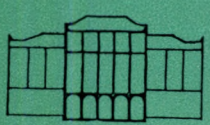
BAUER ERVIN

ELMÉLETI BIOLÓGIA



AKADÉMIAI KIADÓ, BUDAPEST

BAUER ERVIN

ELMÉLETI BIOLÓGIA

Bauer Ervin az elméleti biológia egyik megalapítója. A biológia története során ő volt az első, aki megfogalmazta — igen nagy tapasztalati anyag alapján — az élő rendszerek állandó inaequilibrium-állapotának elvét. Egyes tételeit a tudomány haladása ugyan vitathatóvá tette, de az kétségtelen, hogy egész életműve, felfogása a biológiáról s annak a fizikával, a matematikával és a kémiával való viszonyáról ma is a legkorszerűbb tudományt jelenti.

Az idegenbe szakadt magyar orvos-biológus munkásságát hazájában alig ismerik. Ezen kíván segíteni az Akadémiai Kiadó a jelen könyv kiadásával, amely Bauer 1935-ben a Szovjetunióban orosz nyelven megjelent főművét és 1920-ban Berlinben német nyelven kiadott munkáját foglalja magában.

AKADÉMIAI KIADÓ
BUDAPEST

BAUER ERVIN

ELMÉLETI BIOLÓGIA

BAUER ERVIN

ELMÉLETI BIOLÓGIA

AKADÉMIAI KIADÓ, BUDAPEST 1967

A mű eredeti címe:

Э. С. Бауэр

Теоретическая биология
Издательство Всесоюзного института
экспериментальной медицины (ВИЭМ)
Москва — 1935 — Ленинград

A függelék eredeti címe:

Dr. Ervin Bauer

Die Grundprinzipien
der rein naturwissenschaftlichen Biologie
Berlin 1920

Fordította: dr. Müller Miklós

A fordítást az eredetivel egybevetette:
dr. Garzó Tamás

Szerkesztette, előszóval és jegyzetekkel ellátta:
dr. Ákos Károly

© *Akadémiai Kiadó, Budapest 1967*

Printed in Hungary

TARTALOMJEGYZÉK

Előszó a magyar kiadáshoz 7
Előszó 11

Első rész

Az élő anyag általános elmélete

Bevezetés. Az elméleti biológia tárgya és módszere 15
Első fejezet. Az állandó inaequilibrium-állapot elve 31
Az élő rendszerek állapotának változása állandó külső feltételek között 32
Állapotváltozások a külső feltételek változásakor 33
Ingerelhetőség, ingerlékenység 38
Az élő rendszer állapotváltozásának jellege és iránya a környezet állapotától és változásától függően 43
Kapcsolat a dinamikus egyensúly elvével, a Le Châtelier-elvvel és az élő rendszerek struktúrájának jelentősége 54
A dinamikus egyensúly 55
A Le Châtelier-elv 57
Második fejezet. Az élő rendszerek szabad strukturális energiája és a szisztémás erők munkájának elve 60
Harmadik fejezet. A „külső" és a „belső" munka ellentéte az élő rendszerekben. A külső munka növekedésének elve, mint történeti törvényszerűség 66
Negyedik fejezet. Az „élő fehérje" problémája 79

Második rész

Az életjelenségek elmélete

Bevezetés 113
Első fejezet. Az anyagcsere és az asszimiláció határa 119
Második fejezet. A szaporodás 133
Harmadik fejezet. Alkalmazkodás és ingerlékenység 159
Negyedik fejezet. Az evolúció 184

Függelék

A természettudományos biológia alapelvei
és ezek alkalmazása a fiziológiában és a patológiában

I. Általános rész

I. Bevezető megjegyzések a természeti jelenségek természettudományos szemléletéhez ... 199
II. Vitalizmus és mechanizmus ... 202
III. Az élőlény fogalmának meghatározása és a biológia három alapelve 204
IV. A halál ... 207
V. A biológia módszere ... 209

II. rész. Az alapelvek alkalmazása az általános biológiában és élettanban

VI. Növekedés, szaporodás, a halál szükséges feltételei ... 211
VII. Ingerlékenység, alkalmazkodás ... 215
VIII. Az organizáció foka, a természetes kiválogatódás iránya, a fiziológiai egység ... 218
IX. Sejttan, sejtdifferenciálódás, fiziológiai munkamegosztás ... 222
X. A regeneráció ... 227
XI. A lebontási termékek (fermentumok, belső elválasztás, kompenzatorikus hipertrófia) ... 230

III. rész. Az alapelvek alkalmazása a patológiában

XII. A betegség fogalma, a patológia módszere ... 234
XIII. Atrófia, degeneráció, gyulladás ... 236
XIV. A daganatok ... 240
Befejezés ... 242

ELŐSZÓ A MAGYAR KIADÁSHOZ

Különös könyv ez: magyar szerző 1935-ben oroszul megjelent művének fordítása a szerző anyanyelvére és függelékeként az 1920-ban német nyelven megjelent könyvének fordítása.

Ki ez a szerző? Miért jelenik meg a természettudományok oly gyors fejlődésének időszakában ez a két, az elavultság gyanúját ébresztő könyv 1967-ben? S mi indokolja a két könyv sorrendjének felcserélését?

Miközben válaszolunk e kérdésekre, elkerülhetetlenül szemben találjuk magunkat nemcsak a biológia fő kérdéseivel, hanem az egész természettudomány fejlődésének egyes alapvető problémáival, valamint a tudományos művek alkotóinak személyi jelentőségével is.

Kezdjük a szerzővel. Bauer Ervin 1890-ben született, 1942-ben halt meg. Emlékét és munkásságát 1963-ban P. B. Tokin hívta életre abból a feledésből, amelybe a személyi kultusznak nevezett történelmi tragédia taszította. Tokin könyvének adatait nem szükséges megismételnünk, így hát nem kell vázolnunk a lőcsei, szegedi, majd göttingai diákból lett orvosbiológus sorsát, aki az I. világháború katonaorvosaként, s később a Horthy-korszak emigránsaként hányódott, míg hazára és munkahelyre lelt a Szovjetunióban, ahol azonban — alkotóképessége teljében — tragikusan és értelmetlenül el kellett pusztulnia.

Tokin úgy nyilatkozik róla, mint kora kivételes nagyságáról és munkásságát ma is iránymutatónak tekinti. Az ilyen megállapítások esetében a tudomány nem ismer kegyeletet. A mű magáért beszél, s ha torzó maradt, megítélésén ez nem változtat. Amikor most a Magyar Tudományos Akadémia Bauer Ervin e két könyvét közreadja, ebben nem csupán a történelmi hagyományok megbecsülését kell látnunk, hanem a mű méltánylását is.

*

A modern tudományok, elsősorban a természettudományok irodalma két alapvető csoportra osztható. Az egyikbe, az aránytalanul nagyobba, azoknak a tényeknek a közlése tartozik, amelyeket a kutatók felderítenek. E tények alkotják a téglákat, amelyek nélkül sohasem emelkedhetne magasra a tudomány sajátos épülete. Azok az építők, akik egy-egy téglát tudnak hozzáilleszteni az épülethez, — miközben az egyes építőkövek a maguk helyére kerülnek — többnyire csak néhány részletét látják az épülő egésznek, amely mintegy spontán növekedik.

A tudományos irodalom másik, aránytalanul kisebb csoportjába a nagy rendszerezők művei tartoznak, azoké a tudósoké, akik képesek felismerni az

egész épület távlatait, a felfedezett tömérdek egyes tényt összefoglaló kapcsolatrendszereket.

Bauer Ervint követve azt mondhatnánk, hogy vannak a tudománynak leíró ágai és vannak a leíró tudományok egész sorát átfogó elméleti tudományok. Hasonlatunk szerint a leíró tudományok művelői főként a téglák fáradságos összehordását végzik. Kétségtelen, hogy a kutatás e formájának is megvan a maga logikája. A múlt század közepére pl. fejlett tudománnyá vált már az anatómia, az embriológia, az őslénytan, a geológia, az állat- és növényrendszertan. Mindezek a tudományok azonban csak azáltal váltak egységessé, azáltal kerültek közös nevezőre, hogy Darwin közös alapjukként kidolgozta az élő szervezetek evolúciójának törvényét. Ezért tekinthető a darwinizmus egy sereg speciális leíró tudomány általános vagy elméleti tudományának. S ennek az elméleti tudománynak a létrejöttén múlt, hogy számos szaktudomány termékenyítőleg hatott egymásra.

Bauer Ervin felfogása szerint elkerülhetetlen, hogy a leíró tudományok fejlődése életre ne hívjon elméleti tudományokat is. S ha a darwinizmus vagy a fizika példáját vesszük, igazsága nyilvánvaló.

Bauer szerint a biológia olyan kísérletes leíró tudományai, mint az élettan, öröklés tan stb., még elméleti tudomány megteremtésére várnak. Ennek az elméleti tudománynak a fő kérdésére a darwinizmus nem ad választ. A darwinizmus arra a kérdésre felel: mi az oka az élő formák evolúciójának. Eközben nyitva marad ez a kérdés: mi maga az élet?

Bauer Ervin életműve erre felel, mégpedig azzal az igénnyel, hogy válasza irányt mutasson mindazon tudományoknak, amelyek az élet különböző tulajdonságaival foglalkoznak, s így közös alapra hozza őket.

*

Miben áll tehát az élet?

Bauer e kérdésre nem kémiai, hanem fizikai, energetikai választ adott. Az élet minden formájában energia felvétele, szerkezeti beépítése s munka végzése a beépített energia terhére. E szerkezetileg beépített energia terhére az élő szervezetek manőverezési lehetőséghez jutnak, s ez teszi lehetővé életfolyamataikat. Az élet lényege az energiák felhalmozása, vagyis egy tartós kiegyenlítetlenség a környezettel. Az energiák felhalmozásából, szerkezeti beépítésükből Bauer — a növekedéstől a szaporodáson keresztül a halálig, valamint a regenerációig — le tudja vezetni mint törvényszerű következményt az összes alapvető életjelenséget.

Darwinról tudjuk, hogy ő is egy alapvető törvényszerűség megragadásával indult el s egész életét arra szánta, hogy e felismeréssel szembesítse az általa ismert tényeket, beleértve saját kísérleteinek eredményeit is. E roppant munka során vált a darwinizmus máig iránymutatóvá.

A darwinizmus száz esztendő leforgása alatt sem avult el. Kibírta a legszigorúbb kritikát, sőt még az ellenséges meghamisításokat is, s ami a legnehezebb, kiállotta a kompilációk okozta elsekélyesítést is. Hiába próbálták eltemetni, nem sikerült. Hazánkban pl. volt idő (amikor e sorok írója egyetemi hallgató volt), hogy a budapesti orvosi karon betiltották a darwinizmus oktatását. (Gyalázása azonban megengedett volt.) S volt idő,

amikor Darwin munkásságának elismerése tanainak kurta összefoglalásából állott, amelyet Darwin tanítványainak hosszasan részletezett kritikái fejeztek be. A mű mindezt túlélte, s ha olvassuk pl. a Válogatott Művek köteteiben magyarul első ízben 1963-ban megjelent Az ember és állat érzelmeinek kifejezését, csak csodálhatjuk, hogy gondolatai mennyire frissek, menynyire iránymutatóak még ma is.

És hogy állunk Bauer Ervin művével?

Tokin hangsúlyozza, micsoda élmény lenne Bauer számára, ha még élne s látná, mint tódulnak feléje az új meg új adatok, tények, amelyek mind az ő álláspontját erősítik. Tokin erre számos példát hoz fel. Hadd egészítsem ki ezeket egy, a magam területéről vett bizonyítékkal.

Bauer szerint az élő szervezetek a környezetből érkező hatásokra nem az akció—reakció elve alapján, hanem saját energiáik mozgósításával válaszolnak. Ez az elv nem csak az össz-szervezetre érvényes, hanem minden sejtjére is.

Nos, ma már nyilvánvaló, hogy az ingerek csak töredékét alkotják annak az energiának, amely a receptorok ingerületeként keletkezik. A receptorokban létrejött generátor potenciálok energiája pedig sokszorta kisebb, mint a kapcsolatos idegsejtek impulzusainak energiája, amelyet a generátor potenciál vált ki. S ez az egyre növekvő arány érvényesül az egész folyamatban, melynek végső állomásaként a motoneuronok impulzusait, valamint a myoneurális junctióban felszabaduló energiákat messze felülmúló energiával összehúzódnak az izomrostok.

Bauer energetikai elméletének nem egy ismertebb igazolása található a molekuláris biológia területén. Ma már köztudomású, hogy a különféle tápszerek molekuláinak energiái végül is mind az ATP „rugót húzzák fel", s hogy a sejtek mitochondriumaiban a szerkezet az energia mozgósításának fizikai—térbeli biztosítására szolgál.

Mindamellett nem szeretnék olyan képet festeni, mintha Bauer mindent előre tudott volna, ami utána és nélküle a biológia fejlődésében végbe ment. Másról van szó! A tudomány megállíthatatlanul halad, tekintet nélkül az egyes tudósok személyes tragédiájára. A részletek összeilleszkedésének megvan a maga szigorú logikája. A nagy elméleti összefoglalások sem kerülhetők el. Nyilvánvaló, hogy Darwin nélkül is volna „darwinizmus", bár valószínű, hogy kidolgozásában, széles körű alkalmazásában sok időveszteséget, felesleges kerülőket okozott volna, ha történetesen Darwin kedvezőtlen körülmények közt él és 52 éves korában meghal.

A tudomány szerencséje, hogy Darwin a maga programját nagymértékben végrehajthatta. Bauer kidolgozta alapvető tételeit s ezek jelentős részét kifejtette, kísérletileg is igazolta. Programja azonban végső soron teljesítetlen maradt, amint az a főműhöz csatolt korai könyvéből látható.

*

Hadd hivatkozhassam mégegyszer Darwinra. Említettem, hogy műve — minden sikere ellenére — mennyi ellenállásba ütközött. Ez minden elmélet közös sorsa.

A tudományok művelése kétféle követelményt állít a kutatók elé. El kell sajátítaniuk azt a technikát, amely kutatómunkájuk előfeltétele, s ennek kidolgozott módszere van. Egyszersmind bele kell dolgozniuk magukat tudományuk fogalomrendszerébe is, amire egyébként magának a tudománynak a fejlődése is rákényszeríti őket, s eközben áttekintést kell szerezniük az összefüggések felett, meg kell tanulniuk a következtetések kritikai mérlegelését, a távlatok felismerését. Mindennek nincs még kialakult módszertana s e követelményekről egyelőre csak bátortalan említések esnek. Megfogalmazhatnánk mindezt úgy is, hogy a tudomány tudományos tanulmányozása még várat magára. Ha mint jelszó fel is merül, legfeljebb az egyre növekvő információs válság megoldását célozza.

Bauer Ervin műve esetében egy átfogó biológiai elmélet jelentkezik, amely még ma is program, kihívás, bár a biológia a részleteket illetően igen nagy előrehaladást tett 1935 óta. Egy elméletet azonban nem rendít meg, ha számos tény, amelyre eredetileg támaszkodott, módosul vagy akár megdől. Ez a mű egész koncepcióját nem zavarja. Még mindig izgalmas feladat, hogy próbára tegyük Bauer következtetéseit, amelyek átfogják a növekedés, szaporodás, öregedés, regeneráció, daganatképződés kérdéseit. Próbára tenni, ez abban áll, hogy behatolunk fogalomrendszerébe, nem az apró, túlhaladott részleteken lovagolva, hanem követve a programot és alapul véve a kidolgozott fejezetekben alkalmazott módszereket.

S hogy most e kihívás egy elméleti biológia megalapozására éppen Magyarországon jelentkezik, ahol — mint a darwinizmust illetően utaltam rá — különösen időszerű az elmaradottság felszámolása, az a történelem sajátos logikájának tudható be.

Milyen kár, hogy a vitákban, amelyekkel számolhatunk, maga Bauer már nem vehet részt, mint ahogy Darwin a maga esetében sokszor megtehette. (Ami persze még egy Bergsont sem akadályozott meg abban, hogy felmelegítsen olyan ellenvetéseket a darwinizmusra vonatkozólag, amelyekre már Darwin meggyőző magyarázatot adott.)

Tudományos vitákban azonban mindig számíthatunk egy, a helyes elméleteket támogató megdönthetetlen érvelőre: az időre. 1935 óta, Bauer fő művének megjelenése óta a tudomány haladt, elméletét azonban még senki sem fogalmazta meg tőle függetlenül újra.

Ez a tény jelentheti azt, hogy az elmélet nem helytálló. Jelentheti azonban azt is — s e sorok írójának ez az álláspontja —, hogy nagy elméleti felismerések megalkotásának várakozási ideje még mindig több évtized. S ilyenformán Bauer Ervin művének feltámadása ma is a legnagyobb mértékben időszerű.

Dr. Ákos Károly

ELŐSZÓ

Könyvem története mintegy 16 évre nyúlik vissza. E történet első szakaszát az 1920-ban megjelent „Grundprinzipien der rein naturwissenschaftlichen Biologie" c. rövid művem, a másodikat az 1930-ban megjelent „Физические основы в биологии" (A biológiai fizika alapjai) c. könyvem alkotta. Öt év után ez a könyvem a harmadik szakasz.

Bár az első két mű megjelenése között tíz év, az utóbbi kettőé között csak öt év telt el, az utóbbiak tartalma mégis inkább különbözik egymástól, mint az első kettőé.

E fejlődést még távolról sem tekinthetjük befejezettnek. A kísérleti adatok gyorsan gyarapodnak és már ebben a könyvben sem lehetett valamennyi eredményt hiánytalanul bemutatni.

A tárgyalás szempontjából könyvem logikus egészet képez. Egyetlen tétele sem érthető meg helyesen a többitől elszakítva. Éppen ezért az egyes kérdésekről csupán a vonatkozó fejezetet elolvasva, nem alakulhat ki helyes kép. Másrészt különböző — például az ingerlékenységre, az evolúció törvényszerűségeire, az anyagcserére, az élő anyag struktúrájára stb. vonatkozó — tételek bizonyítékait korántsem csupán a vonatkozó fejezetekben ismertetett kísérletek és tények jelentik. E fejezetekben tett megállapításokat más helyeken, más összefüggésben idézett tények is nagymértékben támogatják.

A tényekkel való alátámasztásnál tekintettel kell lennünk arra, hogy a tárgyalt általános alapelvek nemcsak a könyvben idézett tényeken alapulnak, hanem sok más ismert adaton is, amelyeket felesleges mind felsorolni.

Minden kutató például, aki közelebbről foglalkozott a nyugalmi anyagcsere értelmével, eljutott ahhoz a következtetéshez, hogy az élő rendszer jellemző tulajdonsága termodinamikailag az inaequilibrium-állapot megőrzése. Természetesen nem tárgyalhatjuk itt az egész tényanyagot, mely szerzőket e következtetésekhez elvezette.

Hill például ezeket írja: „az élő sejt bonyolult organizált rendszer . . . , amely termodinamikailag végtelenül valószínűtlen és ebben az állapotban csak addig maradhat meg, amíg szabadenergiát tud felhasználni az organizáció fenntartására."[1] Straub is arra a következtetésre jut, hogy „A tojássárgája és a tojásfehérje, a vérsejtek és a savók, az élesztősejtek és a tápoldat, az algák és a környezet kölcsönös kapcsolatában mutatkozó analógiák szükségessé teszik, hogy rendszeresen foglalkozzunk az egyensúlytól való

[1] *A. V. Hill*, Supplement to Nature. No. 3106, Mag., 1929.

eltéréssel, mint az önálló élőlények elsődleges tulajdonságával."[2] Hasonló megállapításokat sok más kutató is tett. Annál megdöbbentőbb, hogy ezen tétel elfogadása után sem vonták le az ebből adódó összes következtetéseket, és mereven ragaszkodtak ahhoz az elképzeléshez, hogy az egyensúly állandó megzavarásának forrása a rendszeren kívül van. Feladatunk éppen ezért nemcsak az alapelvek tényekkel való alátámasztása, hanem a tények elméleti általánosítása is.

Nyilvánvaló, hogy a legtöbb fejezetben lesznek hiányosságok és hibák. Igen hálás leszek a megfelelő területeken dolgozó szakembereknek minden ténybeli kiigazításért, vagy olyan tények közléséért, amelyek a megfelelő elméleti tételekkel szemben állnak, illetve azokat megerősíthetik.

A korrektúra olvasásában és a szöveg szerkesztésében sokan segítettek, különösen munkatársam, V. Sz. Brandgendler, akinek őszinte hálámat fejezem ki. Igen nagy hálával tartozom feleségemnek, Bauerné Szilárd Stefániának, aki kezdettől fogva végigkísérte ezen munkámat, és különösen sokat segített a fizikai és matematikai kérdésekben: ellenőrizte számításaimat, elkészítette a rajzokat stb.

E könyv megírásával szocialista hazánk építését kívánom szolgálni, mely a tudomány elé a mezőgazdaság és orvostudomány gyakorlatának elmélyült, tudományos megalapozását tűzte ki feladatul, és egyben biztosítja e nehéz feladat eszmei és anyagi feltételeit.

1935. április 27. *Bauer E.*

[2] *I. Straub*, Id. Berichte über die gesammte Physiologie. Abt. B., Bd. 77, H. 719. Mai 1934.

ELSŐ RÉSZ

AZ ÉLŐ ANYAG ÁLTALÁNOS ELMÉLETE

AZ ELMÉLETI BIOLÓGIA TÁRGYA ÉS MÓDSZERE

A biológia az élet, helyesebben az élőlények tudománya. A biológia a szervezett élő anyag (legáltalánosabb értelemben vett) mozgásának törvényeivel foglalkozik. Mivel az élő, szervezett anyag alakja és működése az élőlényekben végtelen változatosságban mutatkozik, érthető, ha mindenekelőtt le kellett írni az alakok és működések sokféleségét, meg kellett próbálni ezeket rendszerezni, valamint feltárni egyes törvényeit. Eközben eleinte elsősorban azok az életjelenségek kerültek a figyelem középpontjába, amelyeket természetes körülmények között lehet megfigyelni és leírni (például a szaporodás, növekedés, metamorfózis, életmód). Egyes szervek, például az ivarszervek felépítésében és működésében, valamint a szaporodás módjában észlelt hasonlóságok alapján az élőlényeket csoportokba foglalták, és így az élőlények felépítésére vonatkozó ismeretek elmélyülésével kialakult a fajok fogalma és elhatárolása. A különböző organizmusoknak a felépítés és életmód alapján való csoportosítása és elhatárolása tudományos, elméleti alapot csak az evolució Darwin által megteremtett és kidolgozott elméletével nyert, amely kimondja, hogy az igen változatos alakok, a különböző fajok mind egymásból keletkeztek. Csak az összes létező különböző fajok különböző fokú „vérrokonságának" felismerése tette lehetővé a fajok törzsfájának felvázolását, amelynek alapján magyarázatot nyerhettek a már ismert törvényszerűségek és új törvényszerűségek felfedezése vált lehetővé. Ugyanilyen döntő szerepet játszott az evolució elmélete a fentebb említett életjelenségek — szaporodás, metamorfózis stb. — különböző alakjaira vonatkozó törvényszerűségek ismeretének elmélyítésében, valamint az új alakok keletkezésével és fennmaradásával, vagyis a tulajdonságok öröklődésével foglalkozó, az evolúcióval kapcsolatban álló új tudomány kibontakozásában, melynek tudományos alapját az öröklődés Mendel által fölfedezett törvényei adták s így kialakultak, mint a biológia fő ágai, a morfológia, az élőlények alakjának és felépítésének tudománya, az embriológia, az egyedi fejlődésnek és az egyedi alak és a szervek képződésének tudománya, az öröklődés tana, és a fajok keletkezésének, tehát az élőlények származásának tana. Az olyan életjelenségeket, mint a szaporodás, megtermékenyítés, életmód (táplálkozási mód, általános létfeltételek stb.) illetően még napjainkban is ezen, természetes körülmények közt megfigyelhető és leírható életfunkciók tanulmányozását értik biológia alatt. Ezen életjelenségek módfelett változatos különböző alakjai az evolúciós elmélet alapján nyertek elméleti természeti történeti magyarázatot, a különböző élőlények felépítése változatosságának magyarázatával és fejlődésük leíró történetével kapcsolatban.

Az evolúció elmélete volt tehát az az elmélet, amelyhez a leíró biológia

által az alakok változatosságáról és az élőlények természetes körülmények között megfigyelhető életjelenségeiről összegyűjtött tények elvezettek. Ez az elmélet lett azután az ilyen irányú vizsgálatok vezérelve.

Azonban fokozatosan egyre nyilvánvalóbb lett, hogy a szerkezet, a fejlődés és az életjelenségek leírásával végeredményben csupán az élő anyag megjelenésének törvényszerűségeihez, mozgástörvényeinek eredményeihez jutunk el, nem magukhoz e törvényekhez. Az evolúció elmélete tehát az élő anyag történeti megjelenéseinek elmélete, amely az életjelenségeknek csak egy részét veszi figyelembe, nem pedig az élő anyag ezen jelenségeket előidéző mozgásának elmélete. Az evolúció elmélete következésképp a biológia első, leíró korszakának hatalmas tudományos eredménye, elméleti betetőzése. Ha az evolúciós elméletet a biológia első, leíró időszaka elméleti betetőzésének tekintjük, egyáltalán nem kerülünk ellentmondásba azzal a ténnyel, hogy ezen elmélet megalapozásában széles körű kísérleti adatok (különösen az állatnemesítők és növénynemesítők eredményei) szintén nagy szerepet játszottak. Egy elmélet tartalma és jelentősége szempontjából nem megalapozásának módszerei, hanem az általa magyarázott jelenségek a döntőek.

A fentieknek megfelelően egyre jobban kifejlődtek a biológia azon irányai és ágai, amelyek az organizált élő anyagnak a megfigyelhető életjelenségekben és élő alakokban kifejezésre jutó mozgástörvényeivel foglalkoznak. Ez vezetett az élettan, fejlődésmechanika, az örökléstan, azaz a kísérleti tudományok kifejlődéséhez, annak eredményeképpen, hogy megkísérelték elemezni a szervezeten belül ható és az adott életjelenségeket előidéző egyes erőket vagy mozgásokat és változásokat. Így a fiziológia vizsgálja az egész szervezetet alkotó egyes szervek működését és mechanizmusát, anyagcseréjét és energiaforgalmát, vizsgálja azokat a törvényeket, amelyek meghatározzák külső hatásokra adott reakcióikat, azaz ingerlékenységüket; a fejlődésmechanika vizsgálja azokat a tényezőket vagy feltételeket, melyek az embrionális fejlődés során meghatározzák az alak és működés kialakulását, s emellett szintén kísérleti módszerek alkalmazásával, egyes feltételeket megváltoztatva vagy kiiktatva tervszerűen befolyásolja a fejlődés folyamatát. A modern örökléstan pedig arra törekszik, hogy tervszerű keresztezésekkel és a kromoszómák egyidejű citológiai vizsgálatával az öröklődés megfigyelhető törvényeit az ivarsejtekben található öröklődési anyag reakcióit és változásait megszabó törvényekből vezesse le. Ezen tudományok fejlődésével párhuzamosan, és egyre mélyebben behatolva az egyes folyamatokba és mechanizmusaikba, vagyis egyre jobban tisztázva az itt ható törvényeket és erőket, egyre nagyobb figyelmet fordítanak az említett folyamatokban szereplő fizikai és kémiai jelenségekre, ezek vizsgálatára, megkísérelve, hogy a szervezet egyes életjelenségeit kizárólag ezekből vezessék le.

Ebben az összefüggésben utalnunk kell a következőkre. A fiziológia, fejlődésmechanika, örökléstan és általában a kísérleti biológia elnevezés alatt összefoglalt tudományok alapvető vonását egyáltalában nem kísérletes jellegük adja (ahogy ezt gyakran állítják), szemben a biológia korábbi irányaival, mint például az összehasonlító morfológiával és a leíró biológiával. A biológia újonnan kifejlődő ágainak lényeges vonása a kérdések újszerű és

elmélyedt felvetésében és azokban az új feladatokban rejlik, amelyeket e tudományok tüztek ki maguk elé. Az ilyen kérdések megoldásában a kísérleti módszer természetes, de egyáltalában nem egyedülálló és döntő eszköz. Az említett tudományok által kitűzött feladatok eltérő voltának és újszerűségének lényege éppen abban áll, hogy kísérlet történik az élő anyag mozgástörvényeinek feltárására, majd azok segítségével különböző feltételek között különböző alakban megnyilvánuló törvényszerűségek magyarázatára. Ezen tudományok feladatuknak tekintik az élő anyag sajátos — és az összes életjelenségekben szükségszerűen megmutatkozó — mozgástörvényeinek tanulmányozását. Ahogy az első feladatnak — az élő anyag megjelenési formáiban megnyilvánuló törvényszerűségek kimutatásának — a megoldásához először le kellett írni, osztályozni és rendszerezni az egyes alakokat és életjelenségeket, épp ily természetes, hogy a második feladat megoldásához először le kell írni és ki kell mutatni az élő anyag egyes mozgástörvényeit, a különböző speciális életjelenségek és formaképző folyamatok alapjait.

Így fejlődtek ki a fiziológia egyes speciális fejezetei, például az anyagcsere és energiaforgalom tana, amely azután további részekre vált szét, a különböző energiaszolgáltató folyamatoknak megfelelően (a légzés, az erjedés, nitrogén-, a zsír-, az intermedier anyagcsere, a szintetikus folyamatok a szervezetben), vagy a szervezet reakcióinak és ingerlékenységének tana, amely az izomösszehúzódással, az ingerületvezetéssel, az ezen folyamatokat kísérő fizikai és kémiai jelenségekkel, a reflexekkel stb. foglalkozó fejezetekre oszlik. Hasonló a helyzet az embriológiában is, ahol a Roux által megállapított fejlődésmechanika (vagy ahogy ma gyakran nevezzük: fejlődéséletan) a fejlődés egyes, elsősorban korai stádiumait elemezte, vizsgálta az egyes sejtek sorsát és sorsukat meghatározó tényezőket, beleértve a kémiai és fizikai jelenségeket is. Ugyanezt mutatja az örökléstan is, amely mai alakjában főképpen a kromoszómák szerkezetének, szerkezeti változásainak stb. kísérletes vizsgálatával foglalkozó tudomány lett, hogy ily módon a tulajdonságok külső megjelenését és öröklődésük törvényszerűségeit az örökletes tulajdonságokat hordozó anyagok mozgástörvényeiből és a reájuk jellemző hatóerőkből vezethesse le.

Darwin tehát általános elvet nyújtott a Földön megjelent szervezetek változatos alakjának és működésének magyarázatára, olyan elméletet adott, amely az összes élő szervezetekre érvényesen átfogja az élőlények alakjának, eredetének és mozgástörvényeinek törvényszerűségeit. *Felmerül ezek után a kérdés: elképzelhető-e ugyanilyen, minden organizált élő anyagra érvényes elmélet, függetlenül kifejlődésének történeti feltételeitől?* Más szóval, kimutathatunk-e olyan általános törvényeket az élő anyag mozgásában, amelyek annak bármily változatos összes megjelenési formáiban érvényesek maradnak? Vagyis már felismert vagy az egyes biológiai tudományágak (örökléstan, élettan, fejlődésmechanika stb.) által még felfedezendő valamennyi mozgástörvény alapját valóban az élő anyag olyan általános mozgástörvényei képezik-e, amelyek a biológia említett speciális ágaiban sajátos törvényekben jelennek meg, mint ahogyan a leíró tudományok — morfológia és leíró biológia — egyes speciális törvényei speciális megjelenési formái az evolúció általános törvényeinek? Ez a kérdés egyértel-

mű azzal, hogy vannak-e az élő anyagnak saját, külön mozgástörvényei. Mivel a biológiát az organizált élő anyag mozgástörvényeivel foglalkozó tudománynak neveztük, így kérdésünk megfelel annak a kérdésnek, hogy létezik-e külön élettudomány, biológia vagy az csupán az alkalmazott fizika és kémia egy fejezete? Ha az élő, szervezett anyagnak saját mozgástörvényeket tulajdonítunk, amelyek magára az élő anyagra s egyedül csak arra jellemzőek, annak attributumát, létezési formáját képezik, akkor ezen törvényeknek érvényesülniök kell az élő anyag minden megjelenési formájában. Ebben az esetben az egyes biológiai tudományágaknak a múltban felfedezett vagy a jövőben felfedezendő speciális mozgástörvényei, tehát az élettan, fejlődéstan, örökléstan stb. törvényszerűségei, szükségszerűen az élő anyag általános mozgástörvényei speciális eseteinek, speciális megnyilvánulásainak bizonyulnak, annak ellenére, hogy ezek a megnyilvánulások történetileg feltételezett és lényegesen megváltozott körülmények között és éppen ezért lényegesen megváltozott alakban jöttek létre. Ennek a következtetésnek a szükségszerűségét csak két úton kerülhetjük meg.

1. Mondhatjuk, hogy az élő anyagnak nincsenek saját mozgástörvényei, hogy az élő és élettelen anyag mozgástörvényei lényegükben azonosak. Ez esetben, ha következetesek vagyunk, nem beszélhetünk élő anyagról általában. Azonban ily módon a biológia nem lesz más, mint alkalmazott fizika és kémia, azaz a fizikai és kémiai törvények alkalmazása azokra a bonyolult rendszerekre, amelyeket élőlényeknek nevezünk.

2. Vagy el kell ismernünk, hogy az élőlényeknek vannak saját törvényszerűségeik, saját mozgástörvényeik, de ezen törvények feltételeit nem az élőlények anyagának állapota, szervezettsége, szerkezete képezi, tehát ezen törvények nem az élő anyag megjelenésének és létezésének formái, attributumai, hanem (és ez a következtetés ekkor elkerülhetetlen) anyagfeletti, isteni erők eredményei, amelyek ugyan nem változtatják meg a fizika és kémia törvényeit, de állandóan irányítják azokat.

A biológiában az első felfogást a mechanizmus néven, a másodikat a vitalizmus néven ismert irányzat védelmezi. Mindkét irányzat megáll a döntő mozzanat előtt és megtorpanását hamis filozófiával próbálja leplezni. A tudományos vizsgálat azonban nem áll meg, és ezen irányzatok fékező hatása ellenére egyre mélyebben hatol be az élő anyag mozgásának speciális és általános törvényszerűségeibe. Természetesen csak egy helyes út van annak bizonyítására, hogy tarthatatlan mindkét felfogás, amely tagadja a minden élő anyagra és csakis arra jellemző, a szervezett élő anyag létformájaként megjelenő általános mozgástörvények létezését. Ez az út egyrészt az élő anyag általános törvényeinek felkutatása és vizsgálata, annak kimutatása, hogy azok különböző élőlényekben különböző alakban miképpen nyilvánulnak meg, másrészt annak kimutatása, hogy az összes speciális törvényszerűségekben az élő anyag ugyanazon általános törvényszerűségei jutnak kifejezésre, hogy a változatos, s a földtörténeti evolúció során megváltozott életjelenségek törvényszerűségeiben az élő anyagra és csak arra jellemző ugyanazon mozgástörvények érvényesülnek.

Következtetésünk tehát, hogy ha az élő szervezett anyagnak saját, csak rá jellemző mozgástörvényeket tulajdonítunk, tehát a biológiáról, mint külön tudományról beszélünk és nem akarjuk elhagyni a materializmus talaját,

akkor nemcsak arra a kérdésre kell igennel felelnünk, hogy találhatunk-e olyan általános törvényeket, amelyek az egyes speciális biológiai területen megnyilvánuló összes mozgástörvények alapját képezik és amelyek speciális, konkrét megjelenését az élettan, fejlődésmechanika, örökléstan stb. speciális törvényszerűség jelentik, hanem azt is meg kell állapítanunk, hogy az elméleti biológia sürgős és időszerű feladata ezen törvények felderítése, általánosítása és eredményeinek a kutatások irányító elméleteként való alkalmazása.

A fentiek alapján a következőképpen vázolhatjuk a biológia fejlődését, speciális, kísérleti-leíró, és általános biológiai részét:

Speciális vagy leíró biológia	Általános vagy elméleti biológia
zoológia, botanika, morfológia, leíró embriológia, leíró biológia, ökológia stb.	az evolúció elmélete vagy a fajok eredetének elmélete
élettan, fejlődésmechanika, örökléstan, protoplazmatológia	az élő anyag általános elmélete

Természetesen vázlatunk minden pontja magyarázatra szorul.

Egyrészt a speciálist a leíró-kísérleti fogalmával, másrészt az elméletit az általános fogalmával tesszük egyenlővé. Úgy véljük, hogy ez az azonosítás jogos és alapjában helyes. Hiszen valamely jelenség elméleti tárgyalása éppen abban áll, hogy a speciális, konkrét jelenségek nagy sokaságából absztraháljuk az általánost, a törvényszerűt, majd ezt a speciális levezetett törvényszerűséget vizsgáljuk, elemezzük és kimutatjuk különböző lehetséges formáit. Meghatározott feltételezéseket teszünk és levezetjük, hogy az adott feltételek között a folyamat miképpen jelentkezik és az adott konkrét feltételek közt a törvényszerűség milyen alakban jelenik meg. Az így kapott eredményt azután egybevetjük a kísérlet adataival, tehát megvizsgáljuk, hogy a természetben miképpen játszódnak le ezek a jelenségek ott, ahol az általunk alkalmazott feltételek uralkodnak vagy kísérletekben mi magunk hozzuk létre ezeket a feltételeket és megvizsgáljuk, hogy a folyamat valóban úgy játszódik-e le, ahogy az általunk ismert feltételek közt absztrahált általános törvényből levezettük. Ha az íly módon nyert absztrakt általános törvény valóban beigazolódik, tehát ha a tapasztalat vagy kísérlet megerősíti a különböző feltételekre levont következtetéseket, ha tehát törvényünk valóban általános törvényszerűség, akkor általa és a kísérleti konkrét feltételek közt kapott adatok analízise által megjósolhatjuk a folyamat menetét, vagy a feltételek megfelelő változtatásával azt a kívánt irányba terelhetjük. Az absztrakt általános törvény így válik az elméleti tudomány eredményévé. Ilyen értelemben állítjuk szembe az elméleti tudományt a kísérleti vagy leíró tudománnyal. Elméleti tudományról akkor beszélünk, ha a kérdéses tudomány teljes tapasztalata utján, a jelenségek adott területén megállapított, tisztán absztrakt általános törvényszerűségek összességéből indulunk ki és a megfigyelt jelenségeket ezen törvények meghatározott feltételek között megnyilvánuló speciális eseteinek tekintjük. Leíró vagy kísérletes tudományról pedig akkor beszélünk, ha megfigyelésekből és egyes kísérleti eredmények-

ből kiindulva gyűjtünk adatokat az elméleti tudomány számára vagy az adatok általánosításával jutunk el általános törvényszerűségekhez.

Első pillantásra úgy tűnhet, hogy csak a tárgyalás módjában van különbség. Ez a feltételezés azonban nem jogos. Egyrészt a kísérletes leíró tudomány az elméleti tudománytól nem csupán abban különbözik, hogy miképpen mutatja be a tényeket és általános törvényszerűségeket: a kísérletes leíró tudomány törvényeit az elméleti tudomány egészen más módon vezeti le. A két tudomány tehát nemcsak a tárgyalás módjában, hanem a vizsgálatok módszerében is különbözik. Másrészt az elméleti tudomány által kiderített törvények tartalmukban sem azonos értékűek a kísérleti, leíró tudomány általánosítások útján nyert törvényeivel.

Ami az első különbséget illeti, a leíró, kísérletes tudomány a megfigyelések és a kísérleti adatok általánosítása útján jut el a törvényekhez. Az így levezetett törvény azonban még távolról sem a kérdéses jelenségcsoport elmélete és ezért távolról sem alkotórésze az elméleti tudománynak. A törvény csupán akkor válik az elméleti tudomány tartalmává, ha meghatározott általános törvényekből és elméleti elképzelésekből mint speciális eset vezethető le azon feltételekre, amelyek között a törvényt megállapítottuk. Ekkor és csak ekkor beszélhetünk a kérdéses jelenség elméletéről. A kísérletes tudomány tehát a tapasztalat általánosítása útján jut el törvényeihez, az elméleti tudomány viszont ugyanezen törvényekhez általános absztrakt tételek és feltételezések alapján ér el, meghatározott, konkretizált feltételek figyelembevételével. Természetesen ezek az absztrakt törvények és feltételek szintén a tapasztalatból származnak, de túllépnek a kísérlet közvetlen adatainak határán. Világítsuk meg a különbséget néhány példával.

Vizsgáljuk meg első példaként a mechanikában a testek szabadesésének törvényét. A kísérleti fizika tankönyvei a törvényt, mint tervszerű megfigyelések és kísérletek általánosítását tárgyalják. A kísérletben megmérik a szabadon eső testek útját különböző időtartamok alatt. Galilei ezt a törvényt valóban így vezette le és Galilei óta a tervszerű kauzális-analitikus kísérlet a biológiában is a kísérleti vizsgálatok példaképe. Erre a példára gondolt Roux, amikor megalapította a fejlődésmechanikát. Erre utal Hartmann „Általános biológiájában", mint a biológiát előrevivő útra: „Galilei nagy érdeme, hogy a tervszerű kísérlet bevezetésével az indukció új módját fedezte fel, mely elkerülhetetlen logikai szükségszerűséggel vezet az oki megismeréshez és ugyanakkor igen gyümölcsözőnek bizonyult a tudomány előrehaladásában."[3]

Az így kapott törvény, mint ismeretes, kimondja, hogy minden szabadon eső test gyorsulása (ha a levegő ellenállását figyelmen kívül hagyjuk) állandó, és a megtett út egyenlő a gyorsulás és az idő négyzete szorzatának felével, azaz

$$s = \frac{1}{2} g t^2$$

ahol s — a megtett út, g — gyorsulás és t — idő.

[3] *M. Hartmann*, Allgemeine Biologie. Jena. 1, 7.

Ugyanehhez a törvényhez az elméleti mechanika másképp jut el: nem megfigyeléseket általánosít, hanem mint sokkal általánosabb tételek speciális esetét vezeti le. Newton mozgástörvényei és a tömegvonzás törvénye ezek az általánosabb tételek. Az utóbbi, mint ismeretes, kimondja, hogy két tömeg közötti vonzás ereje arányos a tömegekkel és fordítva arányos a távolság négyzetével, azaz

$$K = f\frac{m_1 \cdot m_2}{r^2}$$

ahol K — vonzóerő, m_1 és m_2 — a két tömeg, r — a távolságuk és f — arányossági tényező, illetőleg egységnyi tömegek és egységnyi távolság esetén maga az erő.

Newton második mozgástörvénye szerint az erő egyenlő a mozgó test tömegének és gyorsulásának szorzatával, azaz

$$K = m\frac{d^2 s}{dt^2}$$

Az elméleti mechanika ebből a két általános törvényből mint speciális esetet vezeti le a szabadesés Galilei-féle törvényét. Ha ugyanis az eső test tömege m és a föld tömege M:

$$f\frac{Mm}{r^2} = m\frac{d^2 s}{dt^2}$$

vagy

$$f\frac{M}{r^2} = \frac{d^2 s}{dt^2}$$

Itt r a Föld sugara s ehhez viszonyítva elhanyagolható a távolság változása, azaz r állandónak tekinthető:

$$\frac{d^2 s}{dt^2} = \text{const.} = g$$

tehát szabadeséskor a gyorsulás állandó. Ebből a képletből a t idő alatt megtett utat a dt szerinti második integrál adja. Így közvetlenül megkapjuk a szabadesés törvényét:

$$s = \frac{1}{2} g t^2$$

Később, különböző területekről vett példák ismertetése során foglalkozunk azzal, hogy ez mennyiben nevezhető már a szabadesés törvénye elméletének és hogy honnan, milyen módon vezették le ezeket az általános mozgástörvényeket. Mindenesetre látjuk, hogy a szabadesés elméletileg levezetett törvénye tartalmában is többet ad, mint az analitikus kísérletek és megfigyelések általánosítása útján nyert törvény. Kiderült például, hogy az utóbbi csak közelítő értékű, és csak akkor érvényes, ha az esés útja a Föld

sugarához viszonyítva elhanyagolható. A kísérleti adatok általánosításával nyert törvényből ez már nem vezethető le.

Második példánk az ismert Boyle—Mariotte-törvény. Ez kimondja, hogy állandó hőmérsékleten a gáz nyomása arányos sűrűségével, illetve fordítottan arányos az egységnyi tömeg által elfoglalt térfogattal, azaz

$$pV = \text{const.}$$

ha p — a nyomás és V — az egységnyi tömeg térfogata. A kísérleti fizika ezt a törvényt is mint különböző gázokon, különböző nyomás mellett stb. végzett tervszerű analitikus kísérletek általánosítását tárgyalja és valóban így is jutottak el a törvényhez.

Az elméleti fizikában ugyanez a törvény a gázmolekulák mozgására vonatkozó általános elképzelések és törvények különleges eseteként levont következtetés. Feltételezi, hogy a gáz különböző sebességgel mozgó molekulákból áll, és hogy a sebességek megoszlása mindhárom koordinátára vonatkoztatva Gauss-görbének felel meg, és hogy a sebességek négyzetének átlaga arányos a hőmérséklettel, tehát állandó hőmérsékleten állandó. Feltételezi ezenkívül, hogy az általános mozgástörvények a molekulákra is érvényesek. Ezen általános feltételekből és törvényekből a Boyle—Mariotte-törvény mint speciális eset vezethető le.

Ha az adott gáz egyes molekuláinak súlya m és az egységnyi tömegben N olyan molekula van, amelyeknek a sebessége v és $v+dv$ határok közé esik, akkor egységnyi felületen ilyen sebességgel az időegység alatt áthaladó molekulák száma Nv lesz, mozgásmennyiségük pedig mNv^2; ha a normális komponens szerinti sebesség négyzetének átlagát vesszük, akkor a falra gyakorolt nyomás ezen érték egyharmada lesz:

$$p = \frac{1}{3} mN\bar{v}^2$$

ahol p — nyomás, $\bar{v}^2$ — a sebesség négyzet átlaga. Miután azonban mN nem más, mint az egységnyi tömeg súlya, tehát a sűrűség ϱ, így

$$p = \frac{1}{3} \varrho \bar{v}^2$$

vagy

$$pV = \frac{1}{3} \bar{v}^2$$

ami megfelel a Boyle—Mariotte-törvénynek

$$pV = \text{const.}$$

ha feltételezzük, hogy a sebesség közepes négyzete a hőmérséklettől függ és ezért adott hőmérsékleten állandó.

Ebben az esetben ismét általános törvények és tételek részeseteként vezettünk le egy kísérleti adatokból általánosított törvényt. Ismét azt látjuk, hogy a második esetben ugyanazon törvény tartalma bővebb: tájékoztat a molekulákról és mozgásukról is, amelyekről a kauzális-analitikus általáno-

sítással nyert törvény semmit nem mond és amelyek közvetlenül nem adottak a kísérletben. Ismét felmerül az a kérdés, hogy honnan származnak ezek az általános elképzelések és tételek, amelyek egyrészt absztraktak és általánosak, másrészt gazdagabbak tartalmukban. Ezekből az általános elvont tételekből és elképzelésekből azonban — mint ismeretes — nemcsak a Boyle—Mariotte-féle törvényeket vezethetjük le, hanem megfelelő feltételek esetén az ugyancsak általánosított kísérleti adatokból nyert többi gáztörvényt is. Éppen ezért tekintjük a kinetikus gázelméletet az elméleti fizika egy részének. A kinetikus gázelmélet általános törvényei és tételei felölelik minden gáznemű anyag speciális mozgástörvényeit, bármilyen feltételek közt nyilvánulnak is meg, mindaddig, míg az anyagot alkotó részecskék, tehát maguk a molekulák is meg nem változnak, tehát amíg kémiai változások nem következnek be. Így választ kapunk arra is, hogy honnan és milyen módon nyerjük az ilyen általános elvont tételeket és elképzeléseket, például a newtoni mozgástörvényeket, a mechanikában az általános tömegmozgás newtoni törvényét, a kinetikai gázelmélet tételeit. Ezek nem egyes empirikus törvények mint például a szabadesés törvénye vagy a Boyle—Mariotte-törvény további általánosításából adódnak, hanem különböző tapasztalati törvények és egyes kísérleti adatok egybefogásával, mindezen kísérleti adatok és tapasztalati törvények meghatározott általános tételekbe és elképzelésekbe való „sűrítéséből". Az utóbbiak maguk már túllépnek a közvetlen tapasztalat határain, szükségszerűen elvontak, mert a mozgás általános, lényeges és az adott anyagi állapotra jellemző törvényeit absztrahálják.

Csak, ha sikerül absztrahálni az adott anyagi állapotnak megfelelő általános mozgástörvényeket és levezetni az egyes tapasztalati törvényeket, mint ezen általános mozgástörvények meghatározott feltételek között való megnyílvánulásait, akkor beszélhetünk csupán az adott terület elméleti vagy általános tudományáról. Az általánosítás útján nyert egyes törvények összegyűjtése és tárgyalása bármely tudományágban a leíró és kísérleti tudomány feladata.

Az elmondottak nemcsak a mechanikára és a fizika más területeire érvényesek. A kémiában szintén ugyanezen kritérium alapján különböztetünk meg általános vagy elméleti kémiát és speciális szervetlen és szerves kémiát. Az általános vagy elméleti kémia csak azokkal a folyamatokkal és törvényekkel foglalkozik, amelyek minden kémiai folyamatban közösek és mindegyikben érvényesülnek, akármilyen speciális feltételek között is játszódnak le azok. Azon mozgások törvényeit tárgyalja, amelyeket a molekulák szerkezetében bekövetkező változások kísérnek, függetlenül attól, milyen volt a molekulák speciális szerkezete. Az elméleti kémia ezeket a törvényeket speciális esetként fogalmazza meg, adott feltételek közt a molekulák szerkezetére és mozgására vonatkozó általános tételekből és elképzelésekből levezetve. Például Faraday az elektrolízis törvényeit kauzális-analitikai kísérletek eredményeinek általánosításából kapta. Ugyanezeket — mint ismeretes — az elméleti kémia a molekulák szerkezetére és elektrolitikus disszociációjára vonatkozó általános elképzelésekből és tételekből vezeti le. Az elméleti kémia a mozgás és a szerkezet általános tételeiből vezeti le azokat a törvényszerűségeket, amelyek a különböző reakciókra, egyensúlyi állapotukra, sebességükre és időbeli lefolyásukra érvényesek, s az így kapott

kémiai dinamikai törvények alkotják az elméleti kémia tárgyát. Az elektrolízis, a kémiai statisztika és dinamika különböző törvényeinek tárgyalása a megfelelő kísérletek és adatok általánosítása alapján még nem elméleti kémia. Csak akkor és csak annyiban beszélhetünk elméleti vagy általános kémiáról, ha sikerül levezetni ezeket a törvényeket, mint az absztrakció útján, tehát a kémiai vegyületek mozgására vonatkozó különböző tapasztalati tételek összevonása útján kapott általános tételek és megállapítások speciális eseteit. Fenti példáink világosan mutatják ezt.

Tehát helyesen járunk el, amikor azonosítjuk egyrészt az általánost az elméletivel, másrészt a speciálist a leíró kísérletivel.

Mi a helyzet a biológiával? Első pillanatban úgy tűnik, hogy a fizika és a kémia, illetve a biológia között lényeges különbség van. A fizika az élettelen anyagmozgás törvényeivel foglalkozik, amelyeket nem kísér a kémiai állapot megváltozása, s függetlenek attól, hogy milyen formában léteznek ezek a testek, valóban bekövetkeznek-e a kérdéses mozgások a természetben, és hogy milyen törvényszerűségek szabják meg a változatos konkrét fizikai mozgásformák létezését, megoszlását és időbeli változását. Éppígy a kémia a kémiai felépítés és változás törvényeivel foglalkozik, függetlenül attól, hogy a természetben hol és milyen mennyiségben találhatók a különböző kémiai anyagok, és hogy a változatos konkrét kémiai testek létezését, elterjedését és időbeli változását a természetben milyen törvényszerűségek határozzák meg. Így például a gázok fizikája nem foglalkozik a természetben levő gáztömegek nyomásának, képződésének stb., valamint azok időbeli változásainak törvényszerűségeivel. Ezzel speciálisan és gyakorlati alapon a gázok alkalmazott fizikája, a meteorológia foglalkozik, amely a szelek stb. törvényszerűségeit vizsgálja. A hidrodinamika nem foglalkozik a természetben előforduló folyadékok mozgását, keletkezését és időbeli változását uraló törvényszerűségekkel, például a Föld folyóinak mozgásával és időbeli változásaival. Ugyanez vonatkozik az elektrodinamikára stb. A kémia sem foglalkozik azokkal a törvényszerűségekkel, amelyek meghatározzák a természetben előforduló különböző kémiai vegyületek létezését, mennyiségét, keletkezését, elterjedését és időbeli változásait. Ezekkel az alkalmazott kémia fejezete foglalkozik a geológiában.

A biológia ezzel szemben a természetben előforduló élőlényekkel, tehát természeti testekkel foglalkozik, úgy, ahogy azok a természetben találhatók. Első feladata éppen abban állott, hogy vizsgálta az élőlények adott alakjait a természetben, valamint képződésük, földi elterjedésük és időbeli változásaik törvényszerűségeit.

E különbség azonban csak ezen tudományok vizsgálati irányainak történeti fejlődéséből és nem a tárgy lényegéből adódott.

Véleményünk szerint a vizsgálatok irányának fejlődésében mutatkozó különbségeket az magyarázza, hogy az egyes tudományok jelentősége az emberiség számára nem azonos, más a jelentősége az ember gyakorlati igényeinek kielégítésében a szervetlen természetnek és más a szerves, az élő természetnek és azok mozgástörvényeinek.

A szervetlen világ és mozgástörvényeinek jelentősége az ember számára mindig abban állott, hogy az adott létfeltételek között hogyan képes azokat felhasználni és irányítani, hogy segítségükkel meg tudta alkotni

első munkaeszközeit, majd gépeit. Az első primitív munkaeszközök egyszerű gépek voltak, mint például emelők stb. A mechanika fejlődésének indítékát a gépek tökéletesítésének gyakorlati igénye adta. Hasonló igények alapján fejlődött ki a dinamika a jobb fegyverek megalkotása, illetve azoknak a ballisztika törvényei alapján való tökéletesebb kihasználása céljából. A hidrodinamika keletkezése azon gyakorlati igényekre vezethető vissza, hogy a folyadékok törvényeinek alapján hidraulikus szivattyúkat és gépeket kívántak alkotni és nem a természet vízierőinek, mint olyanoknak kihasználása volt a cél. Az utóbbiak jobb kihasználásához ugyanis megfelelő gépek, valamint a hidrodinamika és mechanika törvényeinek megfelelő ismerete szükséges. Az aerodinamika elsősorban a repüléssel kapcsolatban fejlődött ki. A termodinamika szintén a gőzgép fejlődésével és nem azzal a problémával kapcsolatban alakult ki, hogy a természetben hol és miképpen következik be számunkra hasznos energiaátalakulás. S így tovább. Ugyanez vonatkozik nagymértékben a kémiára is, amelynek forrását az a gyakorlati igény képezte, hogy a természet anyagkészletéből az ember számára hasznos vegyületeket és anyagokat termeljenek, hogy ilymódon függetlenítsük magunkat a csak korlátolt mennyiségben előforduló természeti termékektől. A modern, tudományos kémia előfutára az alkímia volt, mely sok értékes kémiai megfigyelést és ismeretet gyűjtött össze, miközben értéktelen anyagokból drága aranyat próbált előállítani.

Azonban a szervezett élő anyag, az élőlények maguk, az emberiség szempontjából mindig más szerepet játszottak. A növények és állatok mindig az ember elsőrendű fontosságú létfeltételei voltak, táplálékait alkották éspedig abban a formában, ahogyan a természetben előfordulnak. Az ember csak akkor tudta felhasználni az élőlényeket, ha ismerte elterjedésüket, életfeltételeiket a természetben, szaporodásukat és életmódjukat. Az ember táplálékszerzésének első módjai a halászat, vadászat és a természetben található bizonyos gyümölcsök gyűjtése voltak. Még ma sem beszélhetünk arról, hogy táplálékunkat a természetben előforduló élőlényektől, növényektől és állatoktól függetlenül állítsuk elő. Ez a magyarázata, miért érdekelte az embert elsősorban az, hogy megismerje a természetben előforduló különböző élőlényeket, elterjedésüket és szaporodásukat, életmódjukat és azokat a törvényszerűségeket, amelyek megszabják megjelenésük feltételeit a természetben. Ezért először és a legnagyobb mértékben a biológia természetrajzi iránya fejlődött ki, és csak jóval később jelent meg a kísérletes irányzat, amely az élő anyag mozgásának megjelenése speciális feltételeitől független, általános törvényeit kutatta. A szervetlen tudományokban fordított volt a helyzet. Helytelen volna azonban a különbség okát magában a vizsgált objektumban keresni, abban, hogy az élő és élettelen anyag állapota és mozgástörvényei különbözőek. Az élettelen természetnek épp úgy megvan a története, mint az élőnek. És minden tudomány végcélja, hogy a természet történetének törvényszerűségeit vizsgálja és ennek alapján előre lássa a jelenségeket és uralmat nyerjen felettük.

Ahhoz, hogy az élő vagy élettelen természet történetének törvényszerűségeit feltárjuk, távolról sem elegendő csupán az adott változatos jelenségek és mozgásformák létezésének, elterjedésének és időbeli változásainak feltételeit ismernünk. Csak akkor beszélhetünk történeti törvényszerűségről, ha

az adott anyag jellemző mozgástörvényeiből képesek vagyunk levezetni az időbeli változások szükségszerűségét és törvényszerűségét, egyes mozgásformák keletkezését és eltűnését, új mozgásformák megjelenését, valamint, ha az adott anyagra és csak arra jellemző általános belső mozgástörvények alapján be tudjuk bizonyítani, hogy ezek a törvényszerűségek és időbeli változásaik szükségszerűen valósulnak meg az egyesen és a véletlenen keresztül. Eddig csupán egyetlen tudomány területén oldották meg ezt a feladatot, egyetlen tudomány bizonyította a fenti értelemben a történeti törvényszerűségek szükségszerűségét nagyfokú absztrakció, vagyis a legkülönbözőbb tapasztalati tények sűrítése útján nyert általános belső mozgástörvények alapján. Ez a tudomány a marxista társadalomtudomány. Az emberi társadalom Marx által felfedezett általános mozgástörvényei módszert adnak a társadalom bármely alakjának vizsgálatára és így segítségükkel bármely társadalmi rendszert elemezve, a természeti törvény pontosságával meg tudjuk állapítani a rendszer változását s ennek irányát és tervszerűen tudunk hatni e változások menetére.

Az elmondottakat összegezve látjuk, hogy tehát a szervetlen tudományok és a biológia különbségének oka csupán történeti fejlődésükben és nem kitűzött céljaik vagy a célhoz vezető módszerek elvi különbségében rejlik.

Az elméleti tudományokra vonatkozó következtetéseink tehát maradéktalanul alkalmazhatók a biológiára is. Sőt, már a szervetlen tudományokban is — láthattuk — az a helyzet, hogy az élettelen anyag történeti törvényszerűségeit, az égitestek keletkezésének, öregedésének, pusztulásának és változásainak szükségszerűségét, és ezen változások irányát csak az elméleti fizika és kémia által nyert általános elképzelések és mozgástörvények felhasználásával lehetett eddig is eredményesen vizsgálni. A mechanika, a tömegvonzás, a gázok, a termodinamika, a radioaktivitás stb. általános mozgástörvényei nélkül a természettudományok nem juthattak volna el az égitestek keletkezéséről és történetéről alkotott modern elképzelésekhez. Ugyanez vonatkozik Földünk, a földrétegek stb. történetére is.

Áttérünk vázlatunk második, magyarázatra szoruló pontjára. Mi az evolúciós elmélet tartalma, jelentősége és kapcsolata az élő anyag általános elméletével az elméleti vagy általános biológián belül? Nyilvánvalóan helyes a fentiek alapján az evolúciós elmélet tartalmát az elméleti biológia eredményének tekintenünk. Az evolúciós elmélet nem csupán a közvetlen tapasztalati adatok vagy tapasztalati törvények általánosítása. Az összehasonlító morfológia, leíró biológia stb. sok tapasztalati adatát és törvényszerűségét felölelve túllép a közvetlen tapasztalat határain, és kimond egy általános törvényszerűséget, amelyet az élőlényekre vonatkozó bizonyos általános elképzelésekből absztrahál. E törvényszerűség szerint a földi élőlények, állatok és növények egymásból alakultak ki a Föld története folyamán, családfájuk közös, azaz többé-kevésbé közeli „vérrokonai" egymásnak. Az összehasonlító morfológia, állatföldrajz, őslénytan stb. valamennyi tapasztalati adatát ezen általános elv vagy általános törvényszerűség speciális eseteinek tekinthetjük. Sőt, az evolúciós elméletben még történeti időbeli mozzanat is található, hiszen szükségszerűségnek tekinti új alakok megjelenését és mások elhalását. Nem mond azonban ki semmilyen történeti törvényszerűséget. Az evolúció elméletének modern formája és annak modern

megalapozása semmilyen következtetést sem enged meg arra vonatkozólag, hogy milyen élőlények jelenhetnek meg vagy milyen élőlényeknek kell megjelenniök meghatározott feltételek között és bizonyos történeti időszakban, semmit sem mond arról, hogy az élőlények története során milyen törvényszerűségek érvényesülnek szükségszerűen az egyesen és a véletlenen keresztül. Arra sem kapunk semmiféle támpontot, hogy a később megjelenő alakok miben és milyen irányban különböznek szükségszerűen a korábbiaktól. Az evolúció mai elvei és a modern evolúciós elmélet csupán azt a tételt tartalmazzák, hogy az élőlények különböző alakjainak, tehát az élő anyagnak története van, e történet törvényeiről azonban semmit sem mond és erre vonatkozó következtetéseket nem tesz lehetővé.

Természetesen nem véletlen, hogy az evolúciós elmélet abban a formában ahogy Darwin megalapozta és kidolgozta, nem lépett túl ezeken a határokon. Ennek oka az, hogy az evolúció elmélete éppen a biológia első, leíró fázisának elméleti eredménye. A tudomány akkori fejlettsége mellett nem is juthatott tovább. Korának hiányosságai tükröződnek benne. A fenti értelemben vett valódi történeti törvényszerűségeket csak az élő anyag általános mozgástörvényei alapján ismerhetjük meg. Csak ezen általános mozgástörvények ismeretében tudjuk kimutatni, hogy az élőlények miként, milyen irányban változhatnak és kell változniok, ha a feltételek megváltoznak. Az élőlényekre jellemző milyen általános törvényekből indulhatott ki Darwin? Csak azokból, amelyeket a biológia első leíró szakaszának tapasztalati adataiból általánosítani lehetett, tehát a szaporodás, változékonyság és öröklődés törvényeiből. Darwin elméletének kidolgozása során ezeket teljes mértékben fel is használta. Eközben csupán az élő anyag megjelenési formáinak általános törvényeire és nem magának az anyagnak belső mozgástörvényeire támaszkodhatott, hiszen akkor még az élő anyag általános elmélete, sőt az egyes jelenségek speciális mozgástörvényei sem voltak ismeretesek. Nem létezett még az öröklés elmélete, ahogy azt a modern öröklés-tan értelmezi, amely az öröklődés jelenségeit az öröklődési anyag mozgásának törvényeiből próbálja levezetni. A változékonyság, szaporodás stb. ilyen elméletét máig sem alkották meg. Érthető tehát, hogy a modern biológiában a genetikusok gyakran próbálják az evolúciós elméletet elmélyíteni, visszavezetve azt az öröklődés elméletére. Ezen kísérletek sikertelenségének oka éppen az, hogy a genetika kizárólag az élő anyag azon speciális mozgástörvényeit tudja felhasználni, amelyeken az öröklődés törvényei alapulnak, és nem tudja alkalmazni az élő anyag olyan átfogó törvényeit, amelyeket az öröklődés jelenségei mellett a növekedés, szaporodás, alkalmazkodás, fejlődés stb. jelenségeinek, vagyis a fiziológia, a fejlődésmechanika stb. tapasztalati adatainak sűrítése, absztrakciója útján nyerhetünk. Az evolúció elméletét csupán az élő anyag ilyen általános törvényei alapján és segítségével mélyíthetjük sikeresen tovább. Az evolúció elmélete csupán az élő anyag általános törvényei alapján és segítségével alakítható át és mélyíthető el olyan igazán történeti elméletté, mely magában foglalja a történeti törvényszerűségeket, azok szükségszerűségét és lehetővé teszi, hogy azokat előre láthassuk.

Az evolúció elmélete mai formájában nemcsak a történeti törvényszerűségekről, tehát a különböző állatfajok és növényfajok és elődeik kapcsolatára

vonatkozó törvényszerűségekről nem ad semmilyen felvilágosítást, hanem elvileg is tagad minden olyan törvényszerűséget, mely az időben szükségszerűen valósulna meg az egyesen és véletlenen keresztül, tehát időben irányított volna. A modern evolúció-elméletben tehát bizonyos mértékben paradox állapot uralkodik. Az elmélet ugyanis egyrészt feltételezi és megalapozza az élőlények történetét, másrészt elvileg tagadja e történet törvényeinek létezését. A véletlen momentuma uralkodik benne, elfedve a történeti szükségszerűség, törvényszerűség mozzanatát.

E paradox helyzet oka kettős. Egyrészt minden tudománynak kategorikusan el kell utasítania minden olyan elméletet, amely megengedi, hogy a történeti törvényszerűségeket, azok irányítottságát, az ortogenezist illetően immanens, nem anyagi irányító erők érvényesülnek, illetve, ha éppen ezekkel óhajtják a törvényszerűségeket megmagyarázni, vagyis el kell vetnie minden vitalista irányzatot. Ezért elvileg kell elutasítani minden olyan tudománytalan magyarázatot vagy elméletet, mely ilyen feltételezésekből indul ki vagy ilyenekhez vezet, vagy vezethet. Az ilyen tendenciákkal folytatott harcban alakult ki azonban a tudományos biológia, amely az élőlények történetének tételéhez ragaszkodva a véletlen elem létezését mutatta ki ebben a történetben egyre inkább.

Másrészt a történetileg szükségszerű, törvényszerű, az egyesen és véletlenen keresztül megnyilvánuló mozzanatot nem lehetett és nem lehet felismerni, megragadni és materalista módon megmagyarázni, ha az nem az élő anyagra jellemző, általános mozgástörvényeken alapszik.

Ez a két ok a modern biológiában összefonódott. A biológusok a történeti, azaz az időben szükségszerűen meghatározott irányban megvalósuló törvényszerűségek materialista magyarázatának hiányában ezek létezését elvileg tagadják és a materialista dialektikus tudományos gondolkodással és világnézettel szemben állóaknak tekintik.

Ezen felfogás helytelenségét mutatja, hogy a termelőerők meghatározott fejlettsége esetén a társadalmi rendszer fejlődésének iránya szükségszerűen előre meghatározott és „a történelem kerekét nem lehet visszaforgatni". Elég ismernünk például Leninnek a társadalom általános mozgástörvényein alapuló érvelését a narodnyikokkal szemben, és beláthatjuk, hogy szükségszerűen meghatározott irányban megvalósuló történeti törvényszerűségek feltételezése egyáltalában nem áll szemben a dialektikus materializmussal, sőt, annak lényeges eleme. Másrészt mind a marxizmus, mind a fentebb említett egyes szervetlen tudományok példája mutatja, hogy ezeket a történeti törvényszerűségeket materialista módon — vagyis tudományosan — csupán az adott anyag általános mozgástörvényeinek alapján és segítségével ismerhetjük meg és magyarázhatjuk meg.

Ily módon tisztáztuk fenti vázlatunk alapján az evolúció elméletének és az élő anyag általános elméletének kölcsönös kapcsolatát az elméleti biológiában. Az evolúció elmélete elmélyítésre szorul, hogy valóban az élő anyag történeti elmélete legyen. Ezt a fejlődést csak az élő anyag általános mozgástörvényei ismeretében érhetjük el. Az elméleti biológia soron következő feladata ezért az élő anyag általános mozgástörvényeinek, tehát elméletének kidolgozása. Az elméleti biológia feladata az, s e probléma megoldása felé halad, hogy a leíró és kísérletes biológia különböző tapasztalati törvényeit

és adatait mint az élő anyagra vonatkozó általánosabb, a közvetlen tapasztalaton túllépő törvények és elképzelések speciális eseteit vezesse le. Eme általános törvényeknek az élő anyagot jellemző, tehát csak az élő anyag sajátos mozgástörvényeinek kell lenniük, amelyeknek egyszersmind az élő anyag létezési formájára, mozgástörvényeire mindig és mindenütt érvényeseknek kell lenniük, ezek bármilyen speciális megjelenési formájában is. E törvényeknek tehát minden élő anyagra és csakis arra érvényeseknek kell lenniük. Lehetővé kell tenniük, hogy a konkrét feltételek elemzéséből levezessük a speciális mozgásforma megjelenését és változásának irányát. Hosszú ez az út, de Darwin evolúciós elmélete megtette az első és legnagyobb lépést. További jelentős előkészítő munkát végeztek a speciális, kísérleti tudományok művelői, vizsgálva az élő anyag mozgásának azon törvényeit, amelyekből levezethetjük megjelenésének egyes törvényszerűségeit. Gondolok elsősorban az öröklestanra, azaz a genetikára, amely törvényszerűségeit mint általánosabb elképzelések speciális eseteit próbálja levonni. Következő szükségszerű lépésünk az élő anyag általános elméletének kidolgozása, s ennek segítségével hozzáláthatunk a fentebb említett feladatok megoldásához. Könyvemben szeretném megmutatni, amennyiben ez ma már lehetővé vált, hogy ez az út nyitva áll előttünk, s hogyan léphetünk ebben az irányban tovább.

ELSŐ FEJEZET

AZ ÁLLANDÓ INAEQUILIBRIUM-ÁLLAPOT ELVE

Egyes anyagi rendszereket bizonyos jelenségek alapján élőlényeknek, élő rendszereknek nevezünk. Életnek nevezzük azon jelenségek együttesét, amelyek alapján egy rendszert élőnek tartunk, vagy azokat a belső feltételeket, amelyek a jelenségek ezen együtteséhez szükségesek. A mindennapi nyelvben azt mondjuk például: „Az állat még mutatja az élet jeleit", azt értvén ez alatt, hogy a fenti jelenségek megjelenésének feltételei még adottak az állatban. Ezen jelenségek vagy feltételeik meghatározásában azonban megdöbbentő és látszólag ellentmondó nehézségekre bukkanunk. Egyrészről olyan anyagi rendszereket akarunk jellemezni, amelyeket bizonyos tulajdonságaik alapján élőknek nevezünk és ezzel elkülönítjük a többi rendszerektől, másrészről mégsem tudunk nehézség nélkül akár csak egyetlen olyan tulajdonságot megnevezni, amely ezen rendszereket jellemezné és megkülönböztetné a többiektől. Valóban megdöbbentő az az ellentét, amellyel az „élő" kifejezést egyértelműen és magabiztosan használja a köznyelv és a tudomány, szemben azzal a nehézséggel és határozatlansággal, valamint hitelességgel, amellyel a tudomány megkísérli ezt a fogalmat világosan meghatározni. Ezt az ellentmondást a biológiai tankönyvek példáján mutathatjuk be legkönnyebben. A bevezető és általános részekben azt olvassuk, hogy mennyire nehéz, sőt lehetetlen ez az elhatárolás. Ugyanakkor az élőlényeket leíró és az életjelenségeket tárgyaló szövegekben sohasem merül fel kétség arra vonatkozólag, hogy a kérdéses objektum vagy jelenség az élőlényekhez vagy életjelenségekhez tartozik-e, tehát hogy jogosan foglal-e helyet a biológiai tankönyvekben.

Ez a helyzet a konkrét biológiai problémák tárgyalásában ahhoz a hallgatólagos megegyezéshez vezetett, hogy a biológia ismertetésében és más tudományoktól való elhatárolásában a leghelyesebb az ösztönös-tapasztalati elhatároláshoz ragaszkodni. Éppen ezért nem az összes életjelenségeket (élő rendszereket) uraló általános tulajdonságok és törvényszerűségek figyelembevételével írják le és elemzik az életjelenségeket. Ugyanakkor nem veszik figyelembe a megnyilvánulásukhoz szükséges létfeltételeket sem.

Mi azonban nem követjük most ezt a szokást, hanem megkíséreljük feltárni az élő rendszerek jellemző tulajdonságait, törvényeit és megvizsgáljuk, hogy ezek a tulajdonságok és törvények miképpen nyilvánulnak meg a különböző élőlényekben.

