

A HARÁNTCSÍKOS IZOM BIOFIZIKÁJÁNAK ÁTTEKINTÉSE*

ERNST JENŐ

Orvostudományi Egyetem, Biofizikai Intézete, Pécs

I. A harántcsíkos izom *makroszkópos gép*, mindazon képességekkel, amelyek a gép fizikai definíciójának megfelelnek. Éspedig a) mozgást végez, illetve mozgási irányt változtat; b) erőt fejt ki, ezért munkát végez mozgás közben; c) energiát fogyaszt, ill. alakít át munkavégzés folyamán. Az izomnak ezen munkagép tulajdonságai teszik társadalmi jelentőségét, hiszen az izommunka egyrészt jelentős szerepet játszik a társadalmi termelésben még a mai technikai korban is, másrészt fokozódó mértékben nyer elismerést az egyén egészségi állapota szempontjából gyermekkortól öregkorig.

E fokozott társadalmi jelentőség nem érvényesült eléggé a harántcsíkos izommal foglalkozó alap kutatásban sem a múltban, de különösen az utolsó két évtizedben; hiszen a valódi izommechanika területén nagyon összezsugorodott az utóbbi időben a nemzetközi termelés. Lássuk a részleteket.

II. Az izom mint *munkagép* a dolog természeténél fogva a biofizika kutatási területe kellene legyen, de — mi tagadás — nagymértékben átcsúszott kutatása a biokémia területére: előttünk áll pl. az *izomfehérjékről* szóló óriási biokémiai irodalom. 1940-ben azt kérdeztem Szent-Györgyitől: komolyan gondolja-e, hogy a miozin és az aktin két külön, önálló molakulája a kontrakcióban szereplő fehérjének. Igenlő választ kaptam. 1970-ben a szerkesztő felkérésére írt izombiofizikai munkámban (ERNST 1970. S.33) nagyjában felsoroltam az addig közölt kb. 10 „kontrakciós” izomfehérjét és megjegyeztem, hogy még nagyon sokat írhatnak le a jövőben. Ugyanis, ha — nagyságrendben — 10^6 a miozin molekulásúlya és 10^2 az egyes aminosavaké, akkor a miozint 10^4 aminosavból állónak tekinthetjük. Ebből különböző eljárásokkal különböző darabok vágathók le, mégpedig

$$N = n - (m - 1)$$

számban, ha n = az aminosavak száma a miozinban, m pedig az egyes azonos nagyságú és szekvenciájú darabokban. Eszerint $N = 9901$ számú 10^4 molekula-

* A Magyar Biofizikai Társaság 7. Vándorgyűlésén tartott felkért előadás.

súlyú és $N = 9001$ számú 10^5 molekulasúlyú fehérjedarab szakítható ki a miozinmolekulából, 3 év előtti munkám szerint. Ma, 3 évvel később sok újabb „fehérjéről” számolhatok be különösen a IV. Nemzetközi Biofizikai Kongresszus (Moszkva, 1972) és az USA-beli 17. évi Biofizikai Meeting (Columbus, Ohio, 1973) adatai alapján (DRABIKOWSKI, 1972; WATANABE, STAPRAUS, RUSSEL, 1972; COOKE, 1972; KNEHL, CONTI, ADELSTEIN, 1972; EATON,



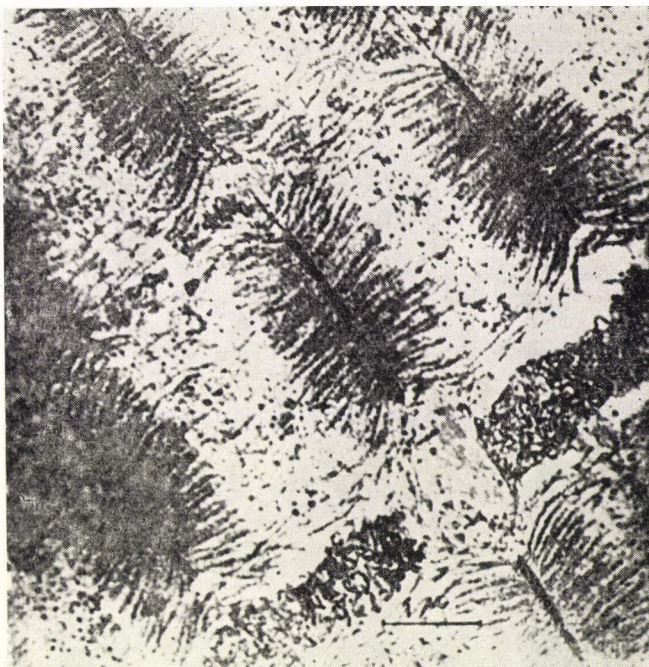
I. ábra. Folytatólagos filamentumok a sarcoméren át. (ERNST, BENEDETKY, 1962)

PEPE, 1972; SRETER, HOLZER, GERGELY, HOLZER, 1972; MADEIRA, MADEIRA, 1973; MEISSNER, COUNER, FLEISCHER, 1973; WEISEL, 1973; BREKKE, GREASER, 1973; SZENT-GYÖRGYI, 1973; GERGELY, 1973; ZOBEL, 1973; DREIZEN, 1973; MURPHY, 1973).

