 msec impulzustartam mellett már 30/sec-nél maximális a magasság (és 15/sec-nél is teljesen sima a tetanusz).

Hogyha azonban alacsony a frekvencia, nyilvánvalóvá válik az impulzustartam szükségessége. Ugyanazon az izmon, amelyen 60/sec frekvencia mellett



5. ábra. Gastrocnemius-ischadicus-készítmény, nem curarázott. Az indirekt ingerlés eredménye független az impulzustartamtól (igen alacsony, tökéletlen tetanusz), még valamivel alacsonyabb, mint a minimális (0,05 msec) tartammal történő direkt ingerlésnél

még a legkisebb impulzustartam mellett is közel maximális magasságú sima tetanuszokat kaphatunk, 10/sec frekvenciás ingerléssel csak rángássorokat, vagy egész alacsony tökéletlen tetanuszokat állíthatunk elő, s a legnagyobb impulzustartammal is csak submaximális magasságú tökéletlen tetanuszt. Az impulzusok időtartama tehát alacsony frekvenciáknál érvényesül magasságfokozó irányban. Adott esetben tehát (supermaximális voltszám mellett) a *frekvencia és az impulzustartam bizonyos határok között helyettesíthetik egymást.*

További törvény, hogy a *frekvenciának megvan az optimuma*, amely alatt és fölött csak kisebbek a tetanuszok. Így pl. 1 msec impulzustartam mellett a legnagyobb magasságot 120 körüli frekvenciánál kapni, 250-nél a magasság kb. 0,9, 500/sec-nél kb. 0,6 része a maximumnak. Az optimális frekvencia a fiziológiához áll közel.

Curarázott izmon majdnem teljesen ugyanezeket találjuk, csupán azzal a különbséggel, hogy ott magasabb voltszámra van szükség.

Elegendő áramintenzitás mellett tehát a tetanusz magasságát a frekvencia és impulzustartam egyaránt befolyásolják. Az utóbbi azonban, az előállíthatóság határai között, csak alacsony frekvenciák mellett bír befolyással.

Az elektromos ingerek e hatásmódjának ismeretében érdekes, hogy a természetes idegingerület impulzusai milyen időtartamú elektromos impulzusokkal egyenértékűek. Ennek megvizsgálására ischiadicus-gastrocnemius-készítményeket használtunk, amelyeknek izmát felváltva, hol direkt módon, hol pedig az ideg útján, indirekt módon ingereltük. Ha a frekvenciát alacsonyra, 10/sec-nek vettük, úgy direkt ingerlésnél (mindig supermaximális voltszámmal) a sartoriuson talált viszonyokat kapjuk: alacsony impulzustartamnál a tetanusz alacsony, magas impulzusértéknél viszont magas és sima. Ha azonban az ideget ingereljük ilyen alacsony szaporasággal, az impulzusok időtartamát bármennyire emeljük is, a hatás a legkisebb impulzustartamú direkt ingerekéhez hasonló marad. Tehát az idegtől az izomhoz érkező természetes impulzusok, csupán a minimális 0.05 msec tartamú direkt impulzusokéval egyenértékűek. E jelenség érdekes kérdéseket vet fel, s ezért további vizsgálatainkban az indirekt ingerléssel is behatóan kívánunk foglalkozni.

Összefoglalás

Az izomélettan irodalmában szereplő *téves tételek*: A *minden vagy semmi* törvénye, amely az izomrost egészére sem illik (a szuperpozíció jelensége miatt), s csak félrevezető.

Több kontrakciós csomó egyidejű jelenléte az izomroston, mint a szuperpozíció magyarázata.

Mint ismeretes: a Lapicque f. isochronia-törvény.

Alapvető jelentőségű lesz, ha végleg beigazolódik, a ma még kellően nem ismeretes Hill f., a rángás és tetanusz egyenlő feszültségprodukciónak kimondó törvény.

Saját eredményeink:

1. Maga a kontrakció nem jár pergenváltozással, csak a munka és feszülés.

2. A rángás és tetanusz független módosulásainak tétele.

3. A tetanusz spontán tökéletesedése.

4. Az impulzustartam befolyása a rángásmagasságra igen csekély.

5. A rángásmagasság létrehozásában az intenzitás és impulzustartam mindegyikének kellő értékére szükség van, s ezek egymás hatásának előfeltételei.