Sokan kísérelték meg — természetesen —, hogy kimutassák ezeket a tulajdonságokat és meghatározzák, mi az élet. Ezek a kísérletek azonban legtöbbször nem voltak sikeresek, mert szerzőik nem vették eléggé komolyan feladatukat, s amellett nem próbálták igazolni meghatározásukat az életjelenségeken, vagy túl általános formában tették ezt és így a meghatározást

— konkrét megfigyelések vagy kísérletek alapján — sem igazolni, sem cáfolni, sem általánosan hitelesíteni nem lehetett.

Jelen munkában úgy próbáljuk meghatározni az életet, hogy helyessége ellenőrizhető legyen, majd az ellenőrzés elvégzését is megkíséreljük.

Feladatunk tehát, hogy egy vagy néhány törvényben összefoglaljuk és kifejezzük a minden élőnek tekintett rendszerre, de csak azokra jellemző vonásokat.

AZ ÉLŐ RENDSZEREK ÁLLAPOTÁNAK VÁLTOZÁSA ÁLLANDÓ KÜLSŐ FELTÉTELEK KÖZÖTT

Valamennyi élőlényre jellemző mindenekelőtt, hogy állapotukban spontán változások következnek be, olyan állapotváltozások, amelyeket tehát nem az élőlényen kívüli, külső okok idéznek elő. Senki sem nevez egy testet vagy anyagi rendszert élőnek, ha nem észlel benne változásokat vagy, ha csupán „passzív", azaz a rendszer „aktív" részvétele nélkül, kétségtelenül a környezet változásaira, külső erők hatására létrejövő változásokat figyel meg benne. Senki sem nevez élőnek, senki sem tekint élőlénynek egy olyan anyagi rendszert, amely teljes nyugalomban van, csak akkor és oda mozdul, amikor és ahova mozgatják vagy lökik, mozgása megfelel tömegének, tehetetlenségének és az ellentétes surlódásnak, amelynek hőmérséklete azonos a környezet hőmérsékletével, csak akkor és annyira melegszik fel vagy hűl le, amennyire a környezet hőmérséklete megváltozik és hőmérsékletének változása megfelel hőkapacitásának; s ha ebben az anyagi rendszerben semmilyen kémiai reakció nem játszódik le, vagy ha igen, csupán akkor, amikor hozzá kívülről valami reakcióképes anyagot adunk és ekkor is a változások mértéke és sebessége levezethető az adott anyagi rendszerben uralkodó kezdeti feltételekből és a tömeghatás és a kémiai kinetika törvényeiből (bármilyen intenzívek is ezek a reakciók, sőt ha akár különböző fermentumok jelenléte idézi is elő őket). Példánkban tehát nem teljesült azon követelmények egyike, amelyek alapján anyagi rendszereket élőlényeknek nevezünk.

Fogalmazzuk meg pontosan ezt a követelményt.

Ahhoz, hogy egy rendszer megfelelő feltételek között, a környezet változása nélkül ne legyen teljes nyugalomban, hogy benne „spontán" változások következhessenek be, olyan felhalmozott energiára van szükség, amely képes a rendszerben uralkodó feltételek és változatlan külső feltételek mellett felhasználódni. A rendszerben olyan potenciálkülönbségeknek kell uralkodniuk, amelyek kisülhetnek vagy kiegyenlítődhetnek külső segítség nélkül, tehát anélkül, hogy a környezet megváltozna, azaz a rendszert külső hatások érnék. Emellett a kiegyenlítődéskor, kisüléskor felszabaduló energia lehet különféle jellegű: mechanikai munka, hőképződés, elektromos energia stb. Semmilyen megszorítást sem teszünk arra vonatkozóan, hogy milyen formában, milyen munkaként nyilvánul meg az így felszabaduló energia.

Minden élőnek tekintett anyagi rendszerrel szemben feltétlenül felállított eme első feltételünk önmagában természetesen nem elegendő, mert annak minden „felhúzott", megindított gép eleget tehet. A felhúzott ingaóra spontán változik — külső behatás, a külső környezet változása nélkül jár —, mi-

közben a felhúzott súly potenciális energiája fokozatosan kiegyenlítődik, azaz a súly és a potenciális energia részben átalakul az inga, a mutató és más alkatrészek mozgásának kinetikai energiájává; a felhúzott zsebórák potenciális energiája a felcsavart rugóban van, az úgynevezett deformációs energia alakjában, amely külső behatás nélkül fokozatosan kiegyenlítődik és e deformációs energia csökkenése a kerekek áttételi munkájában és a mutatók mozgásában nyilvánul meg. A felfűtött gőzgép potenciális energiáját a felfűtött kazán és a kondenzátor közötti hőmérsékletkülönbség adja. Ez a hőmérsékletkülönbség külső behatás nélkül kiegyenlítődhet és akkor részben azon különböző mechanikai munkák alakjában jelenik meg, amelyek végzésére a gépet szerkesztették. A feltöltött akkumulátor sarkain elektromos potenciálkülönbség észlelhető, amely a két pólus vezetővel történő összeköttetése esetén — külső behatás nélkül — kiegyenlítődik, miközben az elektromos energia a két pólust összekötő berendezéstől függően különböző energiaformákká alakul át és így tovább.

Tehát minden „felhúzott", „beindított", „feltöltött" gép is kielégíti első feltételünket, azaz a rendszer azon képességét, hogy külső behatás nélkül, a külső környezet változása nélkül spontán megváltozhat és munkát végezhet vagy ami ugyanezt jelenti, hogy potenciális energiája legyen, amely kisülhet, potenciálkülönbségei legyenek, amelyek az adott feltételek között külső behatás nélkül kiegyenlítődhetnek.

Az ilyen beindított gépeket azonban sohasem tekintjük élőknek. Az élőnek nevezett anyagi rendszerekkel szemben tehát további meghatározott követelményeket támasztunk. Számos természetbúvár és biológus hajlamos az „élő" fogalmával kapcsolatba hozott további feltételeket megalapozatlanoknak vagy legalábbis nem elvi jellegű tulajdonságoknak tekinteni, azt mondván, hogy az élő rendszerek, tehát a köznyelvben „élőnek", „élő szervezeteknek", „élőlényeknek" nevezett rendszerek nagyrészt nem egyebek, mint beindított gépek, amelyek az összes többi gépekhez hasonlóan a fizika és kémia törvényeinek, valamint a rendszerben és környezetében uralkodó feltételeknek megfelelően működnek. Egy pillanatig sem kételkedünk abban, hogy az élőknek tartott rendszerekben lejátszódó fizikai és kémiai folyamatok alá vannak rendelve a fizika és a kémia törvényeinek és ezek a törvények, a rendszer és a környezet feltételeiként meghatározzák az élő rendszereket, mégis úgy véljük, hogy ebbe nem nyugodhatunk egyszerűen bele, hanem — természetesen — meg kell vizsgálnunk, vajon valóban kimutathatók-e az „élő" fogalmával kapcsolatban további követelmények, és miben áll ezek lényege. Tisztáznunk kell tehát, hogy ezek az anyagi rendszerek a többi anyagi rendszerrel szemben nem mutatnak-e olyan különleges tulajdonságokat és törvényszerűségeket, amelyek rájuk jellemzőek, megkülönböztetik őket a többi rendszerektől és módosítják a fizika és kémia törvényeit.

ÁLLAPOTVÁLTOZÁSOK A KÜLSŐ FELTÉTELEK VÁLTOZÁSAKOR

Fentebb mondottuk, hogy senki sem tekint élőnek egy olyan testet vagy anyagi rendszert, melyben egyáltalában nem észlel változásokat vagy csak olyanokat, amelyek tisztán „passzív" jellegűek, tehát kétségtelenül a külső

erő ebben az esetben azonos értékű és ellenkező irányú a nehézségi erővel, erők állapotváltozásaira vagy hatására vezethetők vissza a rendszernek bármi „aktív" közreműködése nélkül.

Első feltételünk lényege ugyan, hogy az élő rendszer külső hatás nélkül is, tehát *változatlan környezetben is* megváltozik, munkaképes, tehát átalakítható potenciális energiája van, mégis a kifejezés — tisztán „passzív" változások ... — magában foglalja a második feltételt is, amely a rendszernek a *megváltozott környezeti feltételek* között mutatott magatartására, folyamataira vonatkozik.

Bemutatjuk, hogy a második feltétel szükséges előfeltétele az első teljesülése.

A második feltétel megvilágítása érdekében térjünk vissza mégegyszer korábbi példáinkhoz. Ha egy m tömegű anyagi rendszerre P erő hat, akkor az gyorsul; ezt az összefüggést az

$$\text{erő} = \text{tömeg} \times \text{gyorsulás}$$

viszony határozza meg.

Ha ehhez még súrlódás is járul, akkor az erőnek nyilvánvalóan ezt is le kell győznie, tehát ugyanazon gyorsulás eléréséhez nagyobb erő szükséges. Képletünk a következő lesz:

$$\text{erő} = \text{tömeg} \times \text{gyorsulás} + \text{ellenállás}$$

A testet ismert módon arra is kényszeríthetjük, hogy meghatározott pályán vagy felszínen mozogjon. Körpályára kényszeríthetünk például egy testet, ha azt egy fonál egyik végére erősítjük, s e fonál másik végét egy pontban rögzítjük. Ha a test e pont körül meghatározott sebességgel forog, a fonal körpályára kényszeríti. Hasonló a helyzet, ha a test egy ferde síkon foglal helyet stb. A testet meghatározott pályára vagy felszínre kényszerítő feltételek hatását ugyanilyen hatású erőkkel azonosíthatjuk, amelyeket „kényszererőknek" nevezünk, szemben a testre ható „szabaderőkkel". A test m tömege ezen kényszer- és szabaderők hatására meghatározott a gyorsulásra tesz szert. A mechanika egyik általános mozgástörvénye, a d'Alembert-elv kimondja, hogy a kényszererők és szabaderők összegének, valamint az $m \times a$ értéknek (tömeg szorozva valódi gyorsulással), amelyet tehetetlenségi erőnek is nevezünk, különbsége zérus. Tehát a kényszererők, a szabaderők és a tehetetlenségi erők mindig egyensúlyban vannak:

$$Z + P - ma = 0$$

ahol Z a kényszererőket, P a szabaderőket jelenti.

E rövid bevezetés után vizsgáljuk meg, mit kell az alatt értenünk, hogy egy test a szabaderők hatására csak tehetetlenségi erejének, tömegének vagy súrlódási ellenállásának megfelelően mozog, és hogy mit kívánunk az élő rendszerektől, hogy ezek másképpen mozogjanak.

Kezdjük a legegyszerűbb példával. Egy vízszintes felszínen fekvő testre hasson a sík irányában egy erő, mely a testet a felszínen mozgatja.

Ebben az esetben a következő szabaderők érvényesülnek: K húzóerő, a Föld tömegvonzásának ereje mg (g — a nehézkedési gyorsulás); a kényszer-

erő ebben az esetben azonos értékű és ellenkező irányú a nehézségi erővel, tehát mg ezért nem is nyilvánulhat meg. Ha a test gyorsulása a, akkor a fenti mozgástörvény:

$$\underbrace{K + mg}_{P} - \underbrace{mg}_{Z} - ma = 0$$

tehetetlenségi erő

lesz, azaz

$$K = ma$$

A testet nyugalmi állapotából kimozdító és a gyorsulást kölcsönző erőnek nagyságában azonosnak és irányában ellentétesnek kell lennie a test tehetetlenségével. Vegyük figyelembe, hogy az erőnek még a súrlódási ellenállást is le kell győznie, tehát:

$$K = ma + \text{súrlódás}$$

S ha a test már mozgásba jött és az erő segítségével csupán egyenletes sebességű mozgását akarjuk biztosítani, minthogy a gyorsulása, és így a ráható tehetetlenségi erő is zérus, a szabaderőnek csupán a súrlódást kell legyőznie, azzal lesz egyenlő:

$$K = \text{súrlódás}$$

Egy élő állat mozgatásához szükséges erő azonban gyakorlatilag sohasem felel meg a tehetetlenségi erőnek és a súrlódásnak, hacsak az állat nem holt, illetve nem viselkedik teljesen „passzívan" a ráható húzó vagy taszító erővel szemben. Az állat a húzásra vagy taszításra reagál: elszalad vagy szembeszegül, tehát ellenállása nagyobb vagy kisebb, mint a tehetetlenségi erő és a súrlódás. Természetesen nem arról van szó, hogy a mechanika d'Alembert-elve elveszti érvényét, egyszerűen csak az történik, hogy a húzás vagy tolás során a rendszer a ráható külső kényszererőkön és szabaderőkön kívül maga is kifejt bizonyos belső erőket, amelyeket eddig nem vettünk számításba. A mozgás tehát nem kizárólag a tehetetlenségi erőnek és súrlódásnak felel meg, hanem a rendszer „aktív" közreműködésének is.

Ugyanígy bizonyítható, hogy a vízi állatokra gyakorolt taszítás effektusát többnyire nemcsak a víz ellenállása, a nehézségi erő, a tehetetlenségi momentum és az alkalmazott erő határozza meg a mechanika mozgástörvényeinek megfelelően, hanem olyan erők is fellépnek, amelyeket az élő rendszer fejt ki a külső erő hatásával egyidejűleg, megváltoztatva a mozgási effektust. Arról azonban második feltételünk sem mond semmit, hogy a rendszer milyen irányban kényszerül kifejteni ezt az erőt és miképpen kell megváltoztatnia mozgását.

A mechanikai erők hatásának további vizsgálata útján megállapíthatjuk, hogy a mondottak nemcsak a rendszernek erő hatására bekövetkező elmozdulására érvényesek, hanem például a rendszer húzásra vagy nyomásra bekövetkező alakváltozására is. Az élő rendszerek alakváltozásait nemcsak a nyomás vagy húzás és a szövetek rugalmassági együtthatója határozza meg a behatás pillanatában, a protoplazma maga is módosítja a deformáló

hatást, minthogy a nyomással vagy húzással egyidejűleg bizonyos erőket fejt ki, melyek megváltoztatják a rugalmassági együtthatóját stb. Ebben áll második feltételünk, melynek értelmében az élő rendszerek olyan változásokat is mutatnak, amelyek már nemcsak külső változások nyilvánvaló hatására jönnek létre a rendszernek magának minden „aktív" részvétele nélkül, hanem érvényesülnek más, nem mechanikai jellegű tényezők is. Ismeretes például, hogy a testek a környezet felmelegedésekor maguk is felmelegednek, s hőmérséklet emelkedésüket a közölt hőmennyiség és az anyagi rendszer különböző részeinek hőkapacitása szabja meg. Az élő rendszerek hőmérsékletének megváltozását közismerten nem csupán ez határozza meg: azok hő közlésére a hőképződés és hőleadás változtatásával „reagálnak". Épp így nem elegendő pontosan ismernünk a sejtben vagy szövetben levő és reakcióba lépő anyagok koncentrációját, a reakció állandóit stb. ahhoz, hogy a kémiai kinetika törvényei alapján meghatározhassuk az élő rendszerekben lejátszódó reakciók sebességét és végállapotát, mert ezek a rendszerek a reakció során olyan erőket fejtenek ki, amelyek megváltoztatják a kémiai reakció feltételeit és lefolyását.

A külső környezet állapotváltozásaival és a külső erők hatásaival szemben tanúsított eme „aktív" ellenhatásnak — ami az élő anyagi rendszer egyik olyan jellemzője, amelynek híján nem fogadjuk el élőnek — elengedhetetlen feltétele, mint láttuk, hogy külső állapotváltozások esetén magában a rendszerben olyan változások következzenek be, amelyek nem kizárólag a külső környezet állapotváltozásainak és az erők hatásakor uralkodó eredeti feltételeknek a következményei. Ehhez azonban teljesülnie kell első követelményünknek, tehát a rendszernek képesnek kell lennie „spontán" állapotváltozásokra, potenciális energiával kell bírnia, amelyet fel tud használni külső hatás esetén a szükséges erő kifejtésére. Második követelményünk természetesen átfogóbb, mint az első. Kimondja ugyanis, hogy a potenciálkülönbségek kiegyenlítődése bizonyos módon függ a külső hatásoktól, illetve hogy a kiegyenlítődés során felszabaduló energia olyan munkát végez, amely bizonyos mértékben függ a külső környezet állapotváltozásaitól, s azok hatását befolyásolja, azaz a külső hatással egyidejűleg oly módon változtatja meg a rendszerben uralkodó feltételeket, hogy ezzel biztosítja a külső hatás megváltozását. Második követelményünk sem mondja ki, hogy milyen irányban kell érvényesülnie a munkának és hogy milyen változásoknak kell bekövetkezniük. Csupán azt határozza meg, hogy az élő rendszerben külső hatásra olyan munkának kell bekövetkeznie, amely módosítja a rendszer kezdeti feltételeit, következésképpen tehát a környezeti hatás effektusát.

S ha most feltennénk a következő kérdést: első és második követelményünk érvényesülése elegendő-e arra, hogy „élőnek" tekintsük mindazon rendszereket, amelyek e követelményeknek megfelelnek, válaszunk így hangzik: még ezek sem elegendőek, elsősorban azért nem, mert ezek nem feltétlen követelmények. Nem szükséges, hogy az élő rendszerek feltétlenül, tehát *minden* esetben és *minden* külső hatásra a hatás effektusát megváltoztató munkával válaszoljanak, csupán azt az igényt támasztjuk, hogy *ne csak* olyan „passzív" változásokat mutassanak, amelyek egyértelműen meghatározhatók a rendszert érő külső hatás és a rendszer eredeti állapota alapján. S ha ez nem is feltétlen követelmény, ráadásul elképzelhetünk olyan beren-

dezéseket, amelyek bizonyos külső hatásokra e hatásokat megváltoztató erők kifejtésével válaszolnak. Az ilyen rendszerekben erre bizonyos döntési berendezések szükségesek, amelyek meghatározott külső hatások esetén működésbe lépnek és a rendszeren belül bizonyos, energiát szolgáltató folyamatokat végeznek, s a felszabaduló energiát a külső hatás effektusának módosítására használják fel. Példaként szolgálhat egy akkumulátorral meghajtott kis kocsi, amelynek olyan a felépítése, hogy lökésre magasabb feszültséget kapcsol be, ezzel a lökés alkalmával növeli a test kinetikai energiáját, tehát módosítja a lökés hatását, s így a test kinetikai energiája nem felel meg a lökés erejéből, a test sebességéből és a kocsi tömegéből számított értéknek stb. További példákat is említhetünk. Egy elasztikus rugót összekapcsolunk egy áramforrással és egy olyan mechanizmussal, amely a rugó megfeszítésekor bekapcsolja és a rugóba vezeti az áramot. Ily módon a rugó felmelegedik, s rugalmassági együtthatója megváltozik. Vagy: reakcióképes anyagok keverékét összekapcsoljuk egy termoelektromos elemmel, amely felmelegítésekor áramot bocsát a keveréken át és ezzel megindít egy exoterm reakciót, amely ezen a hőmérsékleten áram hatása nélkül nem következett volna be. Végeredményben így a felmelegedés nagyobb lesz, mint a test felmelegítésére felhasznált hőmennyiségből, reakció-állandókból stb. kiszámított érték.

Mindezen berendezések olyan rendszerek példáit adják, amelyek kielégítik második követelményünket, hiszen olyan a felépítésük, hogy külső hatásra (lökés, húzás, hőközlés) a rendszerben meglevő potenciálkülönbségek terhére energiát szolgáltató folyamatokkal válaszolnak és így megváltoztatják a külső hatás effektusát.

Példáink egyben megmutatják, hogy második követelményünk mégis átfogóbb, mint az első. Egy akkumulátorral ellátott és mozgásba hozott kocsi, ha nincs benne az említett szerkezet, első követelményünket ugyan kielégíti, hiszen külső hatás nélkül „spontán" folyamatok játszódnak le benne, a második követelményt azonban már nem, mert — az említett mechanizmus híján — a mozgó kocsit érő lökés mozgását megváltoztatja ugyan, aminek ez a hatása azonban kiszámítható a test sebességéből, tömegéből és a lökés erejéből. Az említett mechanizmus birtokában viszont a rendszer olyan munkát végez, mely módosítja a kiszámított hatást. Reakcióképes anyagok, keverékek, amelyekben még folyik a reakció, szintén kielégítik az első követelményt, bennük külső hatások, tehát hőközlés nélkül folyamatok mennek végbe. Meghatározott hőmérsékletemelés eredménye azonban, ha az említett mechanizmus hiányzik, ezeknél kiszámítható a közölt hőmennyiségből s a reakció-állandókból. Második követelményünk teljesítéséhez szükséges az említett mechanizmus, mert a közölt hő csupán ennek segítségével tud a kémiai egyensúly magasabb hőmérsékletnek megfelelő, „tisztán passzív" megváltoztatásán kívül további, energiát szolgáltató és így az egyensúly változásának irányát vagy fokát megváltoztató folyamatot kiváltani. Félreértések elkerülésére meg kell jegyeznünk, hogy a rendszerben uralkodó kezdeti feltételek és a külső hatások az ilyen mechanizmusok jelenlétében is egyértelműen meghatározzák a bekövetkező állapotváltozásokat, hiszen a kérdéses külső hatások biztosan működésbe hozzák az adott mechanizmusokat. Ha tehát mindezeket a feltételeket figyelembe vesszük, a módosult hatást egyértelműen meghatározhatjuk.

Bár második követelményünknek csak bonyolult, meghatározott berendezésekkel ellátott szerkezetek, gépek tesznek eleget, ezeket mégsem tekintjük „élőknek".

Az „élő" megjelöléshez tehát az első és második követelmény teljesülésén kívül más feltételek is tartoznak. Mégis meg kell jegyeznünk, hogy a második követelményt az említett szerkezetek csak teljesen meghatározott külső hatásokra és csak egyszeri alkalommal elégítik ki, míg az élőknek tartott rendszerek igen kiterjedten, majdnem minden külső hatásra, azok minden ismételt fellépése esetén is kielégítik ezt. Igen bonyolult rendszereket kellene kigondolnunk, hogy azok majdnem minden külső hatással szemben és ismételten is érvényesíthessék második követelményünket.

Ezért a második követelmény kielégítését gyakran tekintik az élő rendszerek lényeges jellemvonásának és azt „ingerelhetőségnek" vagy „ingerlékenységnek" nevezik.

INGERELHETŐSÉG, INGERLÉKENYSÉG

„Ingerelhetőség" vagy „ingerlékenység" alatt általában az élő szervezetek azon tulajdonságát értjük, hogy a környezet állapotának megváltozásaira, tehát külső hatásokra állapotuk megváltozásával, azaz olyan folyamatokkal válaszolnak, amelyeket nehéz a külső hatásból, az úgynevezett ingerből levezetni. A hatás nem felel meg a külső hatás erejének — jelentéktelen hatások intenzív folyamatokat váltanak ki; igen gyakran hiányzik a topográfiai megegyezés is; egy bizonyos helyen ható „inger" kiváltotta folyamat a szervezet egész más helyén játszódik le.

Az „ingerelhetőség" és „ingerlékenység" fogalmát ezért azon fogalmak körébe sorolják, amelyek megalkotásának célja az volt, hogy velük elkülönítsék és jellemezzék az élőlények sajátos viselkedését a külső hatásokkal szemben.

Vizsgáljuk meg, mi ennek a sajátos viselkedésnek a lényege, mit értünk alatta és milyen kapcsolatban van első és második követelményünkkel.

Ha a lényeg csupán a külső hatás és az általa kiváltott állapotváltozás, az „inger" és a válaszreakció mennyiségi diszkrepanciája, akkor úgynevezett kisülési jelenségekkel van dolgunk. A rendszerben különböző potenciálkülönbségek alakjában potenciális energia van jelen, amely külső hatás nélkül nem sülhet ki és nem egyenlítődhet ki. Jelentéktelen külső hatás is megindíthatja azonban a kiegyenlítődést, amikor a kiváltó hatástól függetlenül hatalmas energiák szabadulnak fel és igen erős hatások érhetők el.

Hasonló jelenségek természetesen az élettelen rendszerek köréből is ismeretesek. Hatalmas robbanásokat idézhetünk elő pl. egy gomb enyhe megnyomásával, ha ezáltal elektromos zárást létesítünk és így elektromos szikrát vagy áramot juttatunk egy robbanó keverékhez. Ebben az esetben még a külső hatás és a válaszfolyamat helye is különböző. Ha az élő rendszerek ingerelhetősége vagy ingerlékenysége valóban csak azt jelentené, hogy bennük igen gyakran fordulnak elő hasonló kisülési jelenségek, akkor nem sok értelme lenne ezen tulajdonság kiemelésének és érthetetlen lenne, hogy miért teszik ezt mégis oly következetesen.

Több biológus következtetése szerint az ingerületi jelenségeknek, mint az élőlényeket bizonyos vonatkozásban jellemző tulajdonságnak a kiemelése csak azért helyes, mert tökéletlen ismereteink még nem teszik lehetővé elemzésüket.

Hartmann például ezeket írja: „Ha mai eszközeinkkel maradéktalanul megismerhetnénk és elemezhetnénk az úgynevezett ingerjelenségek során fellépő kémiai-energetikai folyamatokat, akkor szükségtelen lenne az „ingerjelenségek" elnevezésben összefoglalt életjelenségek fogalmának elhatárolása.

Mivel azonban napjainkban még nagyon távol állunk ettől a céltól, elkerülhetetlen az ingerjelenségek elkülönítése és önálló tárgyalása az organikus folyamatok tanulmányozásában. Különösen szükséges ez akkor, amikor a rendszer mint egész stacioner folyamatainak fiziológiai megváltozását olyan ingerként szolgáló hatás váltja ki, amelyet először is nem lehet semmilyen világos kémiai-energetikai kapcsolatba hozni az ingerrel, és a változás nagysága többnyire megdöbbentően nem áll arányban az inger hatásával és nagyságával. Ennek következtében az ingerjelenségek jellege leggyakrabban úgynevezett kiváltás . . .

. . . Ismeretes azonban, hogy ilyen kiváltási folyamatok nem korlátozódnak az életjelenségekre, szervetlen rendszerekben is előfordulnak és különbségük csupán abban áll, hogy az utóbbi esetekben az energetikai kapcsolat nagyobbrészt világosan kimutatható, míg az előbbiekben az ok és a válasz-hatás legtöbbször különböző és a közöttük lejátszódó fiziko-kémiai folyamatok ismeretlenek maradnak."[4]

Máshol ezeket írja: „. . . Az úgynevezett *ingerelhetőség* olyan jelenség, amelyet szigorúan véve csak *negatívan* jellemezhetünk és határozhatunk meg, mint olyan fiziológiai hatást, amelynek egyes reakció-láncai magában a szervezetben nagyobbrészt ismeretlenek."[5]

Véleményünk szerint mégsem volt céltalan az „ingerelhetőség" és „ingerlékenység" fogalmának kiemelése, mert az ingerfolyamatokhoz kapcsolódnak bizonyos olyan elképzelések is, amelyek nem csupán a diszkrepancia egyszerű tényét és a közti folyamatok ismeretlenségét fejezik ki. Ha nem is ismerjük az ingerfolyamatok egész reakcióláncát, a végső hatások ismeretében is megállapíthatjuk, hogy a szervezetek ingerelhetőségében nem csupán egy negatív vonással, hanem olyan folyamatokkal és feltételekkel állunk szemben, amelyek szükségesek ahhoz, hogy a rendszert élőnek nevezhessük.

Mindenekelőtt utalnunk kell arra, hogy az említett kiváltásos jelenségeket élettelen rendszerekben a megfelelő hatás csupán egyszer válthatja ki ugyanolyan erővel. A lényeg minden esetben az, hogy bizonyos potenciálkülönbségek, meghatározott feszültségek az adott körülmények között nem tudnak kiegyenlítődni. Ha pedig külső hatás következtében a kiegyenlítődés megindul, akkor be is fejeződik és egy második hasonló hatásnak már nem lesz effektusa. Fonal segítségével megfeszített rugó a fonal átvágásakor erősen megrövidül és korábbi mozdulatlan helyzetét veszi föl. A fonal újabb átvágása vagy meglazítása azonban már nem vezet változás-

[4] *M. Hartmann*, Allgemeine Biologie. 16. o., Jena 1925.
[5] Uo. 629. o.

hoz. Egy robbanékony reakcióelegy a kapcsoló enyhe nyomására nagy erővel felrobban és a reakció a megfelelő egyensúlyt hozza létre, a gomb bármeddig tartó, ismételt nyomása már hatástalan lesz . . . „Ingerelhetőség" vagy „ingerlékenység" alatt viszont az élő rendszereknek éppen azon tulajdonságát értjük, hogy azok általában mindig meghatározott módon válaszolnak az ingerre és egyszeri válaszreakció következtében nem vesztik el „ingerelhetőségüket". Ha egy izmot elektromos áram segítségével ingerlünk, összehúzódik. Ismételt ingerlésre ismét összehúzódik. S ha egy izom nagyszámú ingerlés után már nem válaszol az ingerre, nem mondjuk, hogy végleg elvesztette ingerelhetőségét, csak hogy „kifáradt"; tudjuk tehát, hogy egy bizonyos idő elteltével ugyanazon inger ugyanolyan összehúzódást vált ki, tehát az ingerelhetőség újra megnyilvánul. Az élő rendszerek ezen sajátossága természetesen következik az ingerelhetőségnek, mint az élő rendszerek állandó tulajdonságának fogalmából. Az egyes ingerlésre bekövetkező válaszreakciók mechanizmusát valóban energiák kisülése jelenti, éppúgy, mint a megfeszített rúgó megrövidülésekor vagy a keverék robbanásakor, az ingerelhetőség fogalmához azonban ezenkívül még az a tény is hozzátartozik, hogy az élő rendszerekben a kisülést általában új feltöltés követi. S az élőlényekkel kapcsolatban az utóbbi törvényszerűség, nem pedig a reakciólánc ismeretlen volta vezetett el az ingerelhetőség fogalmának megalkotásához.

Vizsgáljuk most meg, hogy az általunk felvett követelmények melyikének kell érvényesülnie az ily módon meghatározott ingerelhetőségben. Látjuk, hogy az egyes válaszreakciók, mint kiváltási folyamatok létezését sem az egyik, sem a másik követelmény sem foglalja magában. Hiszen az elsőnek az a lényege, hogy az élő rendszerekben felhalmozott energiatartalékok, potenciálkülönbségek vannak, amelyek „spontán", tehát külső hatás nélkül, azaz változatlan külső környezetben kiegyenlítődhetnek és ki is egyenlítődnek. Más szóval, azt várjuk, hogy az élő rendszer változatlan külső feltételek között is változzék, ne legyen nyugalomban, egyensúlyban. A fenti példáinkban említett fonállal kifeszített rúgó vagy a robbanókeverék változatlan külső feltételek között nyugalomban van, a rúgó vagy keverék mindaddig egyensúlyban marad, míg a külső feltételek meg nem változnak, tehát át nem vágjuk a fonalat vagy árammal fel nem melegítjük a keveréket. Az ingerjelenségek gyakran nagyon jellemzőnek tartott sajátossága épp az, hogy a külső feltételek jelentéktelen változásai intenzív folyamatokat váltanak ki, ami csupán azt bizonyítja, hogy a rendszer úgynevezett labilis egyensúlyban van. Ez azonban az élő rendszerekre nem érvényes, sőt az első követelményünk ennek épp a fordítottját írja elő — a rendszer ne legyen (sem stabilis, sem labilis) egyensúlyban és a meglevő potenciálkülönbségek „spontán", minden külső hatás nélkül egyenlítődjenek ki.

Ha viszont ingerelhetőség alatt az élőlények azon tulajdonságát értjük, hogy egyszeri válaszreakció után az ingerelhetőség nem szűnik meg, hanem továbbra is mint jellemző tulajdonság fennmarad, tehát hogy a kisülés, a potenciálkülönbségek kiegyenlítődése után a rendszer újra feltöltődik, helyreállnak a potenciálkülönbségek — akkor ez a jellemvonás már felöleli első követelményünket, hiszen az újbóli feltöltéshez, a potenciálkülönbségek helyreállításához munkára, energiára van szükség, amelyet a rendszer csak akkor tud biztosítani, ha benne „spontán", külső segítség nélkül energiát

biztosító folyamatok játszódnak le, tehát ha első követelményünk érvényesül. Az ellazult rúgó megfeszítéséhez munkára van szükség, ezt akkor fektetjük be, amikor a rúgót megfeszítjük és így eredeti, ellazulás előtti helyzetébe hozzuk. A munkát tehát kívülről kellett a rendszerbe juttatni. Az izomban az ingerléssel kiváltott összehúzódás után ezt a munkát energiát szolgáltató folyamatok végzik, amelyek az izomban külső beavatkozás nélkül mennek végbe. Az izmot az egyszerű rúgótól éppen az összehúzódás után törvényszerűen fellépő, energiát szolgáltató és a potenciálkülönbségeket újra helyreállító változások különböztetik meg. Ezért nem tekintjük a megfeszített rúgót az izommal szemben „ingerelhetőnek". Az első követelmény érvényesülése tehát az „ingerelhetőség" megjelenésének szükségszerű feltétele. A második követelményt viszont nem foglalja magában. Ez utóbbi azt jelenti, hogy a potenciálkülönbségek kiegyenlítődése kiváltás következtében nem úgy játszódik le, ahogy a kezdeti feltételek, reakciósebességek alapján várnánk, hanem lefolyását megváltoztatja a szervezetben lejátszódó, valamely energiát adó folyamat. Ezt a második követelményt alkalmazza például Mangold[6] az „ingerület" fogalmában, szembeállítva azt az „inger" fogalmával: „Ingerület az élő szervezetben lejátszódó folyamatok bármely aktív megváltozása", inger pedig „minden külső változás, amely oly módon képes hatni az élőlényre, hogy az életfolyamatainak megváltozásával reagál." Ezen az alapon Mangold *inger*vezetést és *ingerület*vezetést különböztet meg. Ingervezetés során „a külső fizikai vagy kémiai változást az élő szervezet részei továbbítják, anélkül, hogy a szervezet aktívan résztvenne ebben." Az ingerületvezetés során viszont „a struktúra ismeretlen természetű fizikokémiai változásai mennek végbe az élőlény aktív részvételével". Mangold „ingerlékenység" fogalma tehát pontosan fedi második követelményünket. Hiszen e meghatározás szerint az ingerlékenység az élő rendszerek azon képessége, hogy a külső fiziko-kémiai hatás által kiváltott folyamat lezajlását aktív beavatkozással, tehát valamilyen energiát adó, a szervezet részéről munkavégzést igénylő folyamat segítségével módosítani képesek. A külső inger által kiváltott folyamat lefolyását tehát nem vezethetjük le a behatás nagyságából és a rendszernek a befolyást felfogó részeiben uralkodó kezdeti feltételekből, hiszen éppen ezeket a feltételeket változtatja meg a szervezet munkavégzéssel járó folyamatok segítségével. Itt sem kapunk támpontot a folyamat megváltozásának irányára vonatkozólag, erről szó sem esik. Az aktív módosítás lehet serkentés vagy gátlás. Ha így határozzuk meg az ingerületet és ingert, második követelményünk teljesülése az élő rendszereknek nem elengedhetetlen, általános és változatlan feltétele. Második követelményünkhöz hasonlóan tehát nem szükséges, hogy minden külső hatást feltétlenül a kezdeti körülmények alapján várható folyamat energiát fogyasztó aktív megváltozása, vagyis ingerület kísérjen. Követelményünk csupán azt írja elő, hogy *ne csak passzív*, csak a kezdeti feltételek és a behatás által meghatározott változások következzenek be. Ennek megfelelően nem minden külső hatást nevezünk ingernek, csupán azokat, amelyeket ingerület kísér. Ugyanaz a külső hatás is lehet egyszer inger és máskor nem,

[6] *Mangold*, Ergebnisse d. Physiol. vol. 21., 1923. id. *Broemser*, Handbuch norm. pathol. Physiol. 1. v. 278. o. s köv.

attól függően, hogy a külső változás effektusa milyen, miképpen határozza meg azt a változás és a rendszer behatást elszenvedő részeinek eredeti állapota. Ezt a megkülönböztetést alkalmazva, „ingernek" csak az ingerületet kiváltó külső változásokat nevezzük, nyilvánvaló tehát, hogy az ingerlékenység és ingerelhetőség fogalmát nem választhatjuk el egymástól. Másrészt az ingerelhetőség fogalma, ha azt a fentiek szerint mint az élőlények azon képességét határozzuk meg, hogy külső hatások által kiváltott kiegyenlítődési folyamatokra más, energiát igénylő és a kiegyenlítődő potenciálkülönbség újbóli fokozódására vezető folyamatokkal válaszol (ha a külső hatások által kiváltott folyamatok közé soroljuk az egymástól többé kevésbé távol, de szabályszerűen lejátszódó folyamatokat is), teljesen megfelel az ingerlékenység fogalmának és magában foglalja a második követelményt is, hiszen a hatás effektusaként nem a potenciálkülönbség eltűnése alapján várható effektust kapjuk.

Bár az inger és ingerület eszerint különbözők, mégis meghatározott feltételek között egymásba átalakulhatnak.

A fentiek szerint meghatározott ingerlékenység vagy ingerelhetőség — e két kifejezést most már a fenti értelemben reális kapcsolatukban egyenértékűeknek tekintjük — tehát felöleli második követelményünket, amelynek érvényesülését a rendszer élő jellegének meghatározásában elvárjuk. Így e tulajdonság az élő rendszerek jellemző szükséges feltételét jelenti.

Jogosultnak tartjuk tehát, hogy ezen fogalmakkal jelöljük azt a sajátos viszonyt, amelyet az élőlényekben a külső hatás, tehát a külső környezet változása és a rendszer állapotának megváltozása között észlelünk. Megjegyezzük, hogy ennek a viszonynak pontos fizikai értelme van.

Nem indokolt, hogy az „ingerelhetőség" fogalmát úgy definiáljuk, ahogyan általában szokásos, mint az élő szervezeteknek azt a tulajdonságát, hogy a külső hatás és a bekövetkező állapotváltozás bizonyos aránytalanságot mutat, amelyben az egyes reakcióláncok ismeretlenek, miközben feltételezik, hogy ez csupán az egyes kisülésekre, a potenciálok egyszeri kiegyenlítődésére vonatkozik, amelyeket csak a kezdeti feltételek határoznak meg. Ez a tulajdonság, mint fentebb bizonyítottuk, nem egyedül az élő rendszereket jellemzi, sőt egyáltalában ki sem elégíti az „élő" megjelöléshez fűzött követelményeket.

Utalnunk kell itt egy körülményre, amely az életfolyamatok fogalmainak és magyarázatának tárgyalásában nagyon gyakran felbukkan, és — amint további speciális példánkkal kapcsolatban gyakran alkalmunk lesz bizonyítani, — zavart keltő fogalmak és hibás magyarázatok alkalmazására vezet.

Ennek az a magyarázata, hogy az élő rendszerekre jellemzőnek látszó, szembetűnő jelenségeket a biológusok gondos elemzés nélkül, meggondolatlanul hasonlítják tisztán fiziko-kémiai jelenségek menetéhez. Így igyekeznek az élő rendszerek jelenségeit a fizika és kémia törvényeibe beleszorítani, bizonyos feltételeket gondolnak ki, amelyeknek a szervezetben állítólag létezniök kell, hogy a bennük lejátszódó jelenségek lefolyása megfeleljen a fizikából és kémiából már ismert törvényeknek.

E jellegzetes jelenségekkel kapcsolatosan nem keresik azok szükséges és specifikus törvényszerűségeit, ezeket illetően nem tételeznek fel semmit, amit kísérletekkel igazolhatnának, hanem eleve azt tartják, hogy a vizsgált

jelenségek szabályszerűségei lényegében azonosak a fizikai és kémiai jelenségek már ismert törvényeivel.

Nem tételezik fel, hogy vannak fiziko-kémiai feltételek, amelyek az életjelenségek *törvényeinek* sajátos jellegét meghatározzák. Éppen ellenkezőleg, feltételezik, hogy ezek a törvények már ismertek, mielőtt az életjelenségeket vizsgálnák és csupán arról elmélkednek, hogy milyen feltételek határozzák meg e jelenségek menetét, hiszen a jelenségek törvényeit már eleve ismerteknek tekintik. A tudomány azonban az általa vizsgált jelenségeket csak annyiban tudja magyarázni, amennyiben törvényeiket feltárja, s így az életjelenségek „magyarázatának" fenti módja lényegében semmit sem magyaráz meg. A megvilágítandó életjelenségek magyarázata ily módon legtöbbször igen leegyszerűsödik, nem felel meg a tényeknek, s a jellemző jelenségekre vonatkozó biológiai fogalmakat egyszerűen azonosítják a magyarázatukra alkalmazott fiziko-kémiai fogalmakkal. Ennek következtében természetes, hogy az ilyen biológiai fogalmak feleslegeseknek és megalapozatlanoknak tűnnek, nem mintha valóban azok lennének, csupán mert ily módon elvesztették valódi értelmüket.

Az egyes életjelenségeknek és elméletüknek tárgyalása során módunk lesz példákkal bemutatni a magyarázat ilyen hibás fiziko-kémiai módját. Itt csupán utalunk rá, hogy — mint láttuk — az ingerelhetőség fogalma, amelyet mint biológiai fogalmat vezettek be egyes jellegzetes jelenségek összefoglalására, szintén ilyen sorsra jutott. Ahelyett, hogy részletesen elemezték és vizsgálták volna a fiziko-kémiai feltételeket, amelyeknek ezen életjelenségekben érvényesülniük kell, meggondolatlanul azonosították azokat a kisülés már ismert jelenségeivel. Így az ingerelhetőség biológiai fogalma fiziko-kémiai értelmet ugyan nem nyert, viszont biológiai értelmét elvesztette.

AZ ÉLŐ RENDSZER ÁLLAPOTVÁLTOZÁSÁNAK JELLEGE ÉS IRÁNYA A KÖRNYEZET ÁLLAPOTÁTÓL ÉS VÁLTOZÁSÁTÓL FÜGGŐEN

Eddig két olyan — minden élő rendszerre jellemző — tulajdonságot tárgyaltunk meg, amelyek feltétlenül szükségesek ahhoz, hogy egy rendszert élőnek nevezhessünk. Ezeknek a tulajdonságoknak, mint láttuk, világos fizikai értelmük van, és éppen ezért olyan szükséges feltételeknek tartjuk, melyeknek minden élőlényben érvényesülniök kell és érvényesülnek is. Láttuk azonban azt is, hogy ez a két tulajdonság egyedül még nem elegendő ahhoz, hogy a rendszert élőnek tekintsük. Az „*élő*" megjelöléshez nyilvánvalóan más követelmény is tartozik. Ennek a tárgyalására térünk most rá.

Első követelményünk alapján az élő rendszerek változatlan környezetben nincsenek szükségszerűen egyensúlyban, hanem bennük szükségszerűen külső hatás nélkül is kiegyenlítődő potenciálkülönbségek vannak, azaz munkavégző képességgel bírnak. Második követelményünk szerint valamely környezeti hatásra, állapotváltozásra a rendszer szükségszerűen munkát végez, amely módosítja a külső hatás által kiváltott állapotváltozásokat. Mindkét esetben nyitva hagytuk azonban a kérdést, hogy milyen munkában kell a munkaképességnek kifejezésre jutnia, miképpen kell módosítania a rend-

szer külső hatással kiváltott állapotváltozását. Eddig semmiféle követelményt nem támasztottunk annak a munkának jellegével, irányával és nagyságával szemben, amelyet az élő rendszerektől mind változatlan, mind pedig változott környezetben el kell várnunk. Állítsunk fel most ezzel a mozzanattal kapcsolatban is egy követelményt. Szerintünk az élőnek nevezett anyagi rendszerek ebben a vonatkozásban is jellegzetes tulajdonsággal rendelkeznek és élőknek ezért csak olyan rendszereket nevezünk, amelyek rendelkeznek ezzel a tulajdonsággal. E tulajdonságot a következőképpen fogalmazzuk meg: egy rendszert csak akkor nevezünk élőnek, ha az munkavégző képességét, tehát változatlan környezetben meglevő szabadenergiáját mindig olyan munkára használja fel, amely az adott külső környezet esetén a rendszerben uralkodó feltételeket úgy módosítja, hogy munkaképessége fokozódjék. Más szóval: a rendszerben olyan berendezéseknek kell lenniük, amelyek lehetővé teszik, hogy a rendszer munkaképességét, változatlan külső környezet esetén is, saját munkaképességét fokozó munkára használja fel. Rövidebben: a munkavégző képességet magának a munkavégző képességnek az érdekében kell felhasználnia.

Mivel egy rendszer csak akkor munkaképes, ha nincsen egyensúlyban — hiszen egyensúlyi állapot esetén változatlan külső feltételek mellett, külső hatás nélkül semmilyen változás nem következhetik be —, követelményünket a következőképpen is megfogalmazhatjuk: az élő rendszerekben mindig kell olyan berendezéseknek lenniük, amelyek a rendszer munkavégző-képességét változatlan környezetben azon egyensúllyal szemben végzett munkává alakítják, amely az adott környezetben és a rendszer adott állapotában bekövetkezne.

Ezzel pedig feltételt szabtunk annak a munkának a minőségével és irányával szemben, amelyre változatlan környezetben kerül sor. Külső hatások, tehát a külső környezet állapotának megváltozása esetén második követelményünk értelmében a rendszernek olyan munkát kell végeznie, amely módosítja a külső hatás effektusát. Ebben az esetben ugyanilyen követelményeket támasztunk a munka minőségével és irányával szemben. Emlékezzünk arra, hogy e követelménynek nem kell kivétel nélkül minden külső hatás esetén érvényesülnie, csupán az szükséges, hogy egyáltalában bekövetkezzen olyan munka, amely módosítja a külső hatás effektusát. Harmadik követelményünk erre az esetre alkalmazva a következő lesz: ha az élő rendszert külső hatás éri és az a hatásból és a rendszer kezdeti állapotából várható effektusra kiható munkát végez, ennek oly módon kell az effektust módosítania, hogy az adott külső hatásra, a környezet megváltozására, a rendszer munkavégző képessége fokozódjék. Más szóval, ha a rendszer külső hatás esetén munkát végez, akkor a munka azon egyensúly ellen irányúl, amely változatlan környezetben és a rendszer kezdeti állapota alapján állna be.

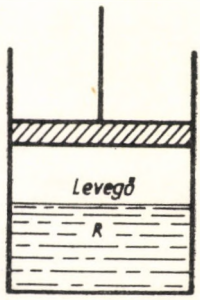
Harmadik követelményünk röviden a következőképpen hangzik:

Az élő rendszer munkája, bármilyenek is a környezeti feltételek, annak az egyensúlynak a bekövetkezése ellen irányul, amelynek az adott környezetben és az adott rendszer kezdeti állapota alapján fel kellene lépnie.

Még egyszer meg kell említenünk, hogy a második követelményhez hasonlóan, ez utóbbi sem áll ellentétben a fizika és különösen a termodinamika

törvényeivel, hiszen egyrészt a rendszer állapota, tehát különböző fázisainak nyomása, térfogata, hőmérséklete, energiatartaléka, entrópiája stb., másrészt a külső feltételek csak akkor határozzák meg egyértelműen a bekövetkező egyensúlyi állapotot, ha a rendszeren belül nem tételezünk fel olyan berendezéseket, amelyek a rendszernek vagy a rendszer egyes fázisainak állapotváltozásaival valamiképpen összefüggnek, vagy ha pontosan ismerjük e berendezések, kapcsolatok, felszíni tulajdonságok stb. adatait.

A rendszer felsorolt tulajdonságaiból azonban nem derül ki, hogy léteznek-e ilyen berendezések, s milyenek a kölcsönös kapcsolataik. Az élő rendszerek munkavégző képességére és annak meghatározott irányú felhasználására vonatkozó követelményeink adják meg tehát a berendezések, kölcsönhatások stb. azon sajátos feltételeit, amelyeknek az élő rendszerekben érvényesülniök kell.



1. ábra

A termodinamika törvényei általában csak azt mondják ki, hogy egyensúly akkor áll be, ha a rendszer adott feltételeivel összeegyeztethetetlen minden olyan változás, amelyet bizonyos állapotjelző, az entrópia vagy szabadenergia növekedése vagy csökkenése kísérne. A rendszer feltételeitől függ, hogy az adott állapot mellett beáll-e az egyensúly vagy nem, tehát hogy az adott állapotban a rendszer képes-e munkát végezni vagy nem. Ha a rendszerben lejátszódó és energiaforrásként szereplő folyamatok egyidejűleg megváltoztatják a rendszerben uralkodó feltételeket, ha tehát a rendszerben vannak olyan berendezések, amelyek segítségével a rendszer szabadenergiája átalakulhat *magában a rendszerben uralkodó feltételeket megváltoztató* munkává, a rendszer munkára képes marad a feltételek vagy hatások és a kiinduló állapot változatlansága mellett, különben ugyanazon rendszer a kérdéses berendezések nélkül és ugyanezen állapot-paraméterek mellett egyensúlyba kerülne. Harmadik követelményünk tehát kimondja, hogy az élő rendszerekben végbemenő munka lényegét mindig a rendszer részeinek strukturális változása alkotja.

Magyarázatul egy példa: egy edényben (1. ábra) mozogjon egy légmentes dugattyú. Az edényt részben megtöltjük a húsz fokon gyulladó R folyadékkal; a dugattyúra meghatározott p nyomás, például a légnyomás hat. Az R anyag reakcióba lép a levegő oxigénjével, miközben bizonyos R_1, R_2 stb. reakciótermékek keletkeznek. Ekkor a következő egyenletnek megfelelő reakció zajlik le:

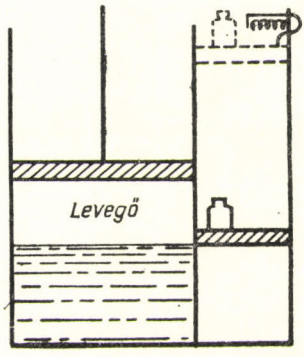
$$O_2 + R = R_1 + R_2 + \dots$$

és a tömeghatás törvénye értelmében akkor áll be egyensúly, ha

$$\frac{C_{O_2} C_R \dots}{C_{R_1} C_{R_2} \dots} = K$$

ahol C_{O_2}, C_R stb. — a megfelelő anyagok moláris koncentrációja, K — az adott hőmérsékleten állandó érték, az úgynevezett egyensúlyi állandó. Ha

eközben az R_1, R_2 reakciótermékek nem gáznemüek, akkor a folyadék felett a gáztérben csökken az O_2 mennyisége, s így csökken a gáznyomás; a dugattyú tehát a légköri nyomás hatására mindaddig süllyed, míg a külső és belső nyomás nem lesz azonos. Közben azonban csökken az O_2 parciális nyomása, s minthogy az oldatban az oxigén koncentrációját parciális nyomása határozza meg, C_{O_2} is csökken, míg a fenti egyenlet értelmében be nem áll az egyensúly. Ha viszont az égés egyik reakciótermékе gáznemű, például CO_2, akkor az a gáztérbe kerül, így az O_2 parciális nyomása még gyorsabban csökken és az egyensúly hamarább áll be. A reakció során ugyan felszabadul bizonyos hőmennyiség, amely azonban ebben a rendszerben nem alakul munkává, mert a henger fala a hő részére átjárható, a folyamat izotermikus.



2. ábra

Kapcsoljuk most össze a dugattyút egy másik hasonló dugattyúval, amely egy gázzal vagy vízgőzzel megtöltött edényben mozog és súllyal van megterhelve. Az imént említett reakció során felszabaduló hő felmelegíti ezt a gázt vagy vízgőzt, ennek a nyomása növekedik, így a súly felemelkedik. Az így emelkedő dugattyú egy lemezt elmozdítva kiold egy rugót, amely a súlyt áttolja az első dugattyúra (2. ábra). Ez növeli a nyomást az első hengerben, tehát nagyobb lesz az O_2 parciális nyomása és így koncentrációja a reakciókeverékben és így a reakció tovább folyhat, míg a tömeghatás törvénye értelmében a fenti egyenletnek megfelelő egyensúly be nem áll. Tehát az egyensúly ez esetben már más feltételek között áll be, mint előző helyzetében. A rendszer munkát végzett azon egyensúly megvalósulása ellen, amely e munkavégzés nékül következne be. Más szóval: a rendszer a levegőjében levő bizonyos oxigéntartalom mellett még mindig munkaképes, ami ugyanilyen feltételek között a végzett munka nélkül nem volna lehetséges.

Az egyes fázisok említett állapotjelzőiből — a gázok parciális nyomásából, a reakciókeverék koncentrációjából, hőmérsékletéből, a rendszer energiájából stb. — nem vezethetjük le előre, hogy a reakció során felszabaduló hő átalakul-e munkává vagy nem: ez egyedül attól függ, hogy hőáteresztő-e a két dugattyút elválasztó edény fala. Ugyanígy, nem a rendszer állapotai határozzák meg, hogy a munkavégzés éppen a nélküle bekövetkező egyensúllyal szemben irányul-e, hanem egyszerűen csak azon múlik, hogy a felemelkedő dugattyú kioldja-e a lemezt. Ha a lemez a rugó fölött lenne, akkor hiába végezne a rendszer munkát és emelné fel a súlyt, ez a munka nem módosítaná a bekövetkező egyensúlyt.

Példánkból kiderül: valóban nemcsak az egyes fázisok termodinamikai állapotjelzőitől, hanem a rendszer feltételeitől is függ, hogy a rendszer meghatározott környezeti feltételek mellett milyen állapotban kerül egyensúlyba és milyen munkát végez az egyensúly megvalósulása ellenében.

Szándékosan választottunk ilyen szemléletes és primitív mechanizmusokon alapuló példát, hogy majd a légzés folyamataival összehasonlítva a

biológusok és fiziológusok előtt minél világosabban mutathassuk be e meggondolások biológiai jelentőségét. Emlékeztetnünk kell arra, hogy a tömeghatás törvényétől való eltérések és a törvénynek meg nem felelő „pseudoaequilibrum" kérdése ismét igen időszerű lett a fizikai kémiában. Ezek a tömeghatás és a termodinamika törvénye alapján várható egyensúlytól való eltérések homogén rendszerekben lépnek fel: például P_4 és vízgőz keverékében. Eközben a foszfor gőzei és az oxigén egymással gyorsan reagálnak. Amint azonban e reakció következtében az oxigén koncentrációja meghatározott érték alá csökken, a reakció sebessége hirtelen esik nullára. A reakció jóval az egyensúly beállta előtt leáll.[7]

Ezekben az esetekben következésképpen nem egy rendszer makroszkóposan durva részeiről van szó, mint korábbi példáinkban, ahol ezek mint transzformátorok működtek, az elv azonban ez esetben is változatlan. Ezeket az eseteket az úgynevezett láncreakciók segítségével magyarázhatjuk meg, amelyekben az aktivált molekulák szabadenergiája más molekulákat aktivál, mielőtt még azok reakcióba lépnének vagy végállapotba kerülnének. Elvben tehát itt is azzal a jelenséggel állunk szemben, hogy a rendszer szabadenergiája megváltoztatja a rendszer részeinek struktúráját, de nem végez közvetlen munkát a környezettel szemben, illetve közvetlenül hő formájában nem jelenik meg. Érthető, hogy Szemjonov éppen ezekkel a jelenségekkel kapcsolatban utal arra, hogy a termodinamika alapján nem lehet kielégítően meghatározni az egyensúlyi helyzetet.

„Valóban egyensúlyban levő rendszer belső erők hatására nem reagálhat, s így nem hagyhatja el egyensúlyi állapotát. A termodinamika tiltja a kialakult egyensúlyok makroszkópos megzavarását. A termodinamika megköveteli továbbá, hogy az összes folyamatok olyan irányúak legyenek, hogy a rendszert az egyensúlyhoz közelebb hozzák. Ne higyjük azonban, hogy a termodinamika törvényei értelmében az egyensúlyban nem levő rendszerekben állandóan és kizárólag az egyensúly felé vezető folyamatok játszódnak le... Az említett meggondolásokat összefoglalva megállapíthatjuk, hogy a termodinamika által tiltott változások valóban nem következnek be, de a termodinamika által megengedett változásoknak sem kell feltétlenül bekövetkezniük."[8]

Mint láttuk, az élő rendszereket éppen az jellemzi, hogy szabadenergiájuk terhére a várható egyensúllyal szemben végeznek munkát. Nem kerültünk tehát ellentmondásba a termodinamika törvényeivel, hanem olyan törvényekhez jutottunk el, amelyek lényege többek közt az, hogy termodinamikailag lehetséges folyamatok törvényszerűen nem következnek be. Az élő anyag általános elméletével foglalkozó fejezetben majd bemutatjuk, hogy az élő rendszerek esetében végülis nem olyan durva, makroszkopikus mechanizmusokkal és struktúrákkal találkozunk, mint imént bemutatott példáinkban, hanem maguknak a molekuláknak inaequilibriumot mutató struktúráival és e molekuláris struktúrát fenntartó munkával. A fizika és kémia, de különösen a termodinamika törvényei és fogalmai nem elegendőek azon folyamatok kémiai dinamikájának vizsgálatára, amelyekben lánc-

[7] *H. H. Семенов*, Цепные реакции. 37. o. Госхимтехиздат, Л. 1934.
[8] Uo. 33. o.

reakciók játszódnak le, s melyekben következésképpen a rendszer szabadenergiája részben olyan munkát végez, amely a rendszer egyes részeinek saját struktúráját változtatja meg és a molekulákat aktiválja. „A kérdés lényege a kiinduló anyagok új dinamikus jellemvonásainak, tehát azon tulajdonságainak a tisztázása, amelyeket az anyag egyes átalakulások idején mutat." „Gondoljunk csak arra, hogy a kémiai dinamika elméletének kidolgozása még e tudomány rendszerében is számos mélyreható átalakulást eredményezhet, hiszen ez a tudomány eddig lényegében csak statikus vagy legjobb esetben egyensúlyban levő rendszereket tudott tárgyalni."[9]

A láncreakciók létrejötte miatt tehát az egyensúlyi állapotokhoz adaptált termodinamika már a kémiai dinamikában sem bizonyult kielégítőnek. S ahol az egyensúllyal, azaz a rendszer részeivel szemben végzett munka a rendszer alapvető tulajdonsága és általános törvényszerűsége, mint az élő rendszerekben, más, új törvényszerűségekkel kerülünk szembe. Ezeket nem lehet a régi fogalmak helyesbítgetésével kifejezni, hiszen éppen az eltérések azok, amelyek törvényszerűségekké váltak.

Utolsó követelményünk értelmében arról beszélhetünk, hogy az élő rendszer *bármely* környezetben azon egyensúly létrejötte ellenében végez munkát, amelynek az adott környezetben és a rendszer adott *kezdeti állapota* mellett be kellene következnie.

Legutóbbi példánkban ezért olyan rendszert mutattunk be, amely szabadenergiáját saját munkavégző képességét fokozó munkává alakította át.

Kielégíti-e ez a rendszer most már az élő rendszerekkel szemben támasztott követelményünket? Távolról sem! Egyrészt a felépítés rendszere olyan, hogy a felszabaduló hőt csak az adott légköri nyomáson képes munkává alakítani, de nem képes e munka végzésére megváltozott környezetben, például csökkent légköri nyomáson: a K dugattyú ilyenkor nem süllyed le, mert a tömeghatás törvényének megfelelően a reakció korábban megszakad és a termelt hő nem elegendő ahhoz, hogy a K dugattyút a lemezig felemelje, s az egész berendezés így felesleges lesz; ilyen környezeti feltétel esetén nem végez semmiféle munkát a várható egyensúllyal szemben. E munka csupán abban az esetben volna lehetséges, ha a rendszer a reakcióhő terhére végezne *olyan munkát, amely megváltoztatná a rendszerben uralkodó feltételeket.* A rendszer — mondhatnánk — nem tud alkalmazkodni a külső nyomás csökkenéséhez. Azaz az adott rendszer számára a külső nyomás csökkenése nem jelent semmiféle ingert, ha a fentiek értelmében az ingert a külső környezet olyan állapotváltozásának tekintjük, amely ingerületet vált ki, amelynek hatása tehát nem felel meg a környezetváltozás és a rendszer kezdeti állapota alapján várható hatásnak.

Harmadik követelményünk szerint *bármely* környezetben lehetséges az az egyensúly megvalósulásával szemben végzett munka. Ez azonban csupán a dolog egyik oldala. Azt kívánjuk ugyanis, hogy a rendszer ne csupán a tetszőleges környezetben bekövetkezhető egyensúllyal szemben, hanem annak az egyensúlynak a létrejötte ellenében is munkát végezzen, amelyet éppen ez a környezet és a rendszer *kezdeti állapota* határoz meg.

[9] Uo. 12—13. o.

Az előbbi példánkban bemutatott szerkezetben nemcsak a rendszer egyes fázisainak és a környezetnek állapotjelzői, hanem a rendszer *kezdeti feltételei*, a határoló felszínek összes kapcsolatai és feltételei (határfelületi feltételek) is adottak voltak. Ilyen *kiinduló állapot* mellett változatlan környezetben éppen annak az egyensúlynak kell beállnia, amely beáll, ha a súly a K dugattyúra kerül. *Ebben az esetben* követelményünk csak úgy érvényesülhetne, ha a hő az utóbbi egyensúlyi állapottal szemben végzett munkává alakulna. Ez viszont csupán akkor lenne lehetséges, ha a munka a folyamat lezajlása során módosítaná a rendszer feltételeit.

Látjuk tehát, hogy harmadik követelményünk teljesülésének elengedhetetlen feltétele, hogy a rendszer a munkáját a benne uralkodó feltételek, tehát struktúrái megváltoztatására, belső potenciálkülönbségek létrehozására és ne csak külső munka végzésére fordítsa. Példánkban a henger által felemelt súly is potenciálkülönbségeket hoz létre, de nem a rendszer struktúrája megváltozásának, hanem a külső környezettel szemben végzett munkának a terhére, tehát külső munka formájában. A két henger kapcsolata csupán külsőleges. Vizsgáljuk meg, hogy berendezésünk miképpen elégíthetné ki az élő rendszerekkel szemben támasztott követelményeinket.

Először is, változatlan környezetben oly módon kellene megváltozniuk a rendszerben uralkodó feltételeknek, hogy ne álljon be a fentebb megadott kezdeti feltételek alapján várható egyensúly. Ahhoz tehát, hogy ne következzék be egyensúly, miután a súly a K hengerre esett, az ekkor felszabaduló kémiai reakcióhőt olyan munkára kellene felhasználni, amely a rendszer feltételeit a további munkavégző képesség érdekében módosítaná.

Ezt természetesen a legkülönbözőbb formákban képzelhetjük el. A reakcióhőnek azonban minden esetben úgy kell megváltoztatnia a rendszer feltételeit, hogy vagy az oxigén parciális nyomása fokozódjon, vagy a reakciótermékek koncentrációja csökkenjen. Az előbbi csak úgy érhető el, ha a gázok az oxidációs hő eredményeként a rendszer feltételeinek megváltoztatásával tovább komprimálódnak, például a falak rugalmasságának megváltoztatása révén, ha azok rugalmasak. A reakciótermékek koncentrációjának csökkenése viszont csak úgy következhet be, ha az oxidációs hő a rendszer feltételeinek megváltoztatásával a reakciótermékek diffúzióját vagy áramlását idézi elő. Ehhez szintén munkára van szükség, mert potenciálkülönbségeket, nyomáskülönbségeket, koncentrációkülönbségeket, vagy hidrosztatikus nyomást kell a rendszerben teremteni.

Ha ezek után megvizsgáljuk az ember vagy egy tüdővel lélegző állat élő szervezetét (ezek legfontosabb energiaforrását ugyancsak a levegő oxigénjével történő oxidáció jelenti és bennük az oxidációs folyamatok szintén elsősorban folyékony közegben, vizes kolloid oldatokban játszódnak le), megállapíthatjuk, hogy követelményeink bennük éppen a leírtaknak megfelelően érvényesülnek. A dugattyú fölötti légtérnek megfelel a tüdők légtere, a henger falának a mellkas, a folyékony reakcióelegynek a test szövetei. Tudjuk, hogy az oxidációval nyert energia egy része a henger falának, tehát a mellkas izmainak rugalmasságát és feszültségét módosító munkává alakul át — ez a légzés munkája. Az energia másik része a reakciótermékek áramlását idézi elő — ez a szív munkája. Az energia további része a reakciótermékek eltávolításához szükséges koncentráció-

különbségeket hozza létre a rendszerben — ez a vesék munkája. A tüdővel lélegző állat szervezetében tehát mindezen berendezések arra szolgálnak, hogy az általunk felállított követelmények teljesüljenek: munkát végeznek a rendszer szabadenergiájának terhére, s ez a munka olyanformán változtatja meg a rendszer eredeti feltételeit, hogy a rendszer munkaképes marad, tehát az adott külső feltételek mellett nem áll be egyensúly. Az alacsonyabb rendű — egysejtű — állati szervezetekben, valamint a növényekben e követelmény egészen más mechanizmusok segítségével és egészen más úton teljesül. Ezek a szervezetek is rendelkeznek azonban olyan készülékekkel, amelyek képessé teszik őket arra, hogy a környezet megváltozásakor a várható egyensúllyal szemben munkát végezzenek. Előbbi példánkhoz visszatérve, tudjuk, hogy az oxigén nyomásának csökkenésekor az állatok fokozottan lélegzenek,[10] tehát intenzív munkát végeznek a mellkas rugalmassági különbségeinek létrehozására. Ugyanez vonatkozik a hidrosztatikus nyomáskülönbségek létrehozására, tehát a szív munkájára is. Ily módon az oxidáció intenzitása nagymértékben független a környezet oxigénnyomásától. Az egysejtűekben is vannak olyan berendezések, amelyek lehetővé teszik a munkavégzést a környezet megváltozásakor beálló egyensúllyal szemben. Bizonyítja ezt, hogy oxigénfogyasztásuk szintén nagymértékben független az oxigén nyomásától. Látjuk azonban, hogy ezeknek a készülékeknek a működése nem a közvetlenül külső munkává alakítás, hanem szükséges előfeltételük az a munka, amely biztosítja a rendszert alkotó részek struktúrájának megváltozását, fenntartván e struktúrák munkavégző képességét.

Fenti gondolatmenetünkből és példáinkból következik, hogy míg első követelményünk körülbelül egy felhúzott géppel szemben támasztott igényeknek, második követelményünk az ingerelhetőségnek és ingerlékenységnek felel meg, a harmadik követelmény pedig az élőlény azon tulajdonságait fejezi ki, amelyeket általában alkalmazkodásnak, célszerűségnek, regulációnak, egységes egésznek nevezünk és az élőlényekre jellemzőeknek tartunk.

Láttuk ezenkívül, hogy második követelményünk előfeltétele az első teljesülése, a harmadiknak pedig az, hogy a második megvalósuljon. Csupán inaequilibrium-állapotban levő, tehát olyan rendszerek, amelyeknek szabadenergia tartalma csökkenhet a külső feltételek megváltozása nélkül, képesek a külső hatásoknak a kezdeti feltételek alapján várható effektusát megváltoztató munkát végezni, tehát csak az ilyen rendszerek lehetnek ingerlékenyek. És csupán az ilyen értelemben ingerlékeny rendszer képes mindig munkát végezni az egyensúly létrejötte ellenében, tehát kielégíteni harmadik követelményünket. Ez azonban annyit jelent, hogy harmadik követelményünk tulajdonképpen mindhármat magában foglalja, ha összes következményeit meggondoljuk és jelentőségét maradéktalanul kifejtjük.

Ismét fel kell most tennünk a kérdést, hogy valóban élőnek tekintünk-e minden olyan anyagi rendszert, amely harmadik követelményünket kielégíti, vagy léteznek olyan rendszerek is, amelyek ennek ellenére sem nevezhetők élőknek.

[10] Valójában nem az oxigén-tenzió csökkenése, hanem a széndioxid-tenzió növekedése hat fokozólag a légzésre. — *A Szerk.*

Elméletileg tökéletesen elképzelhető, hogy léteznek olyan rendszerek, amelyek ugyan kielégítik e követelményünket, de mégsem tekintenénk azokat élőknek. Ugyanakkor azt sem tudjuk ellenőrizni, hogy valóban minden létező élőlény megfelel-e harmadik követelményünknek. Biológiai vizsgálódásainkban mégis elfogadhatjuk azt a feltételezést, hogy minden élőlény kielégíti ezt a harmadik követelményt és elvileg kizárt olyan nem élő rendszerek elméleti lehetősége, amelyek kielégítenék követelményünket. Ily módon megkapjuk a biológia egyetemes törvényét, amely kimondja: *Az élő és csakis az élő rendszerek soha sincsenek egyensúlyban, és szabadenergia tartalmuk terhére állandóan munkát végeznek annak az egyensúlynak a beállta ellenében, amelynek az adott külső feltételek mellett a fizikai és kémiai törvények értelmében létre kellene jönnie.*

Érvényesnek tekintve ezt a törvényt, alkalmazhatjuk minden speciális esetben, tehát valamennyi élőlény összes életjelenségére. S ha e törvény helyességéből indulunk ki, kimutathatjuk, hogy minden vizsgált életjelenség valóban e törvény speciális esete és nem áll vele ellentétben. Az ilyen általános törvényt, ha az igaz, ha minden egyes esetben helyes következtetésekre vezet, ha nem kerül ellentétbe a tényekkel és így minden vizsgálat alapját képezi, *alapelvnek* nevezzük. Így beszélünk pl. a mechanikában a „d'Alambert-elvről", a „Hamilton-elvről", a „tehetetlenség elvéről" stb., a termodinamikában az „energia megmaradásának elvéről" stb.

Nevezzük elvünket a következőképpen: az élő rendszerek *„állandó inaequilibriumának elve"*. Ez az elnevezés világosan tükrözi az elv értelmét és az élő rendszerekre jellegzetes termodinamikai jegyeket. Ahogy a stabil aequilibriumra az jellemző, hogy az megzavarása után mindig újra helyreáll, az élő rendszerek inaequilibrium-állapota is állandóan fennmarad és minden vonatkozásban stabil. Elvünk rövid formában kifejezi az élő rendszerek jellegzetes tulajdonságát, hiszen egyetlen egy olyan élettelen rendszert sem ismerünk, amelyben az inaequilibrium-állapot a stabilitás jeleit mutatná.

Most megfogalmazott elvünk csupán az élőlények általános magatartását, valamint a bennük lejátszódó folyamatok irányát mondja ki, *semmit sem mond azonban a mennyiségi viszonyokról*. Elvünk tehát kiegészítésre szorul, hogy mennyiségi kifejezést nyerjen. Azt állítjuk, hogy az élő rendszer mindig *egész* szabadenergia tartalmát alakítja át a várható egyensúly megvalósulása ellenében végzett munkává. Ez már mennyiségi, és mérések segítségével kísérletesen ellenőrizhető megállapítás.

Egy mennyiségi tételt — természetesen — képlet alakjában is ki kell fejeznünk. Ezt megelőzően azonban röviden tisztázni szeretnénk a mennyiségi kifejezés értelmét. Mindenekelőtt következik belőle, hogy az élő rendszer általában nem végez más munkát, mint ami az egyensúly beállta ellen irányul. Ha teljes szabadenergia tartalmát erre a munkára használja fel, akkor valóban nem képes más munkát is végezni. Ha regulatív működésnek vesszük a várható egyensúly megvalósulása ellenében végzett munkát, mely a rendszer potenciálkülönbségeinek helyreállítására, tehát a rendszer munkaképességének megőrzésére vezet, akkor a mennyiségi elv azt mondja ki, hogy csupán regulatív életműködések léteznek, illetőleg, hogy minden életműködés regulatív jellegű. A mennyiségi elvből következik továbbá, hogy az élő rendszerek egyensúlyba kerülnek ugyan, ha meghatá-

rozott állandó körülmények közé helyezve izoláljuk azokat minden külső hatástól, minden energiafelvételtől, potenciálkülönbségeik mégis másképpen egyenlítődnek ki, mintha egy beindított gépet helyeztünk volna változatlan környezetbe — vagy másképpen: a rendszer teljes szabadenergia tartalmát a kiegyenlítődés meglassítására használja fel. Mennyiségi kifejezésünk ezen második következményét képlettel is kifejezhetjük és kísérletesen közvetlenül is ellenőrizhetjük.