III. 1. Biokémiai szempontok domináltak az izomműködés kutatásában az 1920-as években is. Akkor a *struktúrá*t teljesen elhanyagolták (ERNST, 1928), ma viszont a *struktúra vezető szerepet* játszik a *miológiában* sok fontos egyéb tény elhanyagolásával. Mindenesetre a kezdetben fellépő egyszerű elektronmikroszkópos képet a *hosszanti filamentumokról* felváltotta egy bizonytalanabb, de valóságosabb kép, amely számos újabb adatot tartalmaz. Az ismert 1, — 2, — ill. 3 — filamentumos kombinációkon kívül hadd hivatkozzam arra, hogy HOYLE (1973) legújabb cikkében is idézi tíz év előtti ábránkat arról (I. ábra), *hogy folytatólagos fonalak mennek át szomszédos Z-vonalakon* (ERNST, BENEDETKY, 1962). Jobban mondva a Z-lemezekben, amelyek önálló létét

ismételten említi az irodalom, gyakran az első leírók (ERNST, GARAMVÖLGYI, GUBA 1958) említése nélkül.

Jól egyezik a sarcomeren folytonosan áthaladó filamentumokról szóló tétellel GARAMVÖLGYI (1966) adata, mely szerint bizonyos kezeléssel a Z-lemezekhez húzódik át a vastag filamentumok anyaga, mégpedig preformált fonalak mentén. (2. ábra) Jól összevág ezzel az újabb adat (SQUIRE, 1971),



2. ábra. A-fonalak anyaga átvándorol a Z-hez (Garamvölgyi, 1966)

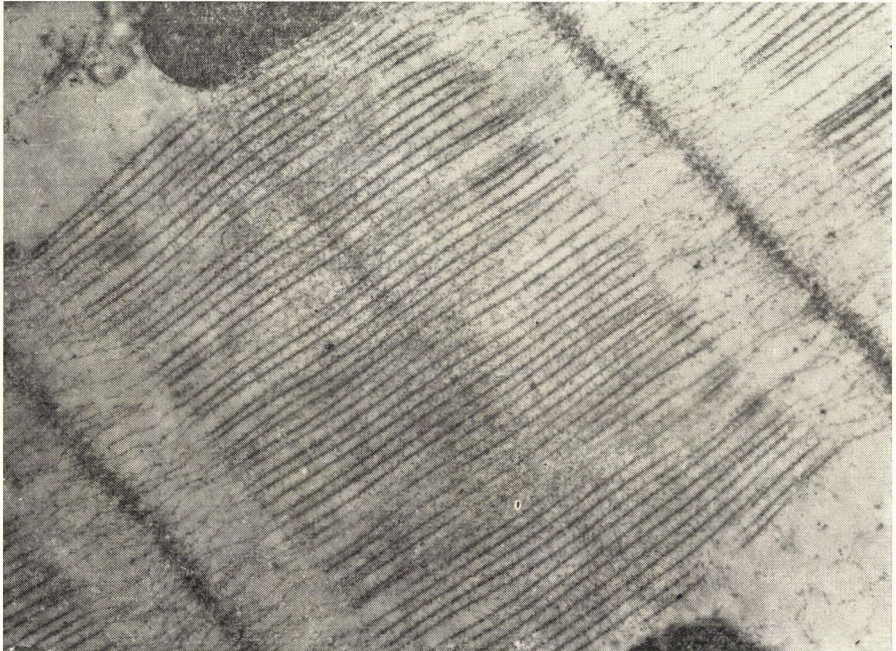
amely szerint a miozinmolekulák kb. 35 Å-ös rétegben rakódnak bizonyos alapfonalakra.

Ugyancsak támogatják a folytonos *hosszanti filamentumokról* szóló leírást a fibrillum nyújtásával kapott adatok. Elsőnek említtem azt a tényt, hogy a *nyújtás-megnyúlás alatt nő a kettős törés* ellentétben a Huxley-képből folyó következménnyel: e szerint csökkennie kellene a kettőstörésnek, mivel a filamentumsűrűségnek (filamentumok/térfogategység) is csökkennie kellene nyújtás alkalmával a Huxley-modell értelmében. (HANSON, HUXLEY, 1955.)

A Huxley f. képpel szemben a következőt idézem előbbi cikkünkből (ERNST, BENEDETKY, 1962) p. 211: „... how could the A-filament — hovering without any connection in the A-space of the sarcomere — be affected by a stress acting upon the fibril?” Pár év múlva a C-filament irodalmi megjele-

nése választ adott kifogásunkra. A vastag filamentumok folytatását képező ún. C-filamentumok jól láthatók a 3. ábrán. (TROMBITÁS, nyomdában).