6. Tetanusz maximális magasságának létrehozására magas frekvencia mellett már minimális impulzustartam elegendő.

7. A frekvencia alacsonyságát a magasság elérésére bizonyos határig, az impulzustartam növelésével pótolni lehet.

8. Béka ischiadicusának a gastrocnemius felé leadott természetes impulzusai elektromos áramlökések minimális időtartamaival mutatkoznak egyenértékűnek.

IRODALOM

- JENDRASSIK L. és FAISZT J. és LANTOS T.: Az izom- és idegműködés korai vegyfolyamatai. Előad. a M. Biol. Társ. I. Vándorgyűlésén, Budapesten, 1956. ápr. 27-én.
- JENDRASSIK L. u. J. FAISZT: Die ersten chemischen Prozesse der Muskelkontraktion. *Annales Univ. Sci. Budapest, R. Eötvös. Sect. Biol. Tom. I. pp. 133—172. (1957).*
- JENDRASSIK L. u. J. FAISZT: A főpergenek viselkedése az izomrestitúció folyamán. *Biolog. Közlem. V. 2. füz. 75—85. (1958).*
- LUCAS KEITH: *J. o. P. 32. (1905) 125—37. On the graduation of activity in a skeletal muscle-fibre.*
- ADRIAN E. D.: *Erg. Physiol. 35. 744. (1933).*
- GELFAN: *J. o. P. 80. 285—95. (1933). The submaximal responses of the single muscle fiber.*
- BRECHT u. FENEIS: *Z. f. Biol. 103. 355. (1950).*
- HELMHOLTZ H.: *Verh. kgl. preuss. Akad. Wiss. Berlin 1954. S. 330.*
- SCHENCK F.: *Beitrag z. Lehre v. d. Summation d. Zuckungen. P. A. 96. 399. (1903).*
- ACKERMANN D.: *Üb. Summation von Zuckungen. P. A. 117. 329. (1907).*
- MINES G. R.: *Summation of Contractions. J. o. P. 46. 1. (1913).*
- FREY M. v.: *Allgem. Physiol. d. quergestreiften Muskeln. — Handb. d. Physiol. d. Menschen (W. Nagel) Bd. IV. (1909) S. 433—4.*
- GAD u. HEYMANS: *Arch. f. Anat. u. Physiol. (1890) Suppl. 59.*
- HARTREE a. HILL: *The Nature of the isometric twitch. J. o. P. 55. 389. (1921).*
- FR. W. FRÖHLICH: *Z. Allgem. Physiol. 5. (1905).*
- VERWORN M.: *Allgem. Physiol. VII. Aufl. (1922). (S. 562—3).*
- REIN H.: *Physiologie d. Menschen. VII. Aufl. 1943. (300—1. o.).*
- WENT I.: *Élettan I. kiad. 1946. és 1947. (I. 350. o. 134. ábra, és 361. o.); II. kiad. Bp. 1958. (I. 407. o. 194. ábra és 422. o.).*
- BEZNÁK A: *Orvosi Élettan. Bp. 1938. L.: I. köt. 79. o.*
- BRINKMAN a. SZENT-GYÖRGYI: *B. Z. 139. 275 (1923).*
- KOHNSTAMM O.: *Arch. f. Anat. u. Physiol. (1893) 125. — C. P. 7. (1894) 615.*
- BOHR CHR.: *Arch. f. Anat. u. Physiol. (1882) 233. — C. P. 7. (1894) 613.*
- HILL A. V.: *The abrupt transition from rest to activity in muscle. Proc. Roy. Soc. B. 136. (1949—50). 137. 45. (1950).*
- SANDOW: *Yale J. Biol. a. Med. 25. 176 (1952).*
- SJÖSTRAND FR. S.: *Die funktionelle Bedeutung des Ultrafeinbaues von Gewebezellen, etc. — Klin. W. 35. 237—50 (1957).*
- LAPICQUE L.: *L'excitabilité en fonction du temps. Paris, 1926.*
- LAPICQUE L.: *La chronaxie et ses applications physiologiques. Paris, (1938).*
- LAPICQUE, L.: *La machine nerveuse. Paris, 1943.*
- RUSHTON A.: *J. P. 93. 685 (1930); 97. 557 (1931); J. o. P. 70. 317 (1930). 72, 74, 75. (1932).*
- SCHAEFER H.: *Elektrophysiologie. Wien, Bd. I. 1940.*