S most megkíséreljük elemi módon levezetni képletünket. Képzeljünk el egy zárt izotermikus rendszert, amelynek a fala tehát átengedi a hőt és amelyben oly lassú folyamat játszódik le, hogy a hőmérsékletet közelítően állandónak tekinthetjük. A termodinamika második fő tétele értelmében először is a rendszer feltétlenül egyensúlyba kerül, vagyis az ilyen rendszer nem tud végtelen ideig munkát végezni, különben szembekerülne a második fő tétellel, amely szerint hő terhére állandó külső munkát végző rendszer nem alkotható. A rendszer adott körülmények közötti maximális hasznos munkája fejezi ki a rendszer szabadenergia tartalmát. A második fő tétel értelmében egyensúly akkor következik be, amikor a rendszer szabadenergiája az adott feltételek között tovább már nem csökkenhet, tehát amikor eléri a minimumot. Tételünk szerint tehát az izotermikusan zárt élő rendszer teljes szabadenergiája olyan munkává alakul, amely a rendszer feltételeit úgy módosítja, hogy a minimum nemcsak relative, hanem abszolúte is a lehető legkisebb értéket vegye fel.

Egy izotermikusan zárt *élő* rendszer szabadenergiája tehát az egyensúly beálltakor kisebb lesz, mint egy *élettelen* rendszeré, ha *mindkettőben az abszolút egységekben kifejezett potenciálkülönbségek összege kezdetben azonos volt.* Ilyen feltételek között az egyensúlyi állapot beálltakor az élő rendszer szabadenergiája pontosan annyival lesz kisebb, mint az élettelené, amekkora munkát az élő rendszer az egész kiegyenlítődési folyamat ellenében végzett.

Ha tehát az élő rendszer szabadenergiája a kiegyenlítődés beálltakor F, a potenciálkülönbségek, illetve a munka tényezői — nyomáskülönbségek, koncentrációkülönbségek, elektromos potenciálkülönbségek stb. — összege X, az általuk Δt idő alatt előidézett változások Δx és az élettelen rendszer ugyanezen adatai F', x' és $\Delta x'$, akkor:

$$F' - F = \sum_{i=0}^{n} X_i \frac{\Delta x_i}{\Delta t} \Delta t - \sum_{i=0}^{n} X_i' \frac{\Delta x_i'}{\Delta t} \Delta t$$

A jobb oldali szummát úgy értelmezzük, hogy a kiegyenlítődési folyamatot Δt időtartamokra osztjuk; minden Δt időtartamban a megfelelő X munkatényezőt és az általa kiváltott $\frac{\Delta x}{\Delta t}$ munkaváltozást összeszorozzuk, majd szorozzuk Δt-vel és végül a szorzatokat szummáljuk. Így megkapjuk mind az élettelen, mind az élő rendszer kiegyenlítődése alatt végzett összes munkát. A két érték különbsége adja az élő rendszer munkáját a kiegyenlítődés ellenében. A különbségnek a szabadenergiák különbségével kell egyenlőnek lenni, ami megfelel mennyiségi elvünknek is, nevezetesen annak, hogy a tel-

jes szabadenergiának az egyensúly beállta ellenében végzett munkává kell alakulnia. A munka tényezői természetesen minden pillanatban változnak, így véges Δt időtartamok felvételével a munkát csak közelítőleg tudjuk kiszámítani. Az időintervallumok fokozatos rövidítésével a szumma határértékét kapjuk, amely végtelen rövid időtartamok esetén a munka valódi értékét adja. Ezt a határértéket a matematikában az *integrál* jellel fejezzük ki és alapelvünk pontos megfogalmazása a matematika nyelvén a következő lesz:

$$F' - F = \left| \int_{t_0}^{t\infty} X \frac{dx}{dt} dt - \int_{t_0}^{t\infty} X' \frac{dx'}{dt} dt \right|$$

Ez a mi biológiai mennyiségi alapelvünk matematikai alakja.

A képlet részletesebb vizsgálatából kitűnik, hogy a két integrál, tehát a két szumma különbségének alapja az, hogy a rendszerben uralkodó feltételek (vagy a mechanika nyelvén, a kényszererők, szisztémás erők) az élő rendszerekben az időnek más függvényeit jelentik, mint az élettelenekben, éppen mert ezek az erők a kiegyenlítődést akadályozzák meg. Az idő függvényében érvényesülő kényszererők munkát végeznek a kiegyenlítődési folyamattal szemben, s e munka forrása magában az élő rendszerben rejlik — ezért a folyamat befejeztével az élő rendszer szabadenergiája kisebb lesz és pedig annyival kisebb, amekkora munkát a rendszer erői a kiegyenlítődés során végeztek. Várakozásunknak megfelelően végeredményben valóban olyan munkáról van szó, amely a struktúra feltételeinek fenntartására szükséges.

Magyarázatul két rövid példa: az integrálok különbsége, — mely az előbbiek szerint a rendszer erőinek munkáját, s így a *rendszer feltételeit*, azaz a strukturális feltételek időbeli megváltoztatásához szükséges munkát fejezi ki, — megkívánja, hogy az élő rendszerekben x a $\frac{dx}{dt}$ más függvénye legyen, mint az élettelen rendszerekben. Ha például a diffúzió folyamatát vizsgáljuk, akkor x helyett a koncentrációkülönbséget $c_1 - c_2$, azaz a válaszfal két oldalán levő koncentrációk különbségét, $\frac{dx}{dt}$ helyébe azt a sebességet kell tennünk, amellyel a vizsgált anyag a válaszfal egységnyi keresztmetszetén átlép, tehát az egységnyi idő alatt átlépett $\frac{dm}{dt}$ mennyiséget. Tudjuk azonban, hogy ebben az esetben

$$\frac{dm}{dt} = (c_1 - c_2) D$$

tehát

$$\frac{\frac{dx}{dt}}{x} = \frac{\frac{dm}{dt}}{c_1 - c_2} = D$$

ahol a D a diffúziós állandó,[11] tehát a fal szerkezeti tulajdonságát tükröző anyagi állandó, amely a képletben mint időtől független állandó szerepel. Élő rendszerekben azonban nem állandó a $\frac{dm}{dt}$ diffúziós sebesség és a $c_1 - c_2$ koncentrációkülönbségek viszonya, azaz ez az anyagi állandó az időnek is függvénye, mert a kiegyenlítődést gátló munka következtében megváltozik. A két integrál különbsége éppen azt a munkát adja meg, amely a struktúra ezen tulajdonságainak megváltoztatásához szükséges. Elektromos potenciálkülönbségek kiegyenlítésekor a $\frac{dx}{dt}$ és X viszonyát szintén egy anyagi állandó, tehát a struktúra egy tulajdonsága jellemzi. Mivel itt X megfelel a v elektromotoros erőnek és dx egyenlő de-vel, ha e a töltés, $\frac{dx}{dt}$ pedig $\frac{de}{dt}$ lesz. $\frac{de}{dt} = J$, vagyis az áram intenzitása, s ha R az ellenállás, akkor:

$$\frac{\frac{dx}{dt}}{X} = \frac{J}{v} = \frac{1}{R}$$

s mivel R az ellenállás, tehát ez az arány az anyag vezetőképességét jellemzi.

Általában megállapíthatjuk, hogy míg az élettelen rendszerekben a kiegyenlítődés folyamatait a struktúra közvetlen tulajdonságai határozzák meg, addig az élő rendszerekben a helyzet más, mert magának a struktúrának a tulajdonságai is megváltoznak a kiegyenlítődés folyamán. Másrészt további példák megmutatják majd, hogy az egyensúlyra vezető folyamatok mozgató erői is, tehát a munkatényezők (x) a kiegyenlítődés $\frac{dx}{dt}$ sebességének más függvényei, mert a kiegyenlítődés során újra keletkezhetnek vagy csökkenhetnek. A kiegyenlítődés sebessége viszont másképp függ a munka tényezőitől, mint az élettelen rendszerekben, s ez érthetően a struktúra meghatározott tulajdonságaitól függ. Az alapvető különbség egyrészt abban rejlik, hogy ez az eltérő összefüggés jellemző az élő rendszerekre, amennyiben mindig a kiegyenlítődéssel ellentétes hatású, másrészt, hogy a rendszer gyakorlatilag teljes szabadenergiáját a struktúra tulajdonságainak megváltoztatásához szükséges munkára használja fel.

KAPCSOLAT A DINAMIKUS EGYENSÚLY ELVÉVEL, A LE CHÂTELIER-ELVVEL ÉS AZ ÉLŐ RENDSZEREK STRUKTÚRÁJÁNAK JELENTŐSÉGE

Az előzőkben részletesen tárgyaltuk minőségi és mennyiségi alapelvünk tartalmát, amelyet további tárgyalásunk központjába helyezünk. Részletes vizsgálódásunk feltétlenül szükséges volt az elv pontos fizikai értelmének

[11] Voltaképpen permeabilitási állandó. — *A Szerk.*

megértéséhez és ahhoz, hogy vele megbarátkozzunk. Az alapelv további bizonyítása és alkalmazása még világosabban körvonalazza az elv biológiai és fizikai értelmét. A bizonyítás és az alkalmazás tárgyalása előtt azonban tisztáznunk kell az általunk jellemzett rendszer és az úgynevezett „dinamikus egyensúlyi rendszer" viszonyát, valamint alapelvünk és az úgynevezett Le Châtelier-elv összefüggését, mert ezen a két ponton gyakoriak a komoly félreértések. Mindezzel szoros kapcsolatban áll az élő rendszerek struktúrájának jelentősége is.

A dinamikus egyensúly

Nagyon elterjedt az a felfogás, hogy az élő rendszer dinamikus egyensúlyban van. Mit is értenek ez alatt? Tisztázzuk először, hogy a fizikában vagy fizikai kémiában mit neveznek dinamikus egyensúlynak.

Nernst[12] a következőket írja: „Az anyagok változásainak vizsgálatában általában alapvető jelentőségű az a felfogás, hogy a reagáló anyagok az egyensúlyi állapotban sem abszolút hatástalanok egymásra, hogy a szoros értelemben korábban reagált komponensek elkerülhetetlenül további kölcsönhatásban vannak és csupán kölcsönös kicserélődésük az, ami egyensúlyba került. Ilyen esetekben általában „nem statikus", hanem „dinamikus" egyensúlyról beszélünk... Ily módon a víz és a vízpára egyensúlyát Clausius szerint nem úgy kell értenünk, mintha a cseppfolyós víz nem párologna és a gáznemű nem csapódna ki többé. Mindkét folyamat szakadatlanul végbemegy egyensúly esetén is, tehát olyankor, amikor telített vízpára érintkezik a vízzel. Csupán ilyen esetben azonos számú vízmolekula lép át a folyékony vízfelszín egységnyi keresztmetszetén, minden pillanatban, mindkét irányban."

Dinamikus egyensúly alatt tehát általában a rendszer olyan állapotát értjük, amely külső hatás hiányában változatlan marad. E rendszer nem képes munkát végezni, tehát szabadenergia tartalma az adott feltételek között nem csökkenhet. Az ilyen egyensúlyi állapot úgy jön létre, hogy a rendszeren belül minden változás hatását közömbösíti egy ellenkező irányú, de azonos nagyságú és egyidejű változás. Például a reverzibilis kémiai reakciók során kialakuló egyensúly szintén ilyen dinamikus egyensúly. Egy mol alkohol és egy mol ecetsav kölcsönhatásakor lejátszódó reakció például a

$$C_2H_5OH + CH_3COOH \rightleftarrows C_2H_5COOCH_3 + H_2O$$

egyenletnek felel meg, melynek értelmében etilacetát és víz keletkezik. A reakció mindaddig végbemegy, amíg be nem áll a kémiai egyensúly, tehát amíg nem kapunk egy tovább már végleg nem változó elegyet, amelynek összetétele a következő: 1/3 mol alkohol + 1/3 mol ecetsav + 2/3 mol észter + 2/3 mol víz. Az elegyet alkotó négy vegyület koncentrációja állandó, mert minden pillanatban azonos számú alkohol- és ecetsav-molekula és víz- és észtermolekula képződik. Ezért ezt az egyensúlyt „statisztikus egyensúly"-nak is nevezzük. Termodinamikailag, tehát munkavégző képesség

[12] *Nernst*, Theoretische Chemie. 11—15. Aufl. 523. o., Stuttgart, 1926.

tekintetében ez az egyensúly azonban nem különbözik a statikus egyensúlytól. Egy bizonyos, nem változó koncentrációjú sóoldat lényegében hasonló dinamikus vagy statisztikus egyensúlyban van. Ha egy pohár vízbe bizonyos mennyiségű sót szórunk, akkor kezdetben nincs egyensúly, mert a só koncentrációja a pohár víz különböző helyein különböző. A sómolekulák diffúziója útján a koncentráció mindaddig spontán, külső hatások, illetve ionok nélkül fog változni, míg mindenütt azonos nem lesz. Ezután a rendszerben már nem lépnek fel állapotváltozások, a rendszer egyensúlyba kerül és nem képes munkát végezni, ellentétben az egyensúly beállta előtti időszakkal, amikor a molekulák magasabb koncentrációjú helyről alacsonyabb koncentrációjú helyre való diffúziója megfelelő berendezések és mechanizmusok segítségével munkává volt alakítható. Az azonos koncentrációban megnyilvánuló végső egyensúly lényegében szintén „dinamikus" vagy „statisztikus" egyensúly, hiszen a só molekulái vagy ionjai nincsenek nyugalomban, hanem állandó, rendezetlen, Brown-féle mozgásban vannak és, ha gondolatban izolálunk egy kis térfogatrész vizet, ebből állandóan lépnek ki és ebbe lépnek be molekulák, azonban minden nem túl rövid intervallumban azonos számú molekula lép be és ki. A rendszer azonban nem képes munkát végezni és a hőmozgásnak megfelelő Brown-féle mozgás külső beavatkozás nélkül semmiképpen sem alakítható munkává. Az élő rendszerek nyilvánvalóan soha sincsenek abban az állapotban, amelyet a fizika „dinamikus" egyensúlynak nevez. Mint láttuk, az élő rendszer külső hatások nélkül, tehát azoktól izolálva is megőrzi munkavégző képességét, miközben benne szabadenergiát csökkentő változások játszódnak le, s ily módon munkává alakítható energia szabadul fel.

Az ún. dinamikus vagy statisztikus egyensúly egy másik példája nyitott munkaképes rendszert mutat be. Ilyen például a vízesés. Az élő szervezetet igen gyakran hasonlítják össze a vízeséssel. Mindjárt kimutatjuk, hogy mennyire helytelen.

A vízesés nagyjában megőrzi formáját, állandóan képes munkát végezni, például egy malmot hajtani, a felső és alsó vízszint potenciálkülönbségének terhére, amely állandóan kiegyenlítődik és kinetikai energiává alakul át, miközben újabb és újabb víztömegek zuhannak alá. Ezt az állapotot joggal tekinthetjük dinamikus vagy statisztikus egyensúlynak, hiszen minden pillanatban azonos vízmennyiség érkezik és hagyja el a rendszert.

Világos azonban, hogy e dinamikus egyensúly fennmaradása egy külső, a rendszertől, azaz a vízeséstől független feltételnek, az átáramló víz mennyiségének függvénye. A rendszer munkavégző képessége szintén ezzel a külső feltétellel kapcsolatos. Ha a rendszert változatlan külső feltételek mellett izoláljuk, azaz kiiktatjuk a vízutánpótlást, akkor a vízesési rendszer nem lesz többé sem dinamikai, sem statisztikai egyensúlyban, hasonlóan egy megindított géphez, amely nagyon gyorsan megáll: a víz elapad és egyensúly áll be. A víz kinetikai energiájának terhére a vízesés nem végez semmiféle munkát az egyensúly beállta ellenében, a rendszer munkaképességének megőrzésére nem hoz létre potenciálkülönbségeket, nem hoz létre vízszolgáltatást, tehát nem telik meg a felső víztároló. A vízesés „dinamikus egyensúlya" így csak addig marad fenn, míg létezik a vízesés munkájától független energiaforrása — a felső víztároló vagy a vízszolgál-

tató forrás potenciális energiája. Az élő rendszer munkaképességét fenti elvünk értelmében viszont magának a rendszernek a munkája biztosítja. Az élő rendszer munkaképessége nem közvetlenül a rendszertől független energiaforrásokból felvett energiából ered. Az élő rendszer *saját* szabadenergia tartalma terhére hozza létre az energiaforrást, a potenciálkülönbségeket. Az élő rendszer tehát adott külső környezetben az egyensúly bekövetkezte ellenében végez munkát. A dolog lényege abban rejlik, hogy az állati szervezetek energiaforrása közismerten a táplálék kémiai energiája, amely a tápanyagok lebontásakor szabadul fel.

Ha el is tekintünk a szervezeteknek táplálékuk megszerzése és megragadása érdekében szabadenergiájuk terhére végzett munkájától, figyelembe kell vennünk az emésztés munkáját, a feloldott táplálék felszívódását ozmotikus munkával, valamint a keringést, tehát a szív hatalmas munkáját, amely nélkül lehetetlen a sejtek táplálékellátása. A szervezetek részére nélkülözhetetlen oxigén nem a diffúzió törvényeinek megfelelően, munkavégzés nélkül jut az állati szervezetbe, hanem felvételében a légző izmok hatalmas munkájával részt vesz a rendszer, például az emberi szervezet. Ilyen viszonyok nem csak a magasabb rendű állatokban, soksejtű szervezetekben, hanem minden élő rendszerben, még a legprimitívebb egysejtűekben is megfigyelhetők. Mindezen rendszerek rendelkeznek a megfelelő mechanizmusokkal, amelyek a rendszer szabadenergia tartalmának felhasználásával a munkavégző képesség fenntartására, tehát az adott külső feltételek között fellépő egyensúly megvalósulása ellenében használják fel a környezet energiaforrásait. A „dinamikus" vagy statisztikus egyensúlyban levő vízesés és más hasonló élettelen rendszerek (láng stb.) munkaképességének, tehát a rendszer nem egyensúlyi állapotának fenntartásához szükséges energiaforrások a rendszeren kívül, az élő rendszerekben viszont a rendszeren belül foglalnak helyet. E meggondolások szerint a vízesés még akkor is elvileg különbözne az élő rendszerektől, ha berendezése olyan lenne, hogy lehetővé tenné a kinetikai energia átalakítását olyan fizikai munkává, amellyel bizonyos vízmennyiséget újra felemelhet. Ez sem lenne kényszererők munkája. Az elvi különbség eltüntetéséhez a víz eséséhez szükséges szintkülönbségeket magának a vízesésnek kellene létrehoznia vagy fenntartania. Ez már elég bizonyíték arra, hogy az élő és élettelen rendszer általunk megadott megkülönböztetéseinek és az élő rendszereket jellemző alapelvünknek semmi köze sincsen az úgynevezett „dinamikus egyensúlyhoz". *Az az elképzelés, hogy az élő rendszer dinamikus egyensúlyban van, fizikai szempontból alapvetően helytelen és ezért a tényeknek meg nem felelő, hibás biológiai következtetésekre vezet.*

A Le Châtelier-elv

Még egyszer emlékeztetnünk kell arra, hogy alapelvünknek semmi köze sincs az úgynevezett Le Châtelier-elvhez. Alapelvünk szerint ugyanis az élő rendszerek a külső környezet állapotának megváltozásakor olyan munkát végeznek, amely az adott környezetben várható egyensúly beállta ellen irányul. A Le Châtelier-elv pedig a következőképpen hangzik:

„Az egyensúly bármely tényezőjének minden változása oly módon módosítja a rendszert, hogy az érintett tényező az eredeti változással ellentétes irányban változzék."[13]

Ez az elv magában foglalja van't Hoff mobilis egyensúlyának elvét (principe de l'équilibre mobile), melynek értelmében a kémiai rendszer hőmérsékletének növelése változatlan térfogat esetén olyan irányban tolja el az egyensúlyt, mint amerre endoterm reakció esetén tolódik el. *Magában foglalja a következő szabályt is:* a nyomás növelése adott hőmérsékleten a reakciót abban az irányban tolja el, amelyben a reakció a térfogat csökkenésével kapcsolatos.

Az első elvre példaként megemlíthetjük, hogy hevítéskor fokozódik a gőznyomás, mert a párolgás hőfelvétellel jár. A másodikra példaként megemlítjük, hogy a jég, nyomás hatására, vízzé alakul, mert a víz fajlagos térfogata kisebb mint a jégé, tehát a vízzé átalakulás kontrakcióval jár.

A Le Châtelier-elv általános alakban azt is kimondja, hogy a környezet változásakor milyen irányban változik a rendszer. Az elv értelmében a rendszerben bekövetkező változás a környezet változásával ellentétes irányú. Hőközlésre hőt elnyelő reakció, nyomás növelésére nyomáscsökkentés (kontrakció) lép fel stb.

Elvünk értelmében viszont az élő rendszer a környezet változásakor olyan munkát végez, amely a megváltozott környezet és a rendszer változatlan feltételei mellett várható egyensúly létrejötte ellen hat.

A Le Châtelier-elv és a biológia általunk kimondott alapelve külsőleg hasonlítanak, hiszen mindkettő általánosan megadja, hogy bármilyen környezeti változásra milyen irányú reakció, tehát a rendszer állapotának milyen irányú változásai következnek be. Mindkettő kimondja továbbá, hogy a rendszer állapota bizonyos értelemben a külső környezet állapotváltozásával ellentétesen változik. A két elv fizikai értelme azonban teljesen ellentétes, és független egymástól. Mégis előfordul, hogy közös vonásokat vélnek fellelni bennük, vagy feltételezik, hogy az élő rendszer viselkedése megváltozott külső környezetben közvetlenül levezethető lenne a Le Châtelier-elvből.

Ez a hibás analógia a dinamikus egyensúly analógiájához hasonlóan nem kívánt következtetésekre vezet, mert fizikailag helytelen és így a tényeknek meg nem felelő hibás eredményeket ad. Ennek megértéséhez tekintettel kell lennünk a következőkre. A Le Châtelier-elv egyensúlyban levő rendszerekre vonatkozik, s a rendszernek megváltozott környezetben bekövetkező állapotváltozásai, azaz reakciói az elv értelmében éppen az adott környezetben várható egyensúlyhoz vezetnek, más szóval: az elv azt mondja meg, hogy új környezetben milyen irányú reakciók biztosítják az egyensúlyt.

Alapelvünk viszont inaequilibriumban levő rendszerekre vonatkozik, s elvünk értelmében a rendszer állapotában a környezet megváltozásakor bekövetkező változások, azaz reakciók, olyan munkát jelentenek, amely az adott környezetben várható egyensúly beállta ellen, tehát éppen azon

[13] Vö. *Nernst*, Uo. 759. o.

változással szemben hat, amely egy egyensúlyban levő rendszerben a Le Châtelier-elv alapján várható lenne.

A Le Châtelier-elv tulajdonképpen a termodinamika második fő tételének következménye és abból levezethető. A második fő tételhez hasonlóan élő rendszerekre is érvényes, és nem áll szemben az élő rendszerekre vonatkozó elvünkkel. Tételünk éppen a második fő tétel és a Le Châtelier-elv érvényességéből indul ki. Éppen ezek alapján derült ki, hogy milyen állapotváltozásokra kellene számítani és milyen állapotban kellene egyensúlynak beállnia, s következésképpen, hogy az élő rendszernek milyen ezzel ellentétes munkát kell végeznie, és milyen berendezések és mechanizmusok vesznek részt ebben a munkában. Alapelvünk azonban nem függ közvetlenül össze a második fő tétellel és a Le Châtelier-elvvel. Nem azonos velük, de nincs is velük ellentmondásban; feltételezi érvényességüket, lényegében bizonyos mértékben tájékoztat az élő rendszerek struktúrájában és berendezésében érvényesülő feltételekről.

MÁSODIK FEJEZET

AZ ÉLŐ RENDSZEREK SZABAD STRUKTURÁLIS ENERGIÁJA ÉS A SZISZTÉMÁS ERŐK MUNKÁJÁNAK ELVE

Az összes élő rendszerekre jellemző, állapotváltozásaikat megszabó belső feltételekből és a változások alakjából és irányából vezettük le az előző fejezetben az élő anyag mozgásának általános törvényét, az általunk állandó inaequilibriumnak nevezett elvet. Láttuk, hogy e törvény érvényesülése az élő rendszernek és változásainak meghatározott feltételeitől függ, és ily módon bizonyos mértékben feltételez vagy magában foglal bizonyos általános megállapításokat az élő anyag struktúrájának jellemző vonásairól és azok változásairól. Ugyanehhez az általános mozgástörvényhez juthatunk el akkor is, ha az élő anyag ezen strukturális sajátosságaiból indulunk ki és tekintetbe veszünk az élő rendszerek állapotváltozásaira vonatkozó bizonyos tapasztalati adatokat. Kíséreljük meg kimutatni a tartós inaequilibrium állapot elvének előfeltételeit képező strukturális sajátosságok eme általános törvényeit. Rubner klasszikus kísérleteiből indulunk ki, amelyekben kimutatta, hogy a termodinamika első fő tétele érvényes az élőlényekre is. Rubner — mint ismeretes — direkt kalorimetriával megállapította, hogy az állat által leadott hőmennyiség azonos az általa felvett táplálék szervezeten kívül (kaloriméterben) mért égéshőjével. Ez az eredmény nem csupán egyszerűen igazolja, hogy a termodinamika első fő tétele érvényes az élőlényekre hanem ennél jóval többet nyújt: a törvényt egy egészen sajátos alakban igazolja.

Mennyiben és milyen formában jut érvényre ezekben a kísérletekben a termodinamika első fő tétele?

E tétel közismerten kimondja, hogy ha egy rendszer egy bizonyos állapotból egy másikba megy át, akkor a végzett munka és a termelt hő összege kizárólag a kezdeti és végállapottól függ, a közben megtett úttól nem. Matematikailag ezt a következő képlet fejezi ki:

$$U_1 - U_2 = A + Q$$

ahol U_1 és U_2 a rendszer összenergiája a kezdeti, illetőleg a végállapotban, A a végzett mechanikai munka és Q a leadott hőmennyiség. Miképpen alkalmazhatjuk ezt a törvényt Rubner kísérleteire? Vegyük a tápanyagokat, vessük alá bizonyos kémiai változásoknak, elégetve azokat kaloriméterben, ekkor új állapotot vesznek fel, és az égés végtermékeiként $H_2O + CO_2$ keletkezik. A kaloriméter edényében eme átalakulás során rendszerünk (azaz a tápanyagok) semmilyen munkát sem végez, tehát $A =$ zérus és ezért

$$U_1 - U_2 = Q$$

tehát Q hőmennyiség szabadul fel. A leadott hőmennyiség adja meg tehát a kezdeti és végállapot, azaz az égés előtti és utáni energiamennyiség

különbségét. Rubner állatkísérletei szerint ugyanannyi hő szabadul fel, amikor ugyanazok a tápanyagok nem a kaloriméterben, hanem a szervezetben égnek el ugyanazon végtermékekké, ha a szervezet eközben nem végez munkát a környezettel szemben. Ez természetesen igazolja a törvényt, hogy az eredmény független a rendszer állapotváltozása során megtett úttól. De milyen rendszerről van szó? A tápanyagok rendszeréről! És csak olyan körülmények között, ha átalakulásuk során A zérussal egyenlő, tehát ha a szervezet semmilyen munkát nem végez a táplálék energiájának terhére. Ez azonban már nem a termodinamika első fő tételének igazolása a szervezetek vagy élő rendszerek esetében. Rubner kísérletei a termodinamika első törvényét nem az élő rendszerekre, hanem a tápanyagokra vonatkozólag igazolják, ha az utóbbiak az élő szervezeten belül alakulnak át és csak akkor, ha az élő szervezet nem végez munkát a tápanyagok energiájának terhére. Ha viszont érvényesnek tartjuk az energia megmaradásának törvényét az élő rendszerekben, akkor Rubner kísérleteiből arra a következtetésre kell jutnunk, hogy a szervezet nem végez munkát a tápanyagok energiájának terhére. Természetesen nem véletlenül egyezik a kaloriméterben és a szervezetben mért hőmennyiség, és ez valóban a termodinamika első tételének érvényét bizonyítja. Tudjuk azonban, hogy a szervezet alapvető s majdnem kizárólagos energiaforrását a külső környezetből felvett táplálék kémiai energiája jelenti. Arra — a tényekkel nyilvánvalóan ellentétes — következtetésre kell tehát jutnunk, hogy a szervezet egyáltalában nem végez munkát.

Ha a külső környezettel szemben végzett munkától el is tekintünk és csupán teljes nyugalomban levő szervezeteket vizsgálunk, a Rubner által vizsgált állatok szervezetében jelentős belső munkavégzést figyelhetünk meg. Gondoljunk csak a szív munkájára a vérkeringés fenntartásában, a légzőizmoknak a légzéshez szükséges munkájára, a vesék munkájára a kiválasztásra kerülő anyagok bekoncentrálásában stb. Rubner kísérleteiből tehát az következik, hogy a belső munka által létrehozott potenciálkülönbségek nem maradnak fenn, hanem újra kiegyenlítődnek, hogy az állati szervezet tehát sohasem őrzi meg a kémiai energia terhére végzett munkát potenciális energia formájában. Ez a munka különben nem jelenhetne meg azonnal hő formájában. Azonban kizárólag az adott rendszer szisztémás feltételeitől vagy szerkezetétől, a rendszer struktúráitól függ az, hogy a rendszerben kialakult potenciálkülönbségek megmaradnak-e, tehát hogy csökken-e a rendszer potenciális energiája. Egy rugó potenciális energiáját például növeli a kívülről végzett munka (megfeszítés) és ennek az energiának potenciális energia formájában (feszültség) való megőrzése vagy azonnali kiegyenlítődése csupán attól függ, hogy a rugó vége bizonyos strukturális feltételek következtében (például egy mozdulatlan kampóhoz rögzítve) megmarad-e új helyzetében. Ha megmarad, a megfeszített rugó nagy potenciális energiával, tehát jelentős munkavégző képességgel bíró egyensúlyban levő struktúra, míg elengedésekor ugyanakkora potenciális energiával bír, ennek az állapotnak a létrehozására ugyanakkora munkát fordítottunk, azonban ez az állapot nem egyensúlyi, azaz a rendszer adott feltételei között nem maradhat fenn. Világítsuk meg a kérdést még egy példával. A és B edényeket egy félig áteresztő hártya választja el. Az A edényhez egy cső csatlakozik. Mindkét edényben ugyanazon anyag vizes oldata van. Ha munka segítsé-

gével koncentrációkülönbséget hozunk létre a két edény között (mondjuk az *A* edényben legyen nagyobb a koncentráció), akkor a csőben a víz mindaddig emelkedik, amíg a vízoszlop hidrosztatikus nyomása az ozmotikus nyomással nem lesz egyenlő, tehát amíg be nem áll az egyensúly. Ebben az esetben a víz felemeléséhez szükséges munkát közvetlenül az ozmotikus erők végzik, a koncentrációkülönbséget előidéző munka átalakult a hidrosztatikus nyomás potenciális energiájává. Ismét kizárólag a rendszer feltételeitől, azaz struktúrájától, esetünkben tehát a félig áteresztő hártya szerkezetétől függ, hogy a munka által létrehozott potenciális energia fennmarad-e. Ha a hártya szerkezete egyensúlyban van környezetével, tehát külső hatások nélkül nem változik, akkor a potenciális energia fennmarad. Ha a struktúra nincs egyensúlyban, akkor a potenciális energia nem marad meg, hanem újra kiegyenlítődik.

Látjuk tehát, hogy az élő rendszerek struktúrájáról igen fontos megállapításokat ad az a termodinamika első törvényéből és Rubner adataiból szükségszerűen adódó következtetésünk, melynek értelmében a szervezeten belül a táplálék kémiai energiájának terhére végzett munka nem marad fenn potenciális energia formájában, hanem állandóan és azonnal kiegyenlítődik és hő alakjában felszabadul. Mit bizonyít ez?

Az élő rendszerek struktúrái nincsenek egyensúlyi állapotban, tehát fennmaradásukhoz, azaz a rendszer feltételeinek biztosításához azok állandó megújulása szükséges, ami állandó munkavégzést igényel. A táplálék kémiai energiáját tehát a szervezet a struktúrák szabadenergia tartalmának megteremtésére, a struktúrák felépítésére, megújítására és megtartására használja fel, és nem alakítja át közvetlenül munkává. Rubner kísérleti eredményei önmagukban másképpen is értelmezhetők, nevezetesen, hogy a szervezet minden munkája súrlódási hő alakjában jelenik meg újra, tehát hogy a szervezet üresjáratban működő gép. Ezzel szemben áll azonban az a tény, hogy a szervezet, mint „gép alkotórészeinek" és munkaképességének fenntartásához szükséges a tápanyagok kémiai energiája és anyagcseréje. Az üzemanyag kémiai energiája egyetlen gép alkotórészeinek fenntartásához sem szükséges, az élő szervezetek esetében viszont nélkülözhetetlen a struktúrák szisztémás erőinek munkaképessége fenntartásához. A munkát a szervezet közvetlenül a strukturális energia terhére végzi. A struktúra potenciális energiájának kiegyenlítődése során végez munkát. Külső munka forrásaiként *az élő rendszerekben kizárólag a szisztémás erők* szolgálnak. Az izom nem bizonyos energiaszolgáltató kémiai folyamatok közvetlen terhére, hanem struktúrájának potenciális energiája terhére végez munkát. A kémiai energia e strúkturális energia fenntartására és helyreállítására szolgál. A kémiai energia szakadatlan és közvetlen átalakulása a struktúra szabad energiájává tehát az élő rendszerek munkaképességének nélkülözhetetlen feltétele. Ez a megállapítás szükségszerűen következik Rubner kísérleti eredményeiből és magában foglalja azt következtetést is, hogy az élő struktúrák nincsenek egyensúlyban, tehát a rendszer adott feltételei között egyensúlyba jutnának, ha állandó újra keletkezésük és fenntartásuk nem lenne biztosítva. A táplálék kémiai energiájának közvetlen átalakulása a struktúrák szabadenergiájává fizikai értelemben természetesen nem munka. A fiziológiában ezt a folyamatot gyakran *statikus munkának* nevezik. Ha például karunkat vízszinte-

sen magunk elé nyújtva tartjuk, akkor termodinamikai értelemben nem végzünk munkát, hiszen teshelyzetünk változatlanul tartásával nem tudunk rugót megfeszíteni, súlyt fölemelni vagy gázt összenyomni. De, hogy karunkat ebben a helyzetben tartsuk, szakadatlan energetikai folyamatok szükségesek, melyek fenntartják a struktúra szabadenergiáját ebben a helyzetben, hiszen ez utóbbi a vázrendszer adott feltételei mellett nem egyensúlyi és i. t. Ha kevesebb kémiai energia vagy éppen semmi sem alakulna át a kar struktúráinak szabadenergiájává, karunk azonnal lehanyatlana. Egy földbe szúrt kereszt vízszintes szára helyben marad anélkül, hogy kémiai vagy más energia alakulna át a struktúra szabadenergiájává, tehát ehhez nem szükséges statikus energia. Nem mintha a kereszt rendszerének nem lenne szabadenergiája, hanem mert a rendszer adott feltételei, a fa és a csapolások struktúrája mellett e rendszer egyensúlyban van.

Hasonló statikus munkával állunk szemben, ha bizonyos sók koncentrációja a sejtben nagyobb, mint környezetében. Ezt az állapotot a sejthártya félig áteresztő struktúrája tartja fenn, amely inaequilibriumos és amelynek fennmaradásához ezért kémiai energiának kell szakadatlanul átalakulnia a hártya struktúrájának szabadenergiájává. Kollodium vagy pergament hártyákkal határolt sejtek vagy Traub-féle sejtek esetében ilyen koncentrációkülönbség fenntartásához nem szükséges kémiai energia átalakulása a struktúra szabadenergiájává, mert a rendszernek van ugyan szabadenergia tartalma, de az adott feltételek között, a fal adott struktúrája mellett egyensúlyban van.

Miképpen végezhet egy ilyen ozmotikus sejt külső, tehát termodinamikai értelemben vett munkát? Érvényes marad-e itt is az a tételünk, hogy külső munkát csak a szisztémás erők végezhetnek?

A fentiek alapján tételünk az izommunkára vonatkozólag magától értetődő volt. Az ozmotikus sejt munkájának esetét nézve azonban első pillantásra más a helyzet. Tudjuk azonban, hogy az ozmotikus sejt a hártya strukturális energiájának megváltozása nélkül is képes munkát végezni, tehát anélkül, hogy a szisztémás erők végeznék a munkát. Tegyük fel például, hogy egy hengerben a falakhoz szorosan illeszkedő, de mozgatható válaszfal van. Legyen alatta egy só koncentrált vizes oldata, felette pedig desztillált víz vagy ugyanezen só hígabb oldata. Ha a válaszfalat a ráható ozmotikus nyomásnál kisebb súllyal terheljük, a rendszer munkát végez: a súly mindaddig emelkedik, míg sulya a válaszfalra ható ozmotikus nyomással nem jut egyensúlyba, tehát amíg be nem áll az egyensúly. A rendszer tehát kezdetben nem volt egyensúlyi állapotban és munkát végzett a koncentrációkülönbségekben rejlő szabadenergiája segítségével. A rendszer szerkezete, a fal és különösen a félig áteresztő, mozgatható válaszfal belső állapota azonban mindvégig változatlan marad. Munkát a rendszer csak azért tud végezni, mert inaequilibrium állapotban van, s ezt az állapotot előzőleg az egyensúly ellenében végzett külső munkával kellett létrehoznia, éppúgy, mint a megindított gépek esetében. Másrészt mindaddig, amíg a rendszer struktúrája, falainak belső állapota nem változik meg (lásd a példát a 46. oldalon), addig ez a munka a felemelt súly megmaradó potenciális energiájává alakul át. Fentebb már bizonyítottuk, hogy Rubner kísérletei és a termodinamika első fő tétele alapján élő rendszerek esetében lehetetlen

a potenciális energia ilyen megmaradása, tehát a táplálék kémiai energiája nem alakítható át ilyen munkává. A kémiai energia csupán az élő rendszer inaequilibriumban levő belső struktúráinak fenntartását és létrehozását szolgálhatja.

Arra az általános megállapításra jutunk tehát, hogy az élő anyag struktúráinak szabadenergia tartalma van, amely az adott pillanatban uralkodó feltételek között bármikor csökkenhet, tehát a struktúrák inaequilibriumban vannak és az *élő rendszerekben bármely belső munka vagy bármely állapotváltozásukkal ellentétes munka kizárólag ezen strukturális energia, tehát az ún. szisztémás erők rovására mehet végbe.* Ezt a tételt a továbbiakban a *szisztémás erők munkája* elvének nevezzük. Mint láttuk, ez az elv magában foglalja az élő rendszerek állandó inaequilibrium-állapotának elvét. Másrészt az állandó inaequilibrium-állapotának elve maga is felöleli a szisztémás erők munkájának elvét. Mindkét elv ugyanazt fejezi ki, de különböző alakban és különböző szempontból. A folyamatok egész sorának megértésében rendkívül lényeges, hogy pontosan megértsük ezen elvek jelentőségét mindkét alakjukban.

Az élő rendszerek és gépek közötti egyik legszembetűnőbb és leglényegesebb különbségre világít rá az élő anyag általános mozgástörvényének második megfogalmazása. A gépek esetében bármely munka forrása nem a gép alkotórészei állapotának, struktúrájának megváltozása. A gépek szisztémás erői csupán akkor végeznek munkát, ha a gép részeit e részekhez viszonyítva külső energiaforrások hozzák mozgásba. Minden gép alkotórészeinek belső állapota gyakorlatilag változatlan marad (ha eltekintünk a feszültségtől, kopástól stb.): a gép alkotórészeinek feladata csupán valamilyen energiaforma (kémiai, hőenergia, elektromosság stb.) átalakítása munkává. Az élő rendszerekben az élő anyag belső felépítésének, struktúrájának energiája alakul át munkává. A kívülről felvett tápanyagok energiáját az élő anyag struktúrája és annak részei nem munkává alakítják, hanem saját belső szerkezetük és alkatrészeik megújítására, fenntartására használják fel. Az élő rendszerek tehát nem erőgépek a szó általános értelmében.

A tápláléknak általuk felvett energiája nem alakul bennük közvetlenül munkává. Ez az a következtetés, amelyhez akkor jutunk, ha az élőlényeken végzett kísérletek eredményeire a termodinamika első fő tételét alkalmazzuk.

Az élőlények azonban nem is hőgépek, tehát bennük a táplálék kémiai energiája közvetlenül hővé sem alakul át. Ezt bizonyítja a termodinamika második fő tételének alkalmazása az élőlényekre. Ezt a kérdést gyakorlatilag az élettan minden tankönyve tárgyalja, így csak röviden utalunk rá.

A termodinamika második fő tételéből következik, hogy T_1 abszolút hőmérséklet melletti hőmennyiség csak részben alakítható át munkává, a hő egy része elkerülhetetlenül alacsonyabb T_2 hőmérsékletű hővé alakul át. A hatásfok, tehát a munkává alakított és az összes hőmennyiség viszonya ebben az ideális esetben (megfordítható folyamatok esetén) $\frac{T_1 - T_2}{T_1}$. A kísérleti adatok szerint azonban a munkát végző izom hatásfoka körülbelül 30%. Ha az izomban a kémiai energia előzetesen hővé alakulna és csak azután

munkává, akkor mivel T_2 a test hőmérsékletének, azaz 310°-nak[14] felelne meg, az izom körülbelül 170 C°-ra melegedne fel, ami elképzelhetetlen, hiszen a fehérjék kicsapódnának.

Ebből azt a következtetést vonták le, hogy az élő szervezet energiaforrása nem a hő, hogy a szervezet nem termodinamikai, hanem kemodinamikai gép. Ezek szerint a szervezetben a kémiai energia közvetlenül alakulna át munkává. Ilyesféle a helyzet például egy akkumulátorral működtetett gépben. Fentebb azonban bizonyítottuk, hogy ez a következtetés szintén helytelen, hiszen a kémiai energia a szervezetben ugyancsak nem közvetlenül, valamiféle transzformátor útján alakul munkává. Az élő rendszerek nem tekinthetők sem termodinamikus, sem kemodinamikus gépeknek. A szervezetek egyáltalán nem tekinthetők gépeknek a szó közönséges értelmében. Saját különleges törvényeiknek engedelmeskednek, amelyek megkülönböztetik őket a gépektől és élettelen rendszerektől. A termodinamika törvényei eközben érvényesek maradnak, de egészen sajátos alakban jelentkeznek, nem alkalmazhatók az élő rendszerekre közvetlenül anélkül, hogy figyelembe vennénk e különleges törvényeket, valamint az élő anyag sajátos állapotát és szerkezetét. Csak úgy érthetjük meg az anyagcsere folyamatait és biztosíthatjuk magunkat a hibák ellen a termodinamika törvényeinek alkalmazásakor, ha állandóan szem előtt tartjuk ezeket a sajátos törvényeket, az élő rendszerek sajátos állapotát és felépítését.

[14] $T_2 = 273+37$; $T_1 = 273+170$. — *A Szerk.*

HARMADIK FEJEZET

A „KÜLSŐ" ÉS A „BELSŐ" MUNKA ELLENTÉTE AZ ÉLŐ RENDSZEREKBEN. A KÜLSŐ MUNKA NÖVEKEDÉSÉNEK ELVE, MINT TÖRTÉNETI TÖRVÉNYSZERŰSÉG

Az élő anyag mozgásának az előző fejezetekben két alakban is kifejtett törvénye, mint láttuk, kimondja, hogy fizikai értelemben vett munkát, tehát röviden „külső munkát" az élő anyag csak struktúrájának szabadenergiája terhére végezhet. E törvényből ugyanakkor az is kitűnik, hogy minden energia, amelyet a szervezet kívülről vesz fel és amely a szervezeten belül a lejátszódó egyensúlyra vezető folyamatok során felszabadul és munkává alakulhat, az inaequilibrium-állapotnak, azaz a szervezet munkavégző képességének fenntartását, a struktúrák felépítését és fenntartását szolgálja. Más szóval, ez az energia a struktúrák szabadenergiájává alakul át. Ha a „külső munkával" ellentétben a szabadenergia strukturális energiává (melyet fentebb „statikus munkának" neveztünk) való folyamatos átalakítását „belső munkának" nevezzük, akkor törvényünk lényegében azt mondja ki, hogy az élő anyag csak belső munkát végez. A fizikai értelemben vett, a gépek munkájának megfelelő külső munka tehát ellentmondásban áll az élő anyag általános mozgástörvényeivel. Mivel külső munka csak az élő anyag strukturális energiájának terhére jöhet létre, minden külső munkát tehát a struktúra részleges vagy teljes megsemmisülésének kell kísérnie. Minthogy azonban az élő anyag mozgástörvénye értelmében minden strukturális, valamint minden kívülről felvett energia a struktúra fenntartásának és helyreállításának szolgálatában áll, azaz belső munkává alakul, következésképp *a külső munka megsemmisíti ezen belső munka eredményét.* Általános mozgástörvényünk, valamint az előző részben közölt megfontolások értelmében a külső munkává átalakult strukturális energia nem használható fel többé belső munkára, azaz a struktúrák inaequilibriumának és így a szervezet munkavégző képességének fenntartására és megőrzésére. A külső munkára fordított energia a belső munka szempontjából végleg elveszett és csupán a környezetből felvett energia segítségével állítható helyre. E helyreállítás mozgástörvényünk értelmében szakadatlanul be is következik, ha az adott feltételek megengedik. Ha tehát mozgástörvényünk érvényes, *az élő rendszer csak akkor képes külső munkát végezni, ha a rendszert külső hatások valamiképpen károsítják.* E károsításnak meg kell gátolnia, hogy a szabadenergia belső munkává alakuljon, tehát akadályoznia kell a struktúrának az élő anyag szabadenergiája terhére történő fenntartását. Ily módon szabadul fel az energia külső munkára. Az élő struktúrát és annak mozgásformáját károsító vagy időlegesen kiiktató külső hatásokat, amelyek így lehetővé teszik a „külső munkát", *ingereknek* nevezzük. Az ingerrel és ingerülettel foglalkozó fejezetben meglátjuk, hogy éppen ez az inger szerepe. Most csupán azt kell kiemelnünk, hogy külső munka csupán az élő struktúrának vagy mozgásformáinak átmeneti zavara nyomán lehetséges, továbbá

azt, hogy a külső és belső munka egymással ellentmondásban áll, mert a külső munka együtt jár annak megsemmisülésével, ami a belső segítségével jött létre.

A belső és külső munkának ez az ellentéte szükségszerűen adott magában az élő anyag keletkezésében és létezésében és elválaszthatatlan az élő anyag lényegétől és mozgástörvényeitől. Ha élő anyag valahol létrejön vagy létrejött, akkor az nem maradhat fenn állandóan élőként, ha nem végez külső munkát. Ezért az ingerelhetőség legalább kis fokban az élő anyag alapvető tulajdonsága. Ez az élő anyag mozgástörvényeiből következik. Látjuk, hogy az élő rendszerek munkavégzésre képes struktúráinak inaequilibriumuk megőrzésére állandó belső munkát kell végezniük, amihez a környezetből kell energiát felvenniük és azt strukturális energiává átalakítaniuk. Az élő szervezetben a felvett táplálék energiája ugyan a már meglevő szabadenergia terhére alakul át strukturális energiává, de külső munka nélkül lehetetlen az energia felvétele a környezetből és elszállítása a szervezet különböző részeihez. Mint láttuk, az élő rendszerek munkavégző képességének forrását a rendszer szerkezete, részeinek struktúrája adja, nem pedig a szervezeten kívüli forrás, mint a dinamikus egyensúlyok, például a vízesés vagy a láng esetében. A környezetből felveendő kémiai vagy napenergiát az állatok vagy növények nem képesek felvenni és az élő rendszer munkavégzésre képes struktúrájának energiájává átalakítani, ha a szervezet nem végez külső munkát. Ez még akkor is lehetetlen, ha biztosítjuk az energia szakadatlan és bőséges áramlását a szervezethez. Világítsuk meg néhány példával ezt a tételt.

Ha az állatvilág legprimitívebb képviselőit, például az amőbát vizsgáljuk, nyilvánvaló, hogy a táplálék bekebelezéséhez az alak megváltoztatásának külső munkája bizonyos fokig szükséges. Az alakváltozásnak ez a munkája még akkor sem nélkülözhető, ha az állatot kísérleti körülmények között tenyésztjük és állandóan gondoskodunk arról, hogy a tápoldatban jelen legyenek a megfelelő tápanyagok. Természetes körülmények között ez nem áll fenn és így a táplálék környezetből való megszerzésének még egy új feltétele van, éspedig a sejt helyváltoztatása, amely az adott esetben — mint ismeretes — a test szakadatlan alakváltoztatását, megtapadását és megnyúlását jelenti, tehát ismét külső munkával jár. Az általános mozgástörvényünkben szereplő munka a környezet változásakor várható egyensúly (azaz adaptáció) beállta ellenében az adott esetben tehát szükségszerű feltételként öleli fel a helyváltoztatás munkáját is. Ahhoz, hogy a felvett táplálékrészecskék kémiai energiája a szervezet különböző részeinek strukturális energiájává alakuljon át, a szervezeten belül bizonyos irányított áramlásokra, azaz ismét fizikai értelemben vett munkára van szükség. Látjuk tehát, hogy bizonyos, még ha csak minimális külső munka is, de mindig szükséges az élő anyagnak és mozgásának fennmaradásához és létezéséhez.

Példánkból nyilvánvalóan következik, hogy a külső munka minden olyan esetben nélkülözhetetlen, amikor az élő anyag struktúrájának fenntartásához szükséges kémiai energia a környezetből közvetlenül, szerves tápanyagok alakjában kerül felvételre. Azonban nem mindig ez a helyzet. A zöld növények, amelyeknek külső energiaforrása a napfény, ezt az energiát például a klorofill segítségével a szervezeten *belül* alakítják át kémiai energiává. Ebben az

esetben tehát nincs szükség a test alakváltozásában vagy helyváltoztatásában kifejezésre jutó külső munkára a táplálék megszerzéséhez. Mielőtt tovább haladnánk, már itt meg kell említenünk, hogy a közfelfogással szemben sem a növényi sejt, sem a kloroplaszt nem adott struktúrával rendelkező egyszerű transzformátor, amely egyensúlyban van és csak akkor változik, ha fény éri. A helyzet éppen ellenkező. A zöld színtest csupán úgy lehet fotokémiai transzformátor, hogy szerkezete inaequilibriumban van és ezen struktúra fennmaradását vagy létrejöttét a sejten belül szakadatlan belső munka biztosítja oly módon, hogy a zöld színtest által szintetizált szerves vegyületek kémiai energiája szakadatlanul átalakul a zöld színtest szabadenergiájává. Energiát szolgáltató légzési folyamatok nélkül a zöld színtest elpusztul, a sejtből elkülönítve nem képes a napenergiát kémiai energiává átalakítani. Lubimenko[15] érdekes kísérletei mutatják, hogy a fotoszintézis mennyire függ a környező protoplazma szerkezetétől és mennyiben tartja fenn ezt a folyamatot a protoplazma strukturális energiája. Az élő anyagra adott mozgástörvényeink tehát a napenergia felhasználásának esetében sem módosulnak. Fotoszintézis esetén csak a szerves táplálékoknak a környezetből való közvetlen felvételi igénye, tehát az ehhez szükséges munka, azaz az alakváltoztatás és helyváltoztatás válik feleslegessé. A külső munkának ez a két típusa az állatvilággal ellentétben, növényekben valóban nem fordul elő. A növényekben a külső munka tehát háttérbe kerül a belső munkával szemben. Ez azonban távolról sem jelenti, hogy a külső munka teljesen hiányzik vagy hiányozhat. Szükséges a plazma sejten belüli áramlása a szerves anyagok elosztásához, munka szükséges a külső feltételek megváltozásakor, például a megvilágítás változásakor. Az utóbbi munka nem szükségszerűen helyváltoztatásban jut kifejezésre, — megváltozhat a levelek helyzete, a zöld színtestek elhelyezkedése, megoszlása vagy sejten belüli mozgásuk sebessége. Azonban az adaptáció, vagyis a munka mindezen formái, amelyek általános törvényeink értelmében a megváltozott környezetben várható egyensúly kialakulásával szemben hatnak, fizikai értelemben munkát jelentenek, forrásuk az élő struktúrák energiája.

Látjuk tehát, hogy a belső és a külső munka ellentmondása már az élő anyag mozgásformájával, azaz magának az élő anyagnak a létrejöttével megjelenik. Ennek alapja az, hogy egyrészt az élő rendszereknek kívülről kell energiát felvenniök munkaképességük fenntartására, alkalmazkodniok kell a külső feltételekhez, másrészt, hogy a külső energia az élő rendszeren belül közvetlenül nem alakul fizikai munkává.

Nyilvánvaló, hogy a belső munka szempontjából igen különböző lehet és az egyes élőlényekben valóban különböző a külső munka szerepe és jelentősége az élő anyag alapvető mozgásformája. Ez a különbség függ egyrészt az élőlény felépítésétől, másrészt környezetétől, tehát az energiaforrásoktól és azok változásaitól. Az élő anyag általános mozgástörvényei természetesen megkövetelik, hogy minden élőlényben legyenek bizonyos munkaképes struktúrák, amelyeknek kiegyenlítődése, tehát részleges és átmeneti megsemmisülése útján végezhető külső energia felvételére és a környezet változásaira vezető alkalmazkodáshoz szükséges külső munka. Ebben az

[15] *Lubimenko u. Stscheglov*, Plant. Bd. 18, H. 1/2, 383. o.

értelemben tehát minden élőlény többé-kevésbé alkalmazkodott a környezethez. Természetesen a struktúráktól függ, hogy milyen energiaforrások használhatók fel segítségükkel, illetve a struktúrák energiájának terhére végzett külső munka útján, és hogy ezeknek az energiaforrásoknak milyen változásai mellett végeheztő még alkalmazkodásul szolgáló külső munka. Fentebbi példáinkon már láttuk, hogy történetesen a zöldmoszatok képesek a napfény energiájából a szervezeten belül kémiai energiát termelni, míg az egysejtű állati szervezetek ugyanilyen feltételek között ezt az energiaforrást nem tudják hasznosítani. Láttuk továbbá, hogy milyen lényeges a külső munka szerepének tisztázására a kémiai energia termelése a szervezetben. Bizonyos baktériumok képesek szervetlen sók vas vagy nitrogén atomjainak oxidálásával nyert energiával szerves anyagokat szintetizálni szervezetükön belül. Nincs szükségük tehát arra a külső munkára, amely biztosítja a fényenergia ingadozásaihoz vagy a szerves anyagok felvételéhez való alkalmazkodást. Így elmarad az a munka, amelyet más szervezeteknek ugyanilyen körülmények között kell végezniük. Valószínűleg kevesebb az a külső munka is, amivel a szervetlen anyagokat veszik fel és osztják el a sejten belül, mert feltehetően jelentős mértékben felhasználják a talajban levő anyagok ozmotikus erőinek és diffúziójának munkáját, amelyek nem igénylik a szervezet strukturális energiájának terhére végzett külső munkát. Ismerünk olyan állati szervezeteket is, a parazitákat, amelyek ugyan vesznek fel szerves anyagokat kívülről, de a felvételhez szükséges külső munkát minimumra csökkentették, mivel más állati vagy növényi szervezetekben élnek, amelyek számukra is elvégzik e munkát. A külső munka mértéke és jelentősége tehát a szervezet felépítésétől és a környezettől függően igen különböző lehet. Elméletileg bármely megoldást elképzelhetünk ugyan, a természet azonban oly változatos, hogy minden képzeletet felülmúl.

Nem találhatnánk-e valami törvényszerűséget ebben a változatosságban? Tekintve, hogy a formák összességét vesszük figyelembe struktúráik és külső munkájuk fokának legnagyobb változatosságával, nyilvánvaló, hogy ha itt valami egyáltalában törvényszerű, akkor azt az élőlények fejlődésének történetében kell keresni, az tehát *történeti törvényszerűség*. Az evolúciónak a tapasztalat által korunkban végleg igazolt és az elméleti biológia szilárd alapját jelentő tanából és törvényeiből kell tehát kiindulnunk. Ez olyan fundamentum, amelyre további elméleti építményeket alapozhatunk.

Az elméleti biológia tárgyáról és módszeréről szóló első fejezetben már tisztáztuk, hogy az evolúciós elmélet értelmében az élőlények mai változatosságukban nem egyidejűleg és nem egymástól függetlenül jöttek létre, hanem történelmük van. Egymásból származtak, családfájuk közös és ezért többékevésbé közeli „vérrokonai" egymásnak. Az egyes fajok kiválogatódás útján történő kialakulása minden élőlény következő tulajdonságain alapul: szaporodás, változékonyság és öröklődés. Ezen tulajdonságok alapján a fajok keletkezése teljesen természettudományos magyarázatot nyer. Félreértések és tautológiák elkerülésére a változékonyságot és öröklődést nem választjuk külön és csak örökletes változékonyságról, a közhasználatú elnevezés szerinti mutációkról beszélünk. Így már csak két tulajdonsággal — szaporodás és mutabilitás — van dolgunk. Az evolúció elmélete a következőképpen magya-

rázza az új alakok keletkezését: az élőlények szaporodása szükségszerűen azzal jár, hogy az élőlények többsége elpusztul, mielőtt szaporodhatott volna. Ha a szervezetek nem lennének mutábilisek, egyáltalában nem keletkezhettek volna új fajok: kizárólag a véletlen határozná meg, hogy mely egyedek maradnak életben és szaporodnak, hiszen mind egyformák és így egyforma valószínűséggel kerülnek kedvezőbb vagy kedvezőtlenebb feltételek közé, és azonos struktúráik segítségével *csak azonos* energiaforrásokat használhatnak fel, azonos határok között ingadozva. A szervezetek azonban mutábilisek, a különböző egyedek belső szerkezete változékony és így életben maradásuk nem egyformán valószínű. A különböző szervezetek először is szerkezetüknek — bármilyen minimális — különbsége következtében, eltérő mértékben képesek alkalmazkodni a külső feltételek változásaihoz, másodszor pedig nem egyforma valószínűséggel kerülnek kedvezőbb vagy kedvezőtlenebb feltételek közé. Ha például egy állat mozgékonyabbá vált vagy egy növény magjait felépítése következtében a szél könnyebben hordozza, akkor természetesen valószínűbb, hogy kedvezőbb (vagy kedvezőtlenebb) feltételek közé kerül. Olyan egyedek maradhatnak életben nagyobb valószínűséggel, amelyek szerkezetük öröklődő megváltozása következtében a környezet nagyobb változásaihoz képesek alkalmazkodni, vagy kedvezőbb feltételek közé való jutásuk valószínűbb. Környezet alatt természetesen nemcsak a szervetlen természetet értjük, hanem a többi élőlény populációjának sűrűségét és összetételét. Ezek egyrészt versengenek a szervetlen természet korlátozott energiaforrásaiért, amilyenek a víz, a fény, a talaj, a tápanyagok stb., másrészt egymás táplálékául szolgálnak s egymást kiirtják. Az evolúciós elmélet azonban semmit sem mond arról, hogy milyen új struktúrák keletkeznek, milyen struktúrák növelik az életben maradás valószínűségét e „létért folytatott küzdelemben", mikor valószínűbb a megjelenésük, és kapcsolatban áll-e megjelenésük valamiképpen a külső létfeltételekkel, valamint az életben maradással, illetve szaporodással. Örökletes változások létrejöttét egyszerűen az élő szervezetek valami tulajdonságának tartják, s a modern biológia tagadja, hogy a variációk alakjaiban és frekvenciájában valami törvényszerűség érvényesülne, tehát tagadja, hogy a variációk bármilyen szabályszerű módon függnének a szervezetek életben maradásától, elpusztulásától vagy szaporodásától. Így csak a véletlen szabja meg, hogy mikor és milyen variációk jelennek meg. Az evolúcióval foglalkozó fejezetünkben kifejtjük, hogy az evolúció modern elméletének e felfogását az élő anyag mozgástörvényeinek nem kielégítő ismerete magyarázza, és hogy e mozgástörvények alkalmazása ebben a kérdésben is segít mélyebbre hatolni a jelenségek lényegébe és megállapítani bizonyos törvényszerűségeket. Most csak azt bizonyítjuk, hogy a modern evolúciós tan és az élő anyagot illető általános mozgástörvényeink alapján találunk *a szervezetek történeti fejlődésében olyan törvényszerűséget, amely a külső és belső munka ellentmondására vonatkozik.*

Bár a struktúrák örökletes variációi tisztán véletlenül jelennek is meg, az egyik vagy másik egyed életben maradásának valószínűsége már nem azonos. Mint láttuk, azok az egyedek maradnak inkább életben, amelyek vagy alkalmazkodni képesek a külső környezet jelentősebb változásaihoz, vagy nagyobb valószínűséggel kerülnek kedvező körülmények közé. De

láttuk azt is, hogy a külső környezetből az adott struktúrával felvehető energiák forrásainak megváltozásához való alkalmazkodás éppúgy, mint a kedvezőbb feltételek közé jutás valószínűsége (azaz a szervezetek mozgékonysága) általában annál nagyobb, minél nagyobb külső munkát képes a szervezet végezni egyébként változatlan feltételek mellett. Ez a szabály természetesen csak igen általános formában érvényes és az összefüggés egyáltalában nem közvetlen. Sem a kedvezőbb feltételek közé jutás valószínűsége, sem a külső környezet energiaforrásainak nagyobb ingadozásaihoz való alkalmazkodás nem fokozódik és nem is fokozódhat egyedül a külső munka növekedésének utján. Így például nemcsak a külső munkaképesség fokozódása, tehát a szervezet nagyobb saját mozgékonysága biztosíthat nagyobb mozgékonyságot, azaz segítheti elő azt, hogy a szervezet kedvezőbb körülmények közé kerüljön változatlan energiafelvevő struktúrák mellett, de ilyen hatásúak lehetnek olyan struktúrák is, amelyek a környezet erőit használják fel és a helyváltoztatáshoz szükséges munkát e külső erőkkel végeztetik. Egyes magok felépítése például olyan, hogy könnyebben viszi őket a szél, ez a struktúra valószínűbbé teszi, hogy a magok kedvező feltételek közé kerüljenek, anélkül, hogy a külső munka növekednék. Az energiaforrások váltakozásaihoz való alkalmazkodás is fokozódhat változatlan környezetben anélkül, hogy a külső munka fokozódna. A növények nemcsak olyan struktúrák segítségével hasznosíthatják jobban a fényenergiát, amelyek külső munkát végeznek — levelek mozgása, a zöld színtestek elmozdulása a sejten belül stb. —, de a külső munka növekedése nélkül is, olyan struktúrák útján, mint például a nagyobb felszínű levelek stb. Ugyanez érvényes az állati szervezetekre is. Az állatoknak a környezet nagy változásaihoz való alkalmazkodását is biztosíthatják olyan struktúrák, amelyek például a táplálékfelvételben jobban hasznosítják a környezet ozmotikus erőit a külső munka fokozódása nélkül. Végül új struktúrák is létrejöhetnek, amelyek lehetővé teszik a környezet új energiaforrásainak hasznosítását, mint például a vasbaktériumok és nitrogénbaktériumok esetében. Az új energiaforrások felhasználása nem jár szükségszerűen a külső munka növekedésével, sőt iménti példáinkban éppen ellenkező volt a helyzet. A zöld növényeknek jóval kevesebb külső munkát kell végezniük azáltal, hogy képesek felhasználni a napfény energiáját kémiai energia létrehozására a szervezeten belül. Tudjuk továbbá, hogy a más szervezetek munkáját, vagy az utóbbiakban létrehozott kémiai energiát felhasználó parazitáknak és szimbiontáknak nem több, hanem kevesebb külső munkát kell ehhez végezniök. Az új, külső energiaforrások belső munkára, tehát az élő anyag inaequilibriumos struktúráinak fenntartására és létrehozására való felhasználását biztosító új struktúrák szintén valószínűbbé teszik, hogy a szervezet a létért való küzdelemben életben marad.

Látjuk tehát, hogy nem kizárólag a külső munka növekedése biztosíthatja a fennmaradás nagyobb valószínűségét a létért való küzdelemben, és így e növekedést nem is találjuk meg mindig. A szervezetek szaporodásának elkerülhetetlen következményeképpen azonban, mint láttuk, növekedik a populáció-sűrűség és új struktúrák keletkezésével új energiaforrások válnak hasznosíthatóvá, aminek eredményeképpen új alakok terjednek el fokozatosan új területekre. Ezzel párhuzamosan elkerülhetetlenül fokozódik a külső

munka szerepe és jelentősége a belső munkához viszonyítva. Egyrészt, ha egyforma, vagyis azonos energiaforrásokat hasznosító szervezetek populációja sűrűbbé válik, az egyes szervezetek életben maradásának valószínűsége annál nagyobb, minél nagyobb külső munkát képesek végezni struktúráik segítségével. Másrészt, ha olyan struktúrák jelennek meg, amelyek új energiaforrás felhasználását és így új, addig alig benépesedett vagy néptelen területek meghódítását teszik lehetővé. Az új struktúrák csak addig teszik valószínűbbé az életben maradást, amíg a szaporodás következtében az új környezetben nem lesz annyira sűrű a populáció, hogy az életben maradást ismét csak a külső munkát fokozó vagy új energiaforrások felhasználását lehetővé tevő struktúrák biztosíthatják stb.

Az élő rendszerek alaki változatossága tehát két irányú történeti fejlődés szükségszerű eredménye: 1. az egyidejűleg létező alakok egyre változatosabbak lettek, s így különböző energiaforrásokat és különböző külső feltételeket tudtak hasznosítani; 2. egy és ugyanazon alakcsoporton belül pedig fokozódott a külső munka. Egyáltalában ne gondoljuk azonban, hogy a különböző alakcsoportok egymástól függetlenül léteznek, még ha különböző energiaforrásokat hasznosítanak is. Időben és térben léteznek és ezért egymás környezetét és energiaforrását jelentik. A növények szervezetében a napenergia segítségével létrejött kémiai energia energiaforrás az állatok számára. A parazita a gazdaállat szervezetében létrejött kémiai energiát használja fel, s így károsítja a gazdát. Egyik állatfaj a másikból élhet stb. Ebben a létért való küzdelemben az életben maradás valószínűsége nyilvánvalóan egyre jobban függ a külső munkától. Az életben maradás nemcsak akkor lesz valószínűbb, ha azonos vagy közeli rokon alakok csoportján belül a struktúrák különben azonos feltételek mellett nagyobb külső munka végzését teszik lehetővé, de akkor is, ha az egyik alak külső munkája magasabb fokú, mint a másiké.

Így arra a következtetésre jutunk, hogy *az élőlények alaki változatosságának kialakulásában a külső munka szerepe egyre fontosabb lesz, annak tehát fokozódnia kell. Ez nem közvetlen, hanem történeti törvényszerűség, amely az egyesen és véletlenen keresztül valósul meg szükségszerűen. A fenti meggondolásokból következik, hogy azonos vagy rokon alakok körében, melyek belső munkára, tehát inaequilibriumban levő struktúráik fenntartására és létrehozására ugyanazon hely ugyanazon energiaforrásait használják fel, az ősibb alakok külső munkát végző struktúrái kevésbé fejlettek, mint a későbbieké vagy, ami ugyanezt jelenti, az új energiaforrásokat és új környezetet felhasználó újonnan létrejött alakok külső munkája kezdetben kisebb, minimumra csökken, majd a csoport határain belül újra fokozódik.* Példaként megemlíthetjük a fényenergiát hasznosító növényeket, a parazitákat, a nitrogénbaktériumokat, a termofilbaktériumokat stb. Végül *az összes egyidejűleg létező alakok körében a külső munka maximuma egyre növekedik.*

Itt néhány szóban foglalkozunk kell e törvényszerűség jellegével, annál is inkább, mert a fajok fejlődésében irányítottságot kimutató ilyen történeti törvényszerűségek nagyon gyakran, érthető módon, bár sokszor alaptalanul megriasztják a biológusokat és a legkülönbözőbb félreértésekre adnak okot. Mint már az első fejezetben említettük, ennek oka az, hogy a fejlődés ilyen „tendenciái" igen könnyen vezethetnek vitalisztikus koncepciókhoz és még

gyakrabban azokból is indulnak ki. Az élőlények ún. Lamarck-féle „lépcsőzete",[16] a különböző ortogenetikus[17] elméletek mind vitalista alapon nyugszanak. Ennek az a magyarázata, hogy a vitalisták csak közvetlen és lényegében külsőleg oki törvényszerűségeket képesek elképzelni. Ha a fejlődésben valamilyen törvényszerűséget látnak vagy vélnek látni, magyarázatára valamilyen külső, közvetlen hatótényezőt, valamilyen célszerű entelecheiát tartanak szükségesnek. Így az oki törvényszerűséggel szembeállítják az úgynevezett finalista, teleologikus törvényszerűséget. Ez a szembeállítás alapjában helytelen. Abból ugyanis, hogy valamilyen törvényszerűséget nem sikerült hiánytalanul visszavezetni külsőleg kauzális kapcsolatokra, még egyáltalában nem következik elkerülhetetlenül a finalista törvényszerűség, a célszerűség, vagyis a teleologikus momentum. Egy ilyen tertium non datur szembeállítás nem jogosult. Léteznek történeti törvényszerűségek, melyeket nem merítenek ki maradék nélkül a kauzális viszonyok, még sincs semmi közük a célszerűséghez, entelecheiához vagy teleológiához. A finális és kauzális törvényszerűségeket azon az alapon sem helyes szembeállítani, hogy az előbbiek állítólag más jellegű, nem-oki összefüggéseken alapuló magyarázatot adnak, mivel a vitalisták, még amikor a finalista törvényszerűségek alkalmazását látják is szükségesnek, akkor sem tudnak megszabadulni attól az elképzeléstől, hogy a tisztán oki kapcsolat az egyetlen lehetséges átfogó törvényszerűség. Ezért látják szükségesnek, hogy az entelecheiában találják meg a külső okot és így az adott törvényszerűséget végül ismét tisztán külsőleg kauzálissá alakítsák. Nem ismernek olyan történeti törvényszerűségeket, amelyek a környezettel szükségszerű kapcsolatban álló élő anyag mozgástörvényein alapulnának. Sajnos, gyakran egyes materialistákkal sem állunk sokkal jobban; beszélnek ugyan történeti törvényszerűségekről, de azokat idealistáknak tartják, elvetik és így a vízzel a gyereket is kiöntik.

Mikor beszélhetünk tehát történeti törvényszerűségről és mi annak a lényege? Miben különbözik a tisztán kauzális törvénytől? Nyilvánvaló mindenekelőtt, hogy szabályszerű időbeli változások nem lényeges vonásai a történeti törvénynek. A Föld mozgása a Nap körül és térbeli helyzete az idő egzakt függvénye, helyzetét napokra, évekre, évtizedekre előre is nagy pontossággal megállapíthatjuk. Itt nyilvánvalóan nem történeti törvényszerűséggel állunk szemben. Ezt az időbeli törvényszerűséget egyértelműen meghatározzák a tömegvonzás elvei és az égitestek egymáshoz viszonyított helyzete. Ugyanez a helyzet a légüres térben eső testtel, ahol nem kell tekintettel lennünk a levegő ellenállására. A szabadesés törvényei ebben az esetben pontosan megadják a szabadon eső test helyzetét és sebességét az idővel összefüggésben, ez a törvény is maradék nélkül levezethető a kölcsönös tömegvonzásból és térbeli viszonyokból. Hogyan állunk azonban a következő

[16] Lamarck-féle lépcsőzet: Lamarck az állatok természetes rendszerbe sorolásakor egy *folytonos tökéletesedésnek* megfelelő fokozati rendszert állított fel. — *A Szerk.*

[17] Ortogenezis (1888): a jegyek egyenes vonalú, a törzsfejlődésben addícióval növekvő, előre irányított voltának tétele, amelynek értelmében az egyszer megkezdett változás iránya a nemzedékek során újra meg újra visszatér. Felállítója a német Theodor Eimer (1843—1898). — *A Szerk.*

törvényszerűséggel: minden, a levegőnél nagyobb fajsúlyú test előbb vagy utóbb leesik, a széltől és a levegő ellenállásától, a szél véletlen irányától vagy erejétől és a test földhöz viszonyított helyzetétől függetlenül? Ez egy olyan törvényszerűség, amely ugyan szükségszerűen valósul meg az időben, de a különösön és a véletlenen keresztül. A szálló falevelet a szél felemelheti, majd az a következő pillanatban ismét leeshet stb. — a mozgás egyes mozzanatai jelentős mértékben függetlenek az előzőektől, nem határozhatók meg előre, és mégis bizonyosak vagyunk abban, hogy a levél idővel a földre esik. Ez azonban még nem történeti törvényszerűség. E törvényszerűség oka egy időben változatlan hatás, a Föld vonzóereje. A Föld vonzási erőtere nem változik, a vonzóerő állandóan a Föld középpontja felé irányul, és ezért a levegő mozgásától függetlenül ható külső oknak fogható fel. A történeti törvényszerűség nem csak azt kívánja meg, hogy a ható ok, tehát esetünkben a gravitációs tér maga időbelileg változzon, ami a helyzet lényegén nem változtatna, csak bonyolultabbá tenné az oki viszonyokat. A gravitációs teret csak akkor nem kell külső oknak tekintenünk, ha a levegő mozgása és a gravitáció időbeli változása összefüggne. Ekkor azonban az a kérdés merül fel, hogy miképpen érvényesülhet szükségszerűen a földre esés törvénye, ha a levegő mozgása maga nem engedelmeskedik meghatározott törvényeknek, hanem véletlenszerű? Hiszen ha a levegő mozgásának és a gravitációs tér változásainak kapcsolata törvényszerű, akkor az utóbbinak szintén véletlen jellegűnek kellene lennie, és így a levél sem feltétlenül esne le.