A folytonos hosszanti filamentumok kérdésével kapcsolatban fontos GARAMVÖLGYI—BELÁGYI eredménye (1968), mely szerint a méh szárnyizmának rostja akár 300%-kal is megnyújtható. [Viszont ezért érthetetlen számomra GARAMVÖLGYI et al. (1972) moszkvai előadása, melyben általános véleménynek tünteti fel azt a felfogást, hogy az izomállomány nem vesz részt a nyugalmi

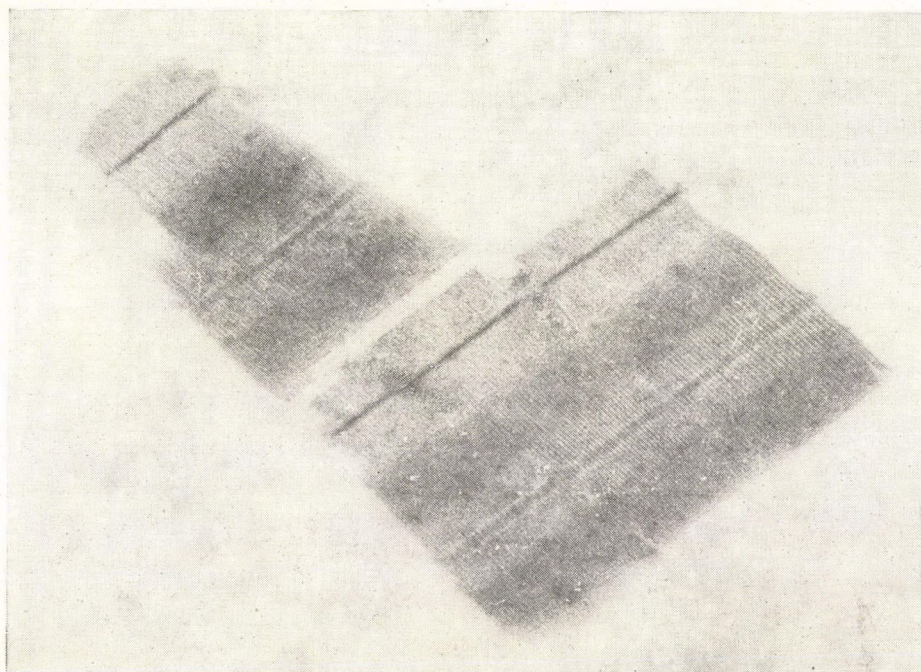


3. ábra. A-filamentumok C-filamentumokban folytatódnak (TROMBITÁS, nyomdában)

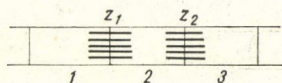
elaszticitásban. Egyébként ugyanezen ülésen hangzott el előadás a filamentumok extenzibilitásáról nyugalomban és rigróban (CHAPLAIN)].

Legyen szabad itt megmlítenem kísérleti adatainkat a *fibrillum harántstruktúrájáról* (ERNST et al., 1969; TROMBITÁS, 1971) (4. ábra); viszont erre vonatkozólag nem találtam utalást a két szóban forgó kongresszuson, az irodalomban is aránylag keveset.

III. 2.1. *A kontrakció mechanizmusáról* szóló *sliding-hipotézis* komoly kétséget válthatott ki: miféle körülmény biztosíthatná, hogy a vastag filamentumok magukhoz húzzák a két szomszédos Z-lemezhez rögzített vékony filamentumokat? Ha pl. három egymás melletti sarcomért tekintünk (5. ábra), akkor a középső (2) miként húzhatná közelebb egymáshoz a Z_1 és Z_2 lemezeket kontrakció alkalmával, hiszen ugyanakkor a két szélső sarcomér ellenkező



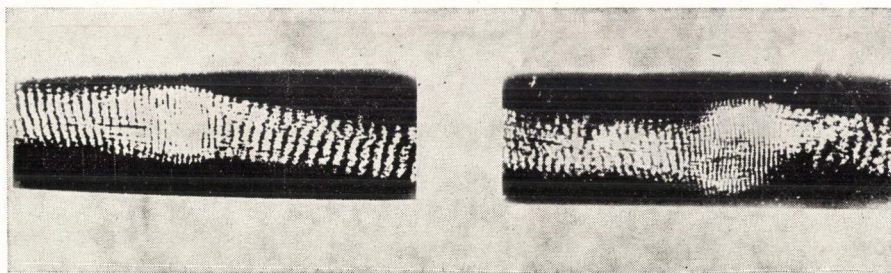
4. ábra. Egyenes vonalú haránttörések a fibrillumon keresztül (TROMBITÁS, 1971)