Tisztán kauzális szempontból tekintve ez érthetetlen. Hiszen, ha az egyik változó, például a levegő mozgásának iránya, az időnek valamilyen egyértelmű függvénye, és a másik változó, esetünkben a gravitációs tér iránya, szintén az idő funkciója, akkor az egyik változó változásának jellegéből szükségszerűen adódik a másik változásának jellege, amennyiben a kettő törvényszerű kapcsolatban van. Az egyik változó időbeli változása csak akkor követhet egy meghatározott törvényszerűséget (például monoton növekedés vagy periodicitás), függetlenül a másik változó véletlen időbeli változásaitól, ha a két változó egymástól független. E szempont valójában csak abban az esetben helyes, ha feltételezzük, hogy a változók kölcsönös összefüggése csupán a következő körülmények között valósul meg: 1. ha a két változó törvényszerű összefüggése kölcsönös és egyértelmű, tehát bármelyik változása meghatározza a másik változását, 2. ha e törvényszerűség maga az időben nem változik, 3. ha az időnek, mint független változónak valamilyen tehetetlenségi tényező nem ad különleges szerepet —, ha tehát valamilyen változás bekövetkezte az időben éppoly valószínű, mint eltűnése, vagy ha eltekinthetünk ettől a tehetetlenségi tényezőtől. Fennállhat az összefüggés még akkor is, ha a három feltétel mindegyike ugyan nem teljesül, minthogy a rendszer mozgásának bizonyos lényeges törvényei eltakarják a két változó törvényszerű kapcsolatát. Példák az első ponthoz: a környezet hőmérsékletének bármely változása hat természetesen a test hőmérsékletére, a melegvérű állatok hőmérséklete mégis a külső hőmérséklet véletlen változásaitól függetlenül a nap folyamán törvényszerűen, periodikusan változik. A sejtek osztódását a hőmérséklet növelése bizonyos határok között gyorsítja, de ez megfordítva nem érvényes: a sejt károsodása osztódáshoz és regenerációhoz vezet, de megfordítva ez sem érvényes. Az egyértelmű

kölcsönös kapcsolat általában hiányzik, ha a rendszernek speciális, sajátos mozgástörvényei vannak. A második ponttal kapcsolatban megjegyezzük, hogy két változó közötti törvényszerű összefüggés az időben megváltozhat, ha a mozgás belső törvényei maguk is megváltoznak a belső struktúra változása, nem pedig kívülről ható új okok következtében. (Új külső okok csak a mozgástörvények új alakjait eredményeznék.) Az ilyen változások ugrásszerűek és lényeges minőségi változásokkal járnak. Biológiai példaként a mutációkat említhetjük. A harmadik ponttal kapcsolatban az irreverzibilitás vagy hiszterézis jól ismert fogalmára utalunk. Az utóhatás mindezen jelenségei a rendszer belső struktúráján és mozgásának saját törvényein, nem pedig kívülről ható okokon alapulnak. Míg azonban a hiszterézisben a tehetetlenségi utóhatás tényezője az alapvető mozgásformákhoz viszonyítva csak jelentéktelen szerepet játszik és nem takarja el őket, mondhatnánk csak helyesbíti az alapvető mozgástörvényeket, a biológiában és különösen a bennünket érdeklő kérdésben ezzel szemben a helyzet elvileg más — a tehetetlenségi tényező magának az élő anyagnak lényeges alapvető tulajdonsága, és öröklődésnek nevezzük.

Látjuk tehát, hogy történeti törvényszerűségekről akkor beszélhetünk, ha a rendszer időbeli mozgását saját belső mozgástörvényei és nem csupán a reá kívülről ható okok határozzák meg, és ha ezen mozgástörvények következtében a rendszer bizonyos tulajdonságainak, bizonyos paramétereinek törvényszerű időbeli változásai szükségszerűen bekövetkeznek, bár más, az adott változóval oksági kapcsolatban álló tulajdonságok változása véletlenszerű.

Ezek szerint a történeti törvényszerűség csak az anyag adott állapotának és adott szerkezetének jellemző általános mozgástörvénye alapján érthető meg, és csupán ezekből következik. Valamely kronologikus időbeli összefüggés, még ha törvényszerű is, távolról sem történeti törvényszerűség. Szigorú időbeli összefüggések éppen a kauzális, dinamikus törvényekre jellemzőek, a történeti törvényszerűségeket viszont az jellemzi, hogy az időbeli változásoknak csak szükségszerű irányát és nem szigorú időbeli összefüggését adják meg. Történeti törvényszerűséget éppen ezért nem tárhatunk fel a tapasztalati törvények puszta általánosításával anélkül, hogy az adott anyag általános mozgástörvényeit elméleti szempontból átfogóbb módon ne elemeznénk és ne ismernénk.

Félreértések elkerülése végett szükségesnek tartottuk, hogy röviden foglalkozzunk a történeti törvényszerűség kérdésével, különösen annak elkerülésére, hogy ne tévesszük össze vitalista tendenciákkal. Térjünk vissza ezek után az általunk felállított törvényszerűséghez, a külső munka növekedésének elvéhez. Ennek az elvnek az értelmében a belső és a külső munka ellentmondásos tendenciája már az élő anyag keletkezésekor adva volt, mint az élő anyag jellemző mozgástörvényének következménye. A külső munka az idők folyamán, tehát az élőlények földi története során szükségszerűen növekedett. Kimutattuk, hogy ez szükségszerűen adódik az élő anyag általános mozgástörvényeiből, továbbá, hogy a külső munka jelentősége még akkor is szükségszerűen növekedik, ha a növekedését előidéző és azt éppen ezért közvetlenül meghatározó, tehát az örökletes változók megjelenése és alakja teljesen véletlenszerű is.

Az evolúcióval foglalkozó fejezetben részletesen foglalkozunk a külső munkának, a fiziológiai alkalmazkodásnak és az örökletes variációk keletkezésének kapcsolatával. Ott fejtjük ki elméletünket, amely szerint a variációk megjelenése függ ezektől a változóktól. A külső munka jelentőségének, tehát a belső és külső munka ellentmondásának fokozódása mégis megmarad, függetlenül a közvetlen összefüggés jellegétől és véletlen vagy determinált voltától.

Vizsgáljuk most meg, hogy a tapasztalat mennyiben igazolja tételünket. Igaz ugyan, hogy nem áll rendelkezésünkre elegendő rendszeres adat a külső munka mértékéről és a belső munkához való arányáról, hogy azokkal közvetlenül bizonyíthassuk tételünket, mégis idézhetünk két szélsőséges esetet. Az első az egysejtűekre, a második az emberre vonatkozik. Egysejtűekben Ludwig vizsgálta részletesen a külső és belső munka viszonyát. Megmérte a papucsállatka oxigénfelvételét és kiszámította az állat munkáját helyváltoztatás közben. A különböző mérések és számítások meglehetősen egybevágó eredményei szerint a helyváltoztatás munkája a légzés során nyert energiának kevesebb mint 1%-át fogyasztja csak el. Tehát több mint 99% a szervezeten belüli külső munkát és a belső munkát szolgálja. A nyugvó ember anyagcseréje viszont, mint ismeretes, naponta általában 2 000 nagykalóriánál kevesebb. Nehéz fizikai munka esetén ugyanakkor 4—5 000 kalóriára emelkedik. Átlagosan az összes energiának 50%-a fordítódik tehát a környezettel szemben végzett külső munkára és 50%-a alakult át belső munkává, valamint a szervezeten belüli külső munkává (pl. a szív munkájává, a vesék ozmotikus munkájává stb.). Igen valószínű emellett, hogy az energia viszonylag jóval nagyobb hányada fordítódik szervezeten belüli külső munkára az emberben és az emlősökben, mint a csillósokban. Bár a közbeeső fokozatokról nincs elegendő anyagunk, mégis fontos adatok utalnak a külső munka jelentőségének növekedésére. A környezettel szemben végzett külső munka az állatokon a kontraktilis elemek által megy végbe. A külső munka elvégzésére sajátosan differenciálódott szövet az izomszövet, különösen a harántcsíkolt izom. A simaizom átmeneti alak, amely részben már ugyancsak a külső munka szolgálatában áll, főszerepe azonban mégis bizonyos tónusos állapotok fenntartása a belső munka terhére. Ennek megfelelően látjuk, hogy az egysejtűek legősibb alakjaiban még hiányzanak ezek az elemek és a bonyolultabb, későbbi alakokban is legfeljebb egyszerűbb kontraktilis elemek fordulnak elő, mint például az egysejtűek lüktető vakuolumai, a Vorticella kontraktilis struktúrái stb. Valódi izomzat az űrbelűekben is csak ritkán fordul elő, izomzatuk úgynevezett myoepithelium, amelynek összehúzódásra képes elemei például a hidrában már vékony rétegbe rendeződnek. Polarizált fénnyel végzett vizsgálataink szerint ez a réteg megfeszítve kettős fénytörésű, s ez összehúzódáskor eltűnik. A férgekben jelenik meg és válik uralkodóvá a sima izomzat. A harántcsíkolt izomzat először az ízeltlábúakban kerül túlsúlyba. Végül a filogenetikailag legújabb alakoknak, az emlősöknek és az embernek az egész teste felerészben harántcsíkolt izomzatból, tehát a speciálisan külső munkára differenciálódott szövetből áll. E morfológiai adatok azt mutatják, hogy bizonyos szerkezeti elemek törvényszerűen gyarapodnak és az időben történetileg törvényszerű módon változnak. Ezek az adatok elég világosan

igazolják azt a tételünket, hogy ez a történeti törvényszerűség valóban létezik.

Ezt a törvényszerűséget más oldalról is igazolhatjuk. A szisztémás erők munkájának elvével foglalkozva fentebb említettük a gépek és az élő rendszerek egyik lényeges különbségét: a gépek a munkát nem alkatrészeik struktúrájának szabadenergiája terhére végzik, a gépek részei szerkezetileg nem változnak és csak transzformátorként szerepelnek. Az élő rendszerekben viszont a helyzet fordított. Ha a külső munka jelentősége az evolúció során elkerülhetetlenül növekedik, ennek a szervezet felépítésében másképpen is tükröződnie kell. A struktúrájuk terhére külső munkát végző elemeken, tehát az izmokon kívül azoknak az elemeknek is gyarapodniok kell, amelyek erőgép jellegűen teszik lehetővé a belső munka átalakítását külsővé. Olyan munkaátadó jellegű részeknek is ki kell alakulni a rendszerben, amelyeknek a belső szerkezete a munka során alig vagy egyáltalán nem változik. Ilyenek a magasabb rendű állatok csontvázának részei és ezek szerkezete (a kéz, mint emelők, ízületek stb. rendszere). Míg az ősibb alakok szilárd váza kizárólag a lágy részeket védelmezi és ezért kívül helyezkedik el, látjuk, hogy amint a külső munkának és forrásának — a harántcsíkolt izom strukturális energiájának — jelentősége fokozódik, e vázelemek egyre inkább a mélybe merültek, hogy a szervezet azok segítségével transzformálhassa a belső munkát külső munkává. A védekezés végül is kizárólag a központi idegrendszer működésére korlátozódik.

Végül érintsük a kérdést még egy oldalról. Említettük már, hogy külső munka nem lehetséges az élő anyag belső, lényeges mozgásformájának megzavarása nélkül és, hogy e megzavarást külső hatások, az ingerek okozzák. Ha azonban a külső munka jelentősége az evolúcióban szükségszerűen növekedik, akkor természetesen a károsíthatóságnak is fokozódnia kell, a külső zavaroknak, tehát az ingereknek könnyebben kell érvényesülniük. Fiziológiailag ezt alátámasztja a harántcsíkolt izomnak a simaizoménál ingerlékenyebb volta.

Ezek az adatok csupán példázzák azt, hogy sok olyan adatot ismerünk, amelyek a külső munkának a belső munkával szemben való történetileg szükségszerű fokozódása mellett szólnak, továbbá, hogy ezen elv segítségével a struktúra és funkció számos evolúciós törvényszerűségét az élő anyag elméletének és általános mozgástörvényeinek alapján megmagyarázhatjuk anélkül, hogy vitalista elképzelésekhez kellene fordulnunk. Már utaltunk a tisztán kauzális, nem az élő anyag általános mozgástörvényeire alapozott nem-történeti gondolkodásmód helytelenségére, amely a biológiai mechanizmus fő hibája.

Látjuk tehát, hogy a külső munka szerepének növekedése következtében — amely, mint mondtuk, ellentmondásban áll az élő anyag mozgásával és csak a belső munka eredményeinek megsemmisítése útján, tehát annak terhére mehet végbe — az élő szervezetekben egyre több, az erőgépekre jellemző momentum keletkezik. Ez az egyik fő oka annak, hogy a biológusok oly nehezen szabadultak meg — s még nem is szabadultak meg maradéktalanul — az erőgépek analógiáitól és a mechanisztikus elképzelésektől, annál is inkább, mert az emberben és magasabb rendű állatokban a külső munka már meglehetősen nagy jelentőségű, hatása könnyen megfigyelhető és

vizsgálható. Mélységesen helytelen lenne azonban a szervezet erőgépekre jellemző elemeit valódi erőgépekkel azonosítanunk. Ezek az elemek az élő szervezetben csak az élő anyag mozgástörvényein keresztül, azok alapján érvényesülnek. Az emberi izom annyiban képes csak külső munkát végezni, amennyiben inaequilibriumos struktúráját az anyagcsere energiája, tehát a belső munka állandóan fenntartja és helyreállítja. A külső munka fokozódásával párhuzamosan ezért az élő anyag strukturális energiájának, belső munkájának is nyilvánvalóan fokozódnia kell.

Befejezésül még utalunk arra, hogy az összes növények és állatok külső munkája többé-kevésbé közvetlenül mégis a belső munka fenntartását szolgálja. Feladata például a táplálék vagy más energiaforrások megszerzése, munka az egyensúly beállta ellen, továbbá a munkaképes, inaequilibriumos struktúrák fenntartása és helyreállítása.

Az ember, mint láttuk, a külső munkát tudatosan nem kizárólag a biológiai mozgástörvényeknek megfelelően és nem kizárólag saját munkaképességének helyreállítására használja. Ha a külső és belső munka ellentétének felhasználása *tudatos*, ha az ember munkaeszközöket, még ha egyszerű gépeket (például emelőket), tehát olyan gépeket is kezd használni, amelyek saját részeik strukturális energiájának fenntartására nem igényelnek munkát, ekkor és csak ennyiben kerülnek háttérbe a biológiai törvényszerűségek, és elfedik azokat egy magasabb egységnek, a társadalomnak még magasabb rendű törvényszerűségei.

NEGYEDIK FEJEZET

AZ „ÉLŐ FEHÉRJE" PROBLÉMÁJA

Az élő rendszereknek az előző fejezetekben eddig kifejtett általános törvényei — mint láttuk — bizonyos tájékoztatást adnak az élő rendszereket alkotó anyag állapotáról és szerkezetéről. Láttuk azt is, hogy ezekben az általános törvényekben mint szükséges előfeltétel szerepelt egy olyan struktúra tételezése, amely az adott feltételek között inaequilibriumban van és nemcsak stabilis, de labilis egyensúlya sem lehetséges. Ha feltennénk, hogy labilis egyensúlyban van, akkor szembekerülnénk a struktúrális erők munkájának elvével és egyszersmind mindazokkal a tényekkel, amelyekből ezt az elvet levezettük. Valóban a labilis egyensúly annyit jelentene, hogy a rendszer kizárólag enyhe károsodások, tehát a környezet változásai hatására változhatna, továbbá, hogy a környezet bármely jelentéktelen változása változást idézne elő a rendszer struktúráinak állapotában és végül, hogy a külső környezet bármilyen kicsiny tetszőleges változása feltétlenül stabilis egyensúlyi állapothoz vezetne, a rendszer elvesztené munkavégző képességét. Mindez nyilvánvalóan ellentétben áll a tényekkel. Láttuk, hogy ilyen feltételezéssel például egyetlen ingerre adott reakciót ugyan megmagyarázhatunk, de az ismételt ingerületi jelenségeket vagy az alkalmazkodást már nem. Ha feltételezzük, hogy a labilis egyensúly állandóan helyreáll, akkor keresnünk kell, hogy milyen munka biztosítja ezt, hiszen a labilis egyensúlyt a rendszer adott feltételei mellett maximális szabadenergia tartalom jellemzi. Tehát minden munka energiaforrását a rendszeren kívül kellene keresnünk, éppúgy, mint a stabilis vagy dinamikus egyensúly esetében.

Ha tehát az élő rendszerek törvényeinek a rendszert felépítő anyag inaequilibriumban levő állapotán és struktúráján kell alapulniuk, felmerül a kérdés, hogy min múlik ez az állapot. Eddig nyitva hagytuk ezt a kérdést. A választól függ az élő anyag egész elmélete, tehát az élő anyag szerkezetéről és állapotáról alkotott elképzelésünk. Ugyancsak meghatározza ez a válasz az élő anyagra vonatkozó kémiai és fizikai vizsgálatoknak és a segítségükkel nyert eredményeknek az irányát, magyarázatát és jelentőségét. Tisztázzuk tehát először is a következő kérdést: mi biztosíthatja valamely rendszer inaequilibrium-állapotát, tehát munkaképességét, ha ezt az állapotot külső munka felvétele nélkül, magának a rendszernek kell fenntartania? Az ismert erőgépekkel szemben, mint láttuk, az inaequilibrium-állapotot csak a rendszert felépítő részek struktúrája biztosíthatja. Az inaequilibrium-állapot azzal magyarázható, hogy egy rendszer több, eltérő termodinamikai potenciálú fázisból áll, miközben az egyes fázisok termodinamikai potenciáljainak összege a rendszer adott állapota mellett csökkeni képes. Változatlan feltételek között a potenciálok összege egy minimumig, tehát az egyensúly eléréséig csökken. Tehát munka csak úgy lehetséges az egyensúly létrejöt-

tével szemben, s ezt elvünk értelmében a rendszer feltételeinek kell biztosítania, ha a rendszernek a különböző fázisokkal határos részeiben állapotváltozás történik. Feltételezhetjük, hogy a rendszer alkotórészei maguk is munkaképesek, mert mindegyik több, különböző termodinamikai potenciállal rendelkező fázisból áll. Ekkor azonban következtetésünket az alkotórészekre kell átvinnünk. Az általános mozgástörvényeinknek megfelelő inaequilibrium-állapot (azaz a rendszer olyan munkavégző képessége, amely nem igényli külső energia felvételét) tehát nem vezethető vissza több, különböző termodinamikai potenciállal rendelkező, a rendszer adott feltételei között kiegyenlítődésre képes fázis jelenlétére. Ily módon viszont arra a következtetésre kell jutnunk, hogy *az élő rendszerekben egyetlen homogén fázisban is bekövetkezhetnek állapotváltozások anélkül, hogy a határfelületi feltételek megváltoznának, tehát anélkül, hogy a rendszert külső hatások érnék.* Ez azonban már csak úgy lehetséges, ha a homogén fázist alkotó molekuláknak maguknak olyan az állapota, hogy a fázishatáron bekövetkező változások nélkül is képesek megváltozni. Következésképpen maguknak a molekuláknak a struktúrája nincs egyensúlyi állapotban, tehát az adott feltételek között nem minimális a szabadenergiájuk. Természetesen itt nem labilis egyensúlyról van szó, mint a robbanóanyagok esetében, sem metastabilis egyensúlyi állapotról, amilyenben például Parnas feltételezése szerint a traumatikus ammónia képződésekor szereplő hipotetikus kiinduló anyag van (lásd alább). A homogén fázist alkotó molekulák labilis vagy metastabilis állapotának feltételezése ellen ugyanazok a meggondolások szólnak, amelyeket a sokfázisú rendszerekkel kapcsolatban fentebb fejtettünk ki, amikor kimutattuk, hogy általános törvényeinknek ezek nem felelnek meg.

Az élő rendszerek általános mozgástörvényei arra a következtetésre vezetnek, hogy az élő anyag elméletének a következő tételen kell alapulnia. *Az élő anyag inaequilibrium-állapotának, tehát szakadatlanul megmaradó munkavégző képességének alapja végeredményben, első elvünkkel összhangban, az élő anyag molekuláris struktúrája. Az élő rendszerek munkájának forrása pedig végeredményben ezen molekuláris struktúrában, a molekulák ilyen állapotában rejlő szabadenergia. Vagy alapelvünk második megfogalmazásának megfelelően; külső munkát csak strukturális energia végezhet.*

Mielőtt azonban kimutatnánk, hogy alaptételünk mennyiben felel meg a tényeknek és hogy a tényekből mennyiben lehet az élő anyag konkrét teóriáját kifejteni, röviden foglalkoznunk kell e kérdés történetével és elvi jelentőségével. Meglehetősen régi az a kérdés, hogy az élőlények tulajdonságai valamilyen meghatározott vegyület, valamilyen molekulatípus specifikus állapotára, specifikus struktúrájára vezethetők-e vissza, vagy pedig a különböző reagáló vegyületek kombinációjával és együttes hatásával állunk-e szemben, amelyet megfelelő struktúra biztosít. Nagyobbrészt a fizikai kémia állapota határozta meg, hogy a különböző korszakokban mi volt a biológusok válasza. A fizikai kémia felvirágzása előtt, különösen mielőtt egyrészt az ozmotikus jelenségekről, elektrolitekről és membránpotenciálokról, másrészt a határfelületi jelenségekről, különösen a felületi katalízisről és a kémiai dinamikáról való ismereteink elmélyültek volna, a biológusok általában úgy vélték, hogy a jellegzetes életjelenségek alapját az élő sejtek protoplazmájában levő fehérje különleges tulajdonságai alkotják. Pflüger

„élő fehérjéről" beszélt, Rubnernél is fontos szerepet játszik az élő fehérje sajátos szerkezetének kérdése. Említsük még meg Oscar Loew, Verworn és tanítványa, Jensen nevét, akik a biogénmolekulák[18] hipotézisét állították fel. Mindnyájuk munkásságában közös, hogy az alapvető életjelenségeket — mint anyagcsere, növekedés, ingerlékenység — az élő anyagot, a protoplazmát felépítő molekulák sajátos kémiai szerkezetének tulajdonították. Ezen vegyületeket különlegesen labilisaknak és kémiailag aktívaknak tartották, és e hipotetikus vegyületek vagy hipotetikus élő fehérjemolekulák specifikus tulajdonságait kémiai struktúrájukkal próbálták magyarázni. Feltételezték, hogy az élő sejtekben különleges, specifikus kémiai vegyületek vannak, amelyek a halott sejtekből hiányzanak, mert labilitásuknál fogva kémiailag könnyen változnak és *más vegyületté* alakulnak. Itt nem szükséges részletesebben foglalkoznunk ezekkel a feltételezésekkel, valamennyiből hiányzott ennek az anyagnak, s fizikai és kémiai tulajonságainak konrét elméleti kifejtése. Éppen ezért a magyarázatra szoruló életjelenségeket sem tudták e hipotetikus vegyület (akár csupán elméletileg levezetett) konkrét fizikai és kémiai tulajdonságaival kapcsolatba hozni, és így ezeknek az elképzeléseknek a szerzői nem tudták kifejteni az életjelenségek elméletét, nem tudtak túljutni a puszta spekuláció határain. E helyzet fő okát a fizika és fiziko-kémia akkori helyzetében kell keresni. Abban az időben még elképzelhetetlen volt a molekulák vagy az anyag olyan sajátos állapotainak és tulajdonságainak fiziko-kémiai elmélete vagy jellemzése, amely megmagyarázhatta volna a fiziológiából és fiziológiai kémiából ismert specifikus reakciókat, azok lefolyását, kinetikáját és irányát. Ennek egyrészt az a magyarázata, hogy az anyagcsere, az asszimiláció, a növekedés, az erjedés stb. jelenségeinek ismerete megelőzte az általános és fizikai kémia alapjainak, a katalizátorok elméletének stb. kidolgozását. Másrészt annak idején még nem lehettek konkrét elképzelések az élő anyag állapotáról, mert az anyag szerkezetének elméletét a modern fizika csupán a legutóbbi időben dolgozta ki.

Az általános és a fizikai kémia a múlt század kilencvenes éveiben gyors fejlődésnek indult; ennek következtében az anyagcsere, ingerlékenység stb. különböző jelenségeit e tudományok segítségével akarták megmagyarázni. Ostwald 1899-ben az „Általános kémia alapjai" című könyvének harmadik kiadásához írt előszavában a következőket írja az általános kémia fejlődésének más tudományokat érintő jelentőségéről: „Az új gondolatok tudományos jelentőségét nem lehet komolyan vitatni, gyümölcseik mutatják meg azokat. Az általános kémiának ez a haladása új, igen szétágazó feladatokat támaszt — a kapott kisegítő módszereket mindazon területeken alkalmaznunk kell, amelyeknek fejlődése a kémia befolyása alatt áll. Az új gondolatok nemcsak a technikai kémiát vagy az analitikai kémiát alakítják át most vagy a jövőben, de a tudomány távolabbi területei, elsősorban a fiziológia is súlyos következményekkel terhes fejlődésnek és átalakulásoknak néz elébe, amelyeket az általános vagy racionális kémia eredményeinek alkalmazá-

[18] Elsőnek Max Verworn által kidolgozott elmélet (1903) arról, hogy az életjelenségek a plazma katalitikus anyagcseréjéből vezethetők le, s ennek egységes tényezői a a plazma biogén molekulái. — *A Szerk.*

sa okoz." Ostwald jóslata bevált. A fizikai kémia alkalmazása a fiziológiában és a biológiában „súlyos következményekkel terhes fejlődésre és átalakulásokra" vezetett. Az élő anyag elméletének bennünket foglalkoztató problémájában ez a fejlődés döntő jelentőségű volt: eredményeképpen az élő fehérjét, az élő anyagot végleg eltemették. A protoplazmával vagy szervezett élő anyaggal foglalkozó modern fizikai kémia a fejezet elején felvetett kérdésre azt feleli: nem létezik élő fehérje. Az élő anyag tulajdonságai nem különleges kémiai vegyületeken vagy a molekulák különleges állapotán alapulnak, hanem azok a protoplazma polifázisos felépítésével és a fázisok határaira ható erőkkel, vagy a fázisokat elválasztó hártyák struktúrájával magyarázható. Különösen élesen fejezte ki ezt a felfogást Höber: „A szervezet ugyanolyan alakban használja fel a fehérjéket, szénhidrátokat és zsírokat, mint amilyen alakban ezek a szervezetbe kerültek. Nincs másmilyen fehérje, mint az, amit a kémcsőben látunk, s ahogy nincs halott stabil fehérje és élő labilis fehérje, éppúgy nincs élő és holt cukor vagy holt és élő zsír. Az élő protoplazma nagyfokú és állandó reakcióképességének alapja más — az egyes anyagok kölcsönhatása, meghatározott mennyiségi viszonyai. Ebben a kölcsönhatásban rejlik az anyagcsere problémájának lényege."

Látjuk tehát, hogy a fizikai kémia alkalmazása a biológiában különösen a protoplazma vizsgálatában éppen ellentétes „következményekkel terhes" eredményre vezetett, mint ahová mi jutottunk az élő anyag általános mozgástörvényei alapján. Érthető hát, hogy miért éppen a permeabilitás és általában a határfelületi erők jelentik a biológia modern fiziko-kémiai irányzatának központi problémáját. Ha az élő anyag, tehát a protoplazma munkaképességének forrását nem bizonyos molekulák molekuláris szerkezetének állapotában, hanem az egyes fázisok eltérő termodinamikai potenciáljaiban keressük, akkor a probléma lényegét természetesen a határfelületek tulajdonságaiban és a felületi erők időbeli változásaiban kell keresnünk. E tényezők kizárólag a határfelületen találkozó fázisok állapotától függnek és csak akkor változnak meg, ha maguk a fázisok is megváltoznak. Az egyes fázisok azonban nem változhatnak a határfelület feltételeinek, tehát tulajdonságainak megváltozása nélkül, hiszen csak abban az esetben lehetnének inaequilibriumban, ha azt a fázis valamely komponensének molekuláris struktúrája idézte elő. Ezért a biológia modern fiziko-kémiai irányzata az egyes fázisok összetételének változásában, az egyes reagáló komponensek, ionok stb. koncentrációjában keresi a feletet. Így azonban az egyensúlyt megbontó vagy eltoló tényezők szükséges feltétele különböző anyagok beáramlása lesz, s ezzel teljesen le is mondunk a kezdetben elfogadott elvünkről, az inaequilibrium-állapot fennmaradásáról. Az anyagok és az energia beáramlása következtében a meglévő egyensúly szakadatlan megbontásával állunk szemben. Az élő sejt anyagcseréjének, amely maga is magyarázatra szorul, kellene mindent megmagyaráznia, ahelyett, hogy az maga nyerne magyarázatot az élő anyag tulajdonságainak, állapotának és struktúráinak alapján.

Míg tehát a fizikai kémia kibontakozása előtt az élő anyag elméletének megalkotása még nem volt lehetséges, a fizikai kémia alkalmazása viszont végül is azt mutatta, hogy az élő anyag állapotában mutatkozó sajátosságok elmélyült ismerete nélkül a fiziko-kémia törvényeinek közvetlen alkalmazása szintén nem elegendő az életjelenségek, tehát az élő anyag

megnyilvánulásainak magyarázatára. S így a fizikai kémia alkalmazása kezdetben az élő anyagot alkotó molekulák különleges molekuláris állapotának tagadásához vezetett, mert azt remélték, hogy a sokfázisú, nagy diszperzitás-fokkal rendelkező rendszerek fiziko-kémiai törvényszerűségeivel lehet operálni. Napjainkban azonban megint egy várható fordulat tanúi vagyunk, és ismét az élő anyag szerkezetéről alkotott elképzeléseink következményekkel terhes átalakulása előtt állunk. Ide vezetett egyrészt a kísérleti biológia fejlődése, amely egy sor új törvényszerűséget mutatott ki és egyre világosabbá vált, hogy a fiziko-kémiai törvények alkalmazása nem vezet kielégítő eredményekre, ha nem vesszük figyelembe az élő anyagot felépítő molekulák sajátos állapotát. Ide vezettek másrészt a fizika legújabb eredményei, amelyek új módszereket adtak az anyag és a molekulák belső szerkezetének megismeréésben. Míg a fizikai kémia és a kolloidkémia alkalmazásának eddigi időszaka, hogy úgy mondjuk, a cseppfolyós fázis jegyében zajlott le és a szilárd fázist —, a kolloidok fehérje micelláit — csak annyiban vették figyelembe, amennyiben terminális[19] savas és bázikus csoportjaiknak disszociációja következtében felszínének kizárólag a folyékony fázis összetételétől függő töltést ad, így aligha lehet kétes, hogy az újabb elképzelések és módszerek segítségével a következő periódusban éppen a szilárd fázis és a benne uralkodó molekuláris erők elmélyedt vizsgálata indul meg azzal a céllal, hogy végül is a molekuláknak az élő anyagra jellemző különleges állapotában találja meg az életjelenségek magyarázatát. Az élő anyag fentebb tárgyalt általános mozgástörvényei, mint ennek a fejezetnek az elején rámutattunk, éppen ilyen fejlődést tesznek szükségessé.

Vizsgáljuk meg, hogy milyen tényeket ismerünk már és miképpen képzelhetjük el az élő anyag struktúráját, összhangban általános törvényeinkkel, hogy lehetővé tehessük az életjelenségek magyarázatát.

Említettük már, hogy magának a molekuláris struktúrának inaequilibrium-állapotban kell lennie. Milyen tények támasztják alá feltételezésünket?

A modern fizika legközvetlenebb módszerei az anyag struktúrájának vizsgálatára — mint ismeretes — a röntgenográfia, a polarizációs fényben végzett vizsgálatok és az abszorpciós és emissziós színképek vizsgálata. Ezekkel a módszerekkel eddig az élő anyagról csupán néhány eredményt nyertek. Élő szövetek vizsgálatára K. Meyer alkalmazta a röntgenográfia módszerét, kimutatván, hogy az izomrostot alkotó micellák, illetve bazális testjeik elongáltak, és az izom összehúzódásakor fölcsavarodnak. Az ingerlékenységgel foglalkozó fejezetben majd részletesebben foglalkozunk ezekkel a vizsgálatokkal és jelentőségükkel az izomösszehúzódás mechanizmusa szempontjából. Itt csupán az a lényeges, hogy Meyer és Mark könyvükben[20] milyen következtetésre jutnak: „Mai tudásunk szerint körülbelül a következőket mondhatjuk. Kristályos, azaz rácsszerkezetet mutató micellákat a valóban élő sejtekben nem találunk, ezek csak az elhalt sejtekben és azok részeiben fordulnak elő, tökéletes kristályos struktúrát csak a sejtek

[19] Utolsó helyen álló, a lánc végét alkotó. — *A Szerk.*

[20] *K. Meyer u. H. Mark*, Der Aufbau des hochpolymeren organischen Naturstoffe. Akad. Verlag, 234. o., Leipzig 1930.

elhalásakor vesznek fel." Ismeretes, hogy a rácsszerkezet egyensúlyi állapotnak, tehát minimális szabadenergia tartalomnak felel meg. Meyer és Mark következtetése tehát csak azt jelenti, hogy az élő anyag struktúrája, amíg a sejtek élnek, valóban nincs egyensúlyban és ezen állapot oka valóban maga a molekuláris struktúra. Az a tény, hogy a sejtek elhalásakor rácsszerkezet keletkezik és a micellák teljesen kristályos állapotba mennek át, arra mutat, hogy a nem teljesen kristályos struktúra nem valamilyen labilis vagy metastabilis egyensúlynak, hanem az inaequilibrium-állapotnak felel meg, tehát egy olyan állapotnak, amely állandó energiaszolgáltató folyamatok és az állapot állandó fenntartása vagy megújulása nélkül életképtelen, mint ez a gerjesztett atomok és molekulák esetében történik. Ezt az eredményt tökéletesen megerősíti az élő szövetek polarizált fényben történő vizsgálata. Sok szövet és sejtalkotórész anizotróp, kettősen fénytörő. Az élő sejtek alkotórészeiben megfigyelt kettőstörés azonban mindig alaki jellegű, mint például a harántcsíkolt izom rostjaiban és más rostos vagy elrongált struktúrákban. A kettőstörés oka itt nem a kérdéses struktúrát felépítő egyes micellák vagy molekulák anizotrópiája, rácsszerkezete, hanem azok megnyúlt alakja és egyirányú elrendeződése. Valódi kettőstörést, amelyet a szöveteket felépítő micellák rácsszerkezete okoz, csak a szervezet elhaló vagy már elhalt részeiben észlelhetünk, például a növényi sejtek cellulóz falában, az ideghüvelyek lipoid szemcséiben stb. A spermiumok Schmidt szerint erős kettős fénytörést mutató feje szintén nem kivétel, amit az is bizonyít, hogy a kettőstörés mértékét és jellegét elölés, főzés vagy rögzítés nem változtatja meg. Schmidt e kettőstörést a nukleoproteideknek tulajdonítja. Shinke és Shigenaga[21] vizsgálatai szerint azonban nukleoproteideket, legalábbis a növényi sejtekben csak a kromoszómák spirális része tartalmaz, az alapállomány viszont nem nukleoproteidekből, hanem más fehérjékből és lipoidokból áll. Igen érdekes saját laboratóriumunk következő megfigyelése. A Spirostomum ambiguum csillós egysejtű polarizációs mikroszkópban általában nem mutat kettőstörést. Egy kis részt levágva belőle, a mag nélküli részlet elhal, a magot tartalmazó tovább él és mozog. Néha sikerül megfigyelnünk, hogy az egész elhaló rész hirtelen erősen kettőstörővé lesz, míg az életben maradó rész optikailag izotróp marad. Látjuk, hogy ebben az esetben is elhaláskor lép fel az egyensúlyi állapotnak megfelelő rendezett szerkezet, amely anizotrópiát okoz. Meg kell említeni, hogy az elhaláskor fellépő kettőstörés, valószínűleg az autolízis következtében, hamarosan újra eltűnik. Ha ez a feltételezésünk igazolódik, akkor a kémiai módszereknél jóval pontosabb optikai módszert kaptunk az autolízis bekövetkeztének megállapítására.

Ha azonban az élő anyag molekuláinak és micelláinak nincs rácsszerkezete, és az csak elhaláskor jelenik meg, akkor az élő szövetek micelláinak elektromos töltéssel kell rendelkezniük az élettelen micellákhoz képest. Ez azért szükséges, mert egy rácsszerkezetben az elektrosztatikus erők maximálisan telítettek. Egy rács atomcsoportjainak vagy ionjainak távolsága ugyanis az egyensúlyi állapotnak megfelelően minimális. A rácsszerkezet bármely torzulása a távolságok növekedését, tehát a szabadenergia

[21] *Shinke and Shigenaga*, Cytologia. vol. 4. No. 2, 1933.

növekedését idézi elő, egyben az elektromos erőtérben ható erők növekedését is kiváltja, más szóval tehát az elektromos erők nagysága szükségszerűen csökken az egyensúly beálltakor, azaz a rácsszerkezet kialakultával, elhalás idején.

Igen elterjedt általános és ismert jelenség, hogy minden szövet, ha valamilyen lokális károsodás következtében elhal, negatív töltésűvé válik a nem károsodott, el nem haló szövettel szemben. Más szóval: a potenciál az élő szövettől a halott felé csökken. Ez a szabály minden élő növényi és állati szövetre érvényes. Az így kapott áramokat „nyugalmi áramnak", illetve „sértési áramnak" nevezik.

E jelenséget közvetlenül magyarázhatjuk a mi feltevésünk alapján, amely szerint az élő anyag az inaequilibrium-állapotban van, amit a molekuláris struktúra inaequilibrium-állapota, rácsszerkezetének „torzulása" okoz. E feltételezésünket, mint tudjuk, fizikai kutató módszerek igazolták. Az élő és elhalt szövetek elektromos potenciálkülönbsége tehát maguknak a molekuláris struktúráknak a különbségeiből adódik.

A modern fiziológia másképpen magyarázza e nyugalmi áramokat. Mint fejezetünk elején említettük, az élő szövetek tulajdonságainak modern fiziko-kémiai magyarázata nem fogadja el az élő anyag különleges állapotát, és ezért az összes potenciálkülönbségeket a fázishatárok vagy a membránok tulajdonságaira, azaz a határfelületi feltételekre vezeti vissza. E *sémának* megfelelően magyarázzák azt is, hogy minden élő szövet nyugalmi áramot termel. Az egyik elmélet (Bernstein) olyan membránt tételez fel, amelynek permeabilitása a kationokkal és az anionokkal szemben eltérő. Egy másik elmélet (Beutner) a sejthatárokon levő lipoid hártyát külön fázisnak tekinti és annak tulajdonságaiból indul ki. A károsodott szövet következtesen negatív töltését azonban természetesen csak úgy magyarázhatnánk, ha minden sejt mindig elsősorban a kationokkal szemben lenne permeabilis. Ezt a feltételezést azonban rendkívül kétségesnek tartjuk. Ismerünk olyan sejteket, például a vörösvértesteket, amelyek esetében a helyzet fordított. A permeabilitás modern elméletei alapján Beutner elméletének ellentmond az a megállapítás, hogy a sejtek felszínén a lipoidok nem alkotnak összefüggő, megszakítatlan fázist. Laboratóriumunkban V.A. Muzsejevvel együtt végzett kísérleteinkben viszont meggyőződtünk arról, hogy a rácsszerkezet „torzulása" a nem torzult résszel szemben valóban pozitív töltést eredményez.

Ha egy réz vagy cink drót két pontjára nem polarizálódó elektródokat illesztünk, ahogy azt a bioelektromos áram elvezetésével kapcsolatban teszik a fiziológiában, akkor a két elektród közé kapcsolt (10^{-10} érzékenységű) tükrös galvanométer általában nem tér ki. Ha azonban a vezető valamely részét deformáljuk, például meggörbítjük vagy összenyomjuk, és az egyik elektródot a deformált pontra, a másikat a nem deformált pontra helyezzük, akkor a galvanométer erősen kitér. Réz drót esetében a kitérés a béka m. gastrocnaemiusa nyugalmi áramának sokszorosa. A deformált pont a nem deformálthoz viszonyítva pozitív töltésű. Tehát a deformált terület felel meg a sértetlen élő szövetnek, a nem deformált, tehát a rácsszerkezettel bíró hely pedig a károsodott, holt szövetnek. Ez a tény teljesen megfelel azon feltételezésünknek, hogy az élő molekuláknak vagy micelláknak de-

formált, inaequilibriumban levő rácsszerkezete van, s ez magyarázza pozitív töltésüket a holt szövetekhez viszonyítva. A potenciálkülönbség meglehetősen gyors kiegyenlítődése és a galvanométer visszatérése a nulla ponthoz mutatja, hogy a deformált hely pozitív töltését az egyensúlyi állapotnak a deformációval való megbontása és nem egy új egyensúly okozza. A kiegyenlítődési folyamat lezajlása is igen tanulságos. Ha közönséges rézdrótot vizsgálunk, amely egyes kristályokból tevődik össze, az esetek többségében a galvanométer öt perc alatt tér vissza a nulla ponthoz, miközben a potenciál csökkenése nem egyenletes, hanem különböző irányú kilengések kísérik. Ez nyilvánvalóan az egyes kristályok egymáshoz vonatkoztatott szabályos elrendeződésének helyreállását regisztrálja. Bizonyítja ezt kadmium monokristályon végzett kísérletünk. A deformált (összenyomott) hely itt szintén pozitív töltést nyert, de a potenciálkülönbség kis ingadozásokkal félóráig is megmaradt.

Nem csupán egyszerű fémkristályok deformációja hoz létre pozitív töltést a nem deformált hellyel szemben. Ugyanezt figyeltük meg fehérjéken is. Zselatint oldottunk fel Ringer-oldatban, Petri-csészébe öntöttük, amikor eléggé megdermedt és a kísérletnek megfelelő rugalmasságú lett, csíkokat vágtunk ki belőle. Ha a zselatin csík két pontjára elektródákat illesztettünk, a galvanométer nem lendült ki. Ha azonban az egyik pontot megnyújtottuk, akkor nem jelentős, de jól észlelhető kilengést tapasztaltunk. A megnyújtott pont töltése pozitív volt, ez tehát az élő, sértetlen szövetnek, míg a meg nem nyújtott pont az elhalt, károsodott szövetnek felelt meg.

Látjuk tehát, hogy mind a fémek, mind a fehérje rácsszerkezetének külső erőkkel előidézett torzulása, deformációja következtében a deformált helyen pozitív töltés jelenik meg. A molekuláris vagy rácsszerkezet e deformált állapota az inaequilibrium-állapot, amely a külső deformáló erők hatásának megszűnte után kiegyenlítődik. *Az élő szövetekben viszont — az élő anyagra vonatkozó általános mozgástörvényünk értelmében — ez az inaequilibrium-állapot, ez a deformált molekuláris struktúra a stabilis, tehát az élő szövetekben szakadatlanul lejátszódó kiegyenlítődési folyamat energiája ezt tartja fenn vagy állítja szakadatlanul helyre.* Ezért jelenik meg az egyensúlyi rácsszerkezet olyan élő szövetekben, amelyekben az anyagcsere-folyamatok zavartak vagy éppen megszüntek, tehát az élő anyag molekuláris szerkezete deformált állapotának helyreállítása vagy fenntartása nem lehetséges, s kialakul a rácsstruktúra kiegyenlítettsége. Említsük még meg röviden, hogy ha az inger, meghatározásunk szerint, az inaequilibrium-állapotban levő struktúrák fenntartását zavarja meg, akkor az ingerelt helyen nyilvánvalóan csökkenie kell a deformációnak és a szerkezetnek közelebb kell kerülnie az egyensúlyi állapothoz. Az ingerelt hely töltésének tehát a nem ingerelthez viszonyítva negatívvá kell válnia. S az ingerfiziológia tanúsága szerint valóban ez a helyzet. A fentiek értelmében az anyagcsere-folyamatok intezitásának és a nyugalmi áram erősségének is szükségszerűen kapcsolatban kell lennie, amire az alkalmazkodással és ingerlékenységgel foglalkozó fejezetünkben térünk vissza részletesen.

Az elmondottak értelmében az élő szövet egyes részeinek elektromos potenciálkülönbsége vagy töltése attól függ, hogy az élő szubsztancia molekulái mennyire deformáltak, vagyis hogy szabadenergiájuk a gerjesztett,

inaequilibrium-állapotban mennyivel haladja meg a nyugalmi állapotban mért értéket. Az egységnyi tömegű élő anyagnak deformált, inaequilibrium-állapotból eredő szabadenergiáját a kémiai potenciál analógiájára az élő anyag potenciáljának nevezzük és μ-vel jelöljük.

Az elektromos potenciálnak annál nagyobbnak kell lennie, minél nagyobb az eltérés a rácsszerkezettől, azaz minél nagyobb a deformáció. Az anyagcserével foglalkozó fejezetünkben azonban kifejtjük, hogy egyrészt a μ-nek a növekedéssel csökkenie kell, másrészt, hogy növekedés ott következik be, ahol a μ értéke nagy. Ott levezetjük, hogy a μ értéke az egyedi fejlődés során csökken és maximális értékét e fejlődés kezdetén veszi fel, így lehetővé téve egy újonnan keletkezett egyed, az ivarsejtek és az embrionális sejtek növekedését. Az elmondottak értelmében tehát az egyedi fejlődés elején kellene észlelnünk az élő szövetet alkotó molekulák rácsszerkezetének legerősebb torzulását, és legnagyobb elektromos töltését is. Lund mérései igazolták is ezt a föltételezést. Mérései szerint az Obelia[22] bimbózáskor kifejezett polaritást mutat. „Egyidejűleg e szervezetben kifejezett elektromos polaritás lép fel: a tenyésző csúcs a test többi részeihez viszonyítva pozitív töltésűvé válik." Lund (1930) megemlíti még, hogy a Pseudotsuga mucronata[23] tenyésző csúcsai a test többi részéhez viszonyítva mindig pozitívak, ha az elektródokat a kérgen alkalmazzuk. „A fán belül fordított irányú a potenciálesés: az alap pozitív töltésű a csúcshoz viszonyítva." (Idézve Went, Jahrb. f. Wiss. Botanik, Bd. 76, 1932. után.)

Látjuk tehát, hogy az élő anyag most kifejtett elmélete összhangban áll az általános mozgástörvényünkből adódó következtetésekkel és ugyanakkor közvetlenül megmagyarázza a bioelektromos jelenségek törvényszerűségeit: *ha az élő anyag nagyobb potenciálja következtében az asszimiláció túlsúlyba kerül a disszimilációval szemben, mint például az embrionális szövetekben, bimbókban, tenyésző csúcsokon, akkor a rácsszerkezet erősebben torzul, távolabb kerül az egyensúlyi állapottól és ennek következtében az ilyen hely pozitív töltést nyer. Ha az asszimiláció folyamatait, tehát az inaequilibriumos struktúra fenntartását vagy állandó megújulását valamilyen inger megzavarja és a strukturális energia csökken, a szerkezet közelebb kerül az egyensúlyhoz, akkor az ilyen helyen negatív hullám jelentkezik. Végül, ha a szövet elhal, egyensúlyi rácsszerkezet jön létre, és ez a hely a szövet élő részeivel szemben negatív töltésű.*

Említettük, hogy a molekulák rácsszerkezete az elhalás után nem marad meg, az elhaláskor fellépő kettőstörés fokozatosan újra eltűnik. Már akkor mondottuk, hogy szerintünk ez a jelenség az autolízis következtében fejlődő kémiai változások eredménye. Ezzel teljesen összhangban áll az a tény, hogy az elhaló szövetek maximális negatív töltése sem marad meg, hanem fokozatosan pozitívabbá válik,[24] valószínűleg az autolízis savanyú termékeinek hatására. A saját kettőstörés és a negatív töltés fellépése tehát olyan jelenségek, amelyek az élő állapotot jellemző inaequilibriumos struktúrának egyensúlyi rácsszerkezetté való átalakulását kísérik. A kettőstörés és a

[22] A hidraállatok (Hydrozoa) tagja. — *A Szerk.*

[23] A fenyők (Pinaceae) egyik faja. — *A Szerk.*

[24] Vö. *Bose*, Elektrophysiologie comparée. Gauthier—Villars et Cie, 151. o., Paris 1927.

negatív töltés későbbi csökkenése már postmortalis, de törvényszerűen bekövetkező autolitikus folyamatok eredménye, amelyekről később beszélünk. Ha tehát a nyugalmi áramot nem magyarázza a lipoid fázis, amelyben a különböző ionok különböző mértékben oldódnak, sem az ionok számára különböző módon átjárható hártyák, hanem azok az élő szövet molekuláinak különleges állapotára vezethetők vissza, akkor az ilyen áramok jelenlétét ki kell tudnunk mutatni a membránok elroncsolását vagy a lipoid felszín megbontását követően, sőt olyan esetekben is, amikor membránokról egyáltalában nem is lehet szó. Laboratóriumunkban Muzsejevvel együtt sikerült is ezt bizonyítani. Kísérleteinket izompéppel, illetve vérsavóval végeztük. Kipreparáltuk a béka mindkét gastrocnaemius izmát, majd az egyiket rövid ideig forró Ringer-oldatba helyezve azonnal elöltük. Ezután a két izmot dörzscsészében finom péppé dörzsöltük el, majd a két pépet kis üvegcsészébe helyeztük és a két preparátumot egy Ringer-oldatban oldott agarral megtöltött üvegcsővel elektromosan összekötöttük. Az edényekbe nem polarizálódó elektródákat merítettünk és azokat érzékeny (10^{-11}) galvanométerekkel kötöttük össze. Az élő izom pépje mindig pozitív töltésű volt az előzőleg elölthöz viszonyítva. Hasonlóképpen sikerült bebizonyítanunk, hogy hosszantartó tetanikus ingerléssel kifárasztott izom pépje mindig negatív a nem kifárasztott ellenoldali izomhoz viszonyítva. Mivel a kémhatás különösen a fáradás következtében savas irányba tolódik el, ami fordított irányú áramot váltana ki, és mivel semmiféle sejtmembrán vagy sejthatár nem maradhatott meg, az áram iránya viszont mindvégig ugyanolyan, mint a nyugalmi áram esetében, kísérleteink bizonyítják, hogy a nyugalmi áram oka nem az ionok egyenlőtlen eloszlása egy membrán két oldalán vagy egy megszakítatlan lipoid fázis hatása, hanem magának az élő anyagnak a molekuláris szerkezete. A kísérleti feltételek között kapott elektromotoros erő nyilvánvalóan kisebb, mint amelyet a sértetlen izomban észlelünk, minthogy egyrészt a sejtszerkezet szétroncsolása károsítja a molekulák inaequilibriumos szerkezetét fenntartó energetikai folyamatokat, s így már elhaló szövetekkel dolgozunk, másrészt az ép izomrost töltését vagy elektromos polaritását fokozza a molekulák vagy micellák láncszerű, a kettőstörést is magyarázó elrendeződése, tehát a nem károsodott struktúra közvetlenül is fokozza a nyugalmi áramot.

Érdekes megemlíteni, hogy ez a „nyugalmi áram" csak a téli békák eldörzsölt izmaiban észlelhető, nyári békák izmaiban viszont nem. Ez megfelel a békaizmok évszakokkal járó mélyreható fiziológiai változásainak, amelyek megnehezítik az ingerületi vizsgálatokat nyári békákon.

Hasonló kísérleteket végeztünk vérsavóval is. A mintát két részre osztottuk, s az egyiket fél óráig 56 fokon inaktiváltuk. Az aktív savót az egyik, az inaktiváltat a másik csészébe öntöttük, majd a csészéket agarral töltött üvegcsővel összekötöttük és az áramokat galvanométerhez vezettük. Az esetek többségében az aktív savó töltése az inaktívhoz viszonyítva megint csak pozitív volt. Egyes esetekben nem észleltünk potenciálkülönbséget; ellenkező értelmű töltés sohasem fordult elő. Várakozásunknak megfelelően a galvanométer kilengése itt az előzőknél is gyengébb volt. Hogy itt sem szerepel elektrolitok és különösen megváltozott hidrogén ion koncentráció hatása, erre utal egyrészt éppen az áramok gyengesége, másrészt az a

tény, hogy a fellépő potenciálkülönbség messzemenően párhuzamban áll a savó felületi feszültségének az inaktiválás során bekövetkező csökkenésével (lásd alább).

Az elmondottak szerint tehát az élő szövet elektromos tulajdonságait, különösen a nyugalmi áram megjelenését és előjelét közvetlenül magyarázza az az elképzelésünk, hogy az élő anyag molekuláris struktúrája inaequilibriumban levő, „torzult" rácsnak felel meg.

Az élő anyagot alkotó molekulák állapotára vonatkozó eme elképzelésünkből számos, kísérletesen is ellenőrizhető következtetés adódik. Nyilvánvaló például, hogy ha az élő molekulák rácsa deformált, és így az egyes atomok vagy atomcsoportok töltései nincsenek az egyensúlynak megfelelő minimális távolságban, akkor a molekulák már meglevő dipolmomentuma növekszik vagy megjelenik az egyensúlyi állapotban különben hiányzó dipolmomentum. *Elhaláskor, tehát olyankor, amikor az élő anyag holttá válik — vagy más szóval: az egyensúlyi állapotban — a molekulák dipolmomentumának csökkennie kell.* (Ez a következtetés csak akkor lenne helytelen, ha a kérdéses molekulákban azonos töltésű pozitív és negatív csoportok felváltva helyezkednének el és így dipolmomentumuk egyáltalán nem volna, illetve ha a deformáció az egész molekula egyenletes megfeszülésében állna. Ez a két eset azonban kizártnak tekinthető.) *Az élő anyag tehát elektromosan polarizált állapotban van külső elektromos erőtér alkalmazása nélkül is, és e polarizáció mértéke elhaláskor, tehát a struktúra egyensúlyi állapotának bekövetkezésekor csökken.* Ennek megfelelően elhaláskor a *dielektromos állandónak* is csökkennie kell. Sajnos, még nem vizsgálták rendszeresen az élő és holt szövet dielektromos állandóját. Csak Fürth[25] közölt néhány összehasonlító adatot aktív és inaktív savóról. A vérsavót egy sor lényeges, később megtárgyalásra kerülő meggondolás alapján tekinthetjük túlélő, bár nem élő szövetnek. Tudjuk, hogy az aktív savó molekulái nincsenek egyensúlyi állapotban, minthogy az inaktiválódás, mint közismert, szobahőmérsékleten, nyugalmi állapotban, minden keverés vagy melegítés nélkül is bekövetkezik. Ebben az esetben a kiegyenlítődési folyamat csupán lassúbb (két-három nap). Fürth mérései valóban a savó dielektromos állandójának csökkenését mutatják inaktiváláskor. Két kísérletet mutatunk be Fürth idézett munkájából (79. oldal):

40. számú kísérlet. Inaktivált (emberi) savó. A savó egy része változatlanul hagyva *(a)*, másik része fél óráig melegítve 50°-on *(b)*, harmadik része fél órán át rázásnak kitéve *(c)*:

$a \ldots\ldots E = 85{,}5 \pm 1{,}0$
$b \ldots\ldots E = 83{,}3 \pm 1{,}0$
$c \ldots\ldots E = 81{,}9 \pm 1{,}0$

Inaktivált tengerimalac savó.

A savóval végzett műveletek ugyanazok, mint a 40. számú kísérletben.

$a \ldots\ldots E = 85{,}2 \pm 0{,}5$
$b \ldots\ldots E = 82{,}8 \pm 0{,}5$
$c \ldots\ldots E = 82{,}2 \pm 0{,}5$

[25] *Fürth*, Annalen der Physik. IV. Folge, Bd. 70. 79. o. 1923.

A fenti eredmények bizonyítják, hogy a savó molekuláinak dipolmomentuma valóban csökken inaktiváláskor. Hogy a dipolmomentumnak ezt a csökkenését a molekuláris struktúra változása okozza, különösen világosan mutatja a következő: „a diszperzitás foka első megközelítésben úgy látszik nem befolyásolja a dielektromos állandót"[26] Az egyensúlyi állapotba való átmenet ténye látható abból, hogy a folyamat spontán, minden külső behatás nélkül megy végbe.

Látjuk tehát, hogy amennyiben rendelkezünk mérési adatokkal, azok megerősítik az élő anyag molekulájának inaequilibriumos struktúrájára vonatkozó elméletünk következtetését, amelynek értelmében e molekulák dipolmomentuma, illetve elektromos polarizációja csökken. További következtetés vonható le az *élő anyag molekulájának alakjára* vonatkozólag. Minthogy általában egyensúly akkor áll be, amikor az ellentétes töltésű atomok vagy atomcsoportok távolsága egymástól minimális, vagyis amikor a legszorosabban helyezkednek el, amikor az elektromos erők a legtelítettebbek, s az egyforma töltésű, azonos atomcsoportok dipolmomentuma nagymértékben a negatív és pozitív töltések „súlypontjának" távolságától függ, nyilvánvaló tehát, hogy e távolság növekedésével egyre távolabb kerülünk általában az egyensúlytól. El kell tehát fogadnunk, hogy az élő molekulát alkotó elongált láncok elhaláskor kicsapódnak és megrövidülnek. *Az élő anyag molekulái tehát szükségszerűen elongáltak a struktúrák inaequilibrium-állapota következtében, s elhaláskor, vagyis az egyensúly felléptekor megrövidülnek.*

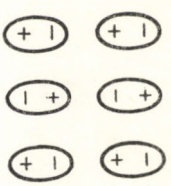
Sok adat mutatja, hogy az élő anyagot felépítő molekuláris téglácskák elongáltak. Utalunk Seifriz[27] munkájára, amelyben az élő anyag több fizikai tulajdonságát elemezve jut erre a következtetésre. „Egyes gélek, például a cellulóz, kaucsuk, zselatin és protoplazma kontraktilitása mindenütt megtaláható, ahol az elemek struktúrája megnyúlt." Számunkra itt az a fontos, hogy az élő anyag molekuláinak megnyúlt alakja éppen inaequilibriumos struktúrájuknak felel meg, s ezt az energiát szolgáltató anyagcserefolyamatok tartják fenn. Elhaláskor éppen ennek következtében kell megváltozniok, megrövidülniök. Néhány megfigyelés közvetlenül is alátámasztja e felfogásunkat. Mindenekelőtt említsük meg újra Meyer röntgenogramjait, amelyeket nyugvó és összehúzódott izomról készített. Az izom ingerléskor és elhaláskor összehúzódik, e folyamat oka éppen az izomrostot alkotó micellák összehúzódása. Az élő anyag molekuláris szerkezetének ezen tulajdonságát az izomszövet mintegy alkalmazza, hogy károsodáskor a strukturális erők munkájára vonatkozó elvünknek megfelelően külső munkát végezzen. Edsall s Muralt[28] miozin[29] oldatokon végzett vizsgálatai szintén felfogásunkat támasztják alá. E szerzők kimutatták, hogy az óvatosan és kíméletesen készített miozin oldatok „folyási kettőstörést" mutatnak, ami a micellák megnyúlt formájának fennmaradására utal. A folyási kettőstörésről kiderült, hogy a pH legkisebb változására és külön-

[26] *E. A. Hafner*, Ergebnisse der Physiologie. Bd. 24. 585. o., 1925.
[27] *Seifriz*, The American Naturalist. v. 63, No. 688, 1925
[28] *Edsall and Muralt*, The Journal of Biological Chemistry. Vol. 89. 1930.
[29] A miozinról később kimutatták (Straub F. B.), hogy voltaképpen aktin és tulajdonképpeni miozin keveréke, s mai neve aktomiozin. — *A Szerk.*

böző másfajta hatásokra eltűnik. Számunkra különösen érdekes és fontos az a megfigyelés, hogy *az oldat egyszerű állásakor is eltűnik a kettőstörés, anélkül, hogy a denaturálódás bármilyen más jele észlelhető lenne.*

Ez legalábbis annyit jelent, hogy a megnyúlt alak egy inaequilibrium-állapotnak felel meg és hogy ezen állapot fenntartásához vagy helyreállításához állandóan energiát szolgáltató biztosító folyamatok kiesése után az első spontán változás a micellák megrövidülésével jár. Az élő anyag molekuláinak vagy micellának megnyúlt alakja nagy jelentőséggel bír, hiszen a dipólok láncok formájában asszociálódhatnak, és így nagy dipolmomentumú, elektromosan erősen polarizált képződmények jönnek létre. A sejtek több alkotórészének, például a mitochondriumoknak és a kontraktilis elemeknek, az izomrostoknak mikroszkópos struktúráját valószínűleg az élő anyag molekuláinak ilyen asszociációja hozza létre. Mivel ezek az asszociációk a nagy dipolmomentumon és a megnyúlt alakon alapulnak, amelyek viszont a molekulák inaequilibrium-állapotának következményei, ily módon, és *csak ily módon* lesz érthető, hogy a sejt elhalásakor miért tűnnek el a mikroszkópos szerkezet ezen legapróbb elemei is: eltűnnek a mitochondriumok, s az idegrostok és izomrostok fibrillumai helyén szemcsés struktúra lép fel stb. (Félreértések elkerülésére ismét hangsúlyozzuk, hogy *elhalásról* beszélünk és nem *rögzítéssel* elért *kicsapásról.* Az előbbi esetben kiegyenlítődési folyamat következik be, amely egyensúlyi állapothoz vezet, az utóbbinak lényege — és itt játszik nagy szerepet a hisztológus művészete a megfelelő rögzítők kiválasztásában — a feltételek megváltoztatása oly módon, hogy az inaequilibrium-állapotban levő struktúrák egyensúlyi helyzetben rögzüljenek. Véleményünk szerint a rögzítők elméletét szintén az itt tárgyalt meggondolásokból és tényekből kiindulva kellene kidolgozni vagy ebben az irányban fejleszteni.)

Bizonyos testnedvekben, amelyeknek szövettani értelemben vett szerkezete ugyan nincs, de amelyekben feltehetően az élő anyag molekulái még inaequilibrium-állapotban vannak, mint például a vérsavóban, csak a felszíni rétegben várható a molekulák orientált elrendeződése. A következő séma mutatja a molekulák eloszlását vagy asszociációját:



Az elektrostatikus vonzás vagy a molekulák elrendeződésének tömörsége a határrétegben tehát a molekulák dipolmomentumának erősségével együtt növekedik. Ha az utóbbi csökken, akkor csökken a hajlam az asszociációra, tehát a *felületi feszültség* is. A savó inaktiválásakor valóban a már említett dielektromos állandón kívül tényleg csökken a felületi feszültség is, még szobahőmérsékleten és minden külső hatás nélkül is. Az élő anyag szerkezetéről adott elképzeléseink tehát szintén közvetlenül magyarázzák a vérsavó felületi feszültségének inaktiválásra bekövetkező már rég ismert csökkenését. Ez annál is érdekesebb, mert a jelenséget magát ugyan igen részletesen vizsgálták, különösen Du Nouy, de más magyarázata még nincs. Állás vagy melegítés, amelyek inaktiválódásra vezetnek, egyidejűleg csökkentik a savó fehérjetestjeinek diszperzitásfokát, aminek *fokoznia* kellene a felületi feszültséget. Feltételezhetnénk ugyan, hogy inaktiváláskor a fehérje micellára adszorbeálódott felületaktív anyagok szabadulnak fel. E feltétele-

zés ellen azonban sok tény szól. Ismeretes, hogy fagyasztással és felolvasztással felszabadíthatók a kolloidok felszínére adszorbeált anyagok. Laboratóriumunkban I. Weichherz javaslatára G. Grinberg elvégezte a megfelelő vizsgálatokat vérsavón. Eredményei szerint az inaktivált savó felületi feszültségének csökkenését nem felületaktív anyagok képződése magyarázza.

Grinberg munkájában néhány más jelenséget is említ, amelyek ellentmondanak e feltételezésnek. Csupán egy törvényszerűségre utalunk, amely egyrészt igen valószínűtlenné teszi e felületaktív anyagok felszabadulására vonatkozó feltevést, másrészt kizárólag most kifejtett elképzeléseink alapján magyarázható kielégítően. A kérdéses összefüggésre egy korábbi munkánkban már utaltunk.[30] E törvényszerűség abban áll, hogy a különböző aktív vérsavók *felületi felszültségének* eltérése az életkortól, az alkattól stb. függően inaktiváláskor kiegyenlítődik, tehát a *különböző savók azonos egyensúlyi állapot felé tartanak.*

Véleményünk szerint ez az összefüggés döntően alátámasztja most kifejtett elképzeléseinket az élő anyag molekuláinak inaequilibriumos struktúrájáról és a felületaktív anyagok keletkezése vagy felszabadulása ellen szól. Az értékeknek természetesen jelentős ingadozást kellene mutatniok, ha az utóbbi feltételezés érvényesülne. Ha azonban egyazon molekulafajta inaequilibrium-állapotával állunk szemben, akkor az egyensúlyi állapottól való eltérés nagyságának megfelelően nagy ingadozások várhatók, ezeknek azonban az egyensúly beállta után el kell tűnniök. Vlès és Gex[31] újkeletű fontos megfigyelése szintén közvetlenül bizonyítja, hogy az élő anyag inaequilibrium-állapotának alapja magában a molekuláris struktúrában áll, és hogy ez utóbbi az egyensúly beálltakor, tehát elhaláskor megváltozik. Vlès és Gex a tengeri sün normális petéjének elnyelési színképét vizsgálták. Azt találták, hogy az nem mutatja a fehérjékre jellemző abszorbciós csíkokat az ultraibolya tartományban, különösen 2600 és 2400 Å között. A fehérjékre jellemző elnyelési színkép azonban a citolízis megindulásakor, tehát elhaláskor megjelenik. Igen valószínűtlennek és megalapozatlannak tűnik számunkra az a feltevés, hogy a fehérjék abszorbciós csíkjai az élő fehérjében valamilyen módon maszkírozva vannak, annál is inkább, mert nem ismerünk erre analóg esetet, az ellenben ismeretes, hogy egyetlen anyag sem képes megzavarni egy másik színképét. A színképelemzés alapja éppen az, hogy az adott mintában levő valamennyi komponens spektrumai egyidejűleg megjelennek. Vlès és Gex eredményei közvetlenül bizonyítják, hogy a fehérjét vagy az élő anyagot alkotó molekulák szerkezete élő állapotban más, mint élettelenben, valamint, hogy az élő szerkezet elhaláskor átalakul a szervezeten kívül vizsgált fehérjemolekulák ismert szerkezetévé. Tudjuk, hogy az elnyelési sávokat a vonalakkal ellentétben a molekulák idézik elő. Világos emellett, hogy ha egy molekula élő állapotban nem mutat elnyelést valamilyen hullámhosszon, elhalt állapotban viszont igen, akkor az élőből a holt állapotba való átmenetkor éppen ilyen hullámhosszúságú sugarat kell kibocsátania. Ezen az alapon Bohr alapvető egyenletével kiszámíthatjuk *azt az*

[30] *E. S. Bauer*, Biochem. Zeitschrift. Bd. 138, 4/6, 1923.

[31] *Vlés et Gex*, Archives de Physique biologiques. vol. 6. 255. o., 1930 (id. *Needham*, Chemical Embriology. vol. I. 335, 1931.).

energiát, amelyet az élő anyag molekulája lead, amikor egyensúlyi állapotba kerül, tehát elhal.

Az elmondottak alapján:

$$E_l - E_t = hv$$

ahol E_l a molekula energiája élő állapotban, E_t holt állapotban, tehát egyensúlyban, h a Planck-féle hatáskvantum és v kibocsátott sugarak frekvenciája. Vlès és Gex eredményei alapján behelyettesítjük a 2500 Å hullámhossznak megfelelő v értéket, tehát:

$$v = \frac{c}{\lambda} = \frac{3 \cdot 10^{10}}{2500 \cdot 10^{-8}} \text{ sec}^{-1}$$

és mivel

$$h = 6{,}55 \cdot 10^{-27} \text{ erg/sec}$$

ebből

$$hv = 6{,}55 \cdot 10^{-27} \times \frac{3 \cdot 10^{10}}{2500 \cdot 10^{-8}} = 8 \cdot 10^{-12} \text{ erg}$$

energiát kapunk, ha egy molekula élő állapotból holt állapotba megy át. Ha a molekulasúlyt 20 000-nek vesszük (a hemoglobin molekulasúlya kb. 16 000,[32] akkor egy molekula tömege:

$$20\,000 \cdot 1{,}65 \cdot 10^{-24} \text{ g}$$

és 1 g fehérjében

$$\frac{1}{20\,000 \cdot 1{,}65 \cdot 10^{-24}} = \frac{10^{20}}{3{,}3} = 0{,}3 \cdot 10^{20}$$

molekula van.

Ebből 1 g élő fehérje holt állapotba való átmenetekor felszabaduló energia:

$$8 \cdot 10^{-12} \cdot 0{,}3 \cdot 10^{20} = 2{,}4 \cdot 10^{8} \text{ erg} = 5 \text{ cal.}$$

Ha a molekulasúlyt 20 000 helyett 10 000-nek vesszük, akkor nem 5, hanem 10, 15 000 molekulasúly esetén pedig 7 kiskalória értéket kapunk. Ha 2500 Å helyett 2400 Å hullámhosszt veszünk, szintén nem változik a nagyságrend. A fenti számítás szerint 1 g élő anyag egyensúlyba jutásakor, tehát elhalásakor 10 kiskalória nagyságrendű energiának kell felszabadulnia. Még nincsenek kísérleti adatok az elhaláskor bekövetkező hőfelszabadulásról, melyek alapján számításunk helyességét igazolhatnánk. Meyerhof, Lepeskin és mások néhány mérése ellentmondásos eredményekre vezetett. Meyerhof nem észlelt hőfelszabadulást, amikor jól légző vörösvértesteket akroleinnel elölt. Lepeskin észlelt hőfelszabadulást, amikor élesztősejteket szublimáttal és kloroformmal ölt el: 1 g fehérjére számított hő átlagosan 2 g

[32] A mai megállapítások szerint 64 500, ami a közölt számítások nagyságrendjét nem sokban érinti, ha 64 000-rel osztanánk, 1,7 cal-t kapnánk. — *A Szerk.*

kalóriával volt nagyobb, mint az a hő, mely az élesztő fehérjéinek ugyanezen anyagokkal történő kicsapásakor szabadul fel. Lepeskin azt állítja, hogy a vörösvértestek esetében is sikerült hasonló jelenséget észlelnie. Ezek a kísérletek azonban alkalmatlanok annak eldöntésére, hogy az élő és az elhalt anyag energiája különbözik-e. Lényegükben helytelenek és egyáltalán nem felelnek a kérdésünkre azok a kísérletek, amelyekben a sejteket vagy szöveteket elölik. A szövetek mikroszkópos szerkezetének változását tárgyalva már említettük, hogy az elhalás és az elölés termodinamikai szempontból lényegbevágóan különbözik. Az előbbi kiegyenlítődési folyamat, amelynek során az inaequilibrium-állapotban levő rendszer a rendszer adott feltételei által meghatározott egyensúlyba kerül. Az utóbbi során viszont mi változtatjuk meg és meglehetősen határozatlan módon a rendszer állapotát és mi hozunk létre valamilyen egyensúlyi állapotot. Kérdésünkre egyértelmű feleletet nyilván csak az elhaláskor felszabaduló hő mérésével kaphatunk. Ha mi öljük el a szövetet, akkor pozitív eredményt csak a korábban tárgyalt régi felfogás alapján várhatnánk, ha ti. feltételezzük valamilyen labilis anyag jelenlétét az élő szövetben, amely az elhalás bármely módja esetén szétesik és mindig ugyanazon vegyület energiában szegényebb módosulatává alakul át. Mint említettük, ez az elképzelés helytelen és újabban meg is cáfolták. Ha azt tartjuk, hogy a rendszer feltételei vagy a strukturális erők nem végeznek munkát, mert a rendszer alkotórészei egyensúlyban vannak és így állapotuk megváltozása nélkül csak mint transzformátorok működnek, akkor elölés esetén épp oly kevéssé várható hőfelszabadulás, mint egy gép megállításakor, és Meyerhoffal együtt tagadnunk kell a struktúrális energiát. Fontos azonban megjegyeznünk, hogy az elölésre vonatkozó kísérletek semmit sem mondanak a strukturális energia létezése mellett vagy ellen. Ha elhaláskor pozitív eredményt észlelünk, azt ebből a szempontból az energiát szolgáltató folyamatok terhére végzett átmeneti „üresjáratnak" tekinthetjük. Más szóval: a hőfelszabadulást például a glukóz fermentatív lebontásával, elégetésével stb. magyarázhatjuk anélkül, hogy a szerkezetben az adott feltételek között bármi változás következne be. Az elhalási folyamat ebben az esetben nem lenne más, mint a kémiai folyamatok végződése egy olyan rendszerben, amelyben egyensúly még nem állt be, de amelyben a rendszer feltételei, azaz a struktúrák nem változnak. Fentebb már megfelelően bizonyítottuk, hogy ez helytelen felfogás és ellentmond a tényeknek. Ha tehát meg akarjuk határozni azt az energiát, amely a struktúrák egyensúlyba való átmenetekor állapotuk megváltozása következtében felszabadul, akkor elsősorban az elhalás és nem az elölés során kell mérnünk. Másrészt nem alkalmazhatunk kalorimetriás módszert, mert nem robbanáshoz hasonló gyors kémiai reakcióval állunk szemben, hanem egy egyensúlyra vezető folyamattal, amely órákig eltarthat mert — mint tudjuk — az élő szövetekben az energiát szolgáltató folyamatok éppen ezt a kiegyenlítődést késleltetik. Végül még azt is ki kell mutatnunk, hogy több hő szabadul fel, mint amennyi a szövetekben lejátszódó és szintén energiát szolgáltató bontó folyamatoknak megfelelne. Ez a plusz képviseli azt a szabadenergia mennyiséget, amelyet az élő állapotban levő anyag ad és amely csökkenhet a feltételek megváltozása nélkül, tehát ezen állapot inaequilibriumos természete következtében.