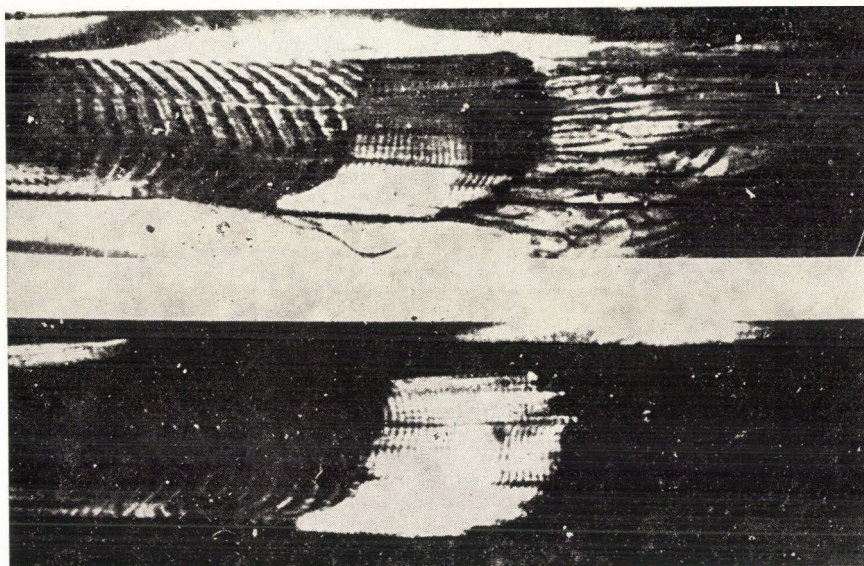
5. ábra. Három sarcomer modellje (1. szöveg)

irányban húzná a Z_1 és Z_2 lemezeket. Hacsak nem sarcomerről sarcomerre haladónak képzelik el a kontrakciót, azonban ez esetben az egyes sarcomereknek időben egymás után következő μ -nyi kontrakciója nem eredményezheti a tapasztalati makroszkópos rövidülést. Már pedig minden mikrostrukturális elmélet próbaköve, hogy mennyire képes vissztükrözni a makroszkópos valóságot kvantitatíve is.

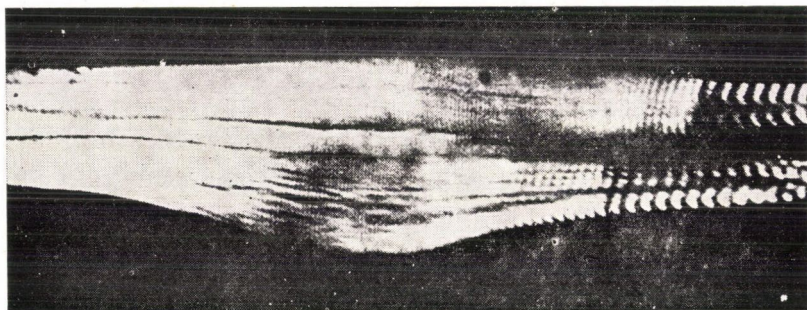
A sliding-hipotézis keletkezésében szerepet játszott az a közlés (ASTBURY 1947), hogy kontrakcióban a Röntgen-kép nem mutatott struktúra-változást; ennek felelt meg a tétel: a filamentumok nem változnak, hanem csak egymásba tolódnak. Azonban elvi hiba volt és ma is az, hogy a röntgensugár-diffrakciós kísérlet *negatív* eredménye elfeledtesse egy évszázad sokszoros kísérleti *pozitív* adatát, amely szerint *kontrakcióban megrövidülnek az anizotróp rétegek*. Aki valaha látta pl. a hydrophilus combizma egy rostjában a spontán kontrakciókat mikroszkóp alatt (6. ábra), az mentes marad a tényeknek ellentmondó elmélet befolyásától (e.g. ERNST, 1968; a 7.8. ábra W. J. SCHMIDT munkáiból, 1937, 1937a).



6. ábra. *Hydrophilus* (csíbor) combizom rost spontán kontrakciója (ERNST, 1968) \times Nicol



7. ábra. *Cyclopterulus* lumpus izomrostjának egy része kontrakcióban (SCHMIDT, 1937) a) \times Nicol
b) 1/16 csillámlemezrel kompenzálva. \times 650.



8. ábra. *Dytiscus* (csík) fejéből izomrost kontrakciója (SCHMIDT, 1937) \times Nicol; \times 150

Az A-csík kontrakcióban látható rövidüléséről több ízben adtak hírt a két említett kongresszuson. Frank és munkatársai (SAMOSUDOVA et al., 1972) szerint 25%-kal rövidülnek a vastag filamentumok; HERMAN és DREIZEN (1972) szintén számot adnak az A-réteg rövidüléséről. Az előbbi adatok a moszkvai kongresszuson szerepeltek, a következők az USA-belin: DEWEY a vastag filamentumoknak akár 40%-os rövidüléséről adott hírt, DREIZEN (1973) szerint az A-réteg 10—15%-kal rövidül. *Ha azonban kiderül, hogy az izomállomány valamely része ténylegesen rövidül kontrakció alkalmával, akkor elvesztette hitelét a röntgensugár-vizsgálat negatív eredményéből folyó következtetés, és megszűnt a sliding-hipotézisnek tulajdonképpeni elvi alapja, ill. megindokoltsága.*