Hill[33] mérte meg az elhaláskor felszabaduló hőt úgy, hogy eleget tett a fenti követelményeknek. A nyugalmi hőképződés és az oxigénfogyasztással való összefüggés vizsgálata során megfigyelte, hogy oxigénmentes környezetben a nyugvó izom 24 óra alatt oly nagy mennyiségű hőt ad le, amelyet a normális, energiát szolgáltató folyamatokkal, glikolízissel, kreatinfoszfát szétesésével stb. semmiképp nem magyarázhatunk. E hőképződés néhány óráig folytatódik azután is, hogy az izom elvesztette ingerelhetőségét, sőt végül még kissé fokozódik is. Tehát valóban az élő szövet elhalásakor képződő hővel állunk szemben és megállapíthatjuk, hogy elhaláskor sokszorosan több hő szabadul fel, mint amennyit az elhalás idején lejátszódó, ismert energetikai folyamatok termelnek. Hill szerint 1 g izom 8 óra alatt 5 g kalória hőt termel. Nem tisztázódott, hogy elhaláskor milyen folyamatok adnak ekkora energiát. Hill a következőképpen magyarázza adatait: az oxidáció nélkülözhetetlen a sejt normális szerkezetének fenntartásához. Bizonyos fokú oxigénhiány esetén a struktúra károsodik, így olyan anyagok kezdenek szabadon reagálni egymással, amelyek a normális struktúrában nem képesek egymással reagálni, „és az organizált rendszer hamarosan biokémiai folyamatok káoszává alakul át."[34] A membránok és a felületi rétegek azok a struktúrák, amelyek meggátolják a biokémiai folyamatok zűrzavarát, tehát amelyeknek fenn kell maradniok. „Az élet dinamikus egyensúlyát fenntartó és a nem kívánt reakciók lejátszódását megakadályozó, gátló hatásokat tehát nem a homogén közegben levő valamilyen rejtélyes kémiai kontrollban, hanem a reálisan létező anyagi hártyákban és felületi rétegekben kell keresnünk."[35] Természetesen nem véletlenül merül fel ismét ugyanaz a kérdés: különböző fázisokat elkülönítő határfelületekről és hártyákról vagy egyetlen homogén fázison belül lejátszódó folyamatokról van-e szó. Hill a napjainkban uralkodó felfogáshoz csatlakozva tagadja az utóbbi lehetőséget. Már bebizonyítottuk, hogy ha elfogadjuk a rendszer inaequilibrium-állapotát és magába a rendszerbe helyezzük az inaequilibrium fenntartásához szükséges munka forrását — és ez jellemzi az életet — akkor magának a molekuláris struktúrának kell inaequilibrium-állapotot tulajdonítani. Hill feltételezésével ellentétben nem dinamikus egyensúllyal van dolgunk, amit legjobban saját kísérletei bizonyítanak. Hiszen egy dinamikus egyensúlyban levő rendszernek, állapota fenntartásához vagy egyáltalában nincs szüksége energiát szolgáltató folyamatokra, vagy azok forrása a rendszeren kívül van. Hill maga is arra kényszerült, hogy elfogadja az energiát szolgáltató oxidatív folyamatok által fenntartott inaequilibriumos struktúra létezését, s, a sejt normális mikrofizikai architektúrájáról" beszél. Elhaláskor ez a struktúra tűnik el, tehát a mikrofizikai architektúra állapotában rejlő szabadenergia terhére bizonyos hőmennyiségnek kell felszabadulnia. Természetesen nincs kizárva, sőt valószínű, hogy a struktúra ezen változása egyben a kémiai egyensúly eltolódására is vezet, hiszen az utóbbi függ a rendszer feltételeitől. Ezzel a kérdéssel később, az autolízissel kapcsolatban foglalkozunk. Itt csupán a következőket állapítjuk meg: Hill

[33] *A. V. Hill*, Proc. of the Royal Society, B. vol. 103, 1928.
[34] Loc. cit.
[35] Ibid.

kísérletei bizonyítják, hogy elhaláskor hő szabadul fel, amelynek mennyisége jóval nagyobb, mint amennyit az elhaláskor lejátszódó bomlási folyamatok termelnek, s hogy e többlet részben vagy teljesen éppen az élő anyag állapotában a kiegyenlítődéskor bekövetkező változásokkal magyarázható. *Az élő állapotból holt állapotba való átmenet során felszabaduló strukturális energia mennyiségének meghatározása tehát nem abba a nehézségbe ütközik, hogy nem sikerül a hő felszabadulását kimutatni, hanem éppen ellenkezőleg, oly nagy mennyiségű hő szabadul fel, hogy nem tudjuk eldönteni, vajon jogos-e az egész hőt az állapot energiatartalmának tulajdonítanunk, vagy pedig legalább egy részét ismeretlen hasadási folyamatok terhére kell írnunk.*

Ha fenti számításainkkal kapcsolatban Hill adatait használjuk a kérdés megoldására, a következő eredményre juthatunk. Az elhaló izom minden grammja 8 óra alatt 5 kalóriát ad le. Ingerelhetőségét körülbelül 16 óra alatt veszti el. Miután a hőfelszabadulás görbéje majdnem egyenes, feltételezhetjük, hogy ezen idő alatt 10 kalória szabadul fel. Tejsavképződés legfeljebb 2 kalóriát jelenthet, mert 1 g tejsav 385 kalóriának felel meg és 0,5% tejsavtartalom mellett, amely 1 g izomszövetre számítva 1,9 kalóriának felel meg, már bekövetkezik az izom merevsége. Ha még további 2 kalóriát a kreatinfoszfát stb. bomlására vezetünk vissza, akkor 1 g izomszövet esetében még mindig 6 kalóriánk marad. Hill adatai azonban az izom egész állományára vonatkoznak, márpedig az izom, mint ismeretes, 17% szárazanyagot tartalmaz, s így legfeljebb 15%-ot tekinthetünk élő anyagnak, hogy méréseit számításainkkal egybevethessük. Ez 1 g élő anyagra 40 kalóriát jelent, tehát a fentebb számított energiamennyiség nyolcszorosát. Ebből következik, hogy az elhaló izomban a már ismert energiaszolgáltató folyamatokon kívül még egyéb, eddig ismeretlen bomlási folyamatok is lejátszódnak, amelyek ezt az igen nagy, kb. 35 kalóriát jelentő energiamennyiséget adják, vagy az egész hőmennyiséget azon energia terhére kell írnunk, amely a molekula élőből holt állapotba való alakulásakor szabadul fel. Az első feltételezésre vonatkozólag megemlítjük, hogy egyetlen ilyen reakciót sem ismerünk. Hill azonban feltételezi, sőt fel is *kell* tételeznie létezésüket, és ezen ismeretlen, hipotetikus raekciókkal kell magyaráznia mindezt az energiafelesleget. Ez a következtetés elkerülhetetlen, ha tagadja az élő anyag molekuláris szerkezetének különleges inaequilibriumos állapotát.[36] Ezért dolgozatát azzal fejezi be, hogy meg kell találni e reakciókat. A második lehetőséggel kapcsolatban tehát, hogy az egész hőmennyiséget a holt állapotba való átmenetkor felszabaduló energia adja, a következőket kell mondanunk. Az élő anyagot felépítő molekulák molekulasúlyát 20 000-nek véve 5 cal. értéket számítottunk. Ez a feltételezés azonban bizonyos mértékben önkényes. Azon a feltételezésen alapul, hogy a fehérjemolekulák molekulasúlya ebbe a nagyságrendbe tartozik. Tudjuk azonban, hogy a fehérjék molekulasúlyának meghatározása különböző módszerekkel különböző eredményekre vezet. A röntgenogramokon alapuló meghatározások pl. jóval kisebb értékeket adnak. Joggal feltételezhetjük, hogy a nagy molekulasúlyokat az atomcsopor-

[36] Hill utóbb — úgy látszik — arra hajlott, hogy e hőképződést a kamra vízgőz tenziójának kiegyenlítődésére vezesse vissza. E magyarázat ellen szól a görbe menete, amely 24 óra alatt csaknem lineáris s még a végén emelkedik is. Másrészt e feltevést Hill csak az ingerlés által kifárasztott izomra vonatkoztatja.

tok mellékvegyértékei által megkötött vagy abszorbeált különböző csoportok és a molekulák aggregációja magyarázza. Ezen az alapon számításainkban jelentősen kisebbb molekulasúlyokból kellene kiindulnunk, ami nagyobb hőfelszabadulást jelentene az elhalás során, azaz olyankor, amikor a molekulák inaequilibriumos deformált állapotból egyensúlyi állapotba mennek át. Ha a körülbelül 40 kalória hőmennyiséget, amit Hill észlelt, kizárólag a „deformált" és egyensúlyi állapotban levő molekulák szabadenergiájának különbségével akarjuk magyarázni, akkor a molekulasúlyt körülbelül 2500-nak kellene vennünk, ami szintén nem kizárható feltételezés. Különböző szövetek rendszeres vizsgálata különböző fiziológiai állapotokban, valamint az élő állapotban levő molekulák szerkezetének mélyebb megismerése dönthetik el ezt a kérdést.

Igen fontos azon energiatöbblet létezésének és nagyságának kérdése, amely a molekulák élő állapotát megkülönbözteti az egyensúlyi, tehát a holt állapottól. Ez a kérdés a „strukturális energia" nagyságának kérdése. E kérdés nagy jelentőségű azon alapelvünkkel kapcsolatban, amely szerint külső munkát csak a strukturális energia, tehát a szisztémás erők terhére lehet végezni. E kérdés azért is különösen fontos, mert egy energiában gazdag, különlegesen labilis vegyület létezésének feltételezése ellen mindig úgy érvelnek, hogy elhaláskor jelentős mennyiségű hőnek kellene felszabadulnia, ha ilyen vegyület létezne. Már említettük, hogy ez a feltételezés semmit sem magyaráz meg és különösen nem tud magyarázatot adni a nyugalmi állapotban észlelt anyagcserére. Teljesen tisztázatlan marad az is, hogy a labilis anyag „robbanásakor" felszabaduló energia milyen folyamatokat biztosít és milyen munkát végez. Így tisztázatlanul marad az is, hogy egy ilyen „robbanás" esetén mennyi energiára számíthatunk. Egészen más lesz a kép, ha ezzel szemben abból a feltételezésünkből indulunk ki, hogy a felvett tápláléknak, tehát a szénhidrátoknak, fehérjéknek és zsíroknak először az élő molekula molekuláris szerkezetének állapotát kell felvenniük, azaz asszimilálódniuk kell és csak ezen a kerülő úton szabadulhat fel a táplálék energiája, tehát, hogy csak plasztikus anyagcsere létezik és az eközben felszabaduló egész energia a struktúra fenntartását és megőrzését biztosítja, a szervezet külső munkája pedig kizárólag a strukturális energia terhére megy végbe. Kérdésünk ekkor így hangzik: vajon elegendő-e 1 g élő anyagban 5 vagy akár 40 kalória az élő rendszer által végzett külső munka fedezésére? A fehérje elégetésekor felszabaduló energiához (több mint 4000 kalória 1 g fehérjére) viszonyítva ezt az energiát természetesen elhanyagolhatjuk. Ha azonban valamilyen élő szövetet vizsgálunk, például a béka gastrocnaemius izmát, amelynek súlya 1 g és mindössze 10% fehérjét tartalmaz, és a strukturális energiát csupán 5 kalóriának vesszük, akkor ez 0,2 mkg munkának felel meg (1 kalória 0,427 mkg munkával egyenértékű). Az izom e strukturális energiája segítségével tehát 20 kg súlyt emelhetne fel 1 cm magasra. Ugyanilyen eredményekre jutunk, ha a szív összehúzódásakor végzett munkát vizsgáljuk: az emberi szív esetében azt találjuk, hogy a strukturális energia többszáz mkg munkát képes végezni. Látjuk tehát, hogy nemcsak az *élő molekula inaequilibriumos, „torzult" állapotának megfelelő, általunk kiszámított strukturális energiája, hanem annak egy jelentéktelen hányada is képes tételünk értelmében fedezni a szervezet egész külső munkáját.*

Ez érthető, hiszen említettük (és az ingerlékenységgel foglalkozó fejezetünkben részletesen bizonyítjuk), hogy a külső munkát egy kívülről érkező károsítás, az inger teszi lehetővé, amikor a molekulák struktúrája közeledik az egyensúlyi állapothoz, a szövetnek azonban távolról sem szabad teljesen elhalnia, hiszen akkor lehetetlen lenne a munkaképesség gyors helyreállása. Az oxidatív lebontás, a glikolízis és más energiaszolgáltató folyamatok által felszabadított energiamennyiség, amely a strukturális energiához és az élő szövetek által végzett külső munkákhoz viszonyítva hatalmas értéket jelent, a munkaképes struktúra, tehát az élő szövet fenntartásához, regenerálásához és újraképzéséhez szükséges. Később azonban kimutatjuk, hogy ezeket az energiaszolgáltató folyamatokat csak az élő állapot molekuláris szerkezete teszi lehetővé.

Azonban mielőtt kimutatnánk, hogy az élő anyag állapotának most kifejtett elmélete lehetővé teszi az anyagcsere jelenségeinek magyarázatát, szeretnénk itt megállapításaink egyik következményét érinteni. Már említettük, hogy saját elképzeléseink, valamint Vlès és Gex említett kísérletei alapján fel kell tételeznünk, hogy az élő anyag molekuláinak körülbelül 2400—2600 Å hullámhosszúságú sugarakat kell kibocsátaniuk, amikor a deformált, inaequilibriumos állapotból egyensúlyi állapotba mennek át, tehát elhalnak. Gurvics és iskolája valóban igazolta ilyen, bár valamivel rövidebb hullámhosszúságú ultraibolya sugarak létezését és azokat „mitogenetikus sugaraknak" nevezte. E sugarakról máris bőséges irodalommal rendelkezünk. Nagyon sok kutató igen szkeptikus azonban a „mitogenetikus sugarak" létezését illetően. Gurvics saját kísérletei, adatai is sok megoldatlan ellentmondást tartalmaznak. A sugarakat fizikai módszerekkel objektíven kimutatni mind ez ideig nem sikerült és bár Seyfert, valamint Lorenz[37] utolsó kísérleteikben már másodpercenként 10 kvantum/cm² intenzitást is tudtak regisztrálni, kísérleteik mégis negatív eredményeket adtak. Nem tárgyaljuk a mitogenetikus sugarak létezése mellett vagy ellen szóló teljes irodalmat és az összes adatokat, csupán azt hangsúlyozzuk, most kifejtett megállapításainkból elméletileg következik, hogy éppen a színkép említett tartományában várhatunk ilyen sugárzást. Fontosabb azonban, hogy a „mitogenetikus sugarakra" vonatkozó adatok több ellentmondása feloldható lesz, ha a fentiek alapján néhány következtetést vonunk le a sugárzás természetéről. Említettük, hogy az élő anyag molekuláinak dipolmomentuma a deformált állapot következtében nagyobb, mint amekkora megfelelne az egyensúlyi állapotnak; ez magyarázza például a vérsavó nagy, dielektromos állandóját és annak csökkenését inaktiváláskor. Említettük továbbá, hogy élő állapotban ezek a dipólok általában asszociálódnak. Az élő anyag tehát elektromosan polarizált, éppúgy, mintha külső elektrostatikus tér hatása alatt állna. Az élő anyag struktúrájának inaequilibrium-állapota következésképpen elektrostatikus teret hoz létre magában az élő anyagban. Ha az egyensúlyi állapot felé tartó molekulák valóban bocsátanak ki sugarakat, akkor ez elektrostatikus térben következik be és ezért e sugárzásnak *polarizáltnak* kell lennie. Ezzel magyarázható, hogy ilyen gyenge intenzitású sugárzás adhat biológiai hatást, miközben a foto-

[37] *E. Lorenz*, The Journal of General Physiology. vol. 17, No. 6, 1934.

elektromos hatás alapján való regisztrálása megbízhatatlan vagy lehetetlen. Az a tény, hogy ilyen jelentéktelen intenzitású hatással már kiváltható az élő szövet molekuláris szerkezetének ingerülete, tehát károsítása, úgy magyarázható, hogy a struktúrákat a polarizált fény már jóval kisebb intenzitás mellett károsítja, mint a nem polarizált, minthogy a rezgések egy síkban vannak, s így erősebb a hatásuk a molekuláris struktúrára. Nem egyszer tételezték fel, hogy bizonyos biológiai folyamatokra a polarizált fény már minimális intenzitással is erősen hat. A Hold fázisaival egybeeső periódusú bizonyos biológiai jelenségeket (például a kovamoszatok szaporodása, a keményítő éjszakai hidrolízise a növényekben stb.) egyes szerzők megpróbálták kapcsolatba hozni a holdfénynek ezen periódusokban észlelt maximális polarizációjával. Philip[38] megfigyelése szerint például a nappal megvilágított és éjszaka sötétben tartott kovamoszatok jóval lassabban szaporodnak, mint azok, amelyeket éjszaka holdfény világít meg. Szerinte a jelenség a holdfény erős polarizációjával magyarázható. Semmens[39] megfigyelte a Tropacolum és más növények levelein, hogy ha éjszaka a levelek egyik felét a holdfény hatásának tette ki, másik felét viszont sztaniolpapírral takarta le, a megvilágított levélfelekből a keményítő gyorsabban tűnt el, mint a megvilágítatlanakból, feltéve, hogy a kísérletet abban a holdfázisban végezte, amikor a holdfény polarizációja maximális. Teliholdkor végzett kísérleteiben, tehát amikor a holdfény polarizációja minimális, nem észlelt különbséget. Mindezek a kísérletek a legjobb esetben is csak közvetve mutatják a polarizált fény jelentőségét bizonyos biológiai folyamatokban. E kérdés egzakt kísérleti vizsgálatára még nem került sor, ezt a munkát a közeljövőben kívánjuk elvégezni laboratóriumunkban. Meg kell azonban említenünk, hogy valószínűleg a röntgensugarak esetében is észlelhető a polarizált sugarak erősebb hatása az élő szövetek struktúrájára, a nem polarizált sugarakkal szemben. Véleményünk szerint erre világosan utalnak Shimoda[40] megfigyelései. Szerinte „a csirkeembrió-szív szövettenyészetét a szekunder röntgensugarak lényegesen károsítják és bizonyos feltételek között el is ölik. Ugyanakkor a primer sugarak még maximális dózisban sem fejtettek ki hatást a növekedésre." Azt is tisztázta, hogy a károsító hatást nem egy szekunder elektronsugárzás, hanem szekunder karakterisztikus röntgensugárzás magyarázza. Tudjuk viszont, hogy a szekunder karakterisztikus sugárzás polarizált. A sugarak hatásában mutatkozó, nagy különbség, amelyet Shimoda állapított meg, aligha magyarázható más körülménnyel.

Ha beigazolódik a polarizált fény különleges hatása az élő szövetekre, akkor meg tudnánk magyarázni a szövetekből eredő, de igen jelentéktelen intenzitású ultraibolya sugarak biológiai hatását is. Egyben megértenénk a fotoelektromos hatás alapján történő regisztrálás megbízhatatlanságát vagy lehetetlenségét, hiszen ismeretes, hogy a polarizált fény fotoelektromos mérésének eredménye jelentős mértékben függ a sugár véletlenszerű irányától. Nyilván igen kicsiny annak a valószínűsége, hogy a sugár fényvektorának síkja éppen merőleges legyen a fém felszínére, ami lehetővé tenné az egész intenzitás regisztrálását.

[38] *Philip*, Nature. 130, 665, October 29, 1932.
[39] *E. Sidney Semmens*, Nature, 130, 243, August 13, 1932.
[40] id. *Вендровский*, Arch. f. exp. Zellforschung. Bd. XIV. 1933.

Az élő anyag szerkezetéről vagy állapotáról ebben a fejezetben kifejtett elképzeléseink tehát lehetővé teszik a „mitogenetikus sugarak" tanulmányozása során felmerült bizonyos ellentmondások megoldását. Az élő anyag elméletéből, mint kimutattuk, teoretikusan éppen ilyen hullámhosszúságú polarizált sugárzást várhatnánk, még a „mitogenetikus sugarakra" vonatkozó kísérletes adatoktól függetlenül is. Elméletünk szerint sugárzás akkor lép fel, amikor az élő anyag molekulái inaequilibriumos deformált állapotukból egyensúlyi állapotba mennek át vagy ahhoz közelednek. E folyamat viszont szakadatlanul bekövetkezik, hiszen ez a disszimiláció kezdeti, mondhatnánk, legelső fázisa. Egyes molekulák fő- vagy mellékvegyértékeikkel megkötik a táplálékból asszimilálásra kerülő vegyületeket, miközben megfelelő módon átépülnek és közelednek az egyensúlyi állapothoz, egyidejűleg viszont más molekulák deformált állapotot vesznek fel. Sugárzást csak akkor várhatunk tehát, ha dominálni kezdenek a kiegyenlítődés, a disszimiláció, azaz az egyensúlyi állapotba való átmenet folyamatai, és az asszimiláció legalább időlegesen megszűnik, tehát amikor a deformált, inaequilibrium-állapotra jellemző energia az egész szövetben felszabadul. Ez következik be elhaláskor vagy ingerek okozta károsodáskor, amelyek gátolják az inaequilibrium fenntartását biztosító folyamatokat és ezzel felszabadítják a strukturális energiát a külső munka számára. Így izomösszehúzódáskor a károsodás a molekulákat közelebb hozza az egyensúlyi állapothoz, ami — mint láttuk — a szövet, például az ideg megfelelő helyeinek negatív elektromos töltésében jut kifejezésre. Nyilvánvalóan teljesen megfelel ennek az a tény, hogy az úgynevezett „mitogenetikus sugarakat" éppen ilyen körülmények között figyelték meg. Sugárzik a vér, amely spontán inaktiválódik, miközben felületi feszültsége és dielektromos állandója csökken, s ez azt mutatja, hogy nagy dipolmomentumú deformált molekulái egyensúlyi állapotba mennek át. Sugároznak a szövetek azon területei, amelyekben nekrobiotikus folyamatok uralkodnak, sugároznak az összehúzódó izmok és az idegek az „ingerületi hullám" régiójában. Nyugalomban levő izom és idegszövet viszont nem sugároz. Helyes utalnunk a következő körülményre is. Mint kimutattuk, elméletünk szerint a deformált, élő molekulák egyensúlyi állapotba való átmenetekor kisugárzott sugaraknak a színkép ultraibolya tartományába kell esniük és az élő struktúrák elektromos polaritása következtében polarizáltaknak kell lenniük. Az élő szövetekben ez a folyamat mindig az asszimiláció folyamatával, tehát új deformált molekulák képződésével áll kapcsolatban. Tudjuk, hogy az élő szervezet anyagcseréjének egyik legkevésbé érthető folyamata a különböző vegyületek optikailag aktív módosulatainak létrejötte. Szintetikus úton közismerten csak racem vegyületeket kaphatunk. Optikailag aktív változatok előállításához vagy már optikailag aktív vegyületeket, vagy az élőlényeket és fermentumaikat kell segítségül hívni. Azonban Kuhnnak nemrégiben sikerült racem vegyületekből elliptikusan polarizált fény[41] segítségével optikailag aktív változatokat előállítania. Nem zárható ki tehát, hogy éppen a kérdéses sugárzás játszik szerepet, amikor optikailag aktív modifikációk jönnek létre az anyagcserében.

[41] Olyan fénynyaláb, amelyben a fényvektor végpontja elliptikus csavarvonalat ír le. — *A Szerk.*

Mindeddig csupán a fizikai jelenségeket (például röntgenogramok, polarizált fényben észlelt tulajdonságok, elektromos töltés, dielektromos állandó, felületi feszültség) tárgyaltuk, amelyek jellemzők az élő szövetek molekuláinak állapotára, szemben a halál utáni egyensúlyi állapottal, vagy azokat a fizikai jelenségeket, amelyek az energetikai kiegyenlítődés folyamatát kísérik az egyensúlyi állapotba való átmenet során, mint a hőképződés, a sugárzás, valamint a fenti jellemzők változásai. Vajon a fenti elképzelésekből következtethetünk-e *kémiai* változásokra is vagy más szóval, miképpen magyarázhatjuk ezen elképzelések segítségével az anyagcsere folyamán az élő szövetekben lejátszódó kémiai folyamatokat és általában miképpen kell ezek alapján elképzelnünk az anyagcserét?

Ha a molekula „deformált", tehát benne a töltést hordozó egyes atomok vagy atomcsoportok (gyökök) elektrostatikus erői nem az egyensúlynak megfelelően helyezkednek el, akkor az a modern elképzelések szerint az egyensúlyi állapotban levő molekulával szemben telítetlen, szabad vagy járulékos „maradék" vegyértékekkel rendelkezik. Ezen molekulák deformált inaequilibriumos struktúrájuk következtében létrejövő nagyobb szabadenergiája kémiai vonatkozásban is nagyobb aktivitást, nagyobb reakcióképességet jelent. Az elméleti kémia nyelvén ez annyit jelent, hogy 1. ezek a molekulák a reakcióba lépő molekulákkal való ütközés előtt már *aktivált állapotban* vannak: *aktiválási energiával rendelkeznek*, 2. *akciókonstansuk* nagyobb, mint nyugalmi állapotban. Aktiválási energia alatt „azt az energiamennyiséget értjük, amellyel a reakcióban álló, tehát a maximális potenciális energia állapotában levő végtermékek felülmúlják a kiinduló anyagok átlagos energiáját.[42] Az akciókonstans pedig „megmutatja, hogy hány ütközés eredményes azok közül, amelyekben aktiválási energiával rendelkező molekulák vesznek részt. Ez a molekulák szerkezetével áll kapcsolatban."[43] Az akciókonstans nyilvánvalóan nagyobb, ha a reakcióban résztvevő egyik molekula nagyszámú, telítetlen maradék vegyértékkel rendelkezik, mintha ugyanabban a reakcióban ugyanaz a molekula kevesebb telítetlen vegyértékkel bírna. Az utóbbi esetben a reakció esetleg nem is következik be, míg az előbbi esetben a reakció jelentékeny sebességgel megy végbe. Ez a helyzet minden esetben, amikor az egyensúlyi állapotban levő kérdéses molekulákkal (ahogyan az élő anyagon kívül léteznek) energiát kell közölni ahhoz, hogy reakcióba léphessenek, mert a molekulák ütközésekor fellépő energia erre nem elegendő. Ha azonban egyébként azonos körülmények között a molekula eleve deformált, akkor a szabad vegyértékek következtében az „ütközésre érzékeny részek" száma jelentősen nagyobb és a reakció bekövetkezhet. Ugyanez a helyzet az aktiválási energiával is. Mivel a deformált molekulák potenciális energiája az inaequilibriumos struktúra következtében nagyobb, ez egyben azt is jelenti, hogy azok tulajdonképpen már az ütközés előtt aktiváltak, más szóval, hogy az ütközéskor létrejövő reakcióhalmaz energiája nagyobb, mint a kiinduló anyagok és végtermékek egyensúlyi állapotban mért átlagos energiája, sőt az ütközés energiá-

[42] *W. Hückel*, Theoretische Grundlagen der organischen Chemie. Bd. II. 227 o. s köv. Akad. Verlagsges., Leipzig 1931.
[43] Ibid.

jától is független. Tehát ebben az esetben reakció akkor is bekövetkezik, amikor nem deformált molekulák esetében nem lépne fel.

Tehát az élő anyag molekuláinak állapotára vonatkozó elméletünk közvetlenül magyarázza azt a tényt, hogy az élő szövetek anyagcseréjének alig néhány reakciója következik csak be a szervezeten kívül, ugyanolyan hőmérséklet, nyomás, vegyhatás stb. mellett. Amikor a biokémikusok az élő anyag különleges molekuláris állapotának feltételezése nélkül próbálják magyarázni az élő szervezetben lejátszódó jelenségeket, a nehézségeket itt is a felületi katalízis segítségével vagy annak feltételezésével próbálták elkerülni, hogy annyi fermentum van, ahány reakciót észlelnek. Ekkor azonban a legkülönbözőbb fermentumok csodálatos és harmonikus együtthatását kell feltételezni, ahogyan ez például a zimáz által előidézett alkoholos erjedésben megfigyelhető. Elméletünkből kiindulva mindezek a feltételezések feleslegessé válnak.

Megemlítjük még, hogy elméletünk szerint az élő szövet deformált molekuláinak dipolmomentuma nagyobb, mint az egyensúlyi állapotnak megfelelő érték. Viszont „*a dipolmomentum növekedése* egymagában *fokozhatja a reakciósebességet* anélkül, hogy a reakcióban résztvevő anyagok ionokra disszociálnának. Elvben fel kell tételezni halogenideknek és más, erős savak észtereinek esetében is, hogy dipolmomentumuk alapján válik lehetségessé reakciójuk más molekulákkal. Elképzelhetjük tehát, hogy katalizátorok nélkül nem minden olyan reakció zajlik le ionreakció alakjában, amelyben az anyagok katalizátorok jelenlétében ionosan reagálnak."[44]

Csak röviden érintettük ezt a következtetést annak bemutatására, hogy a föntebb említett fizikai módszerek segítségével nem csupán az élő anyag molekuláinak különleges, deformált, inaequilibrium-állapotát tudjuk bizonyítani, hanem elméletünk alapján valószínűleg az anyagcsere kémiai reakciói és azok lefolyása is magyarázatot nyernek.

Fenti reakciókinetikai meggondolásaink alapján is ellenőrizhetjük azon számításainkat, amelyek az élő és a holt anyag energiájának különbségére, tehát a „strukturális" energiának nevezett energiára vonatkoznak. Valamely reakció aktiválási energiája ugyanis nem egyéb, mint az az energia-többletérték, amellyel a reagáló molekulák az inaktív molekulákkal szemben rendelkeznek. Következésképpen az élő anyag reakcióképes aktív molekulájának deformált állapotában körülbelül akkora „strukturális energiája" lesz, amekkora megfelel az általában vizsgált reakciók aktiválási energiájának. Az aktiválási energiát a következő képlet adja:

$$q = R \frac{T_1 T_2}{T_1 - T_2} \log \frac{K_1}{K_2}$$

K_1 és K_2 a reakciókonstans T_1 és T_2 hőmérsékleten, R a gázállandó. $Q_{10} = 4$ hőmérsékeleti koefficiens és 300° hőmérséklet esetében

$$q = 28\,000 \text{ cal/mol}$$

[44] Loc. cit. 268. o. s ugyancsak 18. fejezet 4. §. A dipolmomentum és a reakciósebesség, 264. o. (uo. irodalom).

értéket kapunk. Ha az élő anyag molekulasúlyát ismét 20 000-nek vesszük, akkor

$$q = \frac{28\,000}{20\,000} = 1{,}4 \text{ kalória}$$

2500 molekulasúly esetén pedig

$$q = \frac{28\,000}{2500} = 11{,}2 \text{ kalória}$$

értéket kapunk. Tehát az eredmény:

Molekulasúly	Strukturális energia Bohr képlete alapján (kalória)	Aktiválási energia (kalória)
20 000	4	1,4
2 500	40	11,2

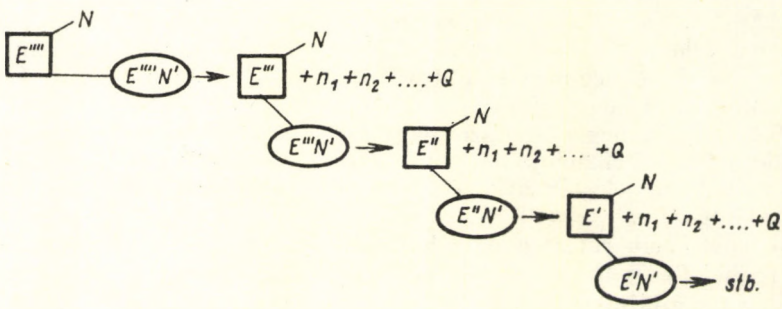
Az élő anyagot alkotó molekulák „strukturális energiája" tehát valóban ugyanolyan nagyságrendű, mint az aktiválási energia. Természetesen nem várhatunk pontos kvantitatív egyezést, hiszen ezek csak átlagértékek, amelyeket úgy kaptunk, hogy eltekintettünk a reakciók és sajátosságaik meghatározásától, valamint az élő szövet állapotától, tehát molekuláinak az egyensúlyi állapottól való változó eltéréseitől. Abból, hogy a számított és Hill kísérleteiben megmért strukturális energia, bár ugyanolyan nagyságrendű mint az in vitro lejátszódó kémiai reakció aktiválási energiája, de a számított energia mégis 3—4-szer nagyobb, arra következtethetünk, hogy az élő molekulák deformációja nagyobb, mint az, amelyet a reakciók többségében a reagáló molekulák ütközése általában létrehoz, ami eleve valószínű következtetés.[45]

Félreértések elkerülésére még hangsúlyoznunk kell a következőket. In vitro reakciókban a reakcióba lépő molekulák (tehát a reakcióhalmaz) aktiválási energiájukat csak az ütközés idején vagy általa érik el. Ilyenkor a nagyobb aktiválási energia kisebb reakciósebességet jelent és az aktiválási energia igen kis mértékű növekedése is már igen jelentősen lassítja a reakciósebességet. Ha ezt az összefüggést egyszerűen alkalmaznánk az élő szövetekben lejátszódó reakciókra, az aktiválási energia 3—4-szeres növelése azt jelentené, hogy ezek a reakciók végtelen lassúakká válnak. Az összefüggés ilyen kiterjesztése azonban helytelen, minthogy azon alapul, hogy a reakcióban levő molekulákat ütközések aktiválják. Mivel a közlendő aktiválási energia nagy és a reakcióban levő molekulák, mondhatni, nehezen deformálhatók, tehát a reakció lassú lesz. Ha azonban a molekula, mint az élő szövetben, már nincs egyensúlyi állapotban és erősen deformált, akkor természetesen az ilyen összefüggés nem érvényesülhet.

[45] E speciális következtetést a 93. o. jegyzete nem engedi meg ugyan, ez azonban nem érinti általában a gondolatmenet érvényességét. Feltehető, hogy a kérdés további kísérletes vizsgálata végül is Bauer e következtetéseit is meg fogja erősíteni. — *A Szerk.*

Ebben a fejezetben kifejtett elmélet alapján, az élő anyag általános mozgástörvényeiből kiindulva tehát fogalmat alkothatunk az anyagcsere folyamatairól. Ez az elképzelésünk vázlatosan a következő. Az élő anyag molekulája inaequilibrium-állapotban van és ezért telítetlen vegyértékei vannak. Az élő anyag molekuláinak ez az állapota teszi lehetővé a szervezetben lejátszódó bontási és oxidációs folyamatokat. A tápanyagok molekuláit az élő anyag molekuláinak szabad vegyértékei megkötik Ütközéskor az élő anyag molekuláinak elektromos tere deformálja azokat. Így alakul ki a reakcióhalmaz, amelyben bekövetkezik az átalakulás is. A tápanyagok molekuláinak potenciális energiája eközben közvetlenül arra szolgál, hogy megakadályozza az élő anyag molekulájának átmenetét egyensúlyi állapotba vagy arra, hogy regenerálja a molekulát az átalakulás után. Mivel azonban növekedés hiányában a tápanyagok molekuláinak bomlástermékei és az e folyamatnak megfelelő hő felszabadulnak és kilépnek, a létrejött molekulának azonnal újra egyensúlyi állapotba kellene kerülnie, ha nem lenne anyagcsere, ha tehát az egyensúly bekövetkezése előtt nem ütközne ismét a tápanyagok újabb molekuláiba és így tovább. Az anyagcsere energiaszolgáltató folyamatai tehát az élő anyag molekuláját állandóan inaequilibrium-állapotban tartják.

Ha az anyagcserét nem kíséri növekedés, a folyamatot vázlatosan a következőképpen mutathatjuk be:



E az élő anyag molekuláját, N a tápanyagok asszimilációra kerülő molekuláját, n_1, n_2 . . . . . a keletkező bomlástermékeket és Q a bomlási folyamatnak megfelelő felszabaduló hőmennyiséget jelenti. A körökben foglalt jelek jelzik a reakcióhalmazokat, amelyek a tápanyag-molekulákkal való ismételt ütközések alatt állandóan létrejönnek. E indexei a molekulák deformált aktív állapotát jelentik, csökkenő számuk utal arra, hogy az élő anyag molekulájának inaequilibrium-állapota nem változatlan, hanem szükségszerűen csökken. Ez következik az élő anyag elméletétől függetlenül később levezetendő képletből, amely szerint a szabadenergiának csökkennie kell a tömeg változatlanul maradása mellett, tehát *ha nincsen növekedés* (nem növekedik az élő anyag állománya). Ennek a képletnek kell érvényesülnie az adott speciális mechanizmusban is. A képlet egyébként közvetlenül adódik a strukturális erők munkájának elvéből és egyértelmű Rubner

az élet tartamának és az anyagcsere intenzitásnak összefüggését kimondó törvénye alapján levont alábbi következtetésével: „A szerves tápanyagok lebontását és energiájuk ezzel kapcsolatos átalakulását a protoplazma atomjainak csoportosulásában beálló állandó változások, mondhatnánk tehát, hogy az élő anyag belsejében és felületén végbemenő munka kíséri."[46] Az élő állomány belsejében és felszínén lejátszódó és az atomok átrendeződésével járó munka természetesen csak akkor mehet végbe, ha az élő anyag molekuláinak struktúrája inaequilibriumban van, ebből viszont az következik, hogy minél tovább jut a bontás, annál kisebb lesz a struktúra munkavégző képessége, vagyis a molekulák közelednek az egyensúlyhoz, amit vázlatunkon az indexek csökkenő számával jelöltünk. Rubner is szükségszerűen ugyanerre a következtetésre jutott.

Ha az anyagcsere folyamán az élő anyag molekuláinak szabadenergiája nem csökkenne, akkor az anyagcseréről most adott képünket egyszerűen úgy is magyarázhatnánk, hogy a molekula nálunk csupán mint közönséges katalizátor szerepel és a reakcióból mindig változatlanul kerül ki. A szabadenergia csökkenése természetesen nem véletlen és lényegtelen jelenség, hanem elkerülhetetlen következménye annak, hogy ebben az esetben nem általánosan elfogadott értelemben vett katalitikus hatással vagy fermentummal állunk szemben. Egy fermentum esetében a reakció menete és a reakció során bekövetkező energiafelszabadulás a fermentum létezésének nem szükségszerű feltétele. Katalitikus hatás esetében pedig az összefüggés egyoldalú lenne; a reakció ugyan nem következik be (vagy végtelen lassan játszódik le) katalizátor nélkül, de a katalizátor létezhet az általa serkentett reakció nélkül is. Esetünkben viszont a következő a helyzet a katalizátor (azaz a „katalizátor"-ként működő molekula deformált inaequilibrium-állapota) egyrészt maga is részt vesz a reakcióban és nem csupán keresztülviszi azt, másrészt kizárólag annyiban és addig létezhet, amíg képes megtartani inaequilibrium-állapotát azon reakció eredményeképpen, amelyet éppen említett állapota tesz egyáltalában lehetővé. Közvetlen tények bizonyítják, hogy ez valóban így van. Tudjuk például, hogy az élesztő zimáz „inaktiválódik" egyszerű állás közben, ez a folyamat azonban nem következik be vagy csak jóval később, ha a zimázhoz szőlőcukrot adunk és ily módon fenntartjuk az erjedés folyamatát. Általános szabályként tehát azt tételezhetjük fel, hogy az élő anyag molekulái egyensúlyi állapotba mennek át és elveszítik „fermentatív" képességüket, ha nincsenek jelen tápanyag-molekulák, amelyek az említett módon lebonthatók és átalakíthatók, amikor az élő anyag molekuláiba ütköznek. Ilyen eset áll valóban előttünk az úgynevezett *autolízis* esetében. Ha egy élő szövetet elkülönítünk és nem adunk hozzá tápanyagokat (tehát molekulákat, amelyekkel oly módon reagálhat, hogy biztosítja állapotának fennmaradását), akkor az élő szövet molekulái szétesnek. Az autolízis jelenségét általában azzal magyarázzák, hogy minden élő szövetben, minden élő sejtben van proteolitikus fermentum is. Érthetetlen marad ekkor azonban, hogy miért csupán az elhaló, de nem az

[46] *M. Rubner*, Das Problem der Lebensdauer und seine Beziehungen usw. 205. o.; München u. Berlin 1908.

élő szövetben lép fel autolízis. Itt ismét a sejten belüli hipotetikus határfelületeket és hártyákat hívják magyarázatul, amelyek állítólag megakadályozzák a fermentumok érintkezését a fehérjékkel vagy elfogadják, hogy a közegben uralkodó feltételek, például a folyékony fázis aciditása stb. akadályozzák meg a fermentumok hatását az élő sejtben. Az autolízis úgynevezett latens szakaszának magyarázatául felhozzák, hogy bizonyos idő szükséges, míg az elhalás következtében a közeg feltételei annyira megváltoznak, hogy a fermentum aktiválódjon, vagy míg a határfelületek annyira eltűnnek, hogy a fermentum érintkezésbe kerülhet a fehérjével. Ismeretes azonban, hogy kísérletben a hozzáadott zselatin latens periódus nélkül azonnal bomlik, tehát a fermentum kezdettől fogva aktív volt. Tehát az autolízis jelenségeiben sem elegendő feltételezni egy külön fermentumot, amely az élő anyagot felépítő molekuláktól függetlenül létezne és előidézné szétesését, de csak annak elhalása után. Ha mégis meg akarnánk őrizni ezeket az elképzeléseket, pontosabban e terminológiát (hiszen konkrét elképzelések nincsenek), akkor is mindezek a tények azt jelentenék, hogy *nem a fermentum hatása és közeg feltételei változnak, hanem a lebontandó szubsztrátum, tehát a fehérje változik meg elhaláskor, így válik alkalmassá a fermentum hatására és így következik be az autolízis.* Tehát a szokásos terminológiát követve is oda jutunk, hogy a fehérjemolekulák állapota más élő és más holt állapotban. Másrészt viszont a molekulák deformált, inaequilibrium-állapotából kiindulva, amely — mint láttuk — közvetlenül magyarázza „fermentatív" jellegüket, kémiailag aktív állapotukat, felesleges feltételeznünk egy olyan proteolitikus fermentumot, amely minden sejtben megvan, de csak a halál után lesz aktív. Ez esetben a zselatin proteolízisének azonnali megindulását a túlélő szövet molekuláinak még meglevő aktív állapota magyarázza, a latens periódus után bekövetkező szétesés pedig a molekulák inaequilibrium-állapota fenntartotta s az által meghatározott reakciók hiányának a következménye. Maga a latens szakasz az aktív, deformált állapotból az egyensúlyba való átmenet következménye. Ez az átmenet még nem jár észrevehető kémiai folyamatokkal és megelőzi a kémiai módszerekkel kimutatható szétesést.

Meg kell még vizsgálnunk azt a kérdést, hogy az élő anyag itt kifejtett elmélete alapján milyen kémiai változásokat kell várnunk, amikor a molekulák egyensúlyi állapotba mennek át, tehát bekövetkezik az elhalás.

Abból, hogy az élő anyag molekuláinak inaequilibriumos struktúrájuk következtében vannak olyan vegyértékeik, amelyek az egyensúlyi állapotba való átmenetkor eltűnnek, következik, hogy a mellékvegyértékek által megkötött atomcsoportoknak vagy molekuláknak az elhaláskor fel kell szabadulniok, mielőtt a molekulák kémiailag észlelhető további szétesése bekövetkezne.

Véleményünk szerint éppen ezzel magyarázható az „ammónia traumatikus képződése", amelyet Parnas vizsgált részletesen. Parnas[47] mutatta ki, hogy a szövetek mechanikus roncsolásakor hirtelen ammónia képződik és a folyamat egy percen belül lejátszódik. Parnas hangsúlyozza, hogy az ammónia fokozott képződése trauma esetén a harántcsíkolt vázizomzatra külö-

[47] *Parnas u. Mozolowski*, Bioch. Zschr. Bd. 184, 1927.

nösen jellemző. Táblázatában közli a traumás ammónia képződését más szövetek esetében is. Kitűnik, hogy ez minden szövetben megfigyelhető, bár kisebb mértékben. Kimutatta azt is, hogy még a vértestektől elkülönített vérplazma is termel ammóniát, az első órákban gyorsan, majd gyengébben, 24 órán át. Ha a plazma vörösvértesteket tartalmaz, a fokozott ammóniaképződés azok hemolízisekor lép fel.

Kiderült, hogy „a traumás ammónia felhalmozódásának értéke az ammóniumtartalom fiziológiás ingadozásai felső határának felel meg", továbbá, hogy „hőkoaguláció során ugyanolyan mennyiségű ammónia halmozódik fel, mint trauma hatására". Ha figyelembe vesszük, hogy alapelvünk értelmében a külső munkát az összehúzódó izom strukturális erői végzik, tehát munkavégzés közben az izom struktúrája közelebb kerül az egyensúlyi állapothoz, továbbá, hogy a vérsavó álláskor spontán inaktiválódik, miközben dielektromos állandója és felületi feszültsége a molekulák egyensúlyi állapotba való átmenete következtében csökken. Ezek az adatok azt bizonyítják, hogy az ammónia traumás képződése az élő anyag deformált molekuláinak egyensúlyba való átmenetét kísérő és ezáltal előidézett jelenség, mert az élő molekulák egyensúlyi állapotban eltűnő mellék vegyértékeikkel megkötnek bizonyos mennyiségű NH_2 csoportot. Különösen e feltevés mellett szól, hogy az ammónia autolitikus képződése nem engedelmeskedik a tömeghatás törvényének. Magától adódik a gondolat, hogy a táplálékfehérjéknek az élő anyag által asszimilált aminosavait, mielőtt azok a reakcióhalmazban átalakulnának, NH_2 csoportjaikkal éppen ezek a mellékvegyértékek kötik meg, amelyek elhaláskor eltűnnek és így felszabadítják a traumatikus ammóniát. Az is várható, hogy az asszimilációra kerülő más tápanyagok, például a zsírok és szénhidrátok molekuláit is átalakulásuk előtt először az élő anyag molekuláinak mellékvegyértékei kötik meg, és ezért ezek elhaláskor felszabadulnak. Mint bizonyítékot említhetjük a protoplazma úgynevezett szétválását (Entmischung) autolíziskor, vagy az in vivo bekövetkező patológiás, degeneratív vagy nekrobiotikus folyamatokban. Mint ismeretes, a sejtben ezekben az esetekben zsír- vagy lipoidszemcsék szabadulnak fel, amelyek addig valamilyen formában meg voltak kötve és festési módszerekkel nem voltak kimutathatók. Magyarázatot nyer így Du Nouy azon megfigyelése is, hogy a vérsavó felületi feszültsége nátriumoleát hatására az első pillanatban ugyan jelentősen csökken, de néhány perc múlva ismét normális lesz. A jelenséget csak úgy magyarázhatjuk, hogy a savóhoz adott zsírmolekulákat az aktív savó fehérjemolekulái megkötik. Azok az adatok, amelyek szerint a nem aktív savó felületi feszültsége nem teljesen vagy egyáltalában nem áll helyre, mutatják, hogy a megkötést lehetővé tevő mellékvegyértékek létezése összefügg e molekulák aktív állapotával.[48]

Az élő rendszerek eddig kifejtett általános törvényei szükségszerűen elvezetnek ahhoz a következtetéshez, hogy az élőanyag inaequilibrium-állapotát annak molekuláris struktúrája, nem pedig több fázis jelenléte és a fázishatá-

[48] *Isar*, Zschr. f. exp. Therapie und Immunolog. Forsch. Bd. 21; *Blumenthal*, ibid.; L. *Farmer-Loeb*, Bioch. Zschr. Bd. 136, 1923.

rok szerkezete magyarázza. Sikerült kimutatnunk, hogy ez a következtetés ellenőrizhető fizikai és kémiai módszerekkel, és hogy azt a rendelkezésre álló adatok teljesen alá is támasztják. Kimutattuk továbbá, hogy az élő anyagnak ez feltételezéseken és adatokon alapuló elmélete lehetővé teszi az anyagcsere és az anyagcsere általános törvényeinek magyarázatát és a folyamatok mechanizmusának konkrét elképzelését. Az anyagcsere törvényszerűségeiről, a struktúra és az energiaszolgáltató folyamatok kapcsolatáról az általános mozgástörvények alapján levont következtetéseink ugyancsak az élő anyag elméletéből következnek. Egy sor paramétert kaptunk, amelyekkel arányosan változik, amelyek segítségével tehát megmérhető az élő anyag potenciálja. A potenciál mérhető az elhaláskor felszabaduló hőmennyiséggel, a kibocsátott vagy az élő állapotban nem, de elhalás után elnyelt sugarak hullámhosszával, az élő és holt szövet elektromos potenciálkülönbségével, a dielektromos állandóval, felületi feszültséggel stb. A kísérleti feltételektől függően mindezen változók alkalmazhatók a potenciál mérésére.

Még egy kérdésre kell válaszolnunk: lehet-e, és ha igen, miképpen lehet kémiailag meghatározni az élő anyag molekuláit deformált, inaequilibrium-állapotukban? Vajon a szó közönséges értelmében vett fehérjemolekulákkal van-e dolgunk? A felelet lényege abban rejlik, hogy a szilárd fáz sok molekuláinak kémiai meghatározása már önmagában nehézségekbe ütközik. A nehézségek az összetett, micelláris szerves vegyületek esetében csak fokozódnak. Meyer szerint pl. „a micelláris vegyületeket még akkor sem tekinthetjük kémiailag homogéneknek, ha egyszerű vegyületekből, például glukózból épülnek fel. Ez még inkább érvényes a fehérjékre. Az általában egyszerű fehérjetestnek tekintett selyemfibroinról meggyőződéssel mondhatjuk a következőket: ez az anyag rácsba rendeződött micellákból áll, amelyeket egyszerű molekulák alkotnak, de az egészet éppoly kevéssé lehet homogénnek tekinteni, mint a cellulózt. Éppen ezért értelmetlen a „selyemfibroin" „képletét" keresni és a molekula nagyságát oly módon meghatározni, hogy mondjuk kiszámítjuk a legkisebb mennyiségben jelenlevő bomlástermék mennyiségét és feltételezzük, hogy minden „molekulának" legalább egyszer kellett tartalmaznia ezt a bomlásterméket. Ugyanilyen bonyolult helyzetet kell feltételeznünk más fehérjék esetében is. Joggal állíthatjuk, hogy „egységes fehérjetest" gyakorlatilag egyáltalában nem létezik.[49] Ha tehát ezen vegyületek kémiai meghatározása még a szervezeten kívül, egyensúlyi állapotban is nehézségekbe ütközik, mennyivel nagyobbak lesznek a problémák, ha élő állapotban vizsgáljuk azokat. Az anyagcsere fent adott vázlatát vizsgálva, felmerül a kérdés: tulajdonképpen melyik mozzanatot is vizsgáljuk? Az E mozzanatot, vagy az E^1 N^1 mozzanatot? Egyáltalában megragadhatjuk-e az E^1 mozzanatot, tehát magát a molekulát, függetlenül az anyagcserétől és az átalakulási folyamatoktól? Az anyagcsere során a molekula, mint láttuk, oly szorosan kapcsolódik szénhidrátokhoz, lipoidokhoz, aminosavakhoz stb., hogy azoktól függetlenül nem tárgyalhatjuk.

[49] *K. Meyer*, Bioch. Zschr. Bd. 208, 1921.

Éppen ez a körülmény és az anyagcsere fent adott képe magyarázza, hogy miért nem kapunk sohasem kémiailag egységes anyagokat az élő szövetekből kivont fehérjék esetében, sőt miért találkozunk ehelyett mindenütt micellákkal. Érthető tehát, hogy sok fiziológus és biokémikus már nem beszél a fehérjéről, mint „az élet hordozójáról" és ugyanakkora jelentőséget tulajdonít a lipoidoknak, sóknak stb. Azonban, mint megmutattuk, az ilyen elképzelés elvileg hibás képet ad, ha nem veszi tekintetbe a molekuláris struktúra különleges inaequilibrium-állapotát. Ha viszont el is fogadjuk, hogy a molekuláris struktúra különleges állapotban van és ezt a biológiai jellegű törvények szükségszerűen előírják, ez nem jelenti azt, hogy minden molekulatípus ebben az állapotban van. Ha pedig bizonyos molekulák időlegesen nincsenek egyensúlyi állapotban, akkor ennek okát az alapvető építőanyagok — az élő anyag — különleges állapotában kell keresni. Ezek ugyan nem azonosak a szervezetekből kémiailag előállított fehérjetestekkel, de elhaláskor ezen fehérje építőanyagaira esnek szét. Éppen ezért jogos, sőt szükséges, hogy a jelen fejezetünkben kifejtett értelemben „élő fehérjéről" beszéljünk.

MÁSODIK RÉSZ

AZ ÉLETJELENSÉGEK ELMÉLETE

Ebben a részben az első részben tárgyalt általános mozgástörvények és elmélet alapján, amennyire ez lehetséges, megpróbáljuk kifejteni az összes élőlényekben közös életjelenségek — anyagcsere, növekedés, ingerlékenység, szaporodás, öröklődés és evolúció — elméletét. Az említett életjelenségeket általában az *élet* vagy az élő rendszerek szükséges *bélyegeinek* vagy *kritériumainak* szokták tekinteni. Mielőtt megvizsgálnánk, hogy egyáltalában kidolgozható-e ezeknek a jelenségeknek az elmélete az élő anyag általános mozgástörvényeinek és elméletének alapján, tisztáznunk kell e jelenségek és az élő anyag általános mozgástörvényeinek kölcsönös kapcsolatát. Ha az említett életjelenségek valóban minden élő rendszer elengedhetetlen jellemvonásai, szükségszerű megnyilvánulásai, akkor nem tekinthetünk élőnek egy olyan rendszert, amely közülük eggyel vagy többel nem rendelkezik. Mivel azonban élőknek tekinthetjük mindazon anyagi rendszereket, amelyek a tárgyalt mozgástörvényeket kielégítik, nyilvánvaló, hogy mindezen jellemvonásoknak az élő anyag általános mozgástörvényeiben benne kell foglaltatniok, tehát e mozgástörvények szükségszerű következményei vagy azokból levezethetők. Más szóval, ha az említett általános életjelenségeket az élet szükséges kritériumainak tekintjük, csak abban az esetben beszélhetünk az élő anyag általános törvényeiről, ha ezek a fenti kritériumokat tartalmazzák. Ennek megfelelően bármely általános mozgástörvény érvényességének egyik feltétele éppen az, hogy levezethetők-e belőle az általános életjelenségek. Tehát mozgástörvényeink esetében is be kellene itt bizonyítanunk, hogy belőlük szükségszerűen következnek az életjelenségek. A szükségszerűség bizonyítása egyben az adott jelenségek elméletét is jelentené, amennyiben ezzel kimutathatnánk, hogy az életjelenségek magyarázatot nyernek a kizárólag az élő anyag mozgására jellemző törvényeink alapján. Ha viszont ez nem sikerülne, akkor arra a következtetésre kellene jutnunk, hogy általános törvényeink nem tükrözik az élő anyagot és csak az élő anyagot jellemző mozgásformát. Azonban kezdettől fogva világos előttünk, hogy legalábbis az életjelenségek némelyike, például a szaporodás, nem szükséges ahhoz, hogy egy adott rendszert élőnek nevezzünk. Ha például valamely ivarosan szaporodó állat megtermékenyülését megakadályozzuk, az nem szaporodik, mégis életben marad bizonyos ideig, s így élőnek tekintjük, az élő anyag általános mozgástörvényei megtartják rá vonatkozó érvényességüket. Bonyolultabb a helyzet az ingerlékenység esetében. Ebben az esetben is feltételezhetjük, ha csak elméletileg is, hogy az élőlény fennmarad olyan feltételek között, amikor semmilyen inger, tehát semmi olyan károsító hatás nem éri, amely elegendő lenne a struktúra károsítására, s így külső munka előidézésére. Már említettük hogy a táplálék felvételéhez külső munka, tehát ingerlékenység szükséges. A fenti

körülmények között az élőlény éhezik és fokozatosan elhal. Bizonyos ideig azonban mégis életben marad és mozgástörvényeink érvényesek maradnak rá, bár az élet egyik kritériuma, az ingerlékenység, vagyis az ingerületi jelenségek nem nyilvánulnak meg. Mehetünk még tovább is és elképzelhetünk egy olyan élő rendszert, amely teljesen el van különítve a táplálékául szolgáló anyagoktól. Elképzelhetünk például egy sejtet, amelynek nincsenek tartalék tápanyagai, vagyis az anyagcseréjében energiaforrásként alkalmas anyagai. Ez a rendszer igen gyorsan elpusztul, mert nem tudja felhasználni a tápanyag-molekulák energiáját az élő anyag molekuláinak inaequilibrium-állapota fenntartására a IV. fejezetben adott vázlatnak megfelelően. E rendszernek tehát nincs anyagcseréje. Kérdés: általános mozgástörvényeink elvesztik-e ebben az esetben jelentőségüket, és nevezhetjük-e ilyen feltételek között a rendszert élőnek? Ha e kérdésre igennel felelünk, akkor kiderül, hogy az anyagcsere sem feltétlenül szükséges ahhoz, hogy egy rendszert élőnek nevezzünk. Ez esetben azonban nem oly könnyű a válasz, mint a szaporodás és az ingerlékenység szerepével kapcsolatban volt; az anyagcserét illetően a kérdést részletesebben kell elemeznünk. Lényegében a következőről van szó: ha egy rendszert kizárólag olyan *E'* élő molekulák alkotnak, amelyeknek nincs lehetőségük arra, hogy inaequilibriumos struktúrájú, élő, molekulák biztosította szabad vegyértékeikkel táplálék-molekulákat kössenek meg és aktiváljanak, és így nem képesek azok energiáját felhasználni a kiegyenlítődés feltartóztatására vagy az inaequilibrium-állapot helyreállítására, akkor miképpen játszódnak le ebben a rendszerben a kiegyenlítődési folyamatok: végez-e a rendszer munkát a várható egyensúly ellenében e kiegyenlítődés közben felszabaduló energiákkal vagy nem? Más szóval: oly módon áll-e be ebben az esetben az egyensúly, mint az adott feltételek között a fizika és kémia törvényeinek megfelelően várnánk, tehát a szisztémás erőknek az egyensúly beállta ellenében végzett belső munkája nélkül. Kérdésünk megfelel annak a kérdésnek, hogy az adott esetben a két integrál:

$$\int_0^\infty X \frac{dx}{dt} dt \quad \text{és} \quad \int_0^\infty X' \frac{dx'}{dt} dt$$

különbözik-e? (l. I. fejezet 53. old.) Mindenképpen nyilvánvaló, hogy ha egy állatot vagy sejtet megölünk, akkor a benne levő anyagok (szénhidrátok, fehérjék, zsírok stb.) nem kerülnek felhasználásra. Az állat spontán elhalásakor viszont legalább részben felhasználódnak, s így a szabadenergia az utóbbi esetben kisebb lesz, tehát e különbség következtében integráljaink is különböznek. Mi a helyzet olyan anyagok hiányában, amelyeket az élő anyag molekulái lebonthatnak és asszimilálhatnak, ha tehát az anyagcsere, a kémiai energia felhasználása vagy az élő anyaghoz nem tartozó molekulák asszimilációja lehetetlen? Világos, hogy ha az élő anyagnak egyetlen molekulájával, tehát a fentiek értelmében egyetlen élő fehérjemolekulával állunk szemben (l. IV. fejezet), akkor ez a molekula nem képes munkát végezni az egyensúly beállta ellenében a deformált állapotában rejlő energiája terhére. Önmaga nem képes megtartani magát ebben az állapotban

vagy meglassítani a kiegyenlítődést. Egyetlen molekula tehát nem élhet függetlenül más, asszimilálható molekuláktól. Elképzelhetjük azonban, hogy ha az élő anyag sok tízezernyi molekulája van együtt, akkor a molekulák egy részének inaequilibrium-állapotában rejlő energia más molekulák asszimilációja nélkül is biztosíthatja a többi hasonló állapotának fennmaradását, illetve meglassíthatja az utóbbiakban a kiegyenlítődés folyamatát. Tudjuk, hogy a teljesen éhező szervezetek a bennük levő minden asszimilálható tartalékanyag felhasználása után nem azonnal halnak meg, hanem előbb saját élő protoplazmájuk egy részét is felhasználják. Éhező planáriák például képesek testük nagyobb részét felhasználni és erősen összezsugorodnak. Tehát ebben az esetben az éhező állat anyagcsere, azaz élettelen molekulák asszimilációja nélkül él. Mondhatnánk ugyan, hogy ebben az esetben is folyik anyagcsere, hiszen a rendszerhez tartozó élő molekulákat ugyanezen rendszerhez tartozó más, élő molekulák asszimilálják. Ekkor azonban nem következik be a rendszerhez nem tartozó molekulák aktiválódása, ezek nem alakulnak át és nem lépnek be a rendszert alkotó molekulák sorába, mint ahogy a rendszerhez nem tartozó molekulák energiája nem szolgálja az inaequilibrium-állapot fenntartását. Itt az élő rendszer saját molekulái vannak kölcsönhatásban, a belső munkát a már aktív molekulák energiája, tehát az inaequilibrium-állapot következtében már fennálló strukturális energia végzi. Mivel ebben az esetben nem szükséges munka ahhoz, hogy a molekulák inaequilibrium-állapotba kerüljenek és energiájuk közvetlenül kerül felhasználásra más molekulák egyensúlyi állapotának beállta ellen végzett munkában, következésképpen az élő anyag potenciáljának, azaz a molekulák egyensúlyi állapotától való átlagos eltérésnek nem kell csökkennie, sőt az élő anyag egy részének terhére ez még növekedhet is, ha az élő fehérjemolekulákat ugyanazon rendszer más, élő fehérjemolekulái „asszimilálják". Ez a folyamat lényegesen különbözik az anyagcserétől és biológiai szerepe igen fontos, különösen a szaporodásban (l. II. rész, II. fejezet).

Látjuk tehát, hogy bizonyos ideig élőknek tekinthetjük az anyagcserét nem folytató rendszereket is, sőt az ilyen rendszert élő rendszernek *kell* neveznünk, amennyiben érvényesül benne a törvényeink által kifejezett mozgásforma. A rendszer a teljes éhezés esetén természetesen bizonyos idő elteltével elkerülhetetlenül elpusztul, ugyanúgy, mint ha az ingerek vagy a szaporodás hiányoznának.

Tehát arra a következtetésre jutottunk, hogy a tárgyalt általános életjelenségek — anyagcsere, növekedés, ingerlékenység, szaporodás — *az életnek nem szükségszerű jelei és így nem is kritériumai.* Következésképpen az élő anyag mozgásformája nem tartalmazza azokat és nem vezethetők le annak általános mozgástörvényeiből.

A tárgyalt életjelenségek közös vonása azonban, hogy mind szükséges feltételei az élő anyag állandó életképességének, tehát az élet fennmaradásának. A fizikában és kémiában megszoktuk, hogy valamely anyag vagy állapot létezéséhez szükséges feltételeknek csak egyes olyan határfeltételeket tekintsük, amelyek a rendszeren kívül vannak és attól függetlenül reprodukálhatók, mint a hőmérséklet, a nyomás, a fény, vagy valamilyen más energia- vagy anyagbeáramlás. Ez érthető is, hiszen ilyenkor egyensúlyi

állapotok fennmaradásával foglalkozunk, amelyeket az adott állapotot alkotó fázisok és határfelszínek határoznak meg, s mivel ezek az állapotok egyensúlyi jellegűek, mindaddig állandóan fennmaradnak, míg csak a határfeltételek megmaradnak. Egy meghatározott hőmérsékleten és nyomáson levő meghatározott gázmennyiséggel kapcsolatban egyáltalában fel sem merülhet az a kérdés, hogy ez a gáz létezhet-e. Mint gáz létezik és mutatja a gázállapotra jellemző mozgástörvényeket, mindaddig, míg csak meg nem változtatjuk a hőmérséklet- és nyomásviszonyokat. A gáztörvényeknek nem kell eközben valamilyen különleges alakban megjelenniük az állapot fenntartására, azt maguk a feltételek tartják fenn, hiszen itt egyensúllyal állunk szemben. Az élettelen természetben valamilyen állapot állandó létezéséhez vagy fenntartásához szükséges feltételek tehát nem magának a rendszernek a megnyilvánulásaiban, hanem mindig a környezeti feltételekben rejlenek, amelyeket ezért létre kell és lehet hozni. E külső feltételek határértékeit megadhatjuk; például izolált és ezért más anyagokkal kémiai reakcióba lépni képtelen gázok esetében pontosan megadhatjuk azt a kritikus hőmérsékletet, amely fölött mindig gázállapotban maradnak, tehát engedelmeskednek a gáztörvényeknek. Például CO_2 esetében kimondhatjuk, hogy az csak gázformában létezhet 32 C°-nál magasabb hőmérsékleten.

Az élő anyag tartós életképességét, azaz fennmaradását biztosító feltételek kérdése egészen más, hiszen ebben az esetben egy inaequilibrium-állapot tartós fennmaradásával állunk szemben. A probléma így nem a környezetnek az adott rendszer mozgástörvényeitől vagy az adott anyagi állapottól független feltételeiben rejlik, hanem azokban a feltételekben, melyek magának e mozgásformának, tehát az élő anyag állapotának sajátos kifejezései. Ha el akarjuk kerülni a félreértéseket, nem mondhatjuk, hogy az említett életjelenségek az élő anyag tartós életképességének vagy fennmaradásának szükséges feltételei, hanem azokban az élő anyag mozgásformájának olyan speciális megnyilvánulásait kell látnunk, amelyek lehetővé tették az élet fennmaradását a Földön. Ha az élő anyag mozgásformájának fennmaradását biztosító megnyilvánulásokat adaptációnak nevezzük, akkor az említett általános életjelenségek egyikét sem tekinthetjük az élet, tehát az élő anyag mozgásformája kritériumának vagy szükséges vonásának, hanem adaptációnak. Minthogy ezek az adaptációk az élő anyag mozgásformájának speciális megnyilvánulásai, a mozgásformát viszont általános mozgástörvényeink fejezik ki, következésképpen ezeknek a jelenségeknek (adaptációknak) *lehetőségét* az élő anyag mozgásának általános törvényeiből le kell tudni vezetni. Tehát az élő anyag mozgásformája az általános életjelenségeket, mint lehetőségeket foglalja magában. Az élő anyag mozgástörvényeiből azonban nem következik az, hogy e lehetőségek szükségszerűen megvalósulnak. Megvalósulásuk természetesen a környezeti feltételektől függ. Az anyagcsere megvalósulásának az élő anyag mozgásformájában rejlő lehetősége egy adott élő rendszerben végül is lényegében a környezet feltételeitől függ, attól, hogy a környezetben megvannak-e azok a molekulák, a zöld növények esetében például még a fény is, amelyeket az adott rendszer képes asszimilálni. Az élő anyag mozgásformájában adott lehetőségek megvalósulásának összefüggése a külső környezettel minden más életjelenség és minden egyes élő rendszer esetében nyilvánvaló. Tehát min-

den egyes élőlény esetében, ha csak elméletileg is, megadhatjuk a külső környezet azon kritikus értékeit, amelyek fellépése esetén az élőlény már nem képes tartósan fennmaradni és meghatározott időn belül elpusztul, vagyis amikor a rendszer élő anyaga élettelenné válik, más mozgástörvényeket mutató állapotba jut. Ugyanilyen módon adhatjuk meg például bármely folyadék kritikus hőmérsékletét, tehát azt a hőmérsékletet, amely fölött a folyadék egyáltalában nem létezhet tovább folyadék alakjában, s át kell alakulnia egy másik halmazállapotba, a gázneműbe, melynek mozgástörvényei mások. Élő rendszerek esetében ezeket a határokat a „fiziológiás alkalmazkodás határainak" nevezzük. Már itt is találunk egy lényeges különbséget az élettelen természettel szemben. Az élettelen rendszer ugyanis a kritikus határértékeken belül állandóan képes létezni, az élő rendszer még ezen határokon, tehát a fiziológiai alkalmazkodás határain belül sem képes állandóan, azaz korlátlan ideig fennmaradni. Az élő rendszerek állandó fennmaradásának lehetőségét csak a szaporodás biztosítja. A szaporodás elméletileg biztosíthatja az élő anyag, azaz az adott élő rendszerek állandó életképességét, feltéve, hogy a környezetben vagy az őket körülvevő térben levő energiaforrások korlátlanoknak tekinthetők és a külső feltételek nem lépik túl az adott rendszerre kritikus határértékeket. Ez azonban — mint tudjuk — valójában sohasem következik be, s az élő rendszerek mégis képesek az öröklődő változékonyság segítségével a fiziológiás alkalmazkodás határain túl is megőrizni állandó életképességüket. Így olyan rendszerek jönnek létre, melyek a külső feltételeknek elődeik számára kritikus határértékein túl is állandóan életképesek lesznek. Az öröklődő változékonyság tehát szintén azon általános életjelenségek sorába tartozik, amelyek lehetővé tették az élő anyag fennmaradását a Földön és állandó fennmaradásának elengedhetetlen feltételeit jelentik. Éppen ezért nevezhetjük ezt is alkalmazkodásnak. Az élő anyag mozgásformájának tehát az alkalmazkodás e lehetőségét is magában kell foglalnia, mint általános mozgástörvényeinek speciális megjelenési formáját. Az élő anyag így saját mozgásformája eredményeképpen kitágíthatja azokat a határokat, amelyeken belül a külső feltételek lehetővé teszik állandó életképességét. Elvben tehát megadhatjuk az állandó életképesség határait az élő anyag bármely ma létező alakjára, de az élő anyagra általában, legalábbis egyelőre, nem adhatjuk meg. Csak azt tudjuk, hogy napjainkban az élő anyag életképes mindazon külső feltételek között, amelyek a Földön uralkodnak: vízben, szárazon, levegőben, oxigén jelenlétében vagy anélkül, igen nagy hidrosztatikus nyomások között a tengerfenéken és igen alacsony nyomáson a légkör felső rétegeiben, 80 C° feletti hőmérsékleten, ahol az élő anyagtól elkülönítve koaguláció következtében egyetlen fermentum és egyetlen fehérje sem életképes. Épp így nehéz megadni a hőmérséklet alsó határát, hiszen ismerünk szervezeteket, melyek életképességük elvesztése nélkül elviselik a folyékony hélium hőmérsékletét. Ezért nem tudjuk megmondani például, hogy milyen hőmérsékletre kellene a Földnek lehülnie, hogy az élő anyag létezésének lehetősége kizárható legyen. Az élő anyag mindezen örökletes variációi nem egyebek, mint az élő anyag mozgásformájában rejlő bizonyos speciális jelenségek megvalósulásai, ezen mozgásformában foglalt egyes lehetőségek, amelyek az evolúció során valósulnak meg, épp úgy, mint az összes többi életjelenségek

— anyagcsere, szaporodás, ingerlékenység stb. — amelyeket, mint láttuk, helytelenül tartanak az élő anyag kritériumainak vagy szükséges bélyegeinek, jegyeinek. Épp ezért szükségességük nem vezethető le az élő anyag mozgásformájából, tehát ezt a mozgásformát kifejező általános mozgástörvényekből. Azonban bizonyítékot kell találnunk arra, hogy ezek olyan lehetőségek, amelyek ebben a mozgásformában rejlenek és hogy ezek valóban általános mozgástörvényeink speciális megnyilvánulásait, tehát speciális eseteit jelentik. Törvényeinkből csak abban az esetben lehetne levezetni ezen életjelenségek szükségességét, ha feltételeznénk, hogy az élő anyag mozgásformájának minden speciális megnyilvánulása, tehát minden benne rejlő lehetőség szükségszerűen megvalósul az evolúció során. Ezek az életjelenségek azonban még akkor sem lennének az élet vagy az élő anyag kritériumai. Az élő anyagnak csak egy kritériuma van: mozgásformája, mely az élő anyag mozgásának néhány *általános törvényében* jut kifejezésre.