III. 2.2. Ezért rendkívül érdekes figyelemmel kísérni a mi *Szent-Györgyink munkásságát*, amely közismerten alapul szolgált az izomkutatás utolsó 30 évi egyik fő irányának. 1940-ben a miozinnak ATP-re létrejött színérézise szerepelt az izomrövidülés mechanizmusának alapjául, 1953-ban viszont elfogadja SZENT-GYÖRGYI, hogy a protofibrillumnak nevezett filamentumok nem változnak kontrakcióban, de kifejti, hogy ATP-hatására a könnyű mero-miozin (L) molekulák felcsavarodnak és munkát végeznek ATP hatására. Ezzel szemben nagyszerű fejlődésnek tekinthető SZENT-GYÖRGYINEK 7 évvel későbbi (1960) hipotézise, amely végre konkrét esetre alkalmazta fentebbi koncepcióját az elektronbiológiáról. Szerinte az ATP és a miozin elektron donor-akceptor folyamata révén (idézem:) „létrejön egy elektromos potenciál, bizonyos áram. Nincs nehézsége annak, teoriát felállítani: hogyan produkálhat kontrakciót ilyen áram,” és megjegyzi (idézem): „Ez az elképzelés engedi meg nekem, hogy 20 évi izomkutatás után első alkalommal csináljak értelmes képet arról, hogyan működtetheti az ATP az izmot.”

Különösen érdekes számomra *Szent-Györgyinek ez a felfogása a kontrakció elektromos természetéről*, mert ezzel egyidőben közöltem a pittsburghi izom-szinpoziumon (ERNST, 1960) és a Magyar élettani társaságban (1960), hogy tyúktojás fehérjéből, fibrinből, caseinből, gelatinből készült fehérjeszál darabkák rövidülnek KCl-ot, MgCl₂-ot és ATP-t tartalmazó közegben, és hogy e rövidülésben a só-ionoknak az ATP-vel együtt van döntő szerepük éppen elektromos tulajdonságuk révén (ERNST, METZGER, 1962)*.

Azonban nem maradt 8 évvel később is ilyen egyértelmű SZENT-GYÖRGYI állásfoglalása (1968), mely ugyan még az elektronok keltette elektromos térnek tulajdonítja az izomkontrakciót (p. 14), de másrészt elfogadni látszik a sliding-hipotézist a mikromechanizmus magyarázataként (p. 14); sőt tavalyi könyvében (SZENT-GYÖRGYI, 1972) úgy írja le a kontrakciót, hogy az aktin-

* Ezzel éles ellentétben áll a tétel: (p. 272) „...ATP does not produce any change in the shape of any other known protein” (WEBER, H. H. 1957).

fonalat a miozinfonallal összekötő nehéz meromiozin kontrakciója csúsztatja a vastag filamentumot a vékonyak közé.

De — ismétlem — ha elfogadjuk bármelyik egységnek rövidülését az izomkontrakció magyarázatául, akkor elvesztette logikai alapját a sliding-hipotézis. Magam tanakodva tekintek a kérdés irodalmi bonyolítására és kíváncsian várom az érdeklődők véleményét. Csak annyit jegyzek meg, hogy az izomkontrakció problémája aligha közelíthető meg mikrofizikai szemlélet nélkül, és hogy az elektromos kontrakciós szemlélet újabb támogatást kapott a moszkvai kongresszuson (FUKADA, 1972; LAKI, ALIVING, 1972; TEPLOVA, KARNAUKOV, 1972; TROSHINA, 1972).

IV. Az izomgép kemizmusa, struktúrája és mechanikája után természetesen az energetika kérdése következik.

IV. 1. *Az energetikával kapcsolatban* az anyagcsere, ill. a hőtermelés kérdése van előtérben. Kezdhetjük is a megbeszélést HILL (1926) tételével, amelynek értelmében (pl. p. 44): „sohasem találtak módszert a belső anyagcsere változások és a külső mechanikai változások elválasztására”, és (p. 45): „a rendelkezésre álló módszereknek legnagyobb érzékenysége is csak azt mutatta, hogy a hő-feszülés kapcsolat görbéje az origón megy át.” Ezzel szemben hangsúlyoztam (pl. ERNST, 1928, 1929), hogy egy szerv anyagcseréjét és specifikus funkcióját nem helyes összekeverni, vagyis az izom anyagcseréjét, ill. hőtermelését és mechanikus működését külön-külön kell elemezni.

Később (ERNST, FICKER, 1931) ki is mutattuk, hogy az izom „*passzív mechanikai igénybevétele*” a tetanusos tejsavmaximumnak akár 1/3-át termelheti. Egy évre rá jelent meg a közlemény (FENG, 1932, Hill-labor), mely szerint passzív feszített izom fokozott hőtermelést produkál; ezt a Feng-effectnek nevezett eredményt CLINCH (1968) a mi előbb említett tejsavadatunk megerősítésének tekinti. Ezek a kísérleti eredmények tulajdonképpen el is döntötték a kérdést, hiszen kiderült, hogy az *izomszövet anyagcseréje, ill. hőtermelése nincs elválaszthatatlanul összekötve a specifikus kontrakció működéssel*. E koncepcióra feltette a koronát maga HILL, közölvén (1957), hogy hőtermelést talált olyan izom ingerlésekor, mely hipertóniás oldatban nyomát sem mutatta a kontrakciónak.*