ELSŐ FEJEZET

AZ ANYAGCSERE ÉS AZ ASSZIMILÁCIÓ HATÁRA

Az élő anyag előző fejezetünkben tárgyalt általános törvényei közvetlenül bizonyos képet adnak a szervezetben lejátszódó anyagcseréről és azok alapján már most levezethetjük az anyagcserét irányító bizonyos általános törvényszerűségeket. Mindenekelőtt nyilvánvaló, hogy a fenti általános törvények magukban foglalják az anyagcserét, mint az összes élő rendszerek általános tulajdonságát. Valóban, ha az élő rendszer nincs egyensúlyban és inaequilibrium-állapota állandó, mert ezt magának a rendszernek a szabadenergiája, amely a benne állandóan zajló kiegyenlítődési folyamatok terhére jön létre, fenntartja, mindez csupán akkor lehetséges, ha a rendszer belső feltételei (tehát az élő anyag szerkezete) maguk változnak és ezáltal állandóan megújulnak és helyreállnak. A rendszer tehát semmiképpen nem lehet anyagilag zárt. Nem lehet visszavezetni egy és ugyanazon anyagot korábbi inaequilibrium-állapotába, korábbi szabadenergia tartalmához, azután, hogy az kiegyenlítődésen ment át, tehát szabadenergia tartalma csökkent. Ez ellentmondana a termodinamika második fő tételének, ha a rendszer teljesen izolált lenne, s ugyancsak ellentmondana az is, ha a rendszert állandóan csak kívülről közölt hőenergia hozná újra meg újra munkaképes állapotba. Épp ily kevéssé biztosíthatná ezt a rendszerrel szemben kívülről végzett munka, mert eszerint a munka forrása a rendszeren kívül lenne, tehát fel kellene tételeznünk egy munkaképes rendszert, mely az élő rendszerrel áll kapcsolatban. Inaequilibrium-állapotot tehát egy rendszer szabadenergiája csak akkor képes fenntartani, ha a rendszer nem zárt és a kívülről felvett anyagokat közvetlenül átviszi a struktúrára jellemző inaequilibrium-állapotba. Az ehhez szükséges munkát a rendszer egyensúlyra vezető folyamatainak energiája, tehát a strukturális energia fedezi. A felvett tápanyagok kémiai energiáját a rendszer tehát csak kerülő úton használhatja fel, miután azokat egyensúlyba jutásuk, azaz destrukciójuk útján az élő rendszer inaequilibrium-állapotú struktúráivá alakították. Az élő struktúra felépítését, tehát a felvett anyagoknak az élő rendszer anyagára jellemző állapotba való hozását nevezzük *asszimilációnak*. E struktúra destrukcióját kísérő kiegyenlítődési folyamat, melynek során felszabadul az az energia, amely a felvett anyagoknak az élő rendszer struktúráira jellemző inaequilibrium-állapotba hozásához szükséges, a *disszimiláció*.

Ha az asszimiláció túlsúlyban van a disszimiláció felett, s így az élő anyag inaequilibrium-állapotába több anyag jut, mint amennyi megsemmisül, az nyilvánvalóan az élő állomány, az élő anyag mennyiségi gyarapodását-tehát növekedését jelenti.

Következő kérdésünk, hogy az élő rendszereket uraló általános mozgástörvényekből pontosabb következtetésekre juthatunk-e az asszimiláció és

disszimiláció szükséges viszonyáról, és azokról a feltételekről, amelyek között valamelyik előtérbe kerül.

Bevezetésképpen a következő körülményre kell utalnunk.

Minden élő rendszer közös tulajdonsága az anyagcsere, tehát anyagok felvétele a környezetből, az élő állomány helyreállítása és lebontása. Ezt a tulajdonságot mint lehetőséget foglalják magukban a tartós inaequilibrium-állapotra és a szisztémás erők munkájára vonatkozó mozgástörvényeink. Mint láttuk, az anyagcsere szükségszerűen következik ezen törvényekből, és nem fordítva. Az anyagcsere e törvényeket annyiban fejezi ki, amennyiben az élő rendszer tartósan fennmarad. Általános mozgástörvényeink tartalma tehát több, mint az asszimilációból és disszimilációból álló anyagcsere szükségessége. Levezethetünk mozgástörvényeinkből még egyet s mást az asszimiláció és disszimiláció menetéről, kölcsönös feltételezettségéről, valamint kapcsolatáról, amelyet rövidesen be is mutatunk. Nem lenne helyes tehát azt hinnünk, hogy maga az anyagcsere, az asszimiláció és a disszimiláció már magukban foglalják az élő anyag mozgástörvényeit, sőt, hogy ezek az élő anyag jellemző mozgásformáját alkotják. Az anyagcserefolyamatok típusainak és lefolyásának részletes vizsgálata természetesen szintén elvezetne bennünket az általános mozgástörvényekhez. Ez azonban érvényes az élőlények minden más közös tulajdonságára, az ingerlékenységre, szaporodásra, növekedésre stb. is. E folyamatok menetének pontosabb megismerése egyre pontosabb képet ad az élő anyag állapotáról, szerkezetéről és ezen elképzelések alapján el kellene jutnunk az általános törvényekhez. Általános törvényeink azonban gazdagabbak abban az értelemben, hogy megengednek bizonyos következtetéseket az élő anyag szerkezetére és állapotára vonatkozóan. Ezekhez a következtetésekhez azonban nem úgy jutottunk, hogy az anyagcsere jelenségeit csak általánosítottuk, sőt így nem is juthattunk volna. Mint az első fejezetben mondottuk, következtetéseinkhez az élőlények legkülönbözőbb tulajdonságainak törvényszerűségeit egyesítve és absztrahálva jutottunk. Éppen ez teszi lehetővé, hogy az anyagcseréről és törvényszerűségeiről is bizonyos pontosabb általános következtetéseket alkossunk.

Végül mégegyszer utalnunk kell arra, hogy mozgástörvényeink nem csupán a fenti értelemben vett anyagcsere, asszimiláció és disszimiláció szükségességét mondják ki, de olyan következtetésre is vezetnek e folyamatok formáját illetően, amely az általánosan elterjedt és különösen a tankönyvekben található elképzelésekkel szemben áll. Az úgynevezett plasztikus és dinamikus vagy energetikai anyagcsere szembeállítására gondolunk. A biológusok és fiziológusok általában még mindig úgy vélik, hogy egyes tápanyagok vagy azoknak a szervezetben történő elégetésekor vagy fermentatív hasításakor felszabaduló kémiai energiája a munka közvetlen forrásául szolgál, míg más anyagok (sőt bizonyos feltételek között az előbbiek is) az élő rendszer struktúrájának felépítésében vagy kicserélésében vesznek részt. Az előbbi esetben energetikai vagy dinamikus, a másodikban plasztikus anyagcseréről beszélnek. A strukturális erők munkájára vonatkozó elvünkből, amely — mint láttuk — lényegében azonos a tartós inaequilibrium-állapot elvével, azonban az következik, hogy ez a felosztás helytelen és lényegében kizárólag csak plasztikus anyagcsere létezik. Hiszen

alapelvünk értelmében a felvett táplálék kémiai energiája nem közvetlenül, hanem kerülő úton alakul munkává, miután felvette az élő rendszer állapotát és struktúráját s ennek alkotórészévé vált. Alapelvünk kimondja továbbá, hogy külső, azaz fizikai értelemben vett munka csak ezen struktúra energiájának terhére végezhető, amikor is ez kiegyenlítődési folyamatok következtében destruálódik, ha a disszimiláció során nyert energia valamilyen zavar folytán nem használható fel asszimilációra. Az energiaszolgáltató folyamatok, mint például a glikolízis, a zsírok oxidációja, nem az élő rendszerek anyagának szerkezetétől és állapotától függetlenül játszódnak le. Ezeknek a folyamatoknak az energiája csak akkor szabadul fel, ha az anyagok már felvették az élő anyag állapotát és szerkezetét, azt az inaequilibrium-állapotot, amely a munkaképességét is meghatározza. Láthatjuk, hogy a plasztikus anyagcserétől független energetikai anyagcsere elképzelése egyrészt abból ered, hogy az élő struktúrákat hibásan egyensúlyi állapotban levőknek tartjuk, másrészt pedig a külső munkának az előző részben tárgyalt fokozódó jelentőségéből. Ez a felfogás igen szívósan tartja magát azon következtetés ellenére, amelyre az életjelenségek termodinamikájával foglalkozó összes biológusok (például Warburg, Lipschitz) már eljutottak, nevezetesen, hogy az energiaszolgáltató folyamatok bizonyos inaequilibrium-állapotok fenntartására szükségesek, s annak ellenére, hogy sok fiziológus kifejtette és bizonyította már, hogy maguk a szövetek és nem a vérbe felvett vagy sejtbe jutó anyagok disszimilálódnak. Richet a halál utáni hőmérséklet megfigyelése alapján jutott erre a következtetésre. A már említett okokon kívül még a következők is magyarázzák e helytelen felfogás fennmaradását. Inaequilibrium-állapot alatt mindig csak olyan állapotot értettek, amelynek oka a rendszer bizonyos tulajdonságaiban, például a válaszfalak féligáteresztő képességének következtében fellépő koncentrációkülönbségekben rejlik. A legjobb esetben is úgy vélték, hogy a dinamikus egyensúlyhoz hasonlóan a rendszer ezen tulajdonságát külső energia állandó felvétele biztosítja és ily módon lehetővé vált a termodinamika fő tételeinek közvetlen alkalmazása. Senki sem gondolt azonban arra, hogy a rendszer feltételei maguk változnak meg és hogy az inaequilibrium-állapot fenntartásához szükséges közvetlen energiaforrást éppen ezek a változások jelentik és nem például a koncentráció különbségek, azaz a különböző fázisok termodinamikus potenciáljaiban a rendszer feltételei által biztosított különbségek kiegyenlítődése.

Egy másik ok a múltban és a jelenben is az a tény, hogy a sejtekből fermentumokat vagy fermentumokat tartalmazó anyagokat tudunk izolálni, melyek a tárgyalt energiaszolgáltató folyamatokat in vitro, vagyis minden struktúrától függetlenül is előidézik. Az élő anyag elméletével foglalkozó fejezetünkben már röviden megemlítettük, hogy a fermenthatás szintén molekulák gerjesztett, deformált állapotával áll kapcsolatban. Most csak annyit, hogy a fermentumokra és a fermenthatás feltételeire vonatkozó adatok inkább arra utalnak, hogy vagy maguknak a fermentumoknak a struktúrája inaequilibriumos, vagy hatásuk áll ilyen struktúrákkal kapcsolatban. Közismert, hogy keletkezésük az élő struktúrák tevékenységével áll kapcsolatban. Tudjuk továbbá azt is, hogy a szerves anyagcserében szerepet játszó összes ismert fermentumok, például a proteolitikus, glikolitikus és

lipolitikus fermentumok in vitro izolálásuk után spontán inaktiválódnak. Ugyancsak tudjuk, hogy a fermentumok, bizonyos fokon túl tisztítva, elvesztik aktivitásukat. Mindezek ismert tények, amelyek arra utalnak, hogy a fermentumok képződése és hatása kapcsolatban van az őket képző vagy hordozó molekulák vagy atomcsoportok bizonyos struktúráival, továbbá, hogy ezek a struktúrák változatlan feltételek közt nem maradnak fenn, tehát nincsenek egyensúlyban. Azt is észrevehetjük, hogy az a magyarázat, mely szerint az anyagcsere-folyamatokat katalizátorokhoz hasonlóan működő és lényegében az élő anyagot alkotó molekuláktól független fermentumok biztosítják, abból a törekvésből indul ki, hogy az anyagcsere jelenségeit az élő rendszerek részeinek változatlan struktúrájával magyarázzák és ez a törekvés szintén az élő struktúrák állapotáról alkotott helytelen elképzelésekben gyökerezik.

Annak bemutatására, hogy az anyagcserefolyamatok és enzimreakciók elmélyültebb vizsgálata az anyagcserefolyamatokat és a molekuláris struktúrák deformált állapotát illetően hasonló elképzelésekhez vezet, mint amilyeneket az élő anyag elméletével foglalkozó fejezetünkben fejtettünk ki, közüljük Weichherz és Nord[50] gondolatmenetét az enzimek hatásmechanizmusára és különösen az erjedésre vonatkozóan: „Mindeddig feltételezhettük, hogy az enzimreakció heterogén —, tehát felületi katalitikus jelenség. Nem érintjük azt a kérdést, hogy maguknak az enzimeknek van-e felszínük, vagy csupán adszorbeált állapotban foglalnak helyet a felszínen, mert ez további tárgyalásunk során közömbös. Igen valószínű azonban, hogy a katalízis szubsztrátumának, tehát a cukornak a felszínen adszorbeálódnia kell, a felszínen levő aktív centrumok segítségével. Így a szénlánc az adszorpciós erők következtében deformálódik, tehát adszorbeált állapotban az atomok vagy atomcsoportok viszonylagos helyzete más, mint az oldatban levő szabad molekulában. Ily módon jön létre az a molekuláris konstrukció, melyet a cukor „erjedésre képes" alakjának nevezhetünk. Ez azonban nem a klasszikus szerkezeti kémia értelmében vett sztereoizomeriás változás. Amikor az aktív centrumok segítségével a molekula deformálódik és a vegyértékek energetikailag aktiválódnak, a cukormolekulán belül uralkodó energetikai feltételek megbomlanak. Egyes pontokon az atomok aktivált kinetikai energiája túllépi a kötés energiáját és így a molekula az adott helyen szétesik. A keletkező töredékek nem klasszikus értelemben vett molekulák, mert kifelé nem szükségszerűen zártak, nincsenek stabil állapotban. Ezt a szakaszt a C_6 molekula két labilis C_3 molekulára való hasadásának nevezhetjük. Voll—Neubauer—Neuberg—Kerb *fázis-sorrend elméletének* feltételezése szerint eközben itt két molekula metilglioxál képződik. Minthogy azonban az élesztő nem hasítja a hozzáadott nem-fiziológiás metilglioxált, e nehézséget azzal az állítással próbálták áthidalni, hogy nem valódi metilglioxál, hanem annak valamilyen hidrált alakja vagy izomer vegyülete képződik, amely azután piroszőlősavvá alakulhat.

Ennek a csupán képleteken alapuló meggondolásnak gyenge pontjait csak addig lehetett figyelmen kívül hagyni, amíg a kutatók kémiailag ponto-

[50] *J. Weichherz u. F. Nord*, Kinetische und Moleküldynamische Betrachtungen zum Gärungsproblem. Protoplasma. Bd. X. 1930.

san meghatározott vegyületekkel vagy klasszikus kémiai szerkezetű molekulákkal operáltak, amelyek az atomok valódi elrendeződését csak közelítőleg mutatják. De amint nem tételezzük fel többé, hogy ilyen energetikailag zárt molekulák keletkeznek, hanem az összes további folyamatokat labilis, a kémiai vegyérték szempontjából nem stabilizált termékekből vezetjük le, Voll—Neubauer—Neuberg—Kerb *fázis-sorendje* szerintünk a valódi viszonyoknak csupán lefordítása a szerkezeti kémia nyelvére, amely nem tudja kielégítően ábrázolni ezen folyamatokat. A szerkezeti kémia fogalmai helyett tehát egy „molekuláris dinamikai" tárgyalásmódot javasolunk, mely egyelőre még nem kvantitatív. De csupán ez a molekuláris dinamikai tárgyalásmód teszi lehetővé, hogy megmagyarázzuk az erjedés menetét, amely az utóbbi években sok szerző munkája alapján érthetőbbé vált."

Maradéktalanul idéztük ezt a részt annak bemutatására, hogy az anyagcsere fermentatív folyamatainak részletesebb vizsgálata során egyre inkább fel kell tételezni kémiai vegyértékek szempontjából nem zárt, hanem gerjesztett, deformált molekulák létezését. Így egyre közelebb kerülünk az anyagcserére vonatkozó azon felfogásához, amelyet az élő anyag elméletével foglalkozó fejezetben az általános mozgástörvények alapján fejtettünk ki. Ebben a vonatkozásban is tisztább képet nyerhetünk, ha ezt az állapotot általános törvényeink alapján mélyebben tanulmányozzuk.

E megjegyzések után vizsgáljuk meg, hogy általános mozgástörvényeinkből milyen következtetéseket vonhatunk le az élő rendszerek asszimilációjának és disszimilációjának kapcsolatára vonatkozólag.

Vizsgáljuk meg először az élő állomány növekedésének folyamatát. Ez az állomány egy olyan rendszert képvisel, melynek szabadenergiája az adott feltételek között csökkenhet, hiszen a rendszer nincs egyensúlyban. Az élő anyag fenti elméletéből (l. IV. fejezet) következik, hogy az inaequilibrium-állapot oka végeredményben magának az élő anyagnak molekuláris állapota. Ezt az állományt nem tekinthetjük élőnek az egyensúly bekövetkezte után, olyankor tehát, amikor a molekulák stabil állapotba kerülnek és energiájuk az adott feltételek között minimális lesz.

Az élő rendszerben a molekulák gerjesztett, inaequilibrium-állapotuk következtében a nem gerjesztett egyensúlyi állapottal szemben szabadenergia-többlettel rendelkeznek, melyet a továbbiakban röviden az élő rendszer szabadenergia-tartalmának nevezünk és F-el jelölünk. Ha m az élő állomány tömegét és μ az egységnyi élő anyag szabadenergiáját, vagyis a fenti értelemben vett termodinamikai potenciált jelenti, akkor:

$$F = m \cdot \mu \tag{1}$$

Teljesen nyilvánvaló azonban, hogy F-nek szükségszerűen csökkennie kellene, ha a rendszer zárt lenne és a feltételek (pl. nyomás, hőmérséklet) változatlanok lennének. A csökkenés oka egyrészt a gerjesztett molekulák szabadenergiájának csökkenése, tehát az utóbbiak közeledése az egyensúlyi állapothoz, másrészt magának az élő anyag m tömegének csökkenése, hiszen nem tekinthetjük többé élőnek azt az állományt, melynek molekulái egyensúlyi állapotba jutottak. A kiegyenlítődés folyamata tehát csak akkor kerülhető el, ha a rendszer nem zárt és ha a fenti egzakt értelemben vett

„élő állomány" váltja fel azt az állományt, amely elérte a minimális szabadenergia tartalmát, tehát elhalt és munkaképességét elvesztette. Az élő állomány ilyen és csakis ilyen növekedését, azaz a protoplaszt[51] inaequilibrium-állapotban levő állományának gyarapodását nevezzük asszimilációnak. Nem tekinthetjük tehát szűkebb értelemben vett asszimilációnak, vagyis az élő anyag állománynövekedésének a keményítő szintézisét és tárolását a növényi sejtekben, vagy a táplálék zsírtartalmának felhalmozódását az állati sejtekben és szövetekben. Csak az az anyag munkaképes és ad kiegyenlítődésekor az életfunkciókat biztosító energiát, amely a szó szoros értelmében asszimilálódott, tehát bekerült a protoplaszt fázisba az arra jellemző állapotjelzőkkel és felvette a jellemző molekuláris struktúrákat és az azt előidéző inaequilibrium-állapotot. A kiegyenlítődési folyamatokat nevezzük disszimilációnak. Tehát az élő anyag, maga a protoplaszt disszimilálódik. A felvett táplálék kémiai energiája csak az asszimiláció *után*, illetve annak *következtében* válik hasznosíthatóvá az életjelenségekben. Ez abból az elvünkből következik, mely szerint az élő rendszerek minden munkájának közvetlen forrását a bennük lejátszódó kiegyenlítődési folyamatok jelentik. Másrészt viszont a disszimiláció által teremtett energiaforrást szükségszerűen az inaequilibrium-állapotot fenntartó, új, munkaképes, élő állomány képződését, tehát asszimilációt biztosító munkára kell fordítani. Az elmondottak kielégítik az anyagcserének a IV. fejezetben (104. old.) adott vázlatát. Mivel a rendszer nem zárt és semmi határozottat nem állítottunk a felvett anyagok kémiai potenciáljáról vagy a disszimilációs kiegyenlítődési folyamatok során bekövetkező szétesés fokáról és a közben felszabaduló energiáról, további megszorítások nélkül természetesen semmit sem mondhatunk arra vonatkozólag, vajon az élő anyag növekedése, tehát az asszimiláció vagy a kiegyenlítődési folyamatok, tehát a disszimiláció dominál-e, vagy a két folyamat egyensúlyban van? A disszimiláció során felszabaduló energiának és a felvett állomány asszimilációjához, tehát a protoplaszt inaequilibrium-állapotba való átviteléhez szükséges munkának a viszonya azonban nem kizárólag a felvett anyagok égéshőjétől vagy bomláshőjétől függ, hanem inkább azoktól az állapotoktól és strukturális feltételektől, amelyekbe az asszimiláció során kerülnek, hiszen a felvett táplálék teljes kémiai energiája éppen az asszimiláció eredményeképpen válik felhasználhatóvá; a disszimiláció energiáját a szervezetnek viszont éppen arra kell felhasználnia, hogy a táplálékot a megfelelő inaequilibrium-állapotba hozza, tehát élő anyag létrehozására. A két folyamat tehát ugyanannak a folyamatnak szerves kapcsolatban levő két oldala. Mennyiségi viszonyaikról és ezek szabályozásáról azonban csak az általános biológiai törvények alapján mondhatunk ki bármit is.

Általános mozgástörvényeinkből és az élő anyagnak a IV. fejezetben kifejtett elméletéből következik, hogy bizonyos tömeg asszimilációjához, azaz az élő állomány növeléséhez a már meglevő élő anyag bizonyos munkája, tehát a μ potenciál bizonyos csökkenése szükséges. Első kérdésünk ezért a következő: mennyivel csökken az egységnyi élő anyag μ szabadenergiája egységnyi állomány asszimilálásakor. A csökkenés függ a már meglevő élő anyag

[51] Protoplaszt: az élő sejt régies neve. — *A Szerk.*

állapotától, hiszen a táplálék molekuláit abba az állapotba kell hozni, amelyben az élő anyag molekulái éppen vannak. Ha az utóbbi potenciálja nagy, akkor több munka szükséges a molekulák megfelelő energiájának létrehozására, tehát egységnyi állomány asszimilálásakor a potenciál csökkenése nagyobb. Az élő anyag potenciáljának csökkenése tehát egységnyi állomány asszimilálásakor arányos a már meglevő asszimiláló élő állomány potenciáljával, azaz:

$$-\frac{d\mu}{dm} = c\mu \tag{2}$$

Ha a kezdeti tömeg m_0, a kezdeti potenciál μ_0, akkor integrálva:

$$\mu = \mu_0 e^{c(m_0 - m)} \tag{3}$$

Ezt behelyettesítve az (1) képletbe, az élő állomány függvényeként megkapjuk az élő rendszer F szabadenergiáját:

$$F = \mu_0 \cdot m \cdot e^{c(m_0 - m)} \tag{4}$$

(4) deriváltja:

$$\mu_0 e^{c(m_0 - m)} (1 - cm).$$

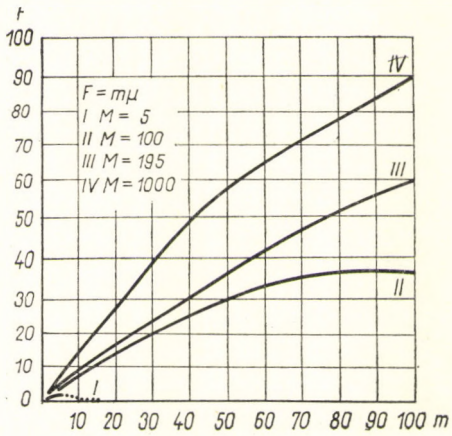
Mivel a $\mu_0 e^{c(m_0 - m)}$ tényező mindig pozitív, tehát amíg $cm < 1$, a rendszer szabadenergiája mindaddig növekedik, amíg állománya nem éri el az $m = \frac{1}{c}$ maximumot. A rendszer szabadenergiája csökken, ha az állomány ezen túl gyarapodik.

A 3. ábra mutatja ezen funkciók görbéit különböző c értékekre, ha μ és m_0 értéke 1.

c értékét a (2) képletből kapjuk meg. Ez az a tört, amellyel a μ egységnyi tömeg asszimilációjakor csökken. A c dimenziója, mint a (2) és (4) képletekből kitűnik $\frac{1}{\text{tömeg}}$. Ha M-el jelöljük a szabadenergia maximumának megfelelő tömeget, mivel $M = \frac{1}{c}$, a következő képletet kapjuk:

$$F_{\max} = \mu_0 \cdot M e^{\frac{m_0 - M}{M}}$$

Bár a növekedés ezen M érték elérése előtt a μ potenciál csökkenésével jár, az élő rendszer teljes szabadenergia tartalma mégis növekedik. Az asszimiláció során a strukturális erő által ily módon végzett munkát a rendszer munkaképességének növekedése kíséri eddig a határértékig, a tartós inaequilibrium-állapot elvének megfelelően. Ha a növekedés a határ elérése után is tovább tartana, akkor a rendszer szabadenergiája csökkenne, ami azonban ellentmondana a tartós inaequilibrium-állapot elvének. Tehát az élő anyag növekedésének a $M = \frac{1}{c}$ érték elérése után meg kell állnia.



3. ábra

Ezért az F, m görbének (3. ábra I. görbe) az M értéket meghaladó része biológiailag nem reális. Ábránkban ezért a leszálló ágat pontoztuk. M a növekedés vagy asszimiláció határértéke.

De mi történik az asszimiláció e határértékének elérése után? Az élő anyag molekuláinak aktív deformált állapota anyagcsere nélkül nem maradhat fenn, mint azt a 104. oldalon adott vázlatunk mutatja. A tápanyag molekulái a kiegyenlítődési folyamatok terhére aktiválódnak és energiájuk ezen állapot fenntartását szolgálja. Az asszimiláció és disszimiláció tehát tovább folyik. Ha azonban az asszimiláció határértékének elérése után az élő anyag tovább gyarapodna, akkor a fentiek és a 3. ábra szerint a szabadenergiának csökkennie kellene. Másfelől ugyanígy a szabadenergia csökkenésére vezetne az állomány csökkenése, tehát a disszimiláció túlsúlya is az asszimiláció fölött. Általános mozgástörvényeinkből tehát az következik, hogy az asszimiláció határértékének elérése után az élő állomány stacioner állapotba kerül. A disszimilációnak és asszimilációnak ki kell egyensúlyozni egymást. Ez az állapot termodinamikai szempontból is különleges. Az élő rendszer szabadenergiája, mint a tömeg függvénye, maximumát az asszimiláció határértékénél éri el, azaz:

$$\left(\frac{dF}{dm}\right)_M = 0$$

s így a szabadenergia tartalom tovább folytatódó stacioner anyagcsere esetén változatlan marad, vagy csak jelentéktelen ingadozásokat mutat ahhoz képest, amit az asszimiláció határainak elérése előtt stacioner anyagcsere esetén észleltünk. Így a stacioner anyagcsere az asszimiláció határértékén képes az élő állapotot a legkisebb munkával fenntartani.

Tehát általános mozgástörvényeinkből és az élő anyag elméletéből közvetlenül adódik, hogy kezdetben az asszimiláció van túlsúlyban a disszimiláció felett, valamint hogy az asszimilációnak van egy olyan határa, ahol az élő anyag asszimiláció—disszimiláció szempontjából stacioner állapotba lép. Még egyszer hangsúlyozzuk, hogy az asszimiláció határán a tömeg tekintetében stacioner állapotnak semmi köze sincs a dinamikus egyensúlyhoz, hiszen ezt az állapotot a rendszer állandó saját munkája, nem pedig valamilyen, a rendszeren kívüli energiaforrás hozza létre és tartja fenn.

A szabadenergia és tömeg összefüggésére vonatkozó eredményünk független e folyamat időbeli vonatkozásaitól, tehát a növekedés sebességétől, mert (1) képletünk szerint a tömeg növekedésnek megfelelő potenciál-csökkenés

csupán az asszimiláló állomány potenciáljától, vagyis állapotától függ, és nem attól, hogy milyen gyorsan jön létre ez az állapot.

Viszont az asszimiláció határértékének elérése után, ahol a tömeg szempontjából stacioner állapot áll elő, tehát $\frac{dm}{dt} = 0$, az élő rendszer szabadenergiája kizárólag az idő függvényévé válik.

Vizsgáljuk meg ezek után az élő rendszer szabadenergiájának összefüggését az idővel, az asszimiláció határának elérése után. Fennmaradhat-e tartósan ez az állapot, vagy a szabadenergia idővel szükségszerűen csökken? A biológia megszokott nyelvére lefordítva, a kérdés a következő: elkerülhetetlen-e az öregedés, vagy elvileg lehet-e, hogy az egyed halhatatlan? Az „egyedi halhatatlanság" kérdésével a szaporodásról szóló fejezetben foglalkozunk részletesen.

Az élő anyag elméletével foglalkozó fejezetünkben az anyagcserét éppen arra az esetre vázoltuk, amelyben nincs növekedés. Már a vázlatból is kitűnik, hogy az élő állomány potenciálja ebben az esetben is szükségszerűen csökken, minthogy azonban a tömeg állandó és meghatározásunk szerint az élő rendszer szabadenergiáját a $\mu . m$ fejezi ki, tehát az egész rendszer szabadenergiájának csökkennie kell. Most vizsgáljuk meg, hogy a csökkenést miképpen fejezhetjük ki az idő függvényében és milyen tényezőktől függ.

Inaequilibrium-állapotban levő élettelen rendszer szabadenergiájának csökkennie kell az idővel; ezt az időbeli csökkenést közelítőleg, mint a legtöbb egyensúlyi folyamat esetében, a következő képlet fejezi ki:

$$F = F_0 \cdot e^{-kt}$$

A tartós inaequilibrium-állapot elvének értelmében azonban az élő rendszer a strukturális erők terhére e kiegyenlítődés ellenében munkát végez. Ezért, mint említettük, ebben az esetben a kezdeti feltételek sem állandóak, hanem minden pillanatban függnek a strukturális erők munkájától. A szabadenergia az adott időpontban arányos a rendszer, azaz a strukturális erők által végzett munkával. Tehát:

$$F_0 = -h\frac{dF}{dt}$$

ahol h arányossági tényező. A negatív előjel mutatja, hogy a munkát magának a rendszernek a szabadenergiája biztosítja, és hogy ennek a szabad energiának csökkennie kell.

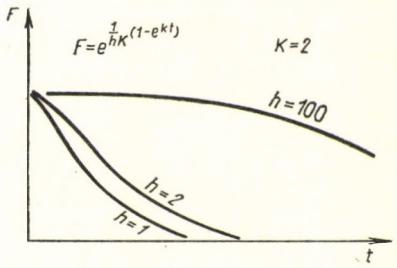
Az élő rendszer szabadenergiája tehát az idő függvényében az asszimiláció határának elérése után:

$$F = -h\frac{dF}{dt} \cdot e^{-kt} \qquad (5)$$

A differenciálegyenlet megoldása:

$$F = F_0 \cdot e^{\frac{1}{h \cdot k}(1-e^{kt})} \tag{6}$$

Ez egy monoton csökkenő lefutású görbe, mely t növekedésével aszimptotikusan közeledik a nullához. A 4. ábra mutatja a görbét különböző h értékek, de változatlan K ($K = 2$) és $F_0 = 1$ esetében.



4. ábra

Mozgástörvényeink alkalmazása tehát szintén azt mutatja, hogy az élő rendszer szabadenergiája, azaz molekuláinak az egyensúlyi állapottól való távolsága az asszimiláció határának elérése után szükségszerűen csökken. Tehát a szervezetek öregedése szükségszerű.

Kiderült továbbá, hogy az öregedés időbeli lefolyása, tehát a rendszer élettartama azonos kezdeti F_0 (= az élő rendszer szabadenergiája az asszimiláció határának elérése után) esetén két állandótól — h és k — függ. A görbe csökkenése nagyobb k esetén gyorsabb, nagyobb h esetén lassúbb. Ez megfelel a két állandó jelentésének. Valóban, míg k az életfolyamatoktól független kiegyenlítődési folyamatok sebességét határozza meg, h azt fejezi ki, hogy a rendszer szabadenergiája minden adott pillanatban hogyan aránylik a strukturális erők (tehát az anyagcsere) intenzitásához, amely a szabadenergia adott szintjének fenntartásához szükséges. Tehát minél nagyobb a h, annál kevésbé intenzív anyagcsere szükséges a szabadenergia fenntartásához az adott pillanatban. Ennek megfelelően a rendszer potenciálja lassabban csökken, tehát az öregedés nem olyan gyors és az élet meghosszabbodik. Ha viszont k növekedik, tehát a kiegyenlítődési folyamatok gyorsabbak, akkor változatlan h mellett nyilvánvalóan intenzívebb munka, intenzívebb anyagcsere szükséges fenntartásukhoz, ezért az öregedés gyorsabban következik be, az élettartam megrövidül.

Az élő anyag elmélete alapján már korábban levontuk azt a következtetést, hogy a potenciál csökkenése az anyagcsere elkerülhetetlen következménye. Ugyanide jutunk a fenti képletek alapján is. Nyilvánvaló lesz tehát, hogy az élettartam függ az anyagcsere intenzitásától. Minél intenzívebb az, annál hamarább merül ki az élő anyag szabadenergiája, mellyel molekuláinak deformált, inaequilibriumos struktúrája következtében rendelkezik.

Az élő anyag elmélete alapján arra a következtetésre jutunk, hogy az anyagcsere szükségszerű következménye a potenciál csökkenése és, mint láttuk, ugyanezt bizonyítják fenti képleteink is.

Az élő anyag és az anyagcsere elméletéből egyrészt következik, hogy az élő anyag szabadenergiájának bizonyos mennyiségű tápanyag asszimilációjakor bizonyos munkát kell végeznie, másrészt, hogy a táplálék ekkor felszabaduló energiájának, amennyiben nem kerül felhasználásra új élő anyag létrehozására — tehát nincs növekedés —, hő alakjában kell megjelennie.

Következésképp az élő rendszer szabadenergiája az élő anyag működő állománya által termelt hőmennyiséggel arányosan bizonyos értékre csökken.

Tehát:

$$\frac{d(m\mu)}{dQ} = K$$

ahol Q az átalakult hőmennyiség és K állandó. Az élet folyamán az élő rendszer szabad strukturális energiájának terhére alakítható összes hőmennyiséget a következő képlet adja meg:

$$-\int_{m_0\mu_0}^{0} d(m\mu) = K\int_{0}^{Q} dQ$$

azaz:

$$Q = \frac{1}{K}\mu_0 m_0$$

Arra a következtetésre jutunk tehát, hogy az *az egész kalóriamennyiség, amelyet a szervezet egész élete folyamán képes átalakítani, kizárólag a petesejt szabadenergiájától függ és azzal arányos.* Ebből kiszámíthatjuk azt a hőmennyiséget, melyet a szervezet szabadenergiája terhére az asszimiláció határértékének elérésétől a haláláig átalakítani képes.

Mivel $F_{\max} = M\,\mu_M$, ahol μ_M a növekedés határának elérésekor fennálló potenciál,

$$-\int_{M\mu_M}^{0} Md\mu = K\int_{0}^{Q_A} dQ$$

ahol Q_A a növekedési határ elérése után átalakított kalóriamennyiség. Tekintettel arra hogy a tömeg (M) változatlan marad,

$$Q_A = \frac{1}{K}M\mu_M$$

és

$$\frac{Q_A}{M} = \frac{1}{K}\mu_M$$

tehát az a kalóriamennyiség, melyet egységnyi állomány a növekedés határának elérése után át tud alakítani, kizárólag a növekedés határértékének elérésekor fennálló potenciáltól függ és azzal arányos. Azonban:

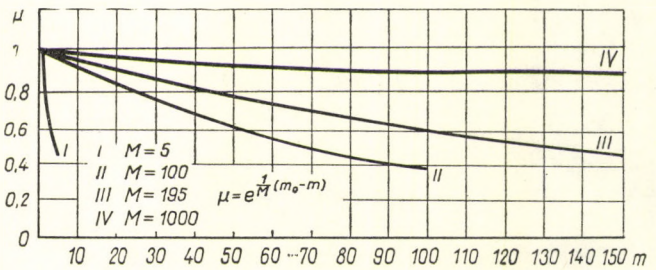
$$\mu_M = \mu_0 \cdot e^{\frac{m_0 - m}{M}}$$

és különösen a gerincesek esetében m_0 értéke M értékéhez viszonyítva elhanyagolható (az ivarsejtek tömege az érett szervezet tömegéhez viszonyítva jelentéktelen) és így:

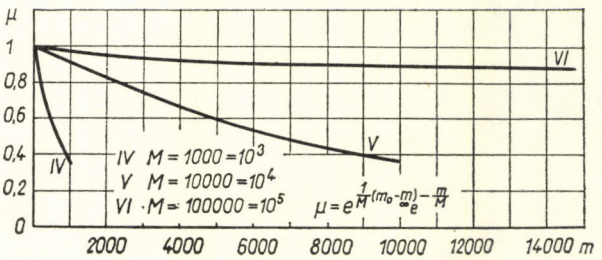
$$\frac{m_0 - M}{M} \approx -1$$

(l. 5. és 6. ábra). Tehát:

$$\mu_M \cong \frac{\mu_0}{e} \quad \text{és} \quad \frac{Q_A}{M} \cong \frac{1\mu_0}{Ke}$$



5. ábra



6. ábra

Ez annyit jelent, hogy *kizárólag a petesejt potenciáljától függ és vele arányos az a kalóriamennyiség, amelyet az élő állomány egységnyi tömege a növekedés határának elérése után az élet folyamán át tud alakítani, abban az esetben, ha a petesejt tömege az érett szervezet tömegéhez képest elhanyagolható.*

Rubner[52] kimutatta, hogy a legkülönbözőbb fajtájú és nagyságú emlősök esetében a $\frac{Q_A}{M}$ arányértéke körülbelül azonos, az ember esetében azonban nagyobb.

Ha figyelembe vesszük, hogy az m_0 értéke az M értékéhez viszonyítva adott esetben elhanyagolható, most kifejtett tételünkből következik, hogy

[52] *M. Rubner*, Das Problem der Lebensdauer und seine Beziehungen zu Wachstum und Ernährung. Verlag von R. Oldenburg, München und Berlin 1908.

a Rubner által talált szabályszerűséget a vizsgált emlősök ivarsejtjeinek azonos kezdeti potenciálja magyarázza.

Egy korábbi dolgozatomban[53] már utaltam arra, hogy a $\frac{Q_A}{M}$ értéke az evolúció folyamán növekedik, viszont az egyes csoportokon belül körülbelül azonos marad. Megkíséreltem a tétel érvényességét kiterjeszteni a fejlődés és növekedés időszakára is azzal, hogy általánosítottam egy másik értékre is, nevezetesen „az egész élet folyamán a szervezet által végzett munka és az ivarsejt szabadenergiájának viszonyára".[54]

Iménti meggondolásaink értelmében ez az érték nem más, mint $\frac{Q}{\mu \cdot m} = \frac{1}{K}$, amit cikkemben *Rubner-állandónak* neveztem.

A dolgozatban közölt számszerű adatok, melyeknek általános vonásokban kellett illusztrálni azt, hogy ez az állandó az evolúció későbbi periódusaiban megjelenő csoportok esetében növekedik, a $\frac{Q_A}{M}$ értékre vonatkoztak, miközben a növekedés időszakát is magában foglaló teljes élettartamot vettük figyelembe. Ha azonban a Rubner által megfigyelt szabályszerűséget ki akarjuk terjeszteni az élet egész tartamára, már nem beszélhetünk egyszerűen az egységnyi állomány által átalakított hőmennyiségről, hiszen a növekedés folyamán változik a tömeg is.

Ebben az esetben a $\int_0^Q \frac{dQ}{m}$ értéket kell kiszámítanunk.

Ha figyelembe vesszük, hogy

$$\mu = \mu_0 \cdot e^{\frac{m_0 - m}{M}}$$

akkor:

$$\frac{-d(m\mu)}{dQ} = K$$

egyenletünkből a növekedés határának eléréséig:

$$\int_0^{Q_M} \frac{dQ}{m} = \frac{1}{k}\left(\mu_0 - \mu_M - \int_{m_0}^{M} \frac{\mu}{m}\, dm\right)$$

integrált kapjuk.

[53] *E. Bauer*, Lebensdauer, Assimilationsgrenze, Rubnersche Konstante und Evolution. Biol. Zbl. Bd. 51, 1931.

[54] Loc. cit.

Mivel a növekedés határának elérése után,

$$\int_0^{Q_A} \frac{dQ}{m} = \frac{Q_A}{M} = \frac{1}{k}\mu_M$$

tehát az egész élet tartamára, a növekedést is beleértve:

$$\int_0^{Q} \frac{dQ}{m} = \frac{1}{k}\left(\mu_0 - \int_{m_0}^{M} \frac{\mu}{m}\,dm\right)$$

Tehát míg ez az érték a növekedés határának elérése után csak a μ_M potenciáltól függ és azzal arányos, az élet egész tartamát tekintve nem csak a kezdeti μ_0 potenciállal arányos, hanem egy, a növekedés határából adódó értéktől is függ.

A fenti megállapítások értelme a következő. A k érték a definíció értelmében tulajdonképpen a táplálékmolekulák aktiválási energiáját, az asszimilációjukhoz szükséges energiát jellemzi. A rendelkezésre álló adatok értelmében ez az aktiválási energia a különböző tápanyagok (cukrok, zsírok, fehérjék) esetében különböző, tehát k értéke függ a táplálkozás módjától és csak változatlan táplálék esetében állandó.

Ha eltekintünk a táplálék minőségével való összefüggésétől, vagy e tényezőt változatlan táplálék nyújtásával kiküszöböljük, k értéke az evolúció során csak úgy változhat, ha megváltozik az asszimilációhoz szükséges aktiválási energia. Ezt az értéket még nem tudjuk közvetlenül meghatározni.

Ha feltételezzük, hogy azonos táplálékmolekulák asszimilálásához szükséges aktiválási energiája különböző fajokban azonos, akkor a korábban Rubner-állandónak nevezett $\frac{Q}{\mu_0 m_0}$ értéknek változatlannak kell maradnia. Ebben az esetben a Q érték, tehát a szervezet által egész élete folyamán átalakított kalóriamennyiség csak úgy növekedhet, ha az ivarsejt szabadenergiája növekedik. Ekkor azonban a Rubner által mért $\frac{Q_A}{M}$ érték, olyan szervezetek esetében, amelyeknek ivarsejtjei az érett szervezethez viszonyítva elhanyagolhatóan kicsinyek, csak a μ_0 értéknek, tehát az ivarsejt potenciáljának növekedésével növekedhet. S minthogy ez a $\frac{Q_A}{M}$ érték az M evolúció során valóban növekedési tendenciát mutat, megtartjuk az értékre a Rubner-konstans elnevezést, amelyre még az evolúcióval, valamint az alkalmazkodással és ingerlékenységgel foglalkozó fejezetekben visszatérünk.

MÁSODIK FEJEZET

A SZAPORODÁS

Az előző fejezetben taglaltuk az élő rendszerek anyagcseréjének és növekedésének általános törvényeit és kimutattuk, hogy ezek a törvényszerűségek az élő anyag általános mozgástörvényeinek megjelenési formái. Ezek az anyag kérdéses mozgásformájában rejlő lehetőségek megvalósulásai, melyek biztosítják az élő rendszerek hosszabb-rövidebb életképességét. Láttuk azonban, hogy az anyagcsere egymagában még nem biztosítja az élő rendszerek tartós fennmaradását. Az asszimiláció határának elérése után a rendszer munkavégző-képessége elkerülhetetlenül csökken, az élő anyag közeledik az egyensúlyi állapothoz és szükségszerűen bekövetkezik a halál. Jelen fejezetünkben ki akarjuk mutatni, hogy az élő anyag mozgásformája, amint azt mozgástörvényeink leírják, magában foglalja annak lehetőségét is, hogy az élő anyag az asszimiláció határának elérése után is megőrizhesse állandó életképességét. Egy ellentmondásra bukkanunk itt: törvényeinkből egyrészt az következik, hogy az élő rendszereknek nem lehet állandó életképességük, másrészt viszont azt állítjuk, hogy ugyanezen mozgástörvények magukban foglalják az életképesség állandó megőrzésének lehetőségét. Az ellentmondást a következő meggondolásokkal oldhatjuk fel. Az anyagcsere ugyan meghosszabbítja a rendszer életét, de egyben elkerülhetetlenül halálhoz vezet, az anyagcsere az élő anyag mozgásformájának azonban nem az egyetlen lehetősége az élettartam meghosszabbítására. A II. rész bevezetésében (114. old.) már kimutattuk, hogy az élő anyag rövid ideig anyagcsere nélkül is fennmaradhat, strukturális erői munkát végeznek az egyensúly bekövetkezte ellen, anélkül, hogy a rendszerhez nem tartozó molekulák energiáját felhasználnák. Ez természetesen csak oly módon lehetséges, hogy az élő állomány inaequilibrium-állapotban lévő, deformált molekuláinak egy része egyensúlyba jut és az így felszabaduló energiájával növeli a többi molekula szabadenergiáját vagy távolságát az egyensúlyi állapottól, tehát *maga az élő állomány fogy*, miközben a megmaradó állomány potenciálja fokozódhat. Ha csupán ez a folyamat játszódik le, akkor természetesen bizonyos idő múlva a halálnak be kell következnie, mert az élő állomány csökken. *Ez azonban újra lehetővé teszi az anyagcserét*, amelyhez, mint láttuk, meghatározott nagyságú potenciál szükséges, — a potenciál viszont az anyagcsere következtében csökken. Mozgástörvényeink mint speciális esetet foglalják magukban ezt a folyamatot, melynek során az élő állomány egyik részének potenciálja másik részének terhére növekedik. A folyamat nem más, mint a rendszer strukturális erőinek munkája az egyensúly beállta ellenében.

A két folyamat kapcsolata tehát a következő. Az anyagcsere biztosítja az élő anyag életképessének meghosszabbítását, de egyidejűleg az élő állomány potenciáljának csökkenése következtében elkerülhetetlenül halál-

hoz vezet. Az élő állomány egy részének potenciálja növekedik egy másik részének terhére, s ez szintén biztosítja az élettartam meghosszabbodását, de egyidejűleg szintén halálhoz vezet, mivel az élő állomány tömegét csökkenti. Minthogy azonban az utóbbi folyamat újból lehetővé teszi a növekedést és az anyagcserét, s mivel az élő anyag mozgásformája mindkét folyamatot (anyagcserét és a potenciál helyreállását) magában foglalja mint lehetőséget, következésképpen ezek általános törvényeink speciális esetei, így általános törvényeink adják meg annak lehetőségét, hogy az élő anyag állandóan, tehát a növekedés határának elérése után is megőrizze életképességét. Ehhez csak az szükséges, hogy a növekedés határértékének elérése után, amikor az élő rendszer szabadenergiája csökkenni kezd, de még a halál előtt rendszeresen meginduljon a második folyamat, melynek során az élő állomány egy része elváltozik, másik részének potenciálja és szabad energiája pedig növekedik. Ekkor újra megindulhat az anyagcsere és növekedés, amig a rendszer ismét el nem éri szabadenergiájának maximumát (a növekedés határát), majd újra csökkenni kezd a potenciál, megindul a második folyamat stb.

Az élő rendszerek állandó fennmaradásának lehetősége tehát szükségszerűen *ciklikus változásokhoz* kötött.

Az ismert élőlények valóban mind meg is valósítják ezt az élő anyagban adott lehetőséget, hogy az élő rendszerek megőrizhessék életképességüket növekedésük befejezése után is. Ez azonban a természetben nem az elméleti szempontból legegyszerűbbnek látszó módon megy végbe. Az élő anyag egy része potenciáljának egy más rész terhére történő fokozódása, mely a növekedést és öregedést ciklikusan váltja fel, a természetben általában az élő rendszerek számának *növekedésével* áll kapcsolatban, és ezt a különböző élő rendszerek a legkülönbözőbb formákban valósítják meg. *Bármennyire is különbözzenek azonban a különböző élő rendszerek szaporodási folyamatai, mindig ugyanazon a jelenségen alapulnak, nevezetesen az élő állomány egy része potenciáljának növekedésén, mely a rendszer más részének terhére következik be.*

Részletesen kell vizsgálnunk magát az alapvető folyamatot, mielőtt a szaporodás különböző alakjait, mint az alapvető folyamat speciális eseteit leírhatnánk. A bevezetésben már említettük, hogy e folyamatban valóban az élő anyag alapvető folyamatát kell látnunk. Valójában ezen az alapon tekinthetjük az anyagcserét nem folytató és az élettelen környezettől teljesen izolált rendszereket élőknek, hiszen ez az a folyamat, mely nem engedi, hogy a rendszer feltételeinek megváltozása nélkül kiegyenlítődés következzék be, hanem a rendszer az egyensúly bekövetkezése ellenében munkát végez a strukturális erők terhére. Ez a folyamat megy végbe mindazokban az esetekben, amikor az anyagcsere lehetetlen. Olyan rendszerrel állunk ekkor szemben, amelynek inaequilibrium-állapotát a rendszert alkotó molekulák deformált, inaequilibrium-állapota idézi elő, e rendszer el van különítve más molekuláktól, amelyeknek kémiai energiáját asszimiláció útján munkára használhatná fel. Mint említettük, ebben az esetben az élő molekula közeledni kezdene az egyensúlyi állapothoz, s az feltétlenül be is következne a határfeltételek mindennemű megváltozása nélkül, mert a rendszerben ezen molekulán kívül nincsenek munkaképes struktúrák, illetve munkaképes

részek. Ha az inaequilibrium-állapotot kívülről felvett energia tartaná fenn vagy állítaná helyre, akkor olyan dinamikus egyensúllyal állnánk szemben, amelyben a munka forrása a rendszeren kívül fekszik, ez ismét nem lenne élő rendszer. Ugyanez vonatkozna az élő anyag nagyszámú molekuláira is, ha *kölcsönös egymásrahatásuk* lehetetlen lenne és a molekulák egymástól függetlenek lennének. Ha azonban a molekulák kölcsönös hatása lehetséges és azok nem függetlenek egymástól, akkor egyik csoportjuk egyensúlyba jutásakor felszabaduló energia felhasználható más molekulák szabadenergiájának, az egyensúlyi állapottól való átlagos távolsága, tehát potenciálja növelésére, és ekkor anyagcserét nem folytató élő rendszerrel állunk szemben.

Nem tárgyaljuk most a kölcsönhatás strukturális feltételeit. Mindenesetre fel kell tételeznünk, hogy a molekulák igen szoros kapcsolatban vannak egymással. A most létező élő rendszerekben kétségtelenül érvényesülnek ezek a feltételek, hiszen ezek a rendszerek fenn tudnak maradni. Ellenkező esetben anyagcseréjük ellenére bizonyos idő elmúltával el kellett volna halniok. Az elmondottak alapján a következőképpen képzelhetjük el ezt az alapvető folyamatot, minden szaporodási jelenség alapját.

Tételezzük fel, hogy valamennyi molekula állapota minden időpontban azonos, tehát a nem deformált egyensúlyi állapottól való távolságuk azonos. A molekulák számát az I helyzetben (az alapvető folyamat bevégzése előtt) jelöljük N_{I}-el és a II helyzetben (az alapvető folyamat befejezése után) N_{II}-vel és M az élő molekulák molekulasúlya. Ha a szabadenergia nem csökken az alapvető folyamat során, akkor:

$$F = m\mu = M \cdot N \cdot \mu = \text{const}$$

és

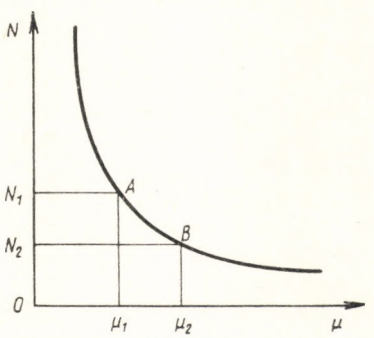
$$N_{\mathrm{I}}\mu_{\mathrm{I}} = N_{\mathrm{II}}\mu_{\mathrm{II}}$$

vagy grafikusan ábrázolva (l. 7. ábra).

A $ON_1A\mu_1$ és $ON_2B\mu_2$ négyszögek terü-letének azonosnak kellene lenni. Ez azonban a valóságban nem igaz és N_{I} molekula az I állapotban más és más távolságban van az egyensúlytól. A molekulák adott eloszlása esetén a $d\mu$ intervallumra eső molekulák száma az I állapotban:

$$\frac{dN_1}{d\mu}\, d\mu$$

$N_1 = N_1(\mu)$ kifejezéssel μ függvényében fejezzük ki a molekulák számát az I állapotban.



7. ábra

Az összes molekulák száma tehát:

$$N_1 = \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{dN_1}{d\mu} d\mu$$

és az élő rendszer teljes szabadenergiája az I állapotban:

$$F_1 = M \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{dN_1}{d\mu} \mu d\mu$$

amiből:

$$\mu_1 = \frac{F_1}{m} = \frac{\int_{-\infty}^{+\infty} \frac{dN_1}{d\mu} \mu d\mu}{\int_{-\infty}^{+\infty} \frac{dN_1}{d\mu} d\mu}$$

A II állapotban, tehát az alapvető folyamat befejezése után a szabadenergia:

$$F_2 = M \cdot \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{dN_2}{d\mu} \mu \cdot d\mu$$

Mivel a molekulák gerjesztése vagy deformálódása nem változtatja meg a molekulasúlyt és az alapvető folyamat során a szabadenergia sem változik, $F_1 = F_2$ és így:

$$\int_{-\infty}^{+\infty} \frac{N_1 d}{d\mu} \mu d\mu = \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{dN_2}{d\mu} \cdot \mu \cdot d\mu$$

A továbbiakban a kérdéses állapotjelzők középértékeit használjuk. Így például μ minden állapotban azt a paramétert jelöli, melyet az I állapotban μ_1-gyel jelöltünk.

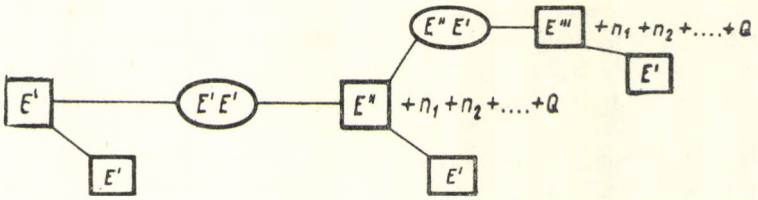
Már említettük, hogy a ma létező élőlények természetes körülményei között nem az elméletileg legegyszerűbb alakban, hanem mindig a szaporodás folyamatával kapcsolatban mutatják ezt a folyamatot. Érthető ez, ha meggondoljuk, hogy még egy olyan rendszer állandó életképessége sem teljesen biztosított, amelyben az alapvető folyamat periódikusan ismétlődik és így lehetővé teszi az állandó életképességet. A külső feltételek egyetlen véletlen, a fiziológiás alkalmazkodóképesség kritikus határait meghaladó

változása elegendő rendszerünk nyomtalan elpusztítására. Nem állíthatjuk tehát, teljes biztonsággal, hogy nem keletkeztek és léteztek olyan rendszerek, melyeknek volt már ugyan anyagcseréjük és a rendszer egy részének potenciálját periodikusan növelték a többi rész terhére, de még nem szaporodtak.

Egyes szervezetek esetében ma is megfigyelhetjük az alapvető folyamatot szaporodás nélkül. Ez általában kedvezőtlen külső feltételek között jelentkezik, amikor a feltételek túllépnek a fiziológiás alkalmazkodóképesség megszabta határokon és amikor az anyagcsere már lehetetlen. Ez az encisztálódás folyamata, melyet számos egysejtű szervezet mutat és nem kapcsolatos a szaporodással. S ha az alapvető folyamatot elméletileg legegyszerűbb, azaz periodikusan megismételt alakjában és ily módon szaporodás nélkül biztosítva a szervezet állandó életképességét, a természetben ma élő szervezetek esetében ugyan nem észleljük, kísérletesen mégis igen sok szervezetben előidézhetjük. Ehhez lehetővé kell tennünk, hogy a szervezet mindaddig folytassa az anyagcserét, míg az alapvető folyamat bekövetkezhet benne. Meg kell azonban akadályoznunk, hogy a folyamat természetes alakjában menjen végbe, tekintve, hogy ez szaporodáshoz vezetne. Az alapvető folyamatot tehát addig kell mesterségesen kiváltanunk, *mielőtt természetesen bekövetkezne.* Két lehetőségünk van: egyrészt megszüntethetjük az anyagcserét és ezzel kiváltjuk az élő anyag deformált molekuláinak egyensúlyi állapotba való jutását, miközben a fenti kölcsönhatások eredményeképpen a molekulák egy részének egyensúlyba jutása során felszabaduló energia fokozza a többiek potenciálját. Másrészt helyi behatásokkal, a struktúra lokális destrukciójával a molekulák jelentéktelen hányadában kiválthatunk kiegyenlítődést, ekkor, ha csak a struktúra nem speciálisan valamilyen külső munka végzésére adaptálódott, ugyanez a folyamat indul meg, mert a molekulák felszabaduló energiája növeli a többiek potenciálját.

A fenti két lehetőség azonban egy vonatkozásban lényegesen különbözik egymástól. Az anyagcsere kikapcsolásakor, például éhezés esetén, az alapvető folyamat — az egyik rész potenciáljának növekedése a másik rész terhére — szükségszerűen bekövetkezik, mert élő rendszerrel állunk szemben, ezzel szemben a második esetben ez nem feltétlenül kötelező. Ha a struktúra helyi károsításával a molekulák egy részének energiáját felszabadítjuk, de az anyagcserét nem tesszük lehetetlenné, az alapvető folyamat el is maradhat. A többi részek inaequilibriumos struktúráját az anyagcsere is fenntarthatja, sőt a rendszer ennek következtében még növekedhet is, ha például még nem érte el az asszimiláció határát. A különbséget érthetővé teszi az anyagcseréről adott vázlatunk (104. old.). Ha a teljes éhezés következtében szűnik meg az anyagcsere, akkor a deformált, aktív, tehát szabad vegyértékkel rendelkező molekuláknak (E') egyensúlyi állapotba kellene jutniok, hacsak nem találkoznak táplálékmolekulákkal (N). Mivel esetünkben ez nem lehetséges, alapvető folyamatnak kell megindulnia, melynek során a molekulák egymással kerülnek kapcsolatba, körülbelül a 138. oldalon látható vázlat szerint.

A második esetben viszont a struktúra károsítása következtében a molekulák egy része egyensúlyi állapotba kerül, de a többiek anyagcseréje nem szűnik meg. Ebben az esetben az alapvető folyamat elmaradhat. Ilyenkor



az N táplálékmolekulák legalábbis versengenek az élő anyag egyensúlyba jutó (a struktúrák károsodása következtében), anyagcsere nélküli molekuláival a többi E' molekulák vegyértékeiért. A természetben ma élő szervezetek azonban éppen oly módon őrizték meg állandó életképességüket, hogy megvalósították a fennmaradáshoz szükséges anyagcserének az élő anyag mozgástörvényében adott lehetőségét, ezek esetében tehát azt várhatjuk, hogy az alapvető folyamat akkor lép fel, amikor az anyagcsere már nem biztosítja az élet fennmaradását. Egy ilyen versengés során azonban az anyagcsere, azaz az E' molekulák szabad vegyértékeinek az N táplálékmolekulákkal való kapcsolódása győz mindaddig, míg ez a folyamat növeli a rendszer szabadenergiáját, tehát míg a rendszer el nem éri a növekedés határát. Közbevetőleg már most megállapíthatjuk, hogy itt keresendő azoknak a tényeknek a magyarázata, melyek alapján Hartman és Jollos[55] feltételezték, hogy a sejt mindig képes osztódni, de a növekedés visszatartja az osztódástól. Mivel minden szaporodási folyamat, tehát az osztódás is, mint említettük, a most leírt alapvető folyamaton alapul, Jollos és Hartmann elmélete tulajdonképpen azt jelenti, hogy az alapvető folyamat csak a növekedés határának elérése után léphet fel. Ha azonban az anyagcsere, tehát az asszimiláció lehetetlen, akkor az alapvető folyamat mint anyagcserét nem folytató, élő anyagot jellemző folyamat, a növekedés határának elérése előtt is szükségszerűen bekövetkezik. Valójában ez indokolja az „alapvető folyamat" elnevezést.

Az alapvető folyamat egyik esetben sem jár feltétlenül együtt a szaporodás vagy osztódás folyamatával. A két folyamat kapcsolata — mint kimutattuk — csak lehetőség, melyet az élő anyag mozgásformája magában foglal és amely a fejlődéstörténetben meg is valósult. Megvalósulása az élő anyag állandó életképességének elengedhetetlen feltétele volt, éppen ezért valamennyi ma élő szervezetben megtalálhatjuk. Ennek értelmében az alapvető folyamatot szaporodás nélkül, periodikusan csak akkor válthatjuk ki kísérletesen, azaz a *szaporodás nélküli élő anyag állandó fennmaradását kísérletesen csak úgy biztosíthatjuk*, ha módunkban áll az alapvető folyamatot még spontán bekövetkezése előtt kiváltani. Egy másik lehetőség, mint láttuk, az alapvető folyamat kiváltására az anyagcsere teljes kikapcsolása, azaz abszolút éheztetés útján: ha a folyamatot valamely rész struktúrájának közvetlen destrukciójával idéztük elő, akkor ehhez még egy feltétel járul, nevezetesen az, hogy az alapvető folyamatot a növekedés határának elérése után kell kiváltanunk.

[55] *Hartmann*, Allgemeine Biologie. 370. o., Jena 1927.

Ismeretes, hogy bizonyos élőlények szaporodás nélküli állandó életképességét periodikus éheztetéssel vagy a struktúra periodikus helyi károsításával biztosíthatjuk. Goetsch[56] például periodikus éheztetéssel tartotta fenn a hidra életét, Hartmann[57] ugyanerre az eredményre jutott a Stenostomum ismételt amputációja útján. A szervezetek egyik esetben sem szaporodtak. Egysejtűek (Stentor és Amoeba proteus) amputációjával Hartmann hasonló eredményt kapott. Cheifec[58] kísérletei szerint egysejtűek esetében, hasonló eredmények érhetők el éheztetéssel is; sikerült ugyanis a táplálék megfelelő adagolásával megnyújtani a tenyészetek életét szaporodás nélkül.

A jelenség mechanizmusára vonatkozó elméletünk közvetlen kísérletes bizonyítékát azokban a kísérletekben látjuk, melyeket laboratóriumomban és vezetésemmel Granovszkaja[59] végzett. A kísérlet tárgya a szénaöntetben tenyésztett Oxytricha infuzórium klón volt. Mindenekelőtt sikerült kimutatni, hogy az Oxytricha minden műtétre, egy rész levágására vagy csak egy bemetszésre a magkészülék olyan rekonstrukciójával reagál, mely analóg az endomixis vagy partenogenézis esetén észlelhető fiziológiás „megfiatalodás" folyamatával. Ezek a folyamatok tehát az alapvető folyamat bekövetkezésének morfológiai indexeként használhatók. Ha a folyamat szerepére és az anyagcserével való viszonyára vonatkozó fenti elgondolásaink helyesek, akkor a sejt életének nem minden szakaszában reagálhat a helyi károsodásra ezzel a rekonstrukciós folyamattal. Nem léphet fel fiatal sejtekben, melyek még nem érték el az asszimiláció határát, mindig fel kell azonban lépnie az öreg sejtekben, melyek ezt a határt már elérték vagy túljutottak rajta, de még nem kezdtek normálisan szaporodni. Kísérleti objektumunk az adott feltételek között szobahőmérsékleten naponta kétszer osztódik, az osztódási periódus tehát 10—12 óra. Nagyszámú operációt végeztünk (bemetszés vagy kis darab kimetszése) az osztódás után 6—7 órával, föltételezve, hogy az adott generációs idő mellett ekkor már elértük az asszimiláció határát. Két testvérsejt közül mindig az egyiket operáltuk, a másik volt a kontroll. A műtét után bizonyos idővel a két sejtet egyidejűleg rögzítettük és festettük. Ugyanilyen kísérletet végeztünk más egyedeken az osztódás után közvetlenül vagy félórával később, feltételezve, hogy ezek még nem érték el az asszimiláció határát. *A 6—7 órás sejtek mindig, számos kísérletünk mindegyikében a magkészülék lényegében mindenütt egyforma rekonstrukciójával reagáltak. Az asszimiláció határát még el nem ért fiatal sejtek viszont sohasem reagáltak a magkészülék rekonstrukciójával:* a magok ugyanolyan nyugvó magok maradtak, mint a kontroll testvéregyedekben.

Fentebb említettük, hogy a struktúra károsítása után a növekedés határának eléréséig az anyagcsere folytatódik és nem következik be az alapvető folyamat, tehát az asszimiláció dominál. Az asszimiláció határának elérése után viszont nem folytatódik az anyagcsere, és fellép a molekulák potenciáljának fokozódása a károsodott, kapcsolataikból kiszakított molekulák disszimilációjának terhére. *Ezért a műtéti behatásra is más és más anyagcsere*

[56] *W. Goetsch*, Biol. Zbl. 41 u. 42, 1921 u. 1922.
[57] *Hartmann*, Biol. Zbl. Bd. 42, 1922; Naturwissensch. H. 19, 1926.
[58] *Cheifec*, Arch. f. Protistenkunde. Bd. 70. H. 1. 1930.
[59] *Э. С Бауэр и А. М. Грановская*, Биол. ж. т. III. № 304, 1934.

reakciót várhatunk. E meggondolások alapján hasonló kísérletekben Kalmus módszerével megmértük operált és nem operált (kontroll-testvér) sejtek légzését (oxigénfogyasztását). *Az operált, érett szervezetek légzése a műtét után és egy órával később valóban intenzívebb volt, mint a kontroll egyedeké, ezzel szemben a műtét a fiatal egyedek légzésének intenzitását mindig csökkentette.* A műtét után 3 órával az operált, érett egyedek légzése ismét csökkent, ezek légzése tehát már olyan volt, mint a fiatal szervezeteké, melyekben az újonnan meginduló asszimiláció dominál a disszimiláció felett.

Ezek a kísérletek tehát közvetlenül bizonyítják elméleti meggondolásainkat az anyagcsere és az alapvető folyamat kapcsolatát illetően. Ebből közvetlenül adódik, hogy az egyedek úgynevezett kísérletes halhatatlansága csak abban az esetben idézhető elő, ha a megfelelő károsítást — műtétet — az asszimiláció határának elérése után alkalmazzuk. Ha korábban operálunk, akkor ellentétes eredményt, az öregedés meggyorsulását, az életciklus rövidülését várhatjuk, mert ebben az esetben az operáció következtében fokozódik az asszimiláció, tehát a fehérjemolekulák potenciálja gyorsabban csökken. Kísérleteink szerint valóban ez a helyzet.[60]

Éretlen egyedeken végzett megismételt műtétek gyorsabb osztódáshoz és halálhoz vezetnek, érett egyedek esetében viszont megakadályozzák az osztódást és jelentősen megnyújtják az élő állomány szaporodás nélküli fennmaradását.

Ebben az esetben azonban nem jogos egy adott egyed halhatatlanságáról beszélnünk. Nyilvánvaló ez, hiszen a halhatatlanságot lényegében ugyanaz a folyamat, ugyanaz a mechanizmus biztosítja, mint a szaporodást, vagyis az új egyedek létrejöttét, s így az ilyen halhatatlanság csak az említett folyamat felidézésével lehetséges. Lényegében ciklikusan idézzük elő a teljes rekonstrukciót és a szervezet saját strukturális energiájának terhére történő potenciál-növekedést az anyagcsere időleges kikapcsolása mellett, azaz egyetlen, tehát nem két vagy több szervezet keletkezik, ahogy a kísérleti beavatkozás nélkül normálisan bekövetkezett volna. Kísérletesen idézzük elő a szervezet rekonstrukcióját a minden szaporodás alapját képező alapvető folyamat segítségével, és csupán a vele kapcsolatos szaporodási folyamatokat zavarjuk meg.

Általános mozgástörvényeinkből tehát levezettük az anyagcsere és az alapvető folyamat viszonyát, valamint kapcsolatát a szaporodással, anélkül, hogy speciális, megszorító feltételezésekhez kellett volna folyamodnunk. El kell fogadnunk tehát, hogy minden élőlényben, egysejtűekben éppúgy, mint a soksejtűekben, különböző alakban bár, de érvényesülnek ezek a viszonyok. Már említettük, hogy soksejtűek esetében is sikerült előidézni az úgynevezett egyedi halhatatlanságot periodikus éheztetéssel vagy periodikus műtétekkel. Ezek pedig ugyanazok a behatások, melyek egysejtűek esetében hasonló eredményeket adtak (és elméleti meggondolásaink alapján kellett is, hogy adjanak). Legalábbis túlzás lenne elvileg más mechanizmusok és viszonyok érvényesülését feltételeznünk. Természetesen ez a folyamat az egysejtűekben és soksejtűekben, a növényekben és az állatokban annyira

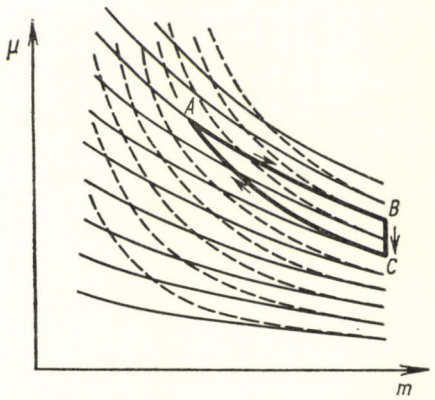
[60] Loc. cit.

különböző formában érvényesül, hogy nehéz ebben a változatosságban felismerni egyazon törvény történetileg változó és fejlődő megnyilvánulását.

Érthető tehát, hogy Weismann, kora tudományának színvonalán az adott megfigyelésekből kiindulva úgy vélte, hogy az egysejtűek és a soksejtűek elvileg különböznek a szaporodás és halhatatlanság tekintetében. Mivel a szaporodás folyamatának csupán különböző megnyilvánulásait figyelhette meg, de nem ismerhette a folyamat alapját képező általános törvényszerűségeket, az élő állományt két részre, a halandó szómára és a halhatatlan csíraplazmára osztotta. Ha elvetjük az alapvető folyamat és az anyagcsere kapcsolatáról, valamint az alapvető folyamatról, mint az élő anyag mozgástörvényeinek legfontosabb megnyilvánulásáról vallott elképzeléseinket, akkor a közvetlen megfigyelések alapján mi is elkerülhetetlenül az élő anyag két részre való felosztásához jutnánk. Hiszen azt látjuk, hogy az összes soksejtűek ivarsejtekkel szaporodnak, testi sejtjeik pedig elpusztulnak és csak az egysejtűek esetében — ahol a szomatikus sejt mintegy azonos a csírasejttel — nincs halál, csak szaporodás (sejtosztódás). Kísérletesen bizonyítottuk fentebb, hogy az úgynevezett „halhatatlanság" az alapvető folyamattal, tehát az élő állomány egy részének elpusztulásával és más részének a potenciál fokozódásához vezető rekonstrukciójával kapcsolatos. Hartmann és Goetsch soksejtűeken végzett kísérletei bizonyítják, hogy itt is ugyanezzel a folyamattal állunk szemben. Tehát mind az egysejtűek, mind a többsejtűek szaporodása ugyanazon az alapvető folyamaton alapul. Ha ez így van, akkor felesleges az élő anyagot halandó szómára és halhatatlan csíraplazmára felosztanunk. *Az ivarsejtek nemzedékről nemzedékre bekövetkező szakadatlan keletkezése a soksejtűekben a testi sejtek elhalása, azok strukturális energiájának terhére jön létre éppúgy, mint ahogy az egysejtűek szaporodása sejtjeik azon részeinek strukturális energiája terhére következik be, melyek a szaporodáskor elkerülhetetlenül elpusztulnak.* A csírasejteknek és a szomatikus sejteknek ez a kapcsolata közvetlenül adódik ama tételünkből, hogy az alapvető folyamat minden szaporodási folyamat alapja. E tételhez viszont az élő anyagra vonatkozó általános mozgástörvényeink alkalmazása útján jutottunk. Segítségükkel nemcsak az egysejtűek és soksejtűek szaporodását tudjuk megmagyarázni anélkül, hogy az élő anyagot két részre osztanánk, de egy sor olyan tényt is megérthetünk, melyek Weismann álláspontja alapján nem voltak érthetőek. Ilyenek elsősorban az egysejtűek és soksejtűek úgynevezett egyedi halhatatlanságára vonatkozó, fent említett kísérletek, másrészt azok a megfigyelések, melyek szerint mind az állatvilágban, mind a növényvilágban szoros összefüggés észlelhető egyrészt az élettartam és a test elpusztulása, másrészt a szaporodás, illetve az érett ivarsejtek képződése között. Sok féreg pl. elpusztul, amikor az ivarsejtjei képződnek, a halak ikrázáskor igen erősen lefogynak stb. A növények köréből megemlíthetünk bizonyos pálmákat, melyek évekig nőnek anélkül, hogy virágot hajtanának, majd kivirágozva elpusztulnak. Kísérletes úton is bizonyíthatjuk növényekben az ivarsejtek képződésének és az elhalásnak kapcsolatát. Sikerült pl. kísérletesen meghosszabbítani Pelargonium, Draga, Veronica, Reseda, Lobelia fajok és a Conium maculatum életét oly módon, hogy a bimbókat hozó ágakat levágva mesterségesen meggátolják a virágzást. Mindezek a tények közvetlenül magyarázhatók elméletünk alapján, mely szerint a maxi-

mális kezdeti potenciállal rendelkező csírasejtek a test szövetei strukturális energiájának, azaz elhalásuknak, vagy más szóval disszimilációjuknak terhére képződnek. Weismann elméletével ezeket a tényeket nem lehetett megmagyarázni.