IV. 2. *Az aktív izomműködéssel járó hőtermelés* az izom-energetikának másik, vitatott pontja, mely persze szorosan összefügg az izommechanikával. Ugyanis — miként már korábban kifejtettem (pl. ERNST, 1963) —, az izotónia — izometria kifejezések nem választják el élesen egymástól a rövidülést és az erő kifejtést, (WEBER, 1846). Ez utóbbival kapcsolatban viszont kifejtettük az előző pontban, hogy a passzív nyújtás-feszítés egymagában hőtermeléssel jár, aktív mechanikai működés nélkül is. Ezt ma már HILL és követői is elismerik ugyan, de nem tudnak szabadulni a kiindulási dogmától,

* Ilyen esetben még van akciós áram (DEMOOR, PHILIPPSON, 1908; ERNST, 1926).

amely az izom hőtermelési és mechanikus tevékenységét egymástól elválaszt-hatatlan jelenségnek tekintette. Így érthető a „rövidülési hő”-ről szóló té-telük és az általánosabb állítás is, mely szerint az „izotóniás” kontrakcióval járó hőtermelés nagyobb, mint az „izometriás”: $h_{it} > h_{in}$.

Metodikai részletek mellőzésével megállapíthatjuk, hogy TIGYI kalori-métriás módszerrel (1959) bizonyította az előző állítás ellenkezőjét: $h_{it} < h_{in}$. És a tények erősebbek a véleményeknél, bár azok kifejtése taktikai csomagolást kaphat; így pl. egyik közlemény szövege (AUBER, 1970) szerint is az izom hő-termelése izotóniában nagyobb, mint izometriában, táblázata szerint azonban a kissé terhelt izom izotóniás hőtermelése (idézem): „— 16 egységgel” nagyobb az izometriásnál. Azóta szaporodtak a TIGYI-adatokhoz hasonló közlések (pl. GIBBS, GIBSON, 1970; MATSUMOTO, MCPHEDRAN, 1972), TIGYI eredményé-nek idézése nélkül.

IV. 3. Az izom energetikájával kapcsolatban röviden megemlítem az *izommunka hatásfokáról* szóló vitát, amelynek alapja, hogy a biológusok többsége használja ezt a fizikai fogalmat anélkül, hogy tisztában lenne valódi jelen-tőségével. Ennek következtében az erre vonatkozó irodalmi adatok többsége nem tarthat számot komoly értékelésre — véleményem szerint.

V. Az izomgép működésének megértéséhez elengedhetetlenül szükséges lenne világosan látni az *izomállománynak, ill. az állomány egyes részlegeinek valódi nyugalmi állapotát*, hiszen csak ez alapon ítélni lehetjük meg a tevékenységgel járó állapotváltozások jelentőségét.

V. 1. *Az izomvíz állapotával* kapcsolatban mindenekelőtt megemlítem, hogy ezen évszázados kérdésbe bekapcsolódtam félévszázados izommunkás-ságomnak mindjárt első éveiben és csatlakoztam azokhoz (ERNST, 1926, 1926, 1926, 1928), akik az izomvizet, ill. egy részét — jobb kifejezés híján — kötött-nek tekintették (irodalom pl. ERNST, 1963). Ezzel szemben állt az izomnak, mint „ozmózis zsáknak” felfogása, azzal megtoldva, hogy az izomban nincs kötött víz (HILL, 1930). Véleményem szerint a kérdést megoldottuk (ERNST TIGYI, ZAHORCSEK, 1950) kimutatva, hogy gőzátmoszférában az izom relatív gőzteniósökkenése a duzzadási görbének megfelelően növekszik; tehát sok-szorta nagyobb, mintha az izom „ozmózis zsák” lenne, azaz az izomvíz csak oldószerként szerepelne. Felesleges itt folytatni a vitát, mely ma az iro-dalomban nem annyira a kötött vízről, mint kimutatásának módszeréről folyik.

A víz biológiai jelentőségéről, sokoldalú szerepéről a különböző bio-funkciókban nem foglalkozhatunk jelen előadás keretében.

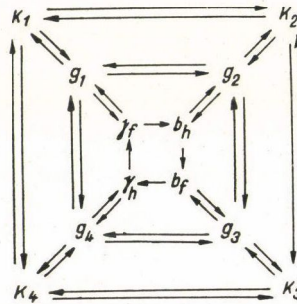
V. 2. A kötött víz mellől nem maradhat el a „kötött kálium” problémája, melyet szerző a korábbi irodalommal egyetértésben (pl. ERNST, 1963) pozitív értelemben ismételtelen kifejtett (ERNST, SCHEFFER, 1927), és HILL (1930) éppoly határozottan tagadott. El kell ismerni, hogy természettudományos bizonyíték a kívánatos szigorúsággal ma sem áll a „kötött kálium” felfogás

rendelkezésére, de kétségtelen, hogy a mai irodalom is tárgyalja ezt a kérdést. Véleményem szerint több adat lényegesen alátámasztja azt a szemléletet, mely szerint az izom a káliumot, ill. egy részét nem szabadon diffuzibilis, nem ozmótikusan és elektromosan aktív állapotban tartalmazza, hanem inaktív állapotban megkötöti.

VI. Az izomgép nagyszerű tulajdonságáról, a hipoertrófiáról jelenleg nem esik szó, és mellőzök több más alapvető fotosságú aktivitási jelenséget is.

	j_f	b_h	b_f	j_h
b_h	1	0	0	0
b_f	0	1	0	0
j_h	0	0	1	0
j_f	0	0	0	1

9. ábra. A jobb és bal láb járási ciklusát jelző leegyszerűsített transzformációs mátrix



10. ábra. A 9. ábra biokibernetikai továbbfejlesztésére szolgáló leegyszerűsített trajektória

Viszont befejezésül tárgyaljuk röviden azt a szempontot, hogy az izom csak része egy sokkal komplikáltabb biomechanizmusnak, pl. az „alkar, könyök-izület, biceps” hármásra leegyszerűsített emelőszerkezetnek és beidegzésének.

Továbbá megkísérlem nagyon leegyszerűsített formában leírni a járás funkcióját, mint egy *biomechanizmus működését biokibernetikai megközelítéssel*. Ennek érdekében következzenek a járásnak, azaz a két láb ciklikusan felváltott működésének primitív leírására a következő transzformációs mátrix, amelyben j_f = a jobb láb feszítése, j_h = a jobb láb hajlítása stb (9. ábra). A fődiagonális 1-gyel jelezett pozitív értékei mutatják e primitív példában a járási lábmozgások ciklikus szekvenciáját. Ennek az idegrendszerrel való kapcsolatát pedig megkísérlem jelképezni a 10. ábrán látható trajektóri-

ával, amely talán ad valamelyes képet e mindennapi funkció bonyolultságáról, de egyúttal a részletes további elemzés szükségességéről is (g_i , ill. k_i = gerincvelői, ill. agyvelői részlegek).

És ezzel elérkeztünk ahhoz a feladathoz, amelyet korábban hangsúlyoztam akadémiai felszólalásomban, és amely a Magyar Tudományos Akadémia idei közgyűlésén oly nagy hangot kapott: a biológiai kutatások interdiszciplinaritásának jelentőségéhez és szükségességéhez.

IRODALOM

- ASTBURY, W. T.: Proc. Roy. Soc. (London) B **134**, 303 (1947).
 AUBER, X., LECACQ, J.: J. Physiol. (London) **216**, 181 (1971).
 BALINT, M., SRETER, F. A., GERGELY, J.: Biophysical Society Abstracts, 17th Annual Meeting 79a (1973).
 BREKKE, C. J., GREASER, M. L.: Biophysical Society Abstracts, 17th Annual Meeting 78a (1973).
 CHAPLAIN, R. A., HAPPE, L., METZLER, B.: IV. International Biophysics Congress **2**, 353 (1972).
 CLINCH, N. F.: J. Physiol. **196**, 397 (1968).
 COOKE, R.: IV. International Biophysics Congress **2**, 331 (1972).
 DEMOOR, V., PHILIPPSON, R.: Travaux Lab. Physiol. Inst. Solvay, Bruxelles, 9.1. fasc. p. 13–38. (1908).
 DEWEY, M. M.: Biophysical Society Abstracts, 17th Annual Meeting 184a (1973).
 DRABIKOWSKI, W.: IV. International Biophysics Congress (symposial) p. 28 (1972).
 DREIZEN, P.: Biophysical Society Abstracts, 17th Annual Meeting 82a (1973).
 DREIZEN, P.: Biophysical Society Abstracts, 17th Annual Meeting 183a (1973).
 EATON, B. L., PEPE, F. A.: J. Cell. Biol. **55**, 681 (1972).
 ERNST, E.: Arch. ges. Physiol. **213**, 131, 133, 144 (1926).
 ERNST, E., SCHEFFER, L.: Arch. ges. Physiol. **220**, 655 (1927).
 ERNST, E.: Arch. ges. Physiol. **220**, 672 (1928).
 ERNST, E., FRICKER, J.: Arch. ges. Physiol. **223**, 700 (1931).
 ERNST, E., TIGYI, J., ZAHORCSEK, A.: Acta Physiol. Acad. Sci. Hung. **1**, 5 (1950).
 ERNST, E., GUBA, F., GARAMVÖLGYI, M.: Acta Physiol. Acad. Sci. Hung. **14**, Suppl. 40 (1958).
 ERNST, E.: in Conference on Contraction, Pittsburgh (1960).
 ERNST, E., BENEDETKY, I.: Acta Physiol. Acad. Sci. Hung. **22**, 21 (1962).
 ERNST, E., METZGER-TÖRÖK, G.: Acta Physiol. Acad. Sci. Hung. **22**, 305 (1962).
 ERNST, E.: in ERNST, E., STRAUB, F. B. Symposium on Muscle. Akadémiai Kiadó, Budapest p. 225 (1968).
 ERNST, E., KOVÁCS, K., METZGER-TÖRÖK, G., TROMBITÁS, K.: Acta Biochim. Biophys. Acad. Sci. Hung. **4**, 187 (1969).
 ERNST, E.: Biophysik des Muskles; in Fortschritte d. exp. u. theor. Biophysik. VEB. G. Thieme, Leipzig (1970).
 ERNST, J.: Biophysics of the Striated Muscle, Akadémiai Kiadó, Budapest, p 267–68 (1963).
 ERNST, J.: Orvosi Hetilap **73**, 198 (1929) (magyarul).
 FENG, T. P.: J. Physiol. **74**, 441 (1932).
 FUKADA, E.: IV. International Biophysics Congress (symposial) p. 123 (1972).
 GARAMVÖLGYI, M., KERNAR, J.: Acta Biochim. Biophys. Acad. Sci. Hung. **1**, 81 (1966).
 GARAMVÖLGYI, M., BELÁGYI, J.: Acta Biochim. Biophys. Acad. Sci. Hung. **3**, 195 és **3**, 293 (1968).
 GARAMVÖLGYI, M., BIZO, G., LADIK, J.: IV. International Biophysics Congress **2**, 347 (1972).
 GIBBS, C. L., GIBSON, W. R.: J. gen. Physiol. **56**, 732 (1970).
 HERMAN, L., DREIZEN, P.: IV. International Biophysics Congress **2**, 350 (1972).
 HANSON, J., HUXLEY, H. E.: Symp. Soc. Exp. Biol. IX. p. 228 (1955).
 HILL, A. V.: Muscular Activity. Williams et Wilkins Comp. Baltimore. p. 44 (1926).
 HILL, A. V.: Proc. Roy. Soc. B. (London) **106**, 445, 477 (1930).
 HILL, A. V.: J. Physiol. **137**, p57 (1957).
 HITCHCOCK, S. E., SZENT-GYÖRGYI, A. G.: Biophysical Society Abstracts, 17th Annual Meeting 79a (1973).
 HOYLE, G., MCNEIL, P. A., SELVERSTON, A. I.: J. Cell. Biol. **56**, 74 (1973).