Bár az egysejtűek és soksejtűek szaporodása egy és ugyanazon az alapvető folyamaton alapul, ez — mint említettük — a különböző fajokban a legkülönbözőbb módon nyilvánul meg. Függ attól, hogy a különböző fajok struktúrájának sajátosságaitól függően miképpen valósul meg az alapvető folyamat és az anyagcsere fentebb említett kapcsolata. Ezért általános mozgástörvényeinkből kiindulva először az elméleti lehetőségeket tárgyaljuk, majd megvizsgáljuk, hogy az egyes esetekben melyikük valósul meg. Ez már viszonylag könnyű és világos feladat. A 8. ábrán bemutatott μ, m diagram a μ potenciál függését mutatja az m tömegtől mind az anyagcsere, mind az alapvető folyamat alatt. Az anyagcserét ábrázoló görbék halmazát a $\mu_0 \cdot e^{c(m_0-m)}$ típus képviseli, μ_0 paraméterrel. Ezek mutatják a potenciál csökkenését a tömeg növekedésekor. Az alapvető folyamatot ábrázoló görbék halmazát az egyenlőszárú hiperbolák alkotják, mert az alapvető folyamat során a rendszer egyik részének strukturális energiáját használja fel másik része potenciáljának növelésére. Az anyagcseregörbék kisebb görbülete abból adódik, hogy az asszimiláció során magának a rendszernek strukturális energiája kerül felhasználásra, mely az élettelen, tehát nem a rendszerhez tartozó állomány átalakításához szükséges, míg az alapvető folyamat során a strukturális energia a fennmaradó, már a rendszerhez tartozó állományt alakítja át.



8. ábra

A fenti μ, m diagram és a gázok pv diagramja bizonyos vonatkozásban analógok. Az anyagcsere görbéi az izotermáknak (melyek ugyan a gázok esetében hiperbolák), az alapvető folyamat görbéi a szintén görbültebb adiabatáknak felelnek meg. A nyomásnak a potenciál, a térfogatnak a tömeg felel meg. Ahogy a gázok esetében az izoterma szerint megy végbe a térfogat megváltozásakor a hőkicserélődés, az élőlényekben az anyagcsere görbéje mutatja a tömeg változását a kémiai energia változásai és az anyagcsere során. A hő- és általában energiakicserélődés nélküli adiabatikus térfogatváltozásoknak megfelelő alapvető folyamat görbéje mentén történő tömegváltozások is anyagcsere nélkül játszódnak le. Ezzel azonban az analógiát ki is merítettük. A gázok esetén valójában abból a tételből indulunk ki, hogy az összes változások megfordíthatók és mind az izotermák, mind az adiabaták mentén mindkét irányban bekövetkezhetnek. Az élő rendszerek esetében viszont abból indul ki, hogy inaequilibriumos rendszerek, tehát a változások csak egyirányúak lehetnek, nevezetesen — mint a grafi-

konon a nyilak jelzik — az anyagcseregörbén csak jobbra, az alapvető folyamat görbéjén csak balra haladhatunk. *Ezért körfolyamat e görbék mentén, tehát az anyagcsere és az alapvető folyamat kombinálásával, lehetetlen.*

További megszorítást jelent, hogy az anyagcserével foglalkozó fejezetünk értelmében a diagram csak az $M = \frac{1}{C}$ határig reális, tehát az anyagcseregörbén csak a növekedés határáig haladhatunk. Az anyagcsere fejezetében levezetett egyenletek értelmében, melyek szerint a növekedés határának elérése előtt is a szabadenergia csökkenését eredményezi a növekedés, az $M = \frac{1}{C}$ vonalra az jellemző, hogy előtte minden anyagcseregörbe az alapvető folyamat folyamatosan növekedő energiájú és új görbéit metszi, utána ugyan metszi az alapvető folyamat további görbéit, azok energiája azonban már csökkenő. Minden anyagcseregörbéhez tehát csak egy olyan hiperbola (alapvető folyamat görbe) tartozik, melyet az $M = \frac{1}{C}$ ponton érint, az alatta fekvőket ezen vonal mögött mégegyszer metszi, ami az alábbi számításból következik.

Az anyagcseregörbe egyenlete $y_1 = l \cdot e^{-kx}$.

Az alapvető folyamatot leíró görbe egyenlete:

$$y_2 = \frac{A}{x}$$

A két görbe metszéspontjának egyenlete:

$$le^{-kx} = \frac{A}{x}; \quad xe^{-kx} = \frac{A}{l} = \text{const}$$

$$\log x - kx = \text{const}$$
$$\log x = kx + \text{const}$$

A probléma tehát a következő: a $\log x$ függvény görbéje hány helyen metszi a $kx + \text{const}$ egyenest? Vagy egy helyen sem vagy két pontban, vagy az egyenes egy ponton a görbe érintője lesz. Ez utóbbi ponton

$$y_1 = y_2; \quad \frac{dy_1}{dx} = \frac{dy_2}{dx}$$

Ebből következik, hogy:

$$y_1 = \mu_0 e^{\frac{1}{M}(m_0 - m)}; \quad \mu_0 e^{\frac{1}{M}(m_0 - m_1)} = \frac{A}{m_1}$$

$$y_2 = \frac{A}{m}; \quad \mu_0 \cdot \frac{1}{M} \cdot e^{\frac{1}{M}(m_0 - m_1)} = \frac{A}{m_1^2}$$

ahol m_1 az érintési pont abszcisszája.

Számítsuk ki A-t és m_1-et.
A fenti egyenletekből

$$A = M \cdot \mu_0 e^{\frac{m_0}{M} - 1}$$

$$m_1 = M$$

Tehát:

$$\mu_1 = \mu_0 e^{\frac{1}{M}(m_0 - m)}$$

anyagcseregörbéhez az

$$\mu = \frac{M \cdot \mu_0 \cdot e^{\frac{m_0}{M} - 1}}{m}$$

érintő hiperbola tartozik.

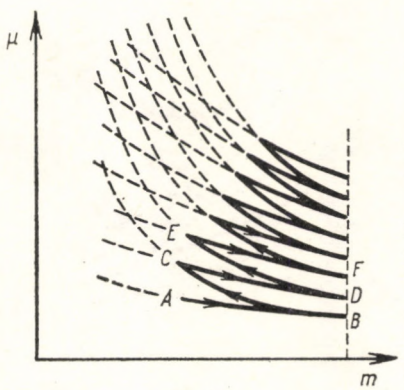
A határvonaltól jobbra levő állapotok biológiailag nem reálisak, a határvonalon fekvő állapotok azonban reálisak, ezek azok az állapotok, melyeken keresztülmegy a rendszer, amikor elérte az asszimiláció határát és tömege nem változik, tehát anyagcseréje stacioner. Fentebb kimutattuk, hogy ennek az állapotnak a fenntartását szintén elkerülhetetlenül kíséri a potenciál időbeli csökkenése. Tehát a határvonalon is csak egy irányú mozgás lehetséges, a nyílnak megfelelően felülről lefelé. Bár pusztán az anyagcsere és az alapvető folyamat görbéje mentén nem képzelhető el körfolyamat, ez lehetségessé válik az anyagcsere görbéje, a határvonal és az alapvető folyamat görbéje mentén, ahogy ezt például a 8. ábra mutatja, az A→B→C→A vonalnak megfelelően.

Ezt a szaporodással nem járó, egyszerű „körfolyamatot" válósítjuk meg kísérletesen az úgynevezett egyedi halhatatlanság előidézésével. Látható a μ, m diagramok alapján ennek szükséges feltétele, hogy az állomány növekedése és az alapvető folyamat között beiktassuk a potenciál csökkenésének folyamatát növekedés nélkül. Ez általában csak az asszimiláció határának elérése után lép fel, de kísérletesen, például éheztetéssel, korábban is kiváltható.

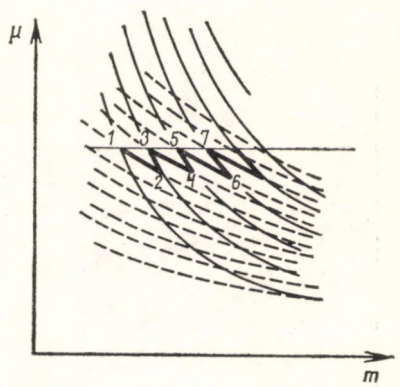
Elméletileg az alapvető folyamat és anyagcsere következő, szaporodás nélküli kombinációit képzelhetjük el: a) változatlan tömeg mellett növekedik a potenciál pl. az anyagcsere és az alapvető folyamat következő kedvező kombinációjának megfelelően: A→B→C→D→E (9. ábra). Ez a folyamat azonban elkerülhetetlenül csökkenő ingadozásokhoz vezet és így nem folytatódhat végtelenül; b) változatlan potenciál mellett növekedik a tömeg a két folyamat következő kombinációjának megfelelően: 1→2→3→4→5→6 (10. ábra). Ez a folyamat szintén korlátozott, részben azért, mert az ingadozások egyre csökkennek, részben mert a rendszer eléri a növekedés határvonalát, hacsak az alapvető folyamat során nem megy végbe oly mélyreható átrendeződés, hogy C megváltozása következtében a növekedés határa is megváltozik.

Ezen három esetnek, melyek nem járnak szaporodással, nincs evolúciós jelentőségük és ezért nem is fordulnak elő a természetben. Elméletileg

azonban lehetségesek, és így fel kell tételeznünk, hogy megfelelő élőlényeken és megfelelő feltételek között kísérletesen előidézhetők. A körfolyamat első esetét megvalósító ilyen kísérletekről már beszámoltunk. Granovszkajával végzett kísérleteinkben a körfolyamat éppen az elméletileg várható feltételek között következett be. A többi esetre vonatkozólag még nem ismerünk kísérletes adatokat, de a természetben részlegesen és szaporodással kombinálva az összes lehetőség megvalósul. Az első esetnek felel meg az encisztálódás, mely kedvezőtlen feltételek között megfiatalodásra vezet. A többieket, melyek lényege ugyanaz, nevezetesen az alapvető folyamat beiktatása a szaporodás bekövetkezte és a növekedés határainak elérése előtt, a ter-



9. ábra



10. ábra

mészetben a *metamorfózisban* találjuk meg. A metamorfózis szerepe az evolúcióban igen változatos. Az alapvető folyamat beiktatása mindenekelőtt ökológiai szempontból ad igen jó lehetőséget a szervezet átalakulására, másrészt ez az átalakulás kitolhatja a növekedés határát a c koefficiensnek, tehát az egységnyi állomány asszimilálásához szükséges munkának megváltoztatásával, ami vagy az egyedi élet meghosszabbodását vagy a külső munkavégző-képesség fokozódását jelentheti; végül a potenciál növelésével az alapvető folyamat beiktatása nagyobb számú ivarsejt, tehát több utód képződését teszi lehetővé.

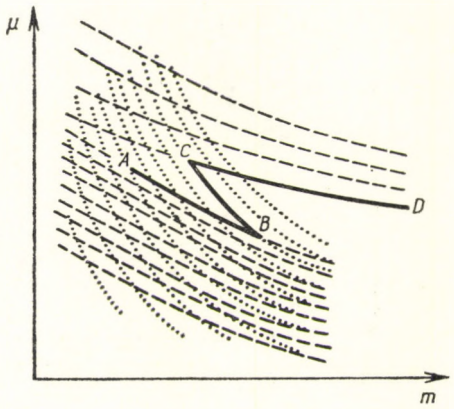
Hogy a metamorfózis és a velejáró hisztolízis valóban az alapvető folyamatnak felel meg, arra az a tény is utal, hogy Krogh[61] szerint a hisztolízist éppúgy a légzés fokozódása kíséri, mint az Oxytrichán végzett kísérleteinkben az érett egyedek műtét utáni rekonstrukcióját.

A báb légzésének fokozódását a kikelés előtti utolsó napokban a mozgás fokozódódásával magyarázhatjuk, az első időszakban azonban ez az ok kizárt. Egyes szerzők a légzés fokozódását e kezdeti időszakban a hisztolízist kísérő folyamatokkal magyarázzák. Krogh ezzel szemben lehetségesnek

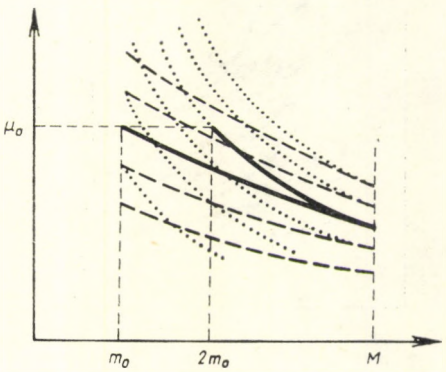
[61] *A. Krogh*, Respiratory exchange in man and animals. 1916.

tartja, hogy itt csökken az élő állomány, ami csökkenti a légzést. Az ő ellenvetésével szemben hivatkozhatunk Oxytrichán végzett kísérleteinkre, melyekben az operált egyedek légzése néhányszorosára fokozódott, bár tömegük sokszor csak az ép szervezet egyharmada volt. Krogh feltételezését ezért a metamorfózisra vonatkozólag is valószínűtlennek tartjuk. A μ, m diagram a metamorfózisnak az A→B→C→D vázlat felel meg (11. ábra).

Az AB és CD görbék eltérő lefutása azt fejezi ki, hogy a metamorfózis során a mélyreható átrendeződés következtében a c paraméter értéke, tehát a növekedés határa is megváltozik. Ezzel a görbék hálózata mintegy deformálódik.



11. ábra



12. ábra

Tehát az anyagcserének és a szaporodással nem járó alapvető folyamatnak a μ, m diagramon fellelhető elméletileg lehetséges összes kombinációi valóban meg is valósultak a természetben az evolúció során, mert volt evolúciós jelentőségük. A szaporodás folyamatait szintén a diagram alapján tárgyaljuk. Az elméletileg legegyszerűbb eset természetesen az, ha az alapvető folyamat az asszimiláció határának elérése után azonnal fellép, és a kezdeti potenciállal bíró tömeg megkétszereződését eredményezi. Ez minden szakadatlan szaporodás minimális követelménye, hiszen ha az alapvető folyamat nem biztosítja legalább az eredeti potenciál visszaállítását, akkor egyre csökkenő potenciájú nemzedékek sorát kapnánk és így a kérdéses faj elkerülhetetlenül kihalna. Ha pedig a kezdeti állomány legalább nem kétszereződne meg, akkor a szervezetek nemzedékről nemzedékre egyre kisebbek lennének, ezzel csökkenne az össz-szabadenergia és a faj így is kihalna. A szaporodás elemi, komplikálatlan folyamatát tehát így ábrázolhatjuk (12. ábra).

Egyenleteink szerint a potenciál a növekedés során csökken, ezért ahhoz, hogy a szabadenergia megkétszereződjön a tömeg gyarapodásának több mint kétszeresnek kell lennie. Mivel azonos potenciálú tömeg megkétszerező-

déséhez a szabadenergiának kétszeresre kell növekednie, nyilvánvaló, hogy a szaporodási folyamat csak abban az esetben lehetséges, ha a növekedés határa *(M)* a kezdeti tömeg kétszeresénél nagyobb. Ez diagramunkból közvetlenül adódik: ahhoz, hogy a kezdeti $\mu_0 m_0$ pontból az anyagcsere és az alapvető folyamat görbéi mentén elérhessük a $\mu_0 2m_0$ pontot, az anyagcsere görbéjén túl kell haladnunk a $2m_0$ abszcisszán. A szaporodás ilyen elemi folyamatát valósítják meg az egyszerű osztódással szaporodó egysejtűek. Arra az egészen általános következtetésre jutunk tehát, hogy minden osztódással szaporodó egysejtűnek meg kell valósítani az $M > 2m_0$ feltételt, különben a tenyészet kipusztul. Közvetlen megfigyelés útján, pontos mérések nélkül is meggyőződhetünk arról, hogy ezt a feltételt a soksejtűek és a protiszták többsége teljesíti. Más protiszták, például a baktériumok esetében a kérdés részletesebb vizsgálatra szorul, annál is inkább, mert az általánosan elterjedt vélemény szerint a bacilusok a test vastagságának növekedése nélkül kétszeres testhosszúságúra nőnek, majd két, az eredetivel azonos nagyságú bacilusra osztódnak.

A következőképpen kaphatjuk meg, hogy M értékének minimálisan mennyivel kell meghaladnia m_0 értékét:

Az anyagcsere görbéjéhez

$$\text{I} \quad \mu = \mu_0 \cdot e^{\frac{1}{M}(m_0 - m)}$$

a következő hiperbola tartozik,

$$\text{II} \quad \mu^* = \frac{A}{m}$$

mely kielégíti az alábbi feltételeket:

1. a hiperbola a görbét $m_1 \leq M$ értéknél metszi,

2. $\mu^*_{(2m_0)} = \mu_0$

tehát:

$$\mu^* = \frac{m_1 \cdot \mu_0 \cdot e^{\frac{1}{M}(m_0 - m_1)}}{m}$$

E feltétel szerint:

$$\mu = \frac{m_2 \cdot m_0 \cdot e^{\frac{1}{M}(m_0 - m_1)}}{2m_0}$$

amiből következik, hogy:

$$2m_0 = m_1 \cdot e^{\frac{1}{M}(m_0 - m_1)}$$

$$2\frac{m_0}{M} = \frac{m_1}{M} \cdot e^{\frac{m_0}{M} - \frac{m_1}{M}} \leq e^{\frac{m_0}{M} - 1}$$

Mivel $\frac{m_1}{M} \leqq 1$ és $\frac{M}{m_0} = x$ adja a maximálisra növekedett és az eredeti tömeg viszonyát,

$$2e \leqq x \cdot e^{\frac{1}{x}}, \text{ ha } x > 1$$

ami közelítőleg

$$x > 4{,}31\ldots$$

azaz

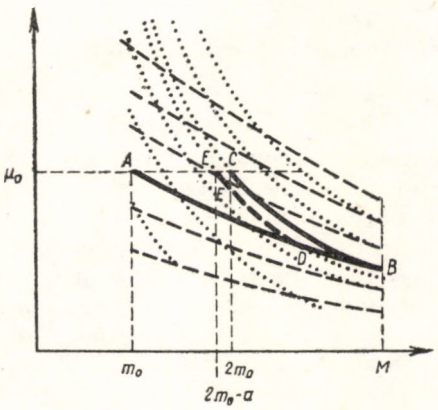
$$M \geqq 4{,}31 m_0$$

Ez a feltétel például a baktériumok esetében látszólag nincs meg. Ha valóban nincs meg, akkor elméletünk értelmében az egyedek szabadenergiájának nemzedékről nemzedékre fokozatosan csökkennie kell és végül a tenyészetnek ki kell halnia. Tudjuk, hogy a baktériumtenyészetek valóban öregednek, virulenciájuk csökken. Az eddigi néhány pontos vizsgálat szerint a szabadenergia csökkenése az asszimilációs képesség csökkenésében is kifejezésre jut. Kunstmann *Aspergillus nigeren*, Noak *Thermoascus aurantiacuson* és Tausszon[62] *Aspergillus flavuson* kimutatták, hogy idős tenyészet ugyanannyi tápanyagból kevesebb sejtállományt képez, mint a fiatal tenyészet, tehát ha a keletkezett szervezetek szárazanyaga p és a felhasznált tápanyagok mennyisége c, akkor a $\frac{p}{c}$ hányados a tenyészetek öregedésével csökken. De a tenyészetek csak laboratóriumi feltételek között öregednek, illetve ha az öregedés a természetben is bekövetkezik, akkor valamilyen módon meg is kell fiatalodniok, tehát bizonyos számú osztódás után újra olyan egyedeknek kell jelentkezniök, melyek szabadenergiája, azaz tömege és potenciálja megfelel az eredeti alaknak, különben a faj kihal. Ezek szerint olyan egyedeknek is létre kell jönniök, melyek tömege legalább 4—5-szöröse az eredeti alakénak, tehát a fiatal vagy megfiatalodott tenyészet érett egyedeinek legalább 4—5-ször akkoráknak kell lenniök, mint a már nem növekedő és szaporodó öreg tenyészet egyedeinek. *Megabacterium* mikrokinematográfiás vizsgálata során Bayne-Jones, Stanhope és Edward F. Adolph[63] valóban ezt az értéket észlelték. Megfigyeléseik szerint az érett sejtek méretei a tenyésztés során fokozatosan csökkennek és a szaporodás végére a kezdeti maximumnak csak 1/5-e észlelhető.

Az elöregedett baktériumtenyészetek átoltás útján általában visszanyerik növekedési képességüket és virulenciájukat. Ezért arra kell gondolnunk, hogy az asszimiláció határának csökkenését éppen a tenyésztési feltételek idézik elő, mert a tenyészetben élő sejtek nem mindegyike tudja már elérni asszimilációjának természetes határát. Sok sejt a nem kielégítő táplálkozás, a salakanyagok felhalmozódása stb. következtében — még mi-

[62] Id. *Тауссон* után, Микробиология. т. II, 1933.
[63] Journal of comparative and cellular Physiology. No. 2. 1932.

előtt elérné az asszimiláció határát—károsodik, és ez váltja ki bennük az osztódáshoz vezető alapvető folyamatot. A tenyészetben tehát nem azt az egyszerű osztódási folyamatot észleljük a maga tiszta formájában (mint a 12. ábra mutatja), melynek során két azonos potenciállal és tömeggel rendelkező, az eredeti sejttel azonos értékű sejt keletkezik, hanem emellett az asszimiláció határának elérése előtt fellépő és osztódáshoz vezető alapvető folyamatot is. Ezt 13. ábrának mutatja, ahol az *ABC* normális osztódási folyamat mellett a tenyészetben fellép az *ADE* „időelőtti" osztódás is. A diagram világosan mutatja, hogy ez az osztódás csak abban az esetben vezet az eredeti potenciálhoz, ha a leánysejtek az anyasejtnél kisebbek, mert *E* abszcisszája feltétlenül kisebb, mint $2m_0$. Ha viszont az osztódás során az anyasejttel azonos tömegű leánysejtek jönnek létre, azok potenciálja, tehát növekedésük határa lesz kisebb, mert az *F* ordináta kisebb, mint μ_0. Az „idő előtt" osztódó sejtek utódai tehát egyre kisebbek lesznek vagy egyre rosszabbul asszimilálnak. Ezzel és csak ezzel magyarázhatjuk a tenyészetek elöregedését. Hiszen ha a tenyészetben az összes sejtek a normális *ABC* vázlatnak megfelelően osztódnának, akkor sem az asszimiláció határa, sem a sejtek nagysága nem csökkenne. Az irodalomban ugyan nem találunk pontos, részletes vizsgálatokat az egysejtű tenyészetek sejtjeinek egyedi változékonyságáról és a tenyészet öregedése során észlelt változásokról, tejsavbaktériumokon végzett saját, még befejezetlen vizsgálatainkban azonban a sejtek nagyságának jelentős változékonyságát észleltük ugyanabban a tenyészetben is. Ugyanez következik Bayne-Jones[64] és munkatársainak már említett dolgozatából is, amelyben ugyanazon tenyészetből két egyedi növekedési görbét közölnek az osztódástól osztódásig terjedő időszakról. A görbékből kitűnik, hogy míg az egyik baktérium közelítőleg kétszeresre növekedik és azután osztódik, a másik több mint háromszoros testnagyságot ér el osztódás előtt.



13. ábra

A tenyészetek elöregedése ugyan igen elterjedt jelenség, ismeretes azonban, hogy megfelelő módszerek segítségével a tenyészetek korlátlan ideig életben tarthatók és a különböző egysejtű fajok általában a természetben sem halnak ki. *Az egysejtű tenyészetek korlátlan életképességének nélkülözhetetlen feltétele, hogy a tenyészetben legyenek olyan sejtek, melyek elérik növekedésük normális határát és ily módon az osztódáshoz vezető alapvető folyamat utján az eredeti potenciállal és tömeggel rendelkező két új sejtet hoznak létre, hiszen éppen ezek a sejtek teszik lehetővé a tenyészetek korlátlan életét.* Mi biztosítja tehát ilyen, eredeti potenciállal rendelkező sejtek állandó jelenlétét?

[64] Loc. cit.

Mivel az osztódással szaporodó, szabadon élő egysejtűek minden sejtjét önálló élő rendszernek tekintjük, s így az alapvető folyamatnak is egyetlen sejten belül kell lejátszódnia, nyilvánvaló, hogy olyan sejtek, melyek potenciálja és tömege megfelel az eredetinek, tehát növekedési határuk normális, vagy hasonló sejtek azonos utódokat adó osztódása utján keletkeznek, vagy fel kell tételeznünk, hogy az egyes osztódások során eltérő utódsejtek jönnek létre. Az utóbbi esetben az idő előtt osztódó sejtből vagy a belőle keletkezett csökkent asszimilációhatárú sejtből létre jöhet *egy* eredeti potenciálú és tömegű sejt. Vázlatunk szerint ez úgy lehetséges, ha a *D* állapotban levő sejt az alapvető folyamat $D \rightarrow E$ görbéjének megfelelő fejlődés után

$$(2m_0 - a) \rightarrow m_0 + (m_0 - a)$$

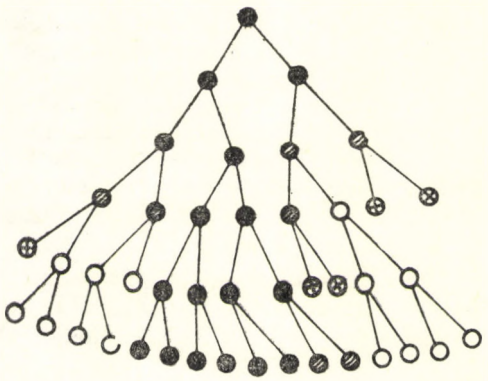
képlet szerint osztódik.

Ha az egyenlőtlen osztódás során két azonos tömegű, de különböző potenciálú leánysejt keletkezne, akkor az annyit jelentene, hogy az osztódás idején a sejt anyagai átrendeződnek vagy a sejtben már kezdettől fogva az egyes területek szerkezete különböző. Végül van még egy harmadik elméleti lehetőség is: a sejtben, melynek asszimilációs határa csökkent *(de mindenképpen $2m_0$ fölött van)*, e határ elérése után fellép az alapvető folyamat, azonban *osztódás nélkül*, azaz a potenciál az adott sejt kezdeti értéke fölé növekedik. Ez analóg a kísérleteinkben a sértéssel kiváltott átalakulással, és a természetben, az öregedő egysejtű tenyészetekben, mint endomixis figyelhető meg.

A következőképpen ábrázolhatjuk tehát a korlátlan szaporodás és élet három lehetőségét az *egysejtűek tenyészeteiben:*

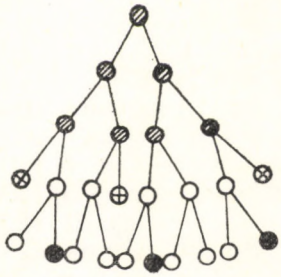
1. egyenlő osztódást feltételezve (az osztódás egyforma utódokat eredményez),
2. egyenlőtlen osztódást feltételezve (eltérő utódsejtek jönnek létre),
3. endomixis esetében.

A 14., 15., 16. ábrákon a fekete körök az eredeti potenciállal és tömeggel bíró sejteket jelölik, a vonalkázott körök a csökkent potenciálú vagy tömegű sejteket, az üres körök még inkább csökkent növekedésű határú sejteket, és végül a keresztes körök olyan sejteket, melyek növekedésének határa kisebb, mint $2m_0$, amelyeknek tehát el kell pusztulniok.

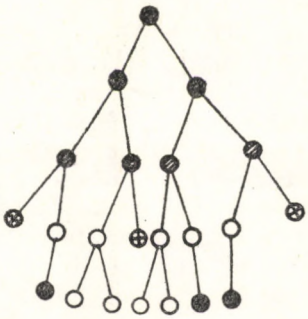


14. ábra

Mivel minden sejt azonos értékű eredeti energiával rendelkezik, csak a véletlentől függ, hogy a szabadon élő egysejtűek tenyészeteiben mely sejtek osztódnak úgy, hogy normális, eredeti potenciálú és tömegű sejteket hoznak létre, és melyek osztódnak táplálékhiány vagy más károsodások következtében idő előtt, és adnak kisebb szabadenergiájú utódokat. Statisztikai törvények szabják meg tehát a károsodott



15. ábra



16. ábra

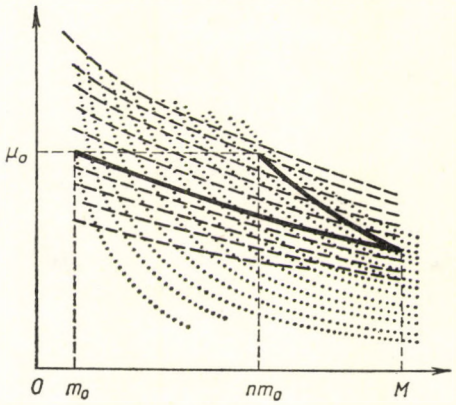
egyedek számát és az eredeti energiával bíró sejtekhez való arányukat. Nyilvánvaló, hogy a tenyészet növekedő sűrűsége vagy a szervezetek rendelkezésre álló élő vagy élettelen táplálék mennyiségének csökkenése, esetleg a káros hatású anyagcserevégtermékek felhalmozódásával együtt, csökkenti a teljes értékű sejtek arányát. Ebből következik egyrészt, hogy kedvezőtlen körülmények között előbb következik be egyenlőtlen osztódás vagy endomixis, másrészt, hogy míg a tenyészet nem sűrű—tehát közvetlenül az átoltás után — az első osztódások valószínűleg normálisak és eredeti energiájú utódokat adnak.

Ez a véletlen jelenség, mely az egysejtű tenyészetek sejtjeinek azonos értékén és azonos szabadenergia tartalmán alapult, válik törvényszerűséggé a telepekben és különösen a soksejtűekben. A soksejtűek esetében a törvényszerűség lényege, hogy az egymás után következő sejtnemzedékek különböző sejtjei már nem „azonos értékűek". A soksejtű szervezetek nem bizonyos független vagy egymásra ható élőlények, sejtek tenyészetei, hanem maguk is élő rendszerek, melyekre éppen ezért érvényesek maradnak az élő rendszerek összes törvényei. Éppen az egész rendszer egységessége miatt nem azonos értékűek a soksejtű szervezetet alkotó sejtek, illetőleg a szervezet fejlődése során egymás után fellépő sejtnemzedékek. Minden sejtnek megvan a saját sorsa, függetlenségük elvesztése árán individualitást nyernek. A legszélsőségesebb esetben ez a szabályszerűség oly szigorú, hogy a két blasztomérás stádiumtól kezdve minden sejtgenerációban minden egyes sejtet külön névvel, számmal jelölhetünk, s ennek alapján előre meg tudjuk mondani, hogy a további sejtgenerációk során mennyi és milyen sejt keletkezik belőle. A fejlődésmechanika, melyet Roux alapított, foglalkozik azzal, hogy ez a szabályszerűség a különböző szervezetekben milyen mértékben valósul meg és mi a magyarázata a sejtek determináltságának.

A kérdés itt azonban csak azért érdekel bennünket, mert azt akarjuk vizsgálni, hogy a soksejtűek esetében mennyiben érvényesülnek a szaporodásról kifejtett törvényeink. A soksejtűek tárgyalása előtt azonban néhány átmeneti esettel kell foglalkoznunk. Vegyük először az elméletileg legegyszerűbb esetet, amikor az osztódás során nem két, hanem több, kiindulási szabadenergiával rendelkező rendszer keletkezik. Ehhez csupán oly nagy potenciállal kell rendelkeznie a rendszernek, hogy akkor érje el a növekedés határát, amikor szabadenergiája a kiindulási alak szabadenergiájá-

nak már néhányszorosa. μ, m diagramunkban ezt az esetet a következőképpen ábrázolhatjuk (17. ábra).

Ezt az esetet a természetben az úgynevezett többesosztódás valósítja meg, melyet a Foraminifera, Radiolaria, Sporozoa csoportokban és sok alga esetében észlelünk. Mivel ezekben a tömeg csökkenése morfológiailag csak a mag osztódása után látható, fel kell tételeznünk, hogy az alapvető folyamat valóban csak akkor kezdődik, amikor a sokmagvú képződmény elérte növekedésének határát és, hogy ennek eredményeképpen az osztódás során keletkező sejtek csak később, tehát a szétesés után nyerik el kiindulási potenciáljukat. Egy másik átmeneti eset a telepek képződése, melyekben csupán az osztódások száma megszabott, de az osztódás maga az eredeti alapséma szerint játszódik le és a kiindulási potenciállal és tömeggel rendelkező aznoos értékű termékeket eredményez. Ismerünk végül olyan eseteket, amelyekben nemcsak az osztódások száma megszabott, hanem meghatározott osztódások után bizonyos számú sejt idő előtt osztódik, és így csökkent potenciálú, csökkent növekedési határú sejtek képződnek. Pleudorina esetében például 32 sejt közül 28 teljes értékű, négynek viszont csökkent az asszimilációs határa és ezek már nem képesek újra osztódni. Két lehetőség között kell itt választanunk. Lehet, hogy az osztódások az 1. sémánál megfelelően zajlanak le, és így teljes értékű sejtek keletkeznek, de a 8 sejt stádiumban az egyik sejt az asszimiláció határának elérése előtt, idő előtt osztódik. Ha feltételezzük ugyanis, hogy különben csak azonos értékű leánysejtek keletkeznek, ez az idő előtti osztódás sem korábban, sem később nem léphet fel, mert akkor nem jöhetne létre a 28 : 4 számarány. A másik lehetőség, hogy a $2(m_0-a) \rightarrow m_0+(m_0-a)$ sémának megfelelő egyenlőtlen osztódások következnek be a (különböző értékű leánysejtek keletkeznek), ami szintén magyarázhatja a sejtek eltérő nagyságát. Az utóbbi esetben az egyenlőtlen osztódásnak már a 4 sejt stádiumban fel kell lépnie, a 4 sejt egyike eltérő sejtekre osztódik. Ily módon 7 teljes értékű és egy csökkent asszimilációs határú sejt jön létre. Két további egyenlő osztódás során az előbbiekből 28 teljes értékű, az utóbbiból 4 osztódni képtelen szomatikus sejt jön létre. Mi lehet az oka annak, hogy az első esetben 8 sejt közül egy nem éri el asszimilációjának természetes határát és idő előtt osztódik és, hogy a második esetben 4 sejt közül az egyik egyenlőtlenül osztódik? Továbbá, determinált-e az, hogy a 8 ill. 4 sejt közül melyik osztódik idő előtt ill. egyenlőtlenül? Elméletünk szerint az első esetben a 8 sejtnek egyenértékűnek kell lennie: ezért egyikük korai osztódásának csak az lehet az oka, hogy az adott körülmények között nincs egyformán biztosítva minden sejt táplálkozása. Tehát a 8 sejt közül idő előtt osztódó egyet csak helyzete és nem valamilyen öröklött tulajdonsága határozza meg. A második eset-



17. ábra

ben elméletünk két lehetőséget enged meg. Vagy még mind a négy sejt egyenértékű és egyikük ugyanazon okok következtében osztódik egyenlőtlenül, amelyek a 8 sejt egyikének idő előtti osztódását idézik elő, vagy a négy sejt egyike más értékű, mint a többi három, asszimilációjának határa csökkent, azaz még a határ elérése esetén is csak egy teljes értékű leánysejtet adhat, míg a másik leánysejtnek a körülményektől függően vagy tömege, vagy potenciálja csökkent. Ebből azonban az következik, hogy már az első osztódásnak egyenlőtlennek kell lennie, éppúgy, mint például az Ascaris megalocephala soksejtű szervezet esetében.

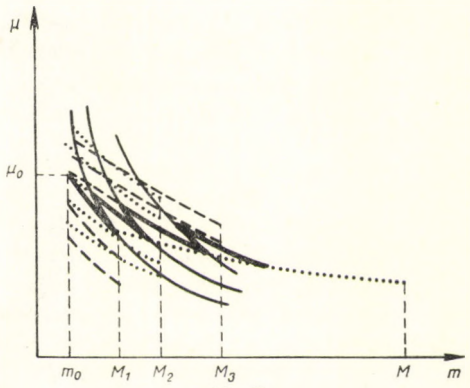
Csak megfelelő kísérletek segítségével dönthetjük el, hogy a Pleudorina esetében az elméletünk által megengedett három lehetőség közül melyik valósul meg. E célból alkalmazni kellene a fejlődésmechanikának a soksejtűeken alkalmazott módszereit. Ezen módszerek alkalmazása a telepes alakokra elméleti szempontból annál is inkább kívánatos és érdekes, mert itt találjuk meg a soksejtűek determinációjához vezető átmeneti stádiumokat.

Az egysejtű tenyészetek és telepek szaporodását vizsgáló, felsorolt eseteinkben feltételeztük, hogy a tenyészeteket vagy telepeket alkotó, osztódás utján keletkező sejtek önálló, élő rendszerek, melyek egymástól csak annyiban függnek, amennyiben egymásra hatnak. A sejtek e kölcsönhatása teljesen törvényszerű és igen bonyolult is lehet, de amíg ezt csak egymástól lényegében független rendszerek kölcsönhatásának tekintjük, az egysejtűek egész tenyészetét vagy telepét természetesen nem tekinthetjük élő rendszernek, tehát indokolatlan lenne az élő rendszerek mozgástörvényeit az egész tenyészetre vagy telepre kiterjeszteni. Az itt megfigyelt statisztikai törvényszerűségek az egyes, különálló élő rendszerek mozgástörvényein, valamint a rendszerek között uralkodó, tisztán külső kauzális összefüggéseken alapulnak. Tehát e kauzális analitikus módszer (legalábbis elvben) elegendő lehet e tenyészetekben és talán bizonyos telepekben megfigyelhető jelenségek tisztázására, ha nem hagyjuk figyelmen kívül a rendszert alkotó egyes sejtek mozgástörvényeit. Amikor azonban a soksejtű szervezetet élő rendszernek tekintjük és jelenségeit, mint az egész élő rendszerre érvényes általános mozgástörvények megnyilvánulásait magyarázzuk, a rendszert alkotó egyes részek (sejtek) kölcsönhatásainak elemzése, azaz a kauzális-analitikus módszer nyilvánvalóan elégtelen. Ebben az esetben már azt kell vizsgálnunk, hogy a megfigyelt jelenségek mennyiben és miképpen lehetnek az általános mozgástörvények megnyilvánulásai, speciális esetei. Ez esetben az egyes részek (sejtek) kölcsönhatásának is az általános törvényekből kell adódnia, azok megvalósulását kell jelentenie (itt csak utalunk az I. rész II. fejezetében a történeti törvényszerűségekről elmondottakra). Ki kell tudnunk mutatni, hogy itt is az anyagcserének, a növekedés határának, az alapvető folyamatnak és ezek kapcsolatainak ugyanazon törvényei nyilvánulnak meg és hogy az egyes részek kölcsönhatását is ezen törvények szabják meg. Ugyanez vonatkozik a soksejtűek szaporodási jelenségeire is.

Mint ismeretes, minden soksejtű szervezet egyetlen sejtből, nagyszámú osztódás utján jön létre. Az egysejtűek az elméletileg legegyszerűbb esetet képviselték: a rendszer — a sejt — eléri növekedésének határát, majd megindul az osztódáshoz vezető alapvető folyamat. Ha törvényünket a

soksejtűekre is érvényesnek tartjuk, akkor látszólagos ellentmondásba keveredünk. A soksejtű szervezet növekedésének határa sokezerszerese vagy sokmilliószorosa a kezdeti tömegnek (a kiinduló sejtnek). Azt állítjuk viszont, hogy a sejt osztódik, amint elérte asszimilációjának határát. Ez helyreállítja a kiindulási potenciált, bár általános törvényeink értelmében a potenciálnak a növekedés következtében állandóan csökkennie kellene.

Az egysejtűek tenyészeteire már kimutattuk, hogy bizonyos kölcsönhatások, tehát lényegében külső hatások következtében bizonyos statisztikai törvényeket követve egyes sejtek nem érik el növekedésük természetes határát és ezért olyan utódsejteket hoznak létre, amelyek potenciálja vagy tömege csökkent. Ami azonban az egysejtűek esetében csupán a rendszerben rejlő lehetőségek véletlen megvalósulása, a soksejtűek esetében már a rendszer törvényszerű jelensége. Az ellentmondás tehát a következőképp oldható fel. A soksejtű szervezet generatív sejtjének asszimilációs határa sem sokkal nagyobb, mint az egysejtűeké. Az alapvető folyamatnak tehát legkésőbb a növekedés határa elérése után ebben a sejtben is meg kell indulnia, azonban általa nem két élő rendszer jön létre, hanem maga a rendszer nagyobbodik. Az alapvető folyamat ismételt fellépése kitolja a rendszer asszimilációs határát. Az ismételt alapvető folyamatok mechanizmusa ugyanaz, mint az egysejtűek esetében, tehát a sejtosztódás. Szemléletesen ezt μ, m diagramunkon mutatjuk be (18. ábra): a petesejt növekedésének határa — ha egysejtű szervezet lenne $-M_1$ lenne, ennek elérése előtt fellép az alapvető folyamat (osztódás) 2, 3, melynek során csökkent potenciálú, de nagyobb tömeg jön létre; a további növekedés a 3, 4 görbe mentén játszódik le, melyet a metamorfózishoz hasonlóan (l. 11. ábra), egy másik M_2 paraméter jellemez, míg be nem következik az új 4, 5 alapvető folyamat stb. A diagram közvetlenül megoldja az említett ellentmondást. Az anyagcsere görbéje mentén az M_1 határon túl nem lehetséges növekedés (minden anyagcseregörbe M_1-nél érinti az alapvető folyamat megfelelő görbéjét és ezentúl már csak kisebb szabadenergiának megfelelő görbéket metsz; lásd fentebb). Az alapvető folyamat ismételt fellépésével (2—3, 4—5 stb.) azonban egy sokkal laposabb görbe (18. ábra pontozott görbe) jön létre, amely a megfelelő hiperbolát jóval távolabb érinti, azaz az ily módon létrejött rendszer növekedésének határa jóval távolabb van. Látjuk tehát, hogy a sejtek növekedési határának fel nem használásával majdnem korlátlanul növelhető az egész rendszer asszimilációs határa. Látjuk azt is, hogy az anyagcserére vonatkozó törvényeink a soksejtű rendszerekben is érvényben maradnak: a tömeg növekedésével párhuzamosan a potenciál fokozatosan csökken és így a növekedésnek is megvan a határa, melyet pontosan meghatároz a



18. ábra

létrejövő új anyagcseregörbe menete. A határ ott van, ahol az új anyagcseregörbe érinti a megfelelő hiperbolát. Ezek szerint elvben érvényben maradnak mindazok az egyenletek, amelyeket alaptörvényeinkből levezettünk.

A fentiek értelmében tehát az egysejtűek és soksejtűek sejtosztódása lényegbevágóan különbözik. Az osztódás alapját képező alapvető folyamat eredményeképpen az egysejtűek esetében általában kiindulási potenciálú sejtek, a soksejtűek esetében viszont fokozatosan csökkenő potenciálú sejtek keletkeznek, vagyis olyanok, melyek növekedésének határa alacsonyabb. Sajnos módszereink nem elég érzékenyek, hogy közvetlenül mérhessük a sejtek és szövetek potenciálját. Az élő anyag elméletével foglalkozó fejezetben említett kalorimetriás és elektrometriás módszerek elégtelenek, az optikai módszerektől talán többet várhatunk. Bár közvetlen mérésekkel még nem tudjuk alátámasztani következtetésünket a soksejtű szervezetek sejtjeinek csökkenő potenciáljáról, bizonyos megfigyelések — amelyeknek segítségével magyarázatot nyernek — támogatják. Wermelnek és munkatársainak[65] a sejtek méreteire vonatkozó megfigyeléseire gondolunk.

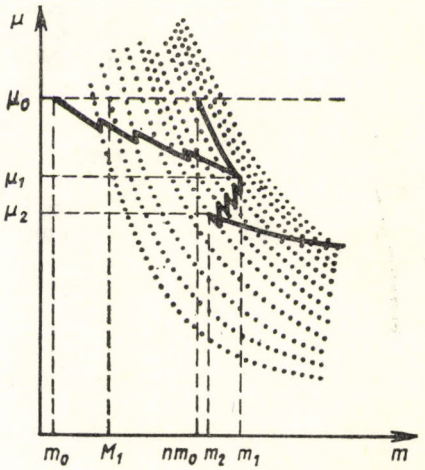
Wermel a sejtek növekedésének és méreteinek vizsgálata alapján megállapítja, hogy a „sejtek nagysága nagyobb, ha azok önálló rendszerek és nem a szervezetben vannak. Más szóval: a szervezet koordináló hatást gyakorol a magok (sejtek) nagyságára, megszabja, hogy milyen határig növekedhetnek." Explantált szöveteken, rosszindulatú daganatok sejtjein és különböző mérgek alkalmazásával Wermel kimutatta, hogy eredményeit nem a soksejtű szervezet szöveti sejtjeinek nagyságát befolyásoló tényezők hatása magyarázza, hanem valóban arról van szó, hogy szöveti kötelékben a sejtek nem érik el növekedésüknek azt a határát, amelyet a korrelatív kapcsolatok megzavarása esetén vagy a szervezeten kívül elérhetnek. Megállapíthatjuk, hogy ezek az eredmények közvetlenül támogatják azt a következtetésünket, hogy a soksejtű szervezetek sejtjei nem érik el az asszimiláció határát, hanem már előbb osztódnak.

Az elmondottakból egy másik következtetés is adódik. A soksejtű szervezetek nem olyan sejtekből állnak, melyek lényegükben egymással és a petesejttel egyenértékűek lennének és eltérő sorsukat és potenciáljukat csak egymásra való hatásuk magyarázná. Éppen ellenkezőleg, meggondolásainkból az következik, hogy a soksejtűek sejtekből, azaz olyan rendszerekből való felépítése, amelyek függetlenül is többé kevésbé életképesek és amelyek a legtöbb soksejtű szervezetben jelentősen kisebbek, azon alapul, hogy az alapvető folyamat nélkül, tehát csak az anyagcsere görbéjének megfelelően az élő anyag növekedésének szigorú határa van. A növekedés határát csak az alapvető folyamat megismételt beiktatása növelheti lényegesen. Az alapvető folyamat beikatatása lényegében az egysejtűek szaporodásához hasonló alakban történik, mely — mint kimutattuk — szintén az alapvető folyamaton alapul. *A sejtes felépítésnek valamennyi élő rendszerre jellemző elve, ez a lényegében morfológiai általános biológiai törvény, tehát az élő anyag általános mozgástörvényeinek egyik következménye.*

Az evolució folyamán a növekedés határának jelentős kitolódása az egysejtűekkel szemben tehát csak azáltal mehetett végbe, hogy a növekedés

[65] Z. f. Zellforsch. u. mikrosk. Anatomie. Bd. 20, 1933.

és a fejlődés folyamataiba bekapcsolódott az alapvető folyamat. Az új formák megjelenését Szevercov[66], mint ismeretes, többek között azzal magyarázza, hogy a fejlődés folyamatába bizonyos új morfogenetikai folyamatok kapcsolódnak be. Az első ilyen, Szevercov értelmezésében vett bekapcsolódásnak a sejtek osztódását kell tekintenünk.



19. ábra

Általános anyagcseretörvényeink tehát a soksejtűek esetében is érvényben maradnak az anyagcseregörbe új típusának létrejöttével. Meg kell azonban még vizsgálnunk az ily módon kialakult, új szervezetben az alapvető folyamat és a szaporodás lefolyását. Először is az alapvető folyamat nyilvánvalóan nem szorítkozhat az egyes sejtekre, mint az egysejtűek tenyészeteiben, hanem az egész rendszerre ki kell hatnia. Goetsch és Hartmann említett kísérletei a soksejtűek egyedi halhatatlanságára, valamint a metamorfózisra vonatkozó fent említett megfigyelések mutatják, hogy ez valóban így is van. E kísérletek szerint a megfiatalodás vagy a potenciál fokozódása a szervezet egyik részében, avagy az ezzel kapcsolatos átrendeződés a szervezet más része disszimilációjának terhére következik be. Ugyanerre utalnak azok a megfigyelések is, melyek szerint a növények élete meghosszabbítható a virágzás megakadályozásával. A soksejtűek szaporodása elvben tehát úgy játszódik le, mint a többes osztódás, csupán azzal a különbséggel, hogy a soksejtűek anyagcseréjének görbéje nem egyszerű, hanem összetett (19. ábra). Ez azonban csak az elméletileg legegyszerűbb eset. Bizonyos férgek és növények esetében valószínűleg megvalósul, ahol az érett ivarsejtek (vagy virágok) kialakulása közvetlenül az egész szervezet halálához vezet.

Jelentősen bonyolítja a helyzetet a következő körülmény. A $\mu_0 m_0$ szabadenergiájú ivarsejt növekedésének határa M_1, de a szervezet alapvető folyamatának bekapcsolódása miatt M-nél jön létre, amely jelentősen magasabban van, M_1 nagyságrendje kisebb, mint M-é, azaz $M > M_1$. Az alapvető folyamat tehát már jóval M elérése előtt biztosíthatja $\mu_0 m_0$ szabadenergiájú elemek, tehát érett ivarsejtek keletkezését. A szervezet szabadenergiája az ivarsejtek képződéséhez vezető alapvető folyamatok beiktatása következtében csökken, noha az asszimiláció határát még távolról sem érte el. E csökkenés oka részben a tömeg, részben a potenciál csökkenése. Diagramunkban ezt az esetet a 19. ábra mutatja.

A soksejtű szervezetnek az alapvető folyamatok — sejtosztódások — beiktatásával járó növekedése során az alapvető folyamat tehát a $\mu_1 m_1$ pon-

[66] Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. Verlag J. Springer, Berlin 1931.

ton következik be és N ivarsejt képződik, miközben az egész szervezet szabadenergiája $\mu_1 m_1$-ről $\mu_2 m_2$-re csökken. E folyamat — mint láttuk — a legkülönbözőbb életszakaszokban, sőt ismételten vagy periodikusan is bekövetkezhet. Az egysejtűek tenyészeteivel ellentétben, bekövetkezése a soksejtűek szervezetében minden egyes esetben meghatározott módon biztosított. A soksejtűek esetében tehát a következő kép bontakozik ki: az alapvető folyamat bekövetkezte előtt az összes sejtek egyenlő értékűek, potenciáljuk a már lezajlott osztódások számának megfelelően csökkent; a teljes értékű ivarsejtek azonban a többi sejt potenciáljának vagy tömegének terhére képződnek. Következésképp, míg az egysejtű tenyészetekben bizonyos számú sejt a kölcsönös és a külső hatások eredményeképpen a statisztikai véletlenszerűség törvényei értelmében hal el, a soksejtűek esetében az ivarsejtek képződését éppen a többi sejtek elhalása vagy hamarább bekövetkező elpusztulása biztosítja. Ez az alapvető folyamat, mint említettük, a legkülönbözőbb életszakaszokban bekövetkezhet. Ha az első sejtosztódások idején következik be, akkor jön létre az úgynevezett csírapálya.[67] Ez az egysejtű tenyészetek első esetével analóg. A „csírapálya" ott oly módon jött létre (14. ábra), hogy a teljes értékű sejtek közül legalább egynek megvan a képessége, hogy idejében, tehát a növekedés határának elérése után osztódjék. Jelen esetben az első két sejt potenciálja elkerülhetetlenül kisebb, mint az elsőé. Teljes értékű sejt tehát csak úgy keletkezhet, ha az egyik energiájának egy részét átadja a másiknak, és ennek következtében növekedésének határa csökken. Így a 15. ábrán bemutatott helyzet áll elő. Az egysejtűek esetében azonban ez véletlen külső és belső hatások eredménye volt, itt viszont az egész szervezet fejlődésének és az alapvető folyamatnak törvényszerű formája. Ha az alapvető folyamat később lép fel, az egysejtű tenyészetek második esetével analóg kép áll elő: meghatározott számú osztódás után teljes értékű ivarsejtek és csökkent potenciálú sejtek jönnek létre. Míg azonban az előbbi esetben bizonyos sejtek egyenlőtlen osztódással hoztak létre teljes értékű sejteket és a többiek a külső feltételek áldozatául estek, az utóbbiban az összes sejtek egy rendszert alkotnak, és a teljes értékű ivarsejtek képződését a többi sejtek potenciáljának csökkenése eredményezi.

Kísérletes úton közvetlenül kimutathatjuk, hogy az egysejtűek esetében a rendszerek az alapvető folyamat szempontjából egymástól függetlenek, a soksejtűek esetében viszont egyesültek. A soksejtű növények és állatok egyes sejtjeinek károsodása szabályszerűen kiváltja a szomszédos sejtek magjának átépülését és osztódását, mint azt Haberlandtnak a nekrohormonokkal, valamint a magok sebzéssel kapcsolatos változásaival foglalkozó munkáiból, és általában a regeneráció jelenségeiből tudjuk. Ezzel szemben az egysejtűek esetében nem mutatható ki, hogy valamely sejt sértése a többiekre hatna, a károsodás csak egyetlen rendszeren, a sejten belül zajlik le. Az élő anyag egyik részének kiegyenlítődési energiája, azaz a strukturális energia csak ugyanazon a rendszeren belül fokozhatja egy másik rész energiáját. Alapvető törvényeink tehát mind az anyagcsere, mind az alapvető folyamat tekintetében érvényesek a soksejtűekre. Ahogy

[67] Ez azonban egyáltalán nem jelenti azt, hogy az ivarsejtek fejlődése teljesen elkülönül a szervezet — mint egész — fejlődésétől (l. alább).

az anyagcsere és növekedés alapvető törvényei az alapvető folyamatnak a sejtosztódások során bekövetkező, ismételt beiktatásával valósultak meg, ugyanígy a legváltozatosabb módokon valósul meg az alapvető folyamat a soksejtű szervezetek szaporodásában is. A szabadenergia csökkenését bizonyos sejtek vagy sejtcsoportok részleges vagy teljes feloldódása, bizonyos sejtek potenciáljának csökkenése vagy az összes sejtek potenciáljának egyenletes csökkenése biztosíthatja. Az alapvető folyamat során továbbá nem mindegyik sejt, hanem csak néhány sejt vagy sejtcsoport nyeri vissza az eredeti potenciált. Ezek, melyekből később az ivarsejtek lesznek, potenciál szempontjából vagy azonosak a többi sejttel és fokozott potenciáljukat helyzetük, struktúrájuk stb. következtében a szervezet többi részeinek terhére nyerik el, vagy már kezdettől fogva a többi sejtnél nagyobb potenciállal rendelkeznek, mert kevesebbszer osztódtak, vagy mert az osztódások során potenciáljuk kevésbé csökkent, és így az alapvető folyamat során könnyebben érik el a kiindulási potenciált.

Valóban ismeretes, hogy a leendő ivarsejtek osztódása nagyon gyakran elmarad a többi sejtekhez viszonyítva. Ismeretes továbbá, hogy sok állat (szivacsok, űrbelűek) és növény későbbi ivarsejtjei izoláltan és a szövetekben elosztva foglalnak helyet. Fel kell tételeznünk, hogy ez az elhelyezkedés morfológiailag fejezi ki azt, hogy ezek a sejtek osztódáskor kiindulási potenciáljukat érik el, azaz, hogy az egysejtűek sejtjeihez hasonlóan nem „idő előtt" osztódnak, tehát többé kevésbé független rendszerek. Nem lenne helyes azt vélnünk, hogy az ilyen sejtek alapvető folyamat nélkül is átalakulhatnának teljes értékű ivarsejtekké. Csupán a kisebb számú osztódás vagy a korán fellépő izolált, „teljes értékű" (azaz az adott sejt növekedési határának elérése után bekövetkező) osztódások eredményeképpen kevesebb energia elegendő az alapvető folyamat során a kiindulási potenciál helyreállításához. Még a legszélsőségesebb esetben is, midőn az ivarsejt első osztódása is egyenlőtlen és így csak az egyik leánysejt teljes értékű és képes teljes értékű osztódásra, fel kell tételeznünk, hogy ez az egyenlőtlen osztódás az egész rendszer alapvető folyamatának eredménye. Az alapvető folyamat, azaz a szervezet tömegének vagy potenciáljának csökkenése és az ivarsejtek potenciáljának fokozódása ezen strukturális energia terhére még ezekben az esetekben is szükséges és be is következik. Ismeretes, hogy az érett ivarsejtek képződését, például a halak ikrázását, a sejtek és szövetek jelentős citolízise és a növekedés lassulása kíséri. Ez a jelenség azonos értékű az alapvető folyamat szerepével a metamorfózisban.

Még érdekesebb a fentebb említett, a szervezetben elosztott merisztematikus sejtek viselkedése, melyek képesek szaporodni és szerveket vagy teljes szervezeteket alkotni. Ez a képességük azonban csak akkor jelenik meg, ha a szomszédos sejtek (vagy a test más sejtjei) sérülnek, tehát fellép az alapvető folyamat. Így érthetjük meg végül azt a tényt, hogy a szövetek különálló sejtjei mindig elvesztik azt a képességüket, hogy növekedjenek, osztódjanak és teljes szervezetet hozzanak létre. Ahhoz, hogy az ilyen sejtek megőrizhessék ezen potenciáikat, vagy teljes értékű, érett ivarsejtnek kellene lenniök, melyek már megszerezték kiindulási potenciáljukat a többi sejtek energiájának terhére, vagy más sejtekkel kell együtt lenniök, melyek halála lehetővé teszi az alapvető folyamatot, tehát a potenciál növekedését.

HARMADIK FEJEZET

ALKALMAZKODÁS ÉS INGERLÉKENYSÉG

Az eddig tárgyalt általános életjelenségeket — anyagcsere, növekedés és szaporodás, valamint ezek törvényszerűségeit — mind le tudtuk vezetni, mint az élő anyag általános törvényeinek speciális eseteit. Szakadatlanul éltünk azonban azzal a feltételezéssel, hogy e mozgástörvények szabadon érvényesülhetnek, tehát, hogy a környezetben nem lépnek fel olyan változások, melyek megzavarják az élő anyag mozgásának törvényeit. Megállapításunk szerint ezek a mozgástörvények az élő anyagra jellemzőek, annak sajátjai, tehát azokat csak a külső környezet állapotában bekövetkező változások, csak külső hatások zavarhatják meg. A mozgástörvényeket megzavaró ok tehát csak az élő rendszert alkotó anyagon kívül foglalhat helyet.

A tartós inaequilibrium-állapot elve értelmében az élő rendszer a külső környezet állapotának bármely változása esetén olyan munkát végez, mely a megváltozott feltételek között várható egyensúly bekövetkezése ellen hat, tehát a rendszer munkaképességének fenntartását szolgálja. Mivel a rendszer munkaképességét, illetve inaequilibriumát az élő anyag állapota, molekuláris struktúrája biztosítja, a rendszer a külső környezet bármely változása esetén olyan munkát végez a strukturális energia terhére, mely az élő anyag fennmaradását vagy képzését szolgálja. Mint látjuk, ez a munka mint alapvető folyamat és mint anyagcsere, és nem mint olyan fizikai értelemben vett munka valósul meg, melynek során a rendszer a külső környezettel szemben végez munkát és szabadenergiája ennek megfelelően csökken. Az élő anyag fenntartásához szükséges munka azonban függ a külső környezet állapotától, tehát különböző feltételek között különböző lesz és minden rendszer munkavégző-képessége, azaz strukturális energiája korlátozott, tehát az egyensúly beállta ellenében végzett munka csak a külső környezet bizonyos határokon belül történő változásai esetén elegendő az élő állomány megtartásához. Ha a megváltozott külső körülmények között egységnyi idő alatt több energia felhasználása válik szükségessé, mint amennyit az élő anyag strukturális energiája termelni képes, akkor csökken az élő anyag tömege vagy potenciálja és a rendszer elhal, hiszen a munkát magát az élő anyag strukturális energiája végzi. Ebben az esetben tehát az élő anyag szabadenergiájának egy része már nem az egyensúllyal szemben végez munkát és az élő anyag mozgástörvényei zavart szenvednek. Az élő rendszerek *alkalmazkodásának* nevezzük azt az elvünkből adódó tulajdonságot, hogy az élő anyag mozgástörvényei nem szenvednek zavart bizonyos határokon belül a külső környezet különböző állapotai esetén. A fentiek szerint az a törvényünkből közvetlenül adódó következtetés, hogy az egyensúly beállta ellenében végzett munka csupán a külső környezet bizonyos határokon belül történő változása esetén elegendő az élő rendszer megőrzésére, annyit jelent, hogy minden élő rendszer *alkalmazkodóképességének* vannak határai.

Vizsgáljuk meg, hogy *mi határozza meg az alkalmazkodóképesség határait és mi történik, ha azokat túllépjük. Miképpen határozhatjuk meg ezeket a határokat és az élő rendszerek mely tulajdonságaival és állapotaival függnek össze?*

Mielőtt a fenti kérdésekre felelhetnénk, tisztáznunk kell néhány pontot, elsősorban az alkalmazkodás fogalmával kapcsolatban. Az alkalmazkodás jelenségét, mint már mondottuk, az élő anyag általunk megfogalmazott mozgástörvényei magukban foglalják és így az minden élő rendszer tulajdonsága. *Az alkalmazkodás az élő anyag állapotváltozásainak mozgástörvényekben kifejezett függése a külső környezet változásaitól.* Az összefüggés irányát és mértékét az élő anyag mozgástörvényei szabják meg — irányát az a követelmény, hogy az állapot megváltozása újra az inaequilibrium-állapothoz vagy annak fenntartásához vezessen, mértékét pedig az a követelmény, hogy az ehhez szükséges munka kizárólag közvetlenül az élő anyag szabadenergiájának, tehát strukturális energiájának terhére végezhető. Az élő anyag állapotváltozása tehát függ a külső környezettől és az összefüggésben az a törvényszerű, hogy a mozgástörvények a külső környezet különböző állapotaiban, azok függvényeként érvényesülnek és ennek eredményeképpen *marad fenn* az élő anyag jellemző állapota. Az alkalmazkodás törvényszerűsége tehát nem az, hogy a környezet minden állapotváltozásának megfelel az élő rendszerek megfelelő állapotváltozása, hanem hogy bizonyos határokon belül a rendszer mindezen állapotváltozásai ugyanannak a jellegzetes állapotnak fennmaradását biztosítják. Az alkalmazkodásban nem az a lényeges, hogy az élő anyag mozgástörvényei a különböző feltételek között milyen alakokban jelentkeznek, hanem az, hogy e törvények maguk érvényben maradnak. Így pl. bizonyos sejtek légzésének csökkenése alacsonyabb oxigénnyomáson vagy fokozódása magasabb hőmérsékleten még nem alkalmazkodás. Csak akkor és csak annyiban minősítjük ezt az összefüggést alkalmazkodásnak, ha a rendszer olyan munkát végez, mely az első esetben csökkent, a második esetben a fokozott oxigénfogyasztás mellett is biztosítja az inaequilibrium-állapot fennmaradását, az élő anyag mozgástörvényeinek érvényesülését és így az élő anyag létezését.

Ezeket a látszólag egyszerű és triviális meggondolásokat igen sokan figyelmen kívül hagyják és ezzel kizárják a biológia tárgyköréből az alkalmazkodás problémáját és a vele kapcsolatos törvényszerűségeket. Ha nem számolunk azzal, hogy az élő anyag mozgástörvényeinek érvényesülése a külső környezet változásaitól függ és, hogy az összefüggés mértékét maguk e törvények korlátozzák, akkor elkerülhetetlenül arra a következtetésre jutunk, hogy a mozgástörvényeknek bármely külső környezetben és mindig változatlanul meg kell valósulniok. Így aztán olyan elképzelésekhez jutunk, mint például Uexküll, hogy a szervezet és a szervetlen külső környezet egymáshoz alkalmazkodott, ami nem más, mint „leibnitzi prestabilizált harmónia". Az élő anyagnak megvannak a saját törvényei, az élettelennek szintén, de azok megfelelnek egymásnak és nem zavarják egymást.

Akkor is elesik azonban az alkalmazkodás problémája, ha megfeledkezünk arról, hogy az alkalmazkodás lényege nem az élő anyag állapotváltozásainak függése a külső környezet változásaitól, hiszen ilyen összefüggés az élettelen rendszerekben is érvényesül, hanem épp megfordítva, mozgástörvényeinek, tehát magának a jellemző struktúrával és állapottal bíró élő

anyagnak megtartása ezen összefüggés *ellenére*. Ha erről megfeledkezünk, elveszítjük a saját mozgástörvényeket mutató élő anyagot is és eljutunk a dinamikus egyensúly vagy a Le Châtelier-elv stb. fogalmához.

Az alkalmazkodás problémája tehát mindkét esetben elesik. Az első esetben valami őseredeti alkalmazkodottság lép a helyébe, a második esetben egyszerűen feladjuk az élő anyag többi sajátos törvényeivel együtt. Az alkalmazkodóképesség határainak létezése azonban mindkét esetben érthetetlen marad és nem nyer magyarázatot. Elkerülhetjük az ilyen tévedéseket, ha tekintettel vagyunk az élő anyag mozgástörvényeire. Nyilvánvaló lesz előttünk, hogy az alkalmazkodás nem egy különleges funkció, hanem az élő anyag mozgástörvényeinek, tehát magának az élő anyagnak fenntartása bizonyos határok között és változatlan alakban. Az alkalmazkodóképesség határai szintén szükségszerűek lesznek, hiszen az élő anyag fenntartásához munkára van szükség, mely mennyiségileg és minőségileg is függ a külső környezettől, a munkavégzőképesség azonban mennyiségileg korlátolt, mert ez a munka csak az élő anyag strukturális energiájának terhére végezhető.

Meg kell tehát vizsgálnunk, hogy a mozgástörvények milyen feltételek között valósulhatnak meg akadály nélkül és a törvényekből kiindulva kell tisztáznunk azokat az általános feltételeket, melyek között zavart szenvednek.

Az első probléma annak meghatározása, hogy mikor is állunk szemben az élő anyag mozgástörvényeinek megzavarásával. A legegyszerűbb természetesen az lenne, ha azt állítanánk, hogy ez a helyzet akkor, amikor az élő anyag már nem maradhat fenn, tehát a szervezet elpusztul. Az előző fejezetekben elmondottakból tudjuk azonban, hogy az egyes szervezetek akkor is szükségszerűen elpusztulnak, ha az élő anyag mozgástörvényei akadálytalanul érvényesülnek (az élő anyag fennmaradását azonban az alapvető folyamat és a vele kapcsolatos szaporodás biztosítja, ha ezek zavartalanok). Kérdésünk azonban most nem általában az élő anyag alkalmazkodása és annak határai, beleértve a szaporodást és az általa létrejövő új nemzedékeket. Ezt a problémát később, az evolúcióval foglalkozó fejezetben tárgyaljuk. Most az egyes szervezetek alkalmazkodásának és az alkalmazkodás határainak problémájára szorítkozunk. Ebből kitűnik, hogy a fenti válasz nem felel helyesen arra a kérdésre, hogy mikor észleljük az élő anyag mozgástörvényeinek zavarát.

Megkísérelhetnénk pontosabbá tenni a feleletet azzal a megállapítással, hogy abban az esetben van szó az élő anyag mozgástörvényeinek megzavarásáról, ha a szervezet „idő előtt" pusztul el, tehát hogy egy szervezet akkor képtelen alkalmazkodni bizonyos külső feltételekhez, ha azok közé jutva, a várható „átlagos, normális" élettartamánál korábban pusztul el. Láthatólag ez az alkalmazkodással és annak határaival foglalkozó biológusok általánosan elterjedt felfogása. Szélsőséges esetekben ez valóban nehézségek nélkül alkalmazható is. Ha egy természetes körülmények között több évig élő szervezetet oxigénmentes vagy 60 fok hőmérsékletű környezetbe helyezünk és az ott néhány perc vagy óra alatt elpusztul, akkor kétségtelenül nem tudott alkalmazkodni az új közeghez vagy hőmérséklethez. A fenti elképzelés tarthatatlansága azonban azonnal kiderül, ha tekintetbe vesszük, hogy minden egyes faj egyedeinek „átlagos, normális" élettartama azoktól

a környezeti feltételektől függően, melyek között él vagy tenyésztjük, igen változó. MacArthurnak és Baileynek az anyagcserével foglalkozó fejezetünkben említett dolgozata szerint a *Daphnia magna* normális élettartama 8 fokon 108,4 nap, míg 28 fokon 29,2 nap, a drozofila Scserbakov adatai szerint 18 fokon átlagosan 78,7 napig és 24 fokon 50,4 napig él. Melyik értéket tekinthetjük „normális, átlagos" élettartamnak és használhatjuk fel az alkalmazkodás határainak megítélésében? Ha a magasabb hőmérsékletet már károsnak tekintenénk, hiszen rövidebb élettartamra vezet, akkor károsaknak kellene tartanunk azokat a hőmérsékleti értékeket is, amelyek között ezek a szervezetek a természetben élnek, mert ezeknél alacsonyabb hőmérsékleten az élettartamuk hosszabb. Arra a következtetésre jutnánk, hogy a szervezetek nem alkalmazkodtak természetes környezetükhöz. Nem beszélhetünk tehát normális, átlagos élettartamról, csupán adott környezeti feltételek között észlelt átlagos élettartamról. Így azonban az élettartam nem lehet az alkalmazkodóképesség kritériuma, hiszen az alkalmazkodás és határainak fogalma maga is a külső környezet változásaival kapcsolatos.

Az átlagos élettartam fogalma még meghatározott környezeti feltételek között sem teljesen tiszta, sőt lehetőség szerint állandó feltételeket biztosítva sem az. Az átlagos élettartam statisztikai érték, egyike azon nagyszámú statisztikai értéknek, melyeket az egyes fajok élettartamának jellemzésére dolgoztak ki, de amelyek biológiai értelme nem világos, sőt sokszor teljesen hiányzik is. Olyan statisztikai érték bevezetésének, mint az átlagos élettartam, természetesen csak akkor van értelme, ha ez az érték egyrészt jellemzi egy csoport, esetünkben egy állatfaj valamely tulajdonságát és másrészt, ha valóban van biológiai értelme, biológiai jelentősége. Az átlagos élettartam, mint láttuk, egyáltalában nem jellemző érték, ha a külső körülményektől függetlenül tárgyaljuk. Ha viszont szigorúan állandó, pontosabban bizonyos határokon belül ingadozó környezeti feltételeket veszünk alapul, akkor az élettartam egyedi változékonyságáról kiderül, hogy azt nem az alkalmazkodás jelenségei, hanem örökletes tulajdonságok különbségei idézik elő. Így azonban az átlagos élettartam nem derít fényt erre a változékonyságra.