- IKEMOTO, N., BHATNAGER, G., NAGY, B., GERGELY, J.: Biophysical Society Abstracts, 17th Annual Meeting 318a (1973).
- KUEHL, W., CONTI, M. A., ADELSTEIN, R. S.: IV. International Biophysics Congress 2, 334 (1972).
- LAKI, K., ALVING, E. R.: IV. International Biophysics Congress 2, 360 (1972).
- MADEIRA, M. C. V., MADEIRA, M. C. A.: Biochim. Biophys. Acta 298, 230 (1973).
- MATSUMOTO, G., MCPHEDRAN, A.: IV. International Biophysics Congress 2, 360 (1972).
- MEISSNER, G., CONNER, G., FLEISCHER, S.: Biochim. Biophys. Acta 298, 246 (1973).
- MEGERMAN, J., MURPHY, R. A.: Biophysical Society Abstracts 17th Annual Meeting 321a (1973).
- SCHMIDT, W. J.: Zschr. Zellforsch. mikr. Anat. 26, 733 (1937).
- SCHMIDT, W. J.: Die Doppelbrechung von Karyoplasma, Zytoplasma und Metaplasma (Protoplasma Monographien XI.) S. 200 (1937a).
- SEIMANKOWSKI, R. F., ZOBEL, C. R.: Biophysical Society Abstracts, 17th Annual Meeting 81a (1973).
- SRETER, S., HOLTZER, S., GERGELY, J., HOLTZER, H.: J. Cell. Biol. 55, 586 (1972).
- SQUIRE, J. M.: Nature, 233, 457 (1971).
- SAMOSUDOVA, N. V., LYUDKOVSKAYA, R. G., FRANK, G. M.: IV. International Biophysics Congress, 2, 396 (1972).
- SZENT-GYÖRGYI, A.: Chemical Physiology of Contraction in Body and Heart Muscle. Academic Press Inc., New York, N.Y. p. 33. (1953).
- SZENT-GYÖRGYI, A.: Introduction to a Submolecular Biology, Academic Press, New York, p. 120 (1960).
- SZENT-GYÖRGYI, A.: Bioelectronics. Academic Press, New York (1968).
- SZENT-GYÖRGYI, A.: The Living State. Academic Press, New York p. 29. (1972).
- TEPLOVA, V. V., KARNAUKHOV, V. N.: IV. International Biophysics Congress, 2, 377 (1972).
- TIGYI, J.: Acta Physiol. Acad. Sci. Hung. 16, 129 (1959).
- TROMBITÁS, K.: Acta Biochim. Biophys. Acad. Sci. Hung. 4, 389; 5, 485 (1969, 1971).
- TROSHINA, V. P.: IV. International Biophysics Congress 2, 382 (1972).
- WATANABE, S., STAPRANS, I., RUSSELL, M. P.: IV. International Biophysics Congress 2, 339 (1972).
- WEBER, E.: In R. Wagners Handwörterbuch d. Physiol. d. Muskelbewegung. Vieweg, Braunschweig, Vol. III. Part. 2. (1846).
- WEBER, H. H.: Symposia Soc. Exp. Biol. 9, 271 (1957).
- WEISEL, J. W.: Biophysical Society Abstracts, 17th Annual Meeting 76a (1973).