Mivel nem tudjuk pontosan, hogy milyen tulajdonképpeni biológiai érték mértéke az átlagos élettartam, illetve mi a biológiai értelme, az élettartam fogalmának sokféle meghatározása van. Beszélnek átlagos, valószínű, normális vagy tipikus és maximális élettartamról. Ezek az értékek igen különbözőek. Például az ember átlagos élettartama (azaz valamennyi egyén életkorának összege osztva számukkal) 50—55 év, várható élettartama (amelynek elérésekor az egyének fele meghal, más szóval, amikor a túlélők száma az eredeti szám fele) 60—65 év, a normális élettartam (ahol az évi halálozási index maximuma van) 70—75 év között van (ha eltekintünk a gyermekkori halálozástól, tehát a kiinduló értéktől), s a maximális élettartam teljesen határozatlan érték, de biztosan 100 éven túl van. Bár nem tudunk ilyen irányú speciális vizsgálatokról, a rendelkezésünkre álló adatok alapján biztosan állíthatjuk, hogy ezek az értékek nem változnak arányosan különböző külső feltételek között, mert egymáshoz való viszonyuk még abban az esetben is lényegesen eltérő lehet, ha az adott csoport egyedeinek örökletes tulajdonságai nem változnak, ha tehát genetikailag homogén populációt vizsgálunk.

Az élettartam egymagában tehát semmiképpen sem lehet mérce az alkalmazkodóképesség határainak megállapításánál, vagyis az adott szervezet élettartamából nem tudjuk megítélni, hogy az élő anyag mozgástörvényei az adott külső feltételek között zavart szenvedtek-e vagy sem. Ha az élő anyag mozgástörvényeinek zavarából akarjuk eldönteni, hogy a környezet valamely hatása vagy állapota meghaladja-e az adott szervezet alkalmazkodóképességének határait, akkor természetesen magukból a mozgástörvényekből és nem valamilyen önkényesen kiválasztott életjelenségből kiindulva kell megkeresnünk ennek kritériumait. Mivel nem általában az élő anyag, hanem egyes, adott szervezetek (lásd a második rész bevezetését) alkalmazkodásának kérdését és annak határait, tehát az úgynevezett fiziológiás alkalmazkodás kérdését tárgyaljuk most, az alkalmazkodás határainak kritériumait azon mozgástörvények zavarában kell keresnünk, melyek az élő rendszerek individuális életciklusát megszabó általános törvényeinkből következnek és figyelmen kívül hagyhatjuk a szaporodás törvényeit. Ha a szaporodás törvényeit és azok zavarait is tekintetbe vennénk, akkor egyáltalában nem beszélhetnénk az alkalmazkodás fiziológiás határáról. Elhatárolásunk már a fentiek alapján is jogosult, de értelme mélyebb, mint az később, az evolúcióról szóló fejezetben kiderül. Az egyed életciklusát irányító törvényeket, mint láttuk, az anyagcserének általános mozgástörvényeinkből következő törvényei jelentik. A szaporodás folyamatai viszont az alapvető folyamat törvényein alapulnak. Következésképp teljesen jogosult az anyagcseretörvények határainak és megzavarásuk következményeinek az alapvető folyamat törvényétől független vizsgálata, annak ellenére, hogy a szaporodással foglalkozó fejezetben kimutattuk az *anyagcsere-folyamatok zavarának és az alapvető folyamatnak törvényszerű kapcsolatát:* az alapvető folyamat minden esetben bekövetkezik, ha az anyagcsere folyamata zavart vagy nem folytatódhat tovább, mert az öregedéssel csökkent az élő állomány potenciálja.

Ebben a törvényszerűségben keresendő valószínűleg az alkalmazkodás határainak kritériuma, amit így fogalmazhatunk meg: a külső környezet állapotváltozásának következtében a mozgástörvények akkor szenvednek zavart, ha a változások kiváltják az alapvető folyamatot. Vizsgáljuk most meg ezen kritérium alkalmazhatóságát és valódi értelmét. Mindenekelőtt néhány példát említünk. Vegyünk egy egysejtű szervezetet, mely kedvezőtlen külső körülmények (hőmérséklet, táplálkozás) következtében encisztálódik. E jelenség az alapvető folyamaton alapul. Megállapításunk a következőket jelenti: a sejt strukturális energiájának egy részét felhasználva nagyobb potenciállal rendelkező cisztát képez, amelyet más körülmények között az anyagcsere folytatására tudott volna felhasználni. Az anyagcsere törvényei tehát zavart szenvedtek és az anyagcsere a külső körülmények hatására idő előtt megszűnt. Kritériumunk értelmében a ciszta képződést már nem tekinthetjük tehát fiziológiás alkalmazkodásnak. Egy másik példa a gőte levágott és regenerálódó lába. Az előző fejezet értelmében a regeneráció is részben az alapvető folyamattal kapcsolatos. A sejtek egy csoportja károsodott, strukturális energiájukat nem tudták felhasználni az anyagcsere folytatására, az anyagcsere idő előtt megszakadt és ez az energia részben a merisztéma regenerálódó sejtjeinek potenciálját fokozza és struktúrájuk ki-

alakítását szolgálja. Kritériumunk értelmében tehát a regenerációt sem tekinthetjük fiziológiás alkalmazkodásnak, vagyis a külső hatás, a lemetszés már túllépte a fiziológiás alkalmazkodás határait. Egy harmadik példa a melegebb hőmérsékletű táptalajba helyezett és itt gyorsabban osztódó egysejtű. A külső feltételek ebben az esetben idő előtti osztódást, tehát az osztódás alapját jelentő alapvető folyamat korábbi bekövetkeztét idézik elő. Első pillanatban azt mondanánk, hogy a fiziológiás alkalmazkodás határain kívül esik minden hőmérsékleti érték, melyen a sejtek gyorsabban osztódnak. Ha ez így lenne, akkor viszont a fiziológiai alkalmazkodás határán kívül esne minden olyan hőmérsékleti érték is, amelynél hidegebb hőmérsékletek az állat elpusztulása nélkül megnyújtják az osztódási időszakot. Így következtetésünk ugyanaz lenne, mint az élettartamon alapuló kritérium esetében, mert az egybeesne új kritériumunkkal. Ezt a kritériumot tehát a mondott esetben nem alkalmazhatjuk fenntartás nélkül ugyanabban az értelemben, mint korábban és nem mondhatjuk, hogy a sejt két új, magasabb potenciállal rendelkező sejtet hozott létre saját strukturális energiája azon részének terhére, melyet más körülmények között anyagcseréjének folytatására használhatott volna fel, tehát az anyagcsere törvényei zavart szenvedtek és így az anyagcsere külső körülmények következtében idő előtt megszakadt. Nem mondhatjuk ezt azért, mert tudjuk, hogy magasabb hőmérsékleten az anyagcsere gyorsabb, és a potenciál korábban arra az értékre csökkenhet, mely meggátolja az anyagcserét. Ily módon az osztódással kapcsolatos alapvető folyamat ugyan időben hamarabb következik be, de az anyagcsere törvényeit tekintve nem idő előtt. Más szóval: az anyagcsere nem szakadt meg, hanem elérte természetes végét. Ugyanígy mesterségesen előidézhetjük az anyagcsere gyorsabb befejeződését más olyan hatásokkal is, melyek az anyagcsere intenzitását a disszimiláció meggyorsításával fokozzák, vagy oly módon, hogy pl. bizonyos új struktúrák képződését kényszerítik ki. Az utóbbi például akkor következik be, amikor nem regenerációt idézünk elő, mint második példánkban, hanem (a fejlődésmechanika gyakran alkalmazott módszereit követve) bizonyos struktúrák normális kialakulását (például nyomással) váltjuk ki és így egyébként nem jelentkező struktúrák jönnek létre. Az utóbbi két esetet tehát az jellemzi, hogy a külső hatás nem váltott ki alapvető folyamatot, csupán az anyagcsere intenzitását fokozta és így ez hamarabb ért véget. E végetérés azonban ilyen esetben az élő anyag ugyanolyan állapotában, vagyis ugyanazon potenciálon történik, mint normálisan. Az anyagcsere törvényei tehát nem szenvedtek zavart. Ilyen esetekben azt mondjuk, hogy a külső hatás a fiziológiás alkalmazkodóképesség határain belül volt.

Véleményünk szerint ezek a példák eléggé megvilágítják annak a kritériumnak a biológiai értelmét, melyet a fiziológiás alkalmazkodás határaira vonatkozó általános törvényeinkből vezettünk le. E kritérium így hangzik: az alapvető folyamatok, amelyeket külső behatás vált ki s ezek nyomán az új struktúrák (ciszták, regeneráció stb.) létrejötte nem tartoznak a fiziológiás alkalmazkodáshoz, és az élő anyag olyan jelenségei, amelyek a fiziológiás alkalmazkodóképesség határain túl jelentkeznek. Ebből a kritériumból következik viszont, hogy függetlenül a folyamatok időbeli lezajlásától és speciális struktúrák keletkezésétől, mindaddig a fiziológiás alkalmazkodóké-

pesség határain belül maradunk, míg az anyagcsere törvényei zavartalanul érvényesülnek, tehát míg az egész strukturális energia az anyagcserét szolgálja, fenntartja az élő anyag inaequilibrium-állapotát az asszimilációs munka terhére vagy örökletesen meghatározott módon ivarsejtek képzésére vezet.

Mivel mozgástörvényeinkből és különösen az anyagcserét irányító törvényeinkből indultunk ki, azonnal nyilvánvaló, hogy az anyagcserefolyamatok időbeli lefolyása, azaz az élettartam nem lehet a keresett kritérium, hiszen ezek a törvények semmit nem mondanak az anyagcsere időbeli lefolyásáról, azaz intenzitásáról. Ez nagymértékben függ a külső feltételektől. Természetesen az, hogy a rendszer mikor éri el azt a potenciált, amely már nem képes biztosítani az anyagcserét vagy amikor örökletesen meghatározott rend szerint fellép a szaporodáshoz, az ivarsejtek képződéséhez vezető alapvető folyamat, igen nagymértékben függ az anyagcsere sebességétől vagy intenzitásától. Közömbös, hogy eközben milyen speciális struktúrák jönnek létre, amíg képződésük nem az alapvető folyamatra, hanem az asszimilációra vezethető vissza és amíg a struktúrák „teljes értékűek", tehát fennmaradásukat a saját strukturális energiájuk terhére végzett asszimiláció biztosítja.

Az anyagcserének és alapvető folyamatnak az előző fejezetben kifejtett kapcsolatából ily módon kétségtelenül használható és *elegendő* kritériumot vezettünk le, hiszen világosan megmutatja a biológiai értelmét annak, amit fiziológiai alkalmazkodás és annak határain értenünk kell. Magában foglalja azt a megállapítást is, hogy a külső környezet állapotának változása csak akkor lépi túl a fiziológiás alkalmazkodás határait, ha közvetlenül az élő anyag megsemmisülésére vezet, hiszen az alapvető folyamat csak az élő anyag és strukturális energiája csökkenésének terhére következhet be. Ez az oka azonban annak, hogy e kritérium, bár helyes és *elégséges*, de *nem szükséges*. Az alapvető folyamatot ugyan kiválthatja, de nem minden esetben váltja ki az élő anyag megsemmisítése. Azt a sejtet, mely előbbi példánkban hőmérsékleti vagy táplálkozási okokból encisztálódott, oly gyors hőmérsékleti változásnak is kitehetjük, hogy nem képez cisztát, hanem elpusztul. Elpusztíthatjuk egy regenerációra képtelen szervezet egyik végtagját vagy valamely szövetét és sem alapvető folyamat, sem regeneráció nem következik be. Nyilvánvaló természetesen, hogy ekkor az anyagcsere károsodik, azaz külső hatásra idő előtt megszűnik, még mielőtt a potenciál annyira csökkene, hogy az örökletesen meghatározott időpontban előidézné a szervezet halálát vagy az alapvető folyamat és az osztódás megindulását.

Bár ily módon a fenti kritérium *elégséges* is, mégis a *fiziológiai alkalmazkodás határának szükséges kritériumaként az élő anyag általános mozgástörvényeiből levezetett anyagcseretörvények zavara* szolgál. Meg kell tehát találnunk ezen törvények zavarának kritériumát. Ilyen kritérium közvetlenül adódik élő anyag elméletünkből és az abból levezetett törvényekből, amelyeket az anyagcserével foglalkozó fejezetben fejtettünk ki. Ezekből a törvényekből következik, hogy a μ_0 kiindulási potenciál, az m_0 kiindulási tömeg, valamint a szervezet adott struktúrájától függő $c = \frac{\frac{d\mu}{dm}}{\mu}$ érték egyértelműen megha-

tározzák azoknak a molekuláknak a számát, amelyeket a szervezet a növekedés során, majd az asszimiláció hatásának elérése után asszimilálni képes. Mivel a c értéke az asszimilálásra kerülő molekulák minőségétől is függ, az utóbbiak száma függ a táplálék minőségétől is, de adott táplálkozás esetén egyértelműen meghatározott.

Mindez akkor érvényes, ha 1. az anyagcserefolyamatok zavartalanok és 2. a potenciál az adott szervezet esetében meghatározott értékre csökken, majd a csökkenés megszűnik. Ha azt az értéket nullának vagy igen kicsinynek vesszük, a második feltétel elesik. Azt a hőmennyiséget, amelyet az egységnyi állomány az egész élet folyamán képez, miközben potenciálja az anyagcseréhez, tehát a táplálékmolekulák asszimilálásához szükséges munka következtében μ_0-ról nullára csökken, *Rubner-állandónak* nevezzük.

Tehát a Rubner-állandó az alkalmazkodás fiziológiás határának egyértelmű kritériuma. Amíg a valóban termelt hő mennyisége megfelel a Rubner-állandónak, a fiziológiás alkalmazkodóképesség határain belül vagyunk. Ha ez kevesebb, a mozgástörvények zavarával állunk szemben, annak eredményeképpen, hogy az élő anyagot külső hatások károsították és így vagy bekövetkezik az alapvető folyamat, vagy elhal az élő állomány egy része vagy egésze. A kritérium egyértelmű és az elsőhöz hasonlóan nemcsak az anyagcserefolyamatok időbeli változásait foglalja magában, hanem azokat az eseteket is, amikor a külső hatások következtében a fejlődés során új struktúrák keletkeznek, ha ezt nem az élő anyag elhalása váltja ki. Hiszen, ha ezen struktúrák képződése több munkát is igényel, mint a más körülmények között képződő struktúráké, a későbbiekben — zavartalan anyagcsere esetén — a strukturális energia e többlete az asszimiláció határának elérése után újra leadásra kerül, amikor a szervezet elhal vagy ezek a struktúrák saját anyagcseréjük következtében öregednek.

Általában a külső feltételek (hőmérséklet, nyomás, oxigéntartalom, bizonyos ionok koncentrációja stb.) bármely adott értéke esetében bármely azonos kezdeti értékekkel (μ_0, m_0, c) jellemzett, tehát azonos öröklött tulajdonságokkal rendelkező szervezet Rubner-állandója azonos értékű az adott feltételekre és az adott szervezetre jellemző határokon belül. Ha túllépünk ezeken a határokon, a Rubner-állandó kisebb lesz. Bizonyos feltételek igen széles határok között, mások viszont csak alig ingadozhatnak. E törvényszerűség szélsőséges esete az anabiózis, melyet bizonyos szervezetek alacsony hőmérsékleten vagy fokozatos kiszáradás esetén mutatnak. Mindkét tényező csökkenti az anyagcsere intenzitását és ha nem hal el az élő állomány és így nem bomlik meg az anyagcsere, akkor az élettartamnak ennek megfelelően meg kell hosszabbodnia, s ha az anyagcsere intenzitása eközben nulla felé tart, az élettartam a végtelenhez közeledik s mindkét érték deriváltja egy meghatározott véges értékhez közeledik. Más szervezetek esetében ugyanezek a feltételek egy bizonyos határ elérésekor már károsítják az élő anyagot és megzavarják az anyagcserét, ami kiváltja az alapvető folyamatot és a ciszta képződést. A Rubner-állandó értéke tehát itt nem marad változatlan. Végül ugyanezen külső feltételek (a hőmérséklet és nedvesség csökkenése) változása, különösen ha gyorsan megy végbe, az alapvető folyamat kiváltása nélkül is károsíthatja az élő anyagot és ekkor is a Rubner-állandónál kisebb értékeket észlelünk. A tapasztalat azt mutatja, hogy egy adott

tényezőhöz való fiziológiás alkalmazkodás határa nemcsak a tényező változásának nagyságától, hanem a változás sebességétől is függ. Az élő anyag károsodását ez esetben tehát nem az új, külső feltételek, hanem azok gyors változásai válthatják ki. Nem mondhatjuk tehát, hogy a kérdéses hőmérséklet, nyomás, nedvesség vagy oxigéntartalom a fiziológiás alkalmazkodóképesség határain kívül van. Ha a károsodást valamilyen feltétel gyors változása idézi elő, akkor természetesen a károsodás maga is igen gyors, tehát az új környezetben már be is következett és nem az váltotta ki. Ha például egy édesvízi szervezetet hirtelen magas sótartalmú oldatba helyezünk, akkor a károsodás oka nem az új oldatban való tartózkodás, hiszen ha e szervezetet fokozatosan tesszük ki ugyanezen oldat hatásának, akkor nem károsodik, hanem új struktúrákat hoz létre, vagy anyagcseréje élénkül, esetleg mindkét jelenség fellép: az anyagcsere folyamatai azonban nem szenvednek zavart, tehát a Rubner-állandó nem változik. Másrészt ugyanezen szervezet vizsgálatakor is megtalálhatjuk a sókoncentrációnak azt a felső határértékét, amely károsodást, tehát a Rubner-állandó csökkenését idézi elő, függetlenül attól, hogy ez milyen gyorsan megy végbe. Mindenképpen különbséget kell tehát tennünk aszerint, hogy bizonyos állandó külső hatásokhoz való alkalmazkodásról és annak határairól, vagy ezen feltételek változásaihoz és a változás sebességéhez való alkalmazkodásról és határairól beszélünk-e. Azt, hogy a károsodás oka a kérdéses feltétel változásának sebessége vagy az új környezetben való hosszabb-rövidebb tartózkodás, minden egyes esetben oly módon dönthetjük el, hogy a szervezetet újra eredeti feltételei közé helyezzük: ha a károsodás ekkor is fellép, akkor a feltételek változásának sebessége idézte elő; ha viszont ekkor nincs károsodás, de az új, változatlanul tartott környezetben bizonyos idő múlva fellép, akkor az ok az új környezet és nem a változás sebessége. A tapasztalat szerint meglehetősen függetlenek egymástól azok a károsodások, amelyeket a feltételek változásának sebessége, vagy az új, nem változó feltételek közötti tartózkodás idéz elő. Bizonyos nyomás, hőmérséklet, elektromotoros erő stb. tartós hatása tehát kiválthat károsodást, noha ugyanezen feltételek gyors változása ugyanazon értékig önmagában nem káros, ha azonnal megszüntetjük. A helyzet fordítva is elképzelhető.

Az a messzevezető jelenség, hogy bizonyos külső feltételek változásainak sebessége és ugyanezen feltételek bizonyos felső vagy alsó határát meghaladó értékeinek tartós hatása káros biológiai hatásaiban egymástól független, azon alapul, hogy mind a hatások, mind az élő anyag reakciói tekintetében két különböző jelenséggel állunk szemben. A behatások jellegének különbségét, amennyiben az élettelen természet hatásairól beszélünk, fizikai módszerekkel ki kell tudnunk mutatni, azaz fizikai fogalmak segítségével meg kell tudnunk különböztetni a kétféle hatást. Az élő anyagnak a kétféle hatásra adott reakciójában mutatkozó különbséget viszont az élő anyag mozgástörvényei szabják meg.

A hatások különbözőségét a nyomás példáján világítjuk meg. Amikor különböző nyomások tartós hatásához való alkalmazkodást vizsgáljuk, akkor a vizsgálat során a nyomást hosszabb-rövidebb ideig nem változtatjuk. Ha valamilyen erő, például nyomás, egy m tömegű elmozdítható testre hat, akkor ez, mint ismeretes, az erővel arányos gyorsulást mutat. Ha vi-

szont a nyomás lökés formájában hat, tehát értéke nulláról igen gyorsan növekedik egy bizonyos nagyságig, majd gyorsan újra nullára esik, akkor impulzusról beszélünk, amelyet az erő időszerinti integrálja jellemez, és a test az impulzussal arányos sebességet nyer. Az állandó és az igen gyorsan változó (lökésszerű) nyomás hatását tehát két eltérő érték szabja meg: az elsőét az erő, tehát maga a nyomás, a másodikét viszont az impulzus; a hatás mértéke is más és más: az előbbi esetben a test gyorsulása, az utóbbiban a sebessége. A vizsgált két esetben tehát különböző fizikai mutatók a döntőek. Számunkra fontosabb azonban annak az esetnek a vizsgálata, amikor a rendszer állapota az erő, a nyomás vagy a húzás hatására módosul. Ha pl. egy rugalmas rugót nyomás vagy húzás ér, akkor a rugó hossza a ható erővel arányosan változik és a deformáció következtében a rugó az erővel arányos potenciális energiára tesz szert. Ha a nyomás vagy húzás változása igen gyorsan és igen rövid ideig érvényesül, tehát a rugót impulzus éri, akkor megbomlik az egyensúlyi állapot és a rugó mindaddig rezeg az egyensúlyi helyzet körül, míg az egyensúly újra be nem áll. Az állandóan ható erő tehát az egyensúlyi helyzetet változtatja meg, az erő gyors és átmeneti változása, tehát az impulzus nem változtatja meg az egyensúlyi helyzetet, hanem rezgést kelt az egyensúlyi helyzet körül. Az első esetben az erő mértéke az egyensúlyi helyzet eltolódása vagy a rugó potenciális energiája, a másodikban az impulzus mértéke a rezgés amplitúdója. Mindkét eset azonban csak bizonyos határok között érvényes. Ha a húzás meghaladja ezt a határt, akkor rugalmatlan deformáció lép fel és ekkor a rugó egyensúlyi helyzetének változása vagy potenciális energiája már nem lehet az erő mértéke. Az impulzus is a rugó elszakadását okozhatja, ha túllép egy bizonyos határon. Ebben az esetben azonban az elasztikus deformációt legyőző nyomás értéke teljesen független az impulzus során fellépő nyomásváltozástól, mert az utóbbi esetében a döntő tényező az időszerinti integrál.

A rugóról elmondottak érvényesek a különböző nyomáson levő gázokra is. Minden nyomásnak megfelel egy bizonyos térfogat, mint egyensúlyi állapot. Az impulzus a gáz örvénylését idézi elő, s erre nagyon hamar helyreáll a korábbi egyensúlyi állapot.

Az elektromosságtanban a mechanikai impulzusnak az áramimpulzus ($\int$ idt), illetőleg a feszültségimpulzus ($\int$ vdt) fogalma felel meg. Ha bizonyos intenzitású áram tartósan halad át egy félvezetőn, hamarosan stacioner állapot, egyensúlyi áram áll be, a vezető keresztmetszetén az időegység alatt mindig ugyanakkora árammennyiség halad át, és feltöltődés nem következik be. Ha azonban az áram intenzitását igen gyorsan és csak rövid időre változtatjuk, ha tehát a vezetőt áramimpulzus éri, akkor nem áll be új egyensúly, hanem zavart szenved a töltések eloszlása a vezetőben, majd gyorsan helyreáll az eredeti egyensúly.

Ugyanez érvényes egy bizonyos hőmérséklet tartós hatására vagy gyorsan elmúló hőmérsékletváltozásokra is.

Általános szabályként azt találjuk tehát, hogy a külső környezet különféle állapotjelzőinek igen gyors és hamar megszűnő változásai és ugyanezen állapotjelzők különböző értékeivel kifejezett tényezők tartós hatása fizikai értelemben különböző, és így fizikai hatásuk is különböző. Az előbbiek impulzusok, melyek bizonyos határokon belül az egyensúly zavarára és nem eltolódására vezetnek, a második

esetben bizonyos határokon belül eltolódik az egyensúly, de zavar nem lép fel. A határok túllépésekor az első esetben (impulzus) a zavarhoz az egyensúly eltolódása, a második esetben (tartós hatás) az egyensúly eltolódásához egyensúlyzavar is csatlakozik.

Miután tisztáztuk, hogy miben különbözik a környezet állapotjelzőinek különböző értékeivel jellemzett tényezők tartós behatásának, valamint ezen tényezők változási sebességének fizikai hatása, tisztáznunk kell az élő anyag mozgástörvényei alapján, hogy a különböző hatások miképpen módosítják az élő anyag állapotát és milyen feltételek között károsítják azt.

Ha a környezet valamely tényezője tartósan hat az élő rendszerre, akkor — mint mondottuk — nem arról van szó, hogy a megváltozott környezetnek megfelelő egyensúly jön létre, hanem arról, hogy *az élő anyagot jellemző munkaképes inaequilibrium-állapot fennmarad* azon munka segítségével, amelyet magának a rendszernek szabadenergiája végez. Ehhez, a feltételektől függően, többé-kevésbé intenzív munka szükséges. Ebben az esetben beszélünk az új környezethez való *alkalmazkodásról*. Ha az új feltételekhez való alkalmazkodáshoz az időegység alatt több munka szükséges, mint amit a rendszer strukturális erői biztosítani tudnak, akkor a rendszer munkaképessége már nem hasznosítható maradéktalanul és az anyagcsere törvényei fokozatosan zavart szenvednek és mivel a munka éppen ezen strukturális erők fenntartását szolgálja, maga az élő anyag is károsodik. Ekkor beszélünk az alkalmazkodóképesség határáról.

Ha viszont az állapotjelzők gyorsan változnak, tehát az élő anyagot impulzus éri, akkor *átmenetileg zavart szenved a fennmaradáshoz szükséges inaequilibrium-állapot* az azt fenntartó anyagcserefolyamatok közvetlen zavara következtében. Az élő anyag állapota közelebb kerül az egyensúlyi állapothoz, tehát csökken strukturális energiája. Mivel a károsodást impulzus idézte elő, az anyagcsere és a korábbi inaequilibrium-állapot azonnal helyreáll. Ekkor beszélünk a külső környezet kiváltotta *ingerületről*. Ha az impulzus meghalad egy bizonyos értéket, akkor az élő anyag egyensúlyi állapotba kerülhet és az anyagcsere nem képes többé helyreállni. Az élő anyag inaequilibrium-állapotának zavarához az anyagcsere végleges károsodása járul.

Alkalmazkodás esetén tehát elsősorban az anyagcsere intenzitása változik és néha új struktúrák jönnek létre. Ha pedig a központi hatások változása túllép egy bizonyos határon, akkor tartós hatásuk esetén, másodlagosan, a fentiekhez az élő anyag állapotának zavara is csatlakozik.

Ingerhatás esetén elsősorban az élő anyag állapota károsodik, amelyhez másodlagosan az anyagcsere végleges zavara, tehát a szövet elhalása csatlakozhat, ha az állapot, bizonyos határokat túllépve, túlságosan erős zavart szenved.

Mielőtt az élő anyag állapotában az ingerlő impulzus okozta zavar mechanizmusával foglalkoznánk, a harántcsíkolt izmon, mint az ingerlékeny szövet típusos példáján vizsgáljuk meg, miben különböznek az állandó hatások és impulzusok hatására létrejövő változások.

Ha egy harántcsíkolt izmot (például a m. gastrocnaemiust vagy a m. sartoriust) tartósan feszítünk, akkor a fentiek alapján azt várjuk, hogy megváltozik az anyagcsere intenzitása, ha megmarad a szövet munkavégző képessége. Ha a feszítés túl erős vagy a hatás túl hosszú, akkor bizonyos idő

elmúltával az anyagcsere intenzitásának változásához magának az inaequilibrium-állapotnak a zavara is járul. Feng[68] az oxigénfogyasztás és hőképződés közvetlen mérésével ezt ki is mutatta.

Az ingerhatást izomösszehúzódás formájában, azaz állapotváltozást — éppen ellenkezőleg —impulzus, tehát a feszítőerő gyors változtatása váltja ki. Hogy az állapot zavarát valóban impulzus és nem a hatóerő nagysága idézte elő, a legvilágosabban abból derül ki, hogy az impulzust, mint ingert a válasz, azaz az összehúzódás, minden esetben csak bizonyos igen rövid, de mérhető idő elteltével követi. Minden ingerületre jellemző az úgynevezett látens periódus. Ezt az is mutatja, hogy az állapotváltozás oka az impulzus által előidézett zavar és nem a környezeti hatás. Ugyanez a helyzet — mint ismeretes — elektromos ingerlés esetén is. Csak az áramimpulzus és nem az egyenletesen átfolyó áram a hatékony. Izomösszehúzódást csak az áram zárásakor vagy nyitásakor észlelünk, de nem akkor, amikor az áram tartósan folyik. Éppen ellenkezőleg: az utóbbi esetben helyreáll az eredeti állapot, bár az áram tovább folyik. Összehúzódás csak viszont az impulzus után bizonyos idővel lép fel.

Vizsgáljuk most meg, hogy milyen következtetéseket vonhatunk le tartós inaequilibrium-állapot elvünkből, a strukturális erők munkájának elvéből, valamint az anyagcsere és az élő anyag elméletéből az élő anyag állapotában impulzusok által előidézett zavar esetére és az előidézett folyamatokra, tehát az ingerületi jelenségekre vonatkozólag.

Először a harántcsíkolt izom kísérleti vizsgálatának eredményeivel foglalkozunk, majd megvizsgáljuk, hogy azok mennyiben vonatkoznak a simaizomra és más ingerlékeny szövetekre.

A nyugalmi állapot és anyagcsere elemzésével kell kezdenünk, hogy helyes képet kapjunk a harántcsíkolt izom fiziológiai viselkedéséről. Abból az általános biológiai elvből indulunk ki, hogy az élő rendszer nincs termodinamikai egyensúlyban és a benne spontán lezajló energiaszolgáltató folyamatok által felszabadított összes energia az adott feltételek között várható egyensúly bekövetkezte ellenében végzett munkává alakul. Ha harántcsíkolt izomra alkalmazzuk ezeket az elveket, akkor fel kell tételeznünk, hogy a saját súlyával, vagy ráakasztott súllyal terhelt izomban az energiaszolgáltató folyamatok (az izom anyagcseréje nyugalomban) az adott terhelés mellett az inaequilibrium-állapot fenntartását szolgálják. Egy élettelen rugalmas test — rugó vagy gumiszalag — súly hatására addig nyúlik, amíg a feszültség ki nem egyenlíti a lefelé húzó erőt, míg tehát a két ellentétes irányban ható erő ki nem egyensúlyozza egymást. Ezen állapot fenntartása nem igényel energiaszolgáltató folyamatokat. Az élő rendszer (például a harántcsíkolt izom) nem jut egyensúlyba, a feszültség és a súly nem közömbösítik egymást, az előbbi mindig nagyobb az adott súly mellett várható értéknél. A rendszer tehát egy olyan rugónak felel meg, melyet jobban terhelünk (azaz feszítünk meg), mint az a ráakasztott súlynak megfelelne, amit például úgy érhetünk el, hogy a rugót az adott helyzetben rögzítjük. Az élő izomban a kiegyenlítődés energiaszolgáltató folyamatai, tehát a nyugalmi

[68] *Feng*, J. of Physiol. vol. 74. No. 4, 1932.

anyagcsere biztosítják azt a munkát, melyet az előbbi esetben kívülről kell végeznünk, hogy a rendszert megtartsuk ebben az állapotban. A teherrel megfeszített izom a súllyal többé-kevésbé terhelt, egyensúlyban levő rugóval szemben tehát nem egyszerűen egy nagyobb potenciális energiájú rendszer, hanem több szabadenergiával rendelkezik, mely az adott terhelés mellett csökkenne, ha állapotát nem tartanák fenn állandó energiaszolgáltató folyamatok. Ebből következik, hogy ha az energiaszolgáltató folyamatok megszakadnak vagy megakadnak, az izomnak meg kell rövidülnie és külső munkát már csak a rendszer szabadenergiájának csökkenése, tehát a spontán kiegyenlítődési folyamat végezhet. Ez egyszerűen megmagyarázza, hogy az izom miért húzódik össze elhaláskor és például a monojódacetáttal mérgezett izom miért kerül tartós kontrakcióba akkor, amikor közvetlen energiaforrása, a foszfagén kimerül.

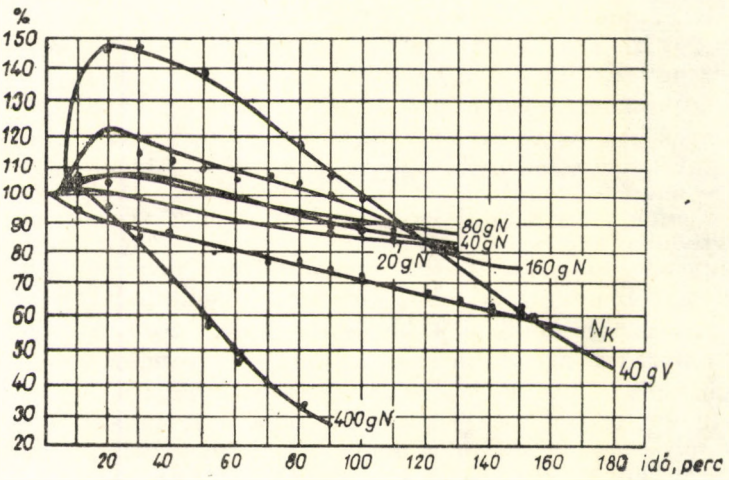
Ezzel tudjuk magyarázni a harántcsíkolt izom élettanának még egy közismert tényét. Az izom maximális ingerlésekor észlelt munkaképessége a terhelés növelésekor bizonyos határig emelkedik. Abból, hogy az izom feszültsége nagyobb, mint ami a súlynak megfelel, és hogy az anyagcsere energiaszolgáltató folyamatai nyugalomban mindig végeznek munkát e feszültségtöbblet fenntartására (az adott terhelés mellett várható egyensúly beállta ellenében), következik, hogy a terhelés növelésekor növekednie kell az anyagcsere intenzitásának és az energiaszolgáltató folyamatok kikapcsolásakor nagyobb munkának kell létrejönnie, hiszen a kiegyenlítődés folyamata ilyenkor magasabb szintről indul. Ez természetesen csak egy bizonyos határig, csak addig lehetséges, míg az energiaforrás vagy a nyugalmi anyagcsere intenzitása még biztosítani tudja a feszültségtöbbletet. Még nagyobb súly alkalmazásakor a munkaképességnek már csökkennie kell, annál inkább, mivel ekkor a súly mechanikai hatása már közvetlenül megzavarja vagy károsítja a rendszert.

Fenti feltételezéseinkből mindenekelőtt tehát a következőket vonhatjuk le. A nyugalmi anyagcserének vagy a nyugalmi állapotban energiát szolgáltató folyamatok intenzitásának a terhelés növelésekor bizonyos határok között növekednie, majd a terhelés további növelésekor csökkennie kell. Az a terhelés biztosítja az izom maximális munkavégző képességét, amely a legnagyobb nyugalmi anyagcserét váltja ki.

E következtetésünk ellenőrzésére munkatársammal, Muzsejevvel, a nyugalmi anyagcsere intenzitásának mutatójaként a könnyen regisztrálható nyugalmi áramot alkalmaztuk, amely a nyugvó, élő izomban tükrözi az összes anyagcserefolyamatok együttes intenzitását és a halott izomban eltűnik.

Az élő anyag elméletével foglalkozó fejezetben ismertetett kísérletek szerint a nyugalmi áram nem membránok vagy határfelületek tulajdonságain, hanem a molekulák deformált, inaequilibrium-állapotán alapul. E kísérletek szerint a nyugalmi áram az egyensúlyi állapottól való eltérésnek és egyben az eltérést létrehozó anyagcsere intenzitásának mértéke. Hogy nem egyszerűen ionok eloszlását regisztráljuk a határfelületeken, azok szelektív permeabilitása következtében, abból is kitűnik, hogy a sima izomnak is van nyugalmi árama, bár az kationokkal és anionokkal szemben nem mutat szelektív permeabilitást.

Kísérleteinket béka m. gastrocnaemiusán végeztük. Az izom distalis végét forró vízbe merítve sértettük, majd az izmot nedves kamrába helyeztük. Nem polározó elektródákkal és tükrös galvanométerrel a szokásos módon regisztráltuk a nyugalmi áramot, miközben az izmot különböző súlyokkal terheltük. A skála, melyre a visszavert fénysugár esett, a galvanométer tükrétől másfél méterre volt. A nyugalmi áramot több órán keresztül észleltük. Minden egyes súllyal több kísérletet végeztünk, melyek eredményei jól egyeztek. Eredményeinket a 20. ábrán mutatjuk be. Az abszcisszán az időt, az ordinátán a nyugalmi áramot tüntettük fel a kiindulási érték szá-



20. ábra

zalékában. Azonos terheléssel végzett számos kísérlet középértékei alapján szerkesztettük meg a görbéket, illetve azok egyes pontjait. A súlyokat akkor helyeztük fel, amikor a nyugalmi áram már öt perce nem változott.

A kísérletek szerint a terheletlen izom nyugalmi árama fokozatosan csökken és 5 óra alatt eredeti értékének felére esik. 20, 40, 80, és 160 g terhelés esetén a nyugalmi áram a megterhelés pillanatában azonnal emelkedik, majd 10—20 percig tovább növekedik és végül lassan, az emelkedéshez viszonyítva kevésbé meredeken csökken. A megterhelt izom nyugalmi árama néhány órán át jelentősen nagyobb, mint a terheletlen izomé. Míg a terheletlen izom nyugalmi árama 130 perc elteltével az eredeti értéknek csupán 65%-a, a 20, 40 és 80 g-mal terhelt izom esetében átlagosan még mindig 85%. Sokkal gyorsabb csökkenés észlelhető a második órában a 160 g-mal terhelt izomban. Ez is arra utal, hogy a nyugalmi áram a nyugalmi állapot energiaszolgáltató folyamatainak tükre. S minthogy kísérleteinket túlélő, elkülönített, táplálékától megfosztott izmon végeztük, ennek energiaforrásai természetesen annyira korlátozottak, hogy minél intenzívebb munkát végez az izom állapotának fenntartására az első órákban, annál gorsabban merül ki e forrás, s a továbbiakban gyorsabb csökkenés várható.

Kimutattuk, hogy a görbék lefutását valóban az izom nem sértett részének anyagcserefolyamatai és nem a határzóna gyakran felelőssé tett változásai határozzák meg. Az izmot a határzóna felett rögzítettük és csak a felső felét terheltük egy mozdulatlan blokkon átvezetett fonal segítségével. A görbe menete ilyen körülmények között is változatlan volt.

Látjuk tehát, hogy a nyugalmi áram 160 g terhelésig növekedik; 400 g terhelés esetén azonban csak a megterhelés pillanatában észlelünk jelentéktelen emelkedést, majd a nyugalmi áram gyorsan csökken, 30 perc múlva már a normális görbe alatt van, 100 perc múlva az eredetinek csak 30%-a.

Következtetésünk első része tehát mindenképpen helyesnek bizonyult. A nyugalmi áram 160 g terhelésig növekszik, 400 g terhelés esetén már csökken. A fenti meggondolások értelmében *alátámasztás nélkül* a gastrocnaemius maximális munkája maximális ingerléskor átlagban 160 és 400 g terhelés között van. Általában azonban ezen izom maximális munkavégzését körülbelül 50 g terhelés mellett észlelik. Ez azonban *alátámasztott* izom összehúzódására vonatkozik, kísérleteinkben viszont az izmot alátámasztás nélkül terheltük. Ezért meghatároztuk alátámasztás nélkül a gastrocnaemius maximális emelő munkáját és azt mindig közel 200 g terhelés esetén észleltük.[69]

Következtetésünk második része is igazolódott tehát: mind a nyugalmi áram, mind a munkaképesség maximuma közel azonos nagyságú terheléskor észlelhető (az érték pontosabb meghatározása az izmok egyedi különbségingadozásai miatt értelmetlen lenne). Következő kérdésünk abban áll, hogy valóban függ-e a nyugalmi áram a nyugalmi anyagcsere intenzitásától és elsősorban melyik energiaszolgáltató folyamat felelős érte. A különben is rendkívül kis mértékű oxidatív folyamatok leállítása végett KCN-dal mérgezett izomra vonatkozólag azt találtuk, hogy nyugalmi árama nem változik lényegesen. Az áram átlagos erőssége, valamint a különböző súlyokkal terhelt izmokban észlelt változása mérgezett és nem mérgezett izmokon azonos képet nyújtott.

A nyugalmi áram egészen másképpen, jellegzetesen változik monojódecetsavval való mérgezéskor. Feltűnő mindenekelőtt, hogy a mérgezett izom nyugalmi árama kezdetben általában jóval nagyobb, mint a nem mérgezetté. A legtöbb esetben a galvanométer kilengése majdnem kétszer akkora volt a mérgezett, mint a nem mérgezett izmok esetében. A mérgezett izmon a terheléskor fellépő nyugalmi áramnövekedés százalékos értéke is jóval nagyobb. A 20. ábrán feltüntettük egy 40 g súllyal terhelt mérgezett izom nyugalmi áramának változását. Látjuk, hogy a nyugalmi áram a terhelés hatására eredeti értékének majdnem 50%-ával, míg a nem mérgezett izomé ugyanilyen terheléskor nem egészen 10%-kal növekedik. Látjuk viszont azt is, hogy a következő két óra folyamán leggyorsabban a mérgezett izom nyugalmi árama csökken és valamennyi görbét (0—160 g terhelés) metszve a harmadik óra végére az eredeti érték 45%-ára csökken.

A monojódecetsavval mérgezett izom jóval erősebb nyugalmi árama, valamint a nyugalmi áram fokozott emelkedése terheléskor, majd a görbe

[69] Az izom maximális emelő munkáját, mint ismeretes, úgy határozzuk meg, hogy megmérjük, milyen magasra emeli a súlyt a maximálisan ingerelt izom, és a kapott értéket megszorozzuk a felemelt súly nagyságával.

gyorsabb csökkenése bizonyítják, hogy e mérgezés hatására a terheléskor fellépő feszültségtöbbletet fenntartó energiaszolgáltató folyamatok jelentősen intenzívebbekké válnak és így a korlátozott energiatartalék gyorsabban merül ki. Tudjuk, hogy a monojódecetsav gátolja a tejsavképződést és fokozza, felszabadítja a foszfagén lebomlását. Fel kell tehát tételeznünk, hogy a nyugalmi áram a foszfagén hasadásának intenzitásától függ és azzal arányos. Ahogy a monojódecetsavval mérgezett izom működése során a foszfagén gyorsabb szétesése és reszintézisének hiánya következtében hamarább lesz munkaképtelen, úgy a megterhelt mérgezett izom nyugalmi áramerőssége is nagyobb és gyorsabban csökken.

Mint említettük, a megterhelt, de nem összehúzódó izom anyagcseréjét és hőtermelését közvetlenül is megmérték. Feng ilyen irányú eredményei teljesen megegyeznek fenti következtetéseinkkel és kísérleteinkkel. Feng[70] az izom termoelasztikus tulajdonságaival foglalkozó munkájában azt észlelte, hogy a béka m. sartoriusa átlagban 20 g terhelésig pozitív hőt termel, majd 20 g felett a hőtermelés csökken. Művében ezt a hatást az anyagcserefolyamatoktól függetlenül, mint termoelasztikus hatást próbálja magyarázni. Feltételezi, hogy a hőtermelés változását a terhelés fokozásakor megfeszített kötőszövet negatív hőtermelése magyarázza, ami nagyobb terhelés esetén elfedi az izomrostok pozitív hőtermelését. E magyarázat hiányosságait már az a tény is mutatja, hogy terheléskor a hőképződés, valamint a nyugalmi áram fokozódása több mint egy óráig is eltart, míg a halott izomban a termoelasztikus hatás még tartós terhelés esetén is jóval gyengébb, és ráadásul azonnal el is tűnik, amint ezt Kupalov professzor leningrádi laboratóriumában munkatársam, Muzsejev kimutatta. Az a hőhatás viszont, melyet Feng bizonyos terhelés felett észlelt, könnyen magyarázható fentebb kifejtett elképzeléseink alapján, tehát azzal, hogy az izom egy bizonyos terhelés felett már nem képes létrehozni a szükséges feszültöbbletet, maga a terhelés viszont már károsítja a struktúrát és gátolja az anyagcserefolyamatokat, ami egyben megmagyarázza a maximális munkaképesség csökkenését és a nyugalmi áram csökkenését is.

Ugyanezen folyóirat ugyanezen számában közölt másik dolgozatában Feng maga is kénytelen elismerni, hogy magyarázata helytelen. E munkájában közvetlenül mérte a terhelt izom hőtermelését és oxigénfogyasztását és az anyagcsere tartós fokozódását észlelte a megterhelés alatt. Feng itt ugyanarra a következtetésre jut, amelyet a nyugalmi áram mérése és fenti meggondolásaink alapján magunk is hangoztattunk, nevezetesen, hogy terheléskor valószínűleg bizonyos foszfagéntartalom szükséges a nyugalmi anyagcsere észrevehető fokozódásához. Feng e valószínű következtetését feltehetőleg azon megfigyelésekre alapozza, hogy a monojódecetsavval mérgezett izom hőtermelése fokozódik ugyan, de ha egyszer csökken, akkor már oxigénatmoszférában sem áll helyre. Feng szerint azonban a terhelési reakció monojódecetsav mérgezés esetén nem változik („the stretchresponse exists undiminished in muscles poisoned with iodoacetic acid") — mi viszont a nyugalmi áram jelentős növekedését figyeltük meg a mérgezett izom terhe-

[70] *Feng*, The Thermoelastic Properties of Muscles. J. of Physiol. vol. 74, No. 1, 1932.

lésekor, a foszfagén gyorsabb, akadályozatlan lebomlásának megfelelően. Feng munkájának 7. és 8. ábrájából azonban kitűnik, hogy a galvanométer kilengése a kontroll m. sartorius 30 g súllyal való terhelésekor 40 mm-ről 120 mm-re, míg a mérgezett izom esetében ugyanilyen terheléskor 50 mm-ről 250 mm-re, tehát majdnem kétszeresére emelkedett. Úgy látszik tehát, hogy a hőtermelés, vagy a nyugalmi anyagcsere intenzitása és a nyugalmi áram erőssége ebben a vonatkozásban is összhangban vannak. Ha a nyugalmi áramot az izom állapotát fenntartó nyugalmi anyagcsere vagy energiaszolgáltató folyamatok intenzitása szabja meg és az ingerület szerepe éppen ezen folyamatoknak csökkentése, kikapcsolása vagy megzavarása, tehát az izom állapotának megzavarása, akkor az inger hatására természetesen a nyugalmi áramnak is csökkennie kell. Ez a jelenség a negatív hullám, valóban általánosan ismert. Az összehúzódást tehát nem energiaszolgáltató folyamatok eredményezik, hanem éppen ellenkezőleg, ezen folyamatok kikapcsolása vagy gyengülése. A külső munka forrása a rendszer szabadenergiája, vagyis a rendszer feltételeinek megváltozása, azaz a struktúra szabadenergiája. A helyreállító energiafolyamatok intenzitásának nagysága a rendszer feltételeinek az inaequilibriumi-állapotnak s ezáltal e rendszer munkavégzőképességének, strukturális feltételeinek helyreállítására való.

Munkatársammal, Borzdikóval néhány, még nem közölt kísérletben sikerült kimutatnunk, hogy a megterhelés maga meggyorsítja a kreatinfoszforsav lebomlását, ha nincs is összehúzódás és ingerület.

Ha azonban az ingerlés tényleg oly módon váltja ki az összehúzódást, hogy a struktúrát fenntartó energetikai folyamatok megzavarásával vagy megszüntetésével károsítja a struktúrát, akkor ebből egyenesen következik, hogy minél intenzívebbek ezek az energiaszolgáltató folyamatok, melyek feszültségtöbbletet és így inaequilibrium-állapotot hoznak létre, annál erősebb inger szükséges az energiaszolgáltató folyamatok lefékezésére, tehát a struktúra károsítására és így a rendszeren belüli kiegyenlítődés, az összehúzódás kiváltására. Eszerint tehát az ingerküszöbnek annál nagyobbnak kell lenni, minél intenzívebb a nyugalmi anyagcsere. Fentebb már említettük, hogy a nyugalmi anyagcserét teljesen meghatározza a terhelés, amely addig növekedik, míg megközelítőleg el nem éri az adott izom maximális munkaképességének megfelelő határt. Következésképpen az ingerküszöbnek és a terhelésnek is ilyen összefüggést kell mutatnia. Ezt a következtetést ismét a béka gastrocnaemius izmán ellenőriztük. Az izmot a felső harmadába beszúrt két ezüst elektródon át nyitási indukciós árammal direkt ingereltük. Ingerküszöbnek, mint szokásos, a tekercsek azon maximális távolságát tekintettük, amelynél az első, alig észrevehető összehúzódás fellép. Mint a kettős miográfban, az izmot ismét középen rögzítettük, mert el akartuk kerülni azt az ellenvetést, hogy az ingerküszöb növekedése terheléskor csak látszólagos és tulajdonképpen csak az első összehúzódás megfigyelésének nehézsége magyarázza, hiszen nagyobb a súly és így egy észrevehetetlen izometriás összehúzódás esetleg korábban lép fel. Az izom alsó felét tehát mechanikusan megfeszítettük a súllyal, az elektródokat a felső feszítetlen félbe szúrtuk és ugyanitt határoztuk meg az ingerküszöböt is. Ezzel egyben annak a lehetőségét is elkerültük, hogy az ingerküszöböt valamilyen módon az izom mechanikai, elasztikus tulajdonságainak a súly köz-

vetlen mechanikai húzása következtében fellépő változásai módosítsák. Feltételezve, hogy a jobban megterhelt izom nagyobb munkát végez és ily módon tartja fenn az izom feszültségének inaequilibriumát és a súly terhelését, természetesen azt is fel kellett tételeznünk, hogy ennek következtében az anyagcsere nem csak az izom alsó felében fokozódik és így a közvetlenül nem feszített felső részben is megmutatkozik az ingerküszöb változása.

A következő táblázatban nem túl nagy terheléssel (50 g-ig) végzett két tipikus kísérletet mutatunk be.

Az ingerküszöb változásai béka m. gastrocnaemiusának terhelésekor

A küszöbre utaló számok a Du Boys-Reymond készülék primer és szekunder tekercse közti távolságot adja meg mm-ekben

Kísérlet 1932. I. 8-án			Kísérlet 1932. I. 9-én		
idő	súly	ingerküszöb	idő	súly	ingerküszöb
1 óra	terheletlen	295	5 óra	terheletlen	350
1 óra 1 perc	40 g	260	5 óra 5 perc	50 g	335
1 óra 3 perc	terhelés levéve	290	5 óra 6 perc		330
1 óra 5 perc	újra 40 g	265	5 óra 8 perc		320
1 óra 7 perc	újra levéve	275	5 óra 9 perc		315
			5 óra 10 perc	terhelés levéve	325
			5 óra 12 perc		330
			5 óra 14 perc		335
			5 óra 16 perc		340

Az első kísérlet egyszerűen azt mutatja, hogy terheléskor az ingerküszöb növekedik és a súly eltávolítása után csökken. A második kísérlet mutatja annak a megterheléssel vagy a súly eltávolításával előidézett állapotváltozásnak időbeli lefolyását, mely az ingerküszöb változásának alapja. Látható, hogy e változás a megterhelés hatására fokozatosan 4—6 perc alatt fejlődik ki az izom felső, feszítetlen részében. Ez legalább annyit bizonyít, hogy valóban nem a súly mechanikus hatásával van dolgunk, hanem egy ingerületi jellegű alkalmazkodási folyamat kifejlődésével, vagyis a nyugalmi anyagcsere fokozódásával. Ha az ingerküszöbnek a megterhelés, valamint a súly eltávolítása után fellépő változásait grafikusan ábrázoljuk és a kapott görbét a közvetlenül mért hőtermelés görbéjével (például Feng idézett munkájának 2. ábráján, mely a béka m. sartorius hőtermelését mutatja különböző súlyok hatására, majd eltávolításuk után) hasonlítjuk össze, azt találjuk, hogy a görbék igen hasonlóak lesznek, a hőtermelés a megterhelés után ugyancsak azonnal erősödik, majd 4—6 percig tovább fokozódik.

Azt is kimutattuk azonban, hogy a nyugalmi áram, tehát a nyugalmi anyagcsere is csak bizonyos határig fokozódhat a megterhelés hatására, és

még nagyobb súlyok hatására újra csökkennie kell. Ha tehát az ingerküszöb oly módon függ a nyugalmi anyagcsere intenzitásától, hogy annál erősebb inger szükséges az energiaszolgáltató folyamatok által fenntartott struktúrák károsítására, minél intenzívebbek ezek a folyamatok, minél intenzívebb a nyugalmi anyagcsere, akkor egy bizonyos súly túllépése után az ingerküszöbnek is csökkennie kell. Valóban ez is figyelhető meg. Természetesen éppúgy egyedi az a határ, amely alatt az ingerküszöb még fokozódik és amely fölött már újra csökken, mint a nyugalmi áram vagy hőképződés esetében. Ez a határ bizonyos mértékben az izom állapotától és erejétől függően is változik. A következő táblázatban közöljük egy, a béka m. gastrocnaemiusán végzett, jellemző kísérlet eredményeit, amelyben e határt 150 g súly alkalmazásával értük el.

Az ingerküszöb változásai béka m. gastrocnaemiusának változó terhelésekor

Kísérlet 1932. I. 9-én

idő	súly	ingerküszöb mm-ben
7 óra	terheletlen	250
7 óra 2 perc	50	
7 óra 7 perc		235
7 óra 14 perc		230
7 óra 15 perc	150	240
7 óra 17 perc		245
7 óra 25 perc		250
7 óra 26 perc	terhelés levéve	245

A kísérlet tehát teljesen beigazolta következtetésünket, melyet abból a feltételezésből vezettünk le, hogy az ingerlés szerepe a rendszer struktúrájának vagy a rendszer inaequilibrium-állapotot fenntartó nyugalmi anyagcseréje energetikai folyamatainak megzavarása. Elméletünk alapján az anyagcsere vagy a nyugalmi áram intenzitásváltozásaiból megjósolhatjuk az ingerküszöb változásait.

Általános biológiai alapelvünket és az ebből adódó következtetéseket az izomfiziológiában és az inger szerepének vizsgálatában alkalmazva azonban nemcsak az izomfiziológia, de általában az ingerfiziológia egész sor jelenségére is magyarázatot kaphatunk.

Az izommal kapcsolatban megemlíthetjük például azt a tényt, hogy az ingerléssel kifárasztott izom továbbingerlésre nem nyeri vissza ingerlékenységét, hanem ehelyett tartós összehúzódási állapotba kerül.[71]

Nyilvánvaló ez esetben, hogy az inger gátolja vagy megzavarja a nyugalmi állapothoz vezető és azt fenntartó energetikai folyamatokat.

[71] *S. Embden*, Klin. Wschr. No. 29, 1930.

Az ingerlés ugyan már nem váltja ki a kimerült izom összehúzódását, de meggátolja azt a regenerációt, mely inger nélkül bekövetkezne, és így az izom merevedését, tehát olyan egyensúlyi állapotot idéz elő, amilyen a halállal lép fel.

Az összes ingerületi jelenségek esetében kimutathatjuk, hogy az inger szerepe a biológiai rendszerek károsítása olyan értelemben, hogy az inger vagy megzavarja az inaequilibrium-állapotot, tehát a struktúrát fenntartó energetikai folyamatokat, vagy közvetlenül károsítja a struktúrát, ami megzavarja az említett folyamatok szabadenergiájának az egyensúly beállta ellenében végzett munkára való felhasználását. Minden ingerületi jelenségben ily módon kimutatható, hogy az ingerre adott reakció olyan kiegyenlítődési folyamat, mint amilyen az elhaláskor lép fel, csak ez utóbbival ellentétben, megfordítható.

Említsünk meg néhány olyan jelenséget, amelyet a legtöbb tankönyv és kézikönyv mint az ingerlés tipikus példáit idéz.

Az amöbák erős mechanikai vagy kémiai ingerekre teljesen legömbölyödnek,[72] s mint ismeretes, elhaláskor ugyancsak legömbölyödnek, az egyensúlyi állapotnak megfelelő minimális felszínt — a gömb alakot veszik fel.

A *Zoothamnium alternans* és a *Vorticella* ingerléskor, mint ismeretes, összehúzódnak. Kolcov megfigyelte,[73] hogy ennél a formánál elhaláskor halál előtti összehúzódás lép fel; rögzítéskor a Zoothamnium ebben az állapotban fixálódik. Szerző szerint kétségtelen, hogy a premortális és az inger hatására bekövetkező összehúzódás oka egy és ugyanaz.

Ismeretes az is, hogy a mimóza ingerületi jelenségeinek alapja a támasztósejtek fokozott permeabilitása és a koncentráció-különbségek kiegyenlítődése e sejtekben, ami elhaláskor is bekövetkezik.

Még sok hasonló példát idézhetnénk.

Muzsejev az éti csiga *(Helix pomatia)* m. retractor pharyngis simaizmán hasonló összefüggést tudott kimutatni egyrészt az ingerlékenység, vagyis a struktúra állapotának megzavarásához és az egyensúlyhoz való közeledésének előidézéséhez szükséges minimális impulzusérték, másrészt a nyugalmi anyagcsere intenzitása, tehát az egyensúlyi állapottól való távolság között. Az izom állapotát, illetve az ezt fenntartó anyagcsere állapotát, intenzitását egyrészt különböző, lehetőség szerint állandó hőmérséklet révén, másrészt — a harántcsíkolt izmon végzett kísérletekhez hasonlóan — különböző terhelés alkalmazásával változtatta meg. A hőmérséklet emelése egy bizonyos határig általában minden szövet anyagcseréjét növeli. Ennek megfelelően a hőmérséklet emelésekor bizonyos határig az ingerküszöb növekedése, majd amikor a még magasabb hőmérséklet zavarja az anyagcserét (a szövet alkalmazkodóképességének határán), újra csökkenés várható.

Muzsejev e munkájából[74] közlünk egy táblázatot (l. 179. old.), mely 2 g terhelés esetén mutatja az ingerküszöb és a hőmérséklet összefüggését.

Látható, hogy bizonyos határig, esetünkben 32 °-ig, az ingerküszöb növekedik, majd ismét csökken. 40°-on spontán kontraktúra lép fel. Szerző legtöbb esetben ilyen spontán kontrakturát észlelt, amikor a hőmérséklet túl-

[72] Vö. *M. Hartmann*, Allgemeine Biologie. 131. o., Jena 1925.
[73] Biol. Zschr. Bd. III. H. 1 und 2, Moskau (oroszul), 1911.
[74] Биол. журнал, I, II, вып. II—III, 1933.

Hőmérséklet C°	Ingerküszöb[75]
20	5
25	10
30	10
32	12
35	9
38	7
40	kontraktúra
25	6

lépte az alkalmazkodóképesség határait, ami mutatja, hogy ha a hőmérséklet már eléri az izmot károsító értéket, az ingerlékenység ténylegesen fokozódik.

A hőmérsékletnek és az anyagcsere-intenzitás hőmérsékleti változásának az izom állapotára gyakorolt hatását mutatja az a megfigyelés is, hogy a hőmérséklet növelésekor az izom 2—3-szorosára megnyúlik, majd lehűtve újra felveszi eredeti hosszát, bár súlya nem változik. Az anyagcsere-folyamatok fokozódása magasabb hőmérsékleten az izom megnyúlását idézi elő, ami mutatja, hogy az anyagcsere energiaszolgáltató folyamatai a megnyúlt állapot fenntartását és nem a kontrakturát, nem külső munka végzését szolgálják. Összehúzódás viszont éppen akkor következik be, ha a lehűlés az anyagcsere intenzitását csökkenti vagy ha inger károsodást hoz létre.

Muzsejev analóg eredményekre jutott különböző megterhelések alkalmazásával is. Azt várhatjuk, hogy magasabb hőmérsékleten kisebb lesz az a határérték, amelynél nehezebb súly már károsít és csökkenti az ingerküszöböt, hiszen a hőmérséklet maga is élénkíti az anyagcserét. Tehát a két egyirányban ható tényező hatásának összegeződését tételezzük fel. Muzsejev ezt a következtetést is igazolta. Azt találta, hogy 2 g-os súllyal terhelt izom 40—41°-on, az 5 g-mal terhelt izom viszont már 32—33°-on spontán összehúzódik. Nyolc g terhelés esetén az ingerküszöb azonnal csökken, amint a szobahőmérsékletet (17°) meghaladja a hőmérséklet és a spontán összehúzódás már 22°-on fellép.

Az összes eddig felsorolt kísérlet azt bizonyítja, hogy ingerléskor az impulzus az élő anyag inaequilibrium-állapotát megzavarja, és hogy az anyagcsere energiaszolgáltató folyamatai nem a reakcióhoz szükségesek, hanem ellenkezőleg, az inaequilibrium-állapot fenntartásához vagy helyreállításához, ami minden ingerválasz után külső behatás nélkül megy végbe. Tehát minden, impulzus által kiváltott zavar után újra érvénybe lépnek az élő anyag mozgástörvényei. Fizikai értelemben vett külső munka csak maguknak a strukturális erőknek a terhére végezhető, a struktúra károsodásakor és annak következtében.

[75] A potenciométer kontaktusának távolsága cm-ben a pozitív sarok kapcsától. Az akkumulátor kapocsfeszültsége 1,5 V.

Az utóbbi időben egyre több adat támasztja alá ezt a felfogást és egyre több biológus vélekedik úgy, hogy az energiaszolgáltató folyamatok az izom restitúcióhoz és nem az összehúzódáshoz szükségesek. Ugyanezt igyekszik bizonyítani például Ritchie.[76] Hangsúlyoznunk kell azonban, hogy az energiaszolgáltató folyamatok nemcsak annyiban nélkülözhetetlenek a nyugalmi állapot helyreállításához, amennyiben ennek potenciális energiája nagyobb, hanem azért, mert ez a nyugalmi állapot inaequilibrium, tehát az energiaszolgáltató folyamatok nem csupán a helyreállításához, hanem a fenntartásához is szükségesek. Csak így lesz világos, hogy az inger lényege az élő anyag mozgástörvényeinek zavara külső impulzus következtében. Meg kell említeni, hogy az izommal kapcsolatosan Gurvics[77] adott hangot ennek a felfogásnak. A harántcsíkolt izom szerkezetének funkcionális változásait elemezve a következőket írta: „lehetségesnek kell tartani azt is, hogy a teljesen kimerült (vagy narkotizált) izom állapota megfelel a rugalmas egyensúlynak, míg a normális, nyugalomban levő tónusos izom viszont egyensúlyi helyzetén túl, dinamikusan megnyújtott állapotban van. A valódi kontraktúra oka tehát az izom bizonyos dinamikus folyamatainak teljes vagy csaknem teljes megszűnése; az izom aktív állapotainak teljes skálája pedig, ideértve az elernyedést is, az izomműködés bizonyos alakjainak látható megnyilvánulása".

Már csak azt kell kimutatnunk, hogy az ingerlés valóban előidézi az élő anyag inaequilibriumos struktúrájának károsodását és hogy az energiaszolgáltató folyamatok valóban a struktúra helyreállításához szükségesek.

Az élő anyag struktúrájával foglalkozó fejezetünkben már kifejtettük, hogy az élő anyag molekulái vagy a belőlük felépülő micellumok megnyúlt, deformált állapotban vannak és így dipolmomentumuk, tehát az asszociációra való hajlamuk is nagyobb. Említettük, hogy Meyer[78] röntgenográfiásan a micellumok megrövidülését észlelte összehúzódáskor. Röntgenogramokon alapuló számításai szerint a maximális összehúzódás 80%-os lehet, ami jól egyezik az izmon közvetlenül kapott értékekkel. Az összehúzódás és így a súly felemelésekor végzett mechanikus munka a molekuláris szerkezet megváltozásának terhére történik, úgy, ahogyan azt a stukturális erők munkájáról szóló törvényünk feltételezi. Az élő anyag állapotában az inger hatására bekövetkező zavart bizonyítja továbbá a már említett negatív hullám, valamint az izomszövet optikai anizotropiájának csökkenése az összehúzódás pillanatában. A harántcsíkolt izom esetében ez a harántcsíkolat elmosódásában, többé-kevésbé kifejezett homogenizációjában jut kifejezésre. A *Hydrophilus*[79] élő izmainak reverzibilis homogenizálódását Hürthle[80] már 1909-ben leírta. Az utóbbi időben Holz[81] mutatta ki pontosabb módszerekkel a béka élő m. cutaneus pect. izmán, hogy összehúzódáskor az anizotróp

[76] *Ritchie*, Theories of Muscular Contraction. The Journal of Physiology. vol. 78, 1933.

[77] *Gurwitsch*, Die histologischen Grundlagen der Biologie. Verl. Fischer, 224 o., Jena 1930.

[78] Biol. Zschr. Bd. 214, 1929.

[79] Hydrophylidae: a csiborok. — *A Szerk.*

[80] *Hürthle*, Pflüg. Arch. ges. Physiol. Bd. 126, 1909.

[81] *B. Holz*, Pflüg. Arch. Bd. 230, 1932.

és az izotróp csíkok számaránya az utóbbiak javára változik. Az az izom, melyet Holz vizsgált, igen alkalmas az ilyen megfigyelésekre, mert csaknem kizárólag egyetlen rétegben elhelyezkedő párhuzamos rostokból áll. Holz megemlíti, hogy az izom direkt ingerlés hatására homogenizálódik, az ingerlés megszűnte után viszont újra fellép a harántcsíkolat, gyakran még kifejezettebben, mint azelőtt. Mivel az anizotrópiát a rostot felépítő micellumok megnyúlt alakja és párhuzamos elrendeződése okozza, tehát az alak eredményezi a kettőstörést, e kettőstörés csökkenése azt mutatja, hogy a micellumok megrövidülnek és közelebb kerülnek az egyensúlyi állapothoz, vagy legalábbis párhuzamos elrendeződésük szenved zavart. Az élő anyag struktúrájával foglalkozó fejezetünkben azonban láttuk, hogy ez a két tényező nem független egymástól. A micellumok éppen a dipolok asszociációs készsége következtében rendeződnek el párhuzamosan a rostokban. Amikor tehát a micellumok megrövidülnek és dipolmomentumuk csökken, asszociációs készségük is csökken, ami végül a rostos struktúra eltűnéséhez vezet.

Elhaláskor, amikor megszűnnek a molekulák megnyúlt állapotát biztosító energetikai folyamatok, a harántcsíkolatnak és a fibrilláris struktúrának is el kell tűnnie. Ahhoz, hogy kimutassuk, hogy az energiaszolgáltató folyamatok funkciója valóban az élő anyag molekulái sajátos alakjának fenntartása, bizonyítanunk kell, hogy a kettőstörés, illetve a fibrilláris struktúra fennállása és mértéke éppen azokkal az energetikai folyamatokkal áll egyenes összefüggésben, melyek a kontrakciót, a nyugalmi ellazult állapotot, és a nyugalmi áramot biztosítják. Erre vonatkozólag Muzsejevvel végeztünk vizsgálatokat.[82]

Kísérleteinket a m. cutaneus pectoris izmon végeztük, mely olyan vékony, hogy mikroszkóppal in vivo is vizsgálható és fényképezhető. Az izmot Ringer-oldatba helyeztük, időről időre megtekintettük és fényképeztük. Eredményeinket néhány ábrán mutatjuk be. A 21. ábrán megfigyelhetjük a harántcsíkolat fokozatos eltűnését és végül a fibrillumok szemcsés szétesését.

A 22. és 23. ábra mutatja, hogy a megterhelt és a terheletlen izom szerkezete eltérően változik. Az egyik izmot kifeszítve, a másikat lazán rögzítettük a mikroszkópra és időről időre lefényképeztük pontosan ugyanazt a helyet. Ahogy a feszítés hatására a kreatinfoszforsav is gyorsabban bomlik le és ennek megfelelően a nyugalmi áram egy kezdeti emelkedés után gyorsabban csökken, a feszített izom harántcsíkolata is kezdetben kifejezett, de jóval hamarabb eltűnik. A feszítetlen izom harántcsíkolata észrevehetően csak 4 óra múlva kezd csökkenni, feszített izomban ez a jelenség már 2 óra múlva fellép és 4 óra múlva már a fibrilláris szerkezet is eltűnik és csak szemcsés szövetet látunk. Ez az eredmény érthető, hiszen az izom igen kicsiny és így energiatartalékai jelentéktelenek.

A 24. és 25. ábra azokat a változásokat mutatja, amelyek normális és monojódecetsavval mérgezett izomban hosszantartó ingerlés és pihenés után észlelhetők. A normális izom a tartós ingerlés után bizonyos fokban azonnal homogén lesz, illetve harántcsíkolata kevésbé kifejezett, de ez 20 perces pihenés után újra megjelenik. A mérgezett izomból, mely nem

[82] Биол. журн. т. III, вып. II—III, 1933.

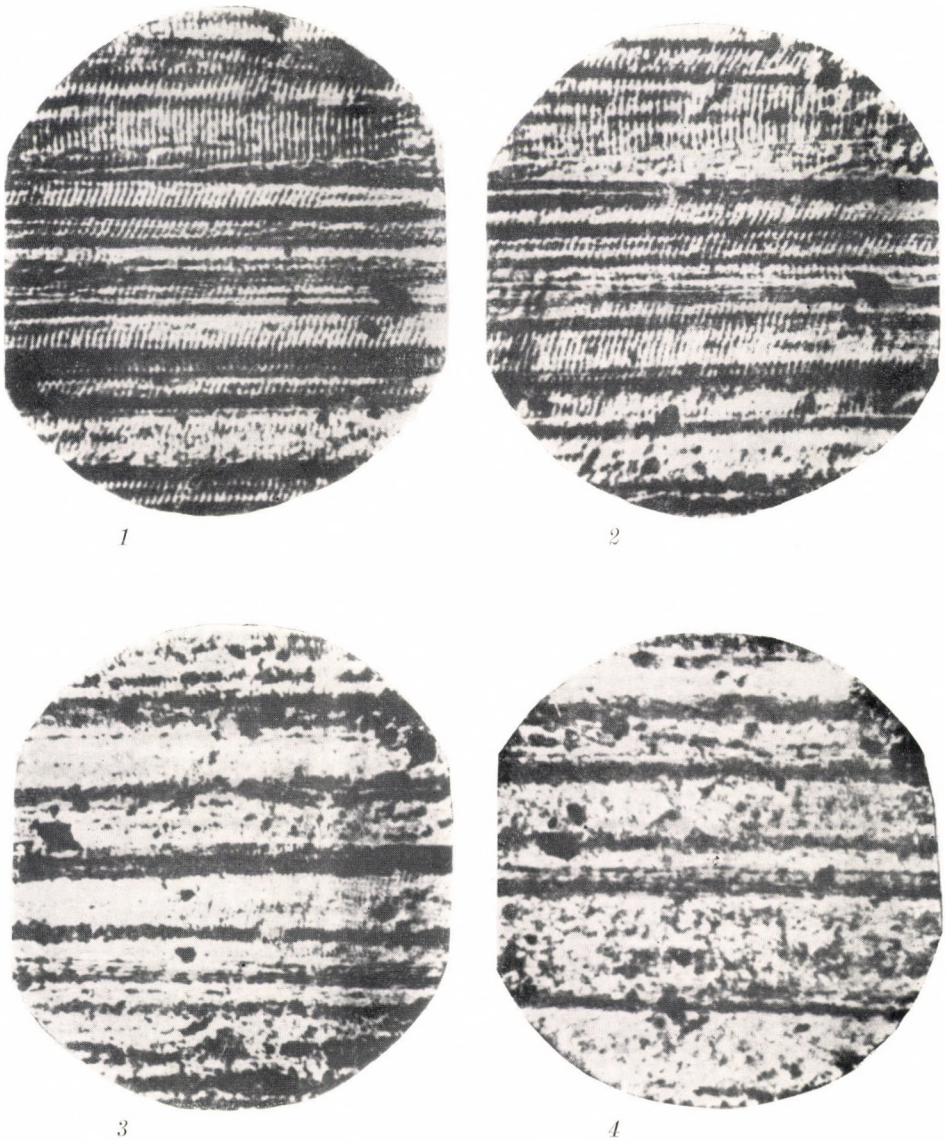
képes a foszfagént reszintetizálni és a készlete gyorsan kimerül, a harántcsíkolat véglegesen eltűnik.

Ha végül a mérgezett izmot kifeszített állapotban Ringer-oldatba mikroszkóp alá helyezzük, akkor a kezdetben igen kifejezett harántcsíkolat már 70—80 perc alatt eltűnik (26. ábra), mert a kreatinfoszforsav a feszítés következtében gyorsabban esik szét és a mérgezés következtében reszintézise lehetetlen, így a tartalék gyorsan elfogy és hiányzik az energiaforrás, mely biztosíthatná a harántcsíkolat és a fibrilláris szerkezet fenntartását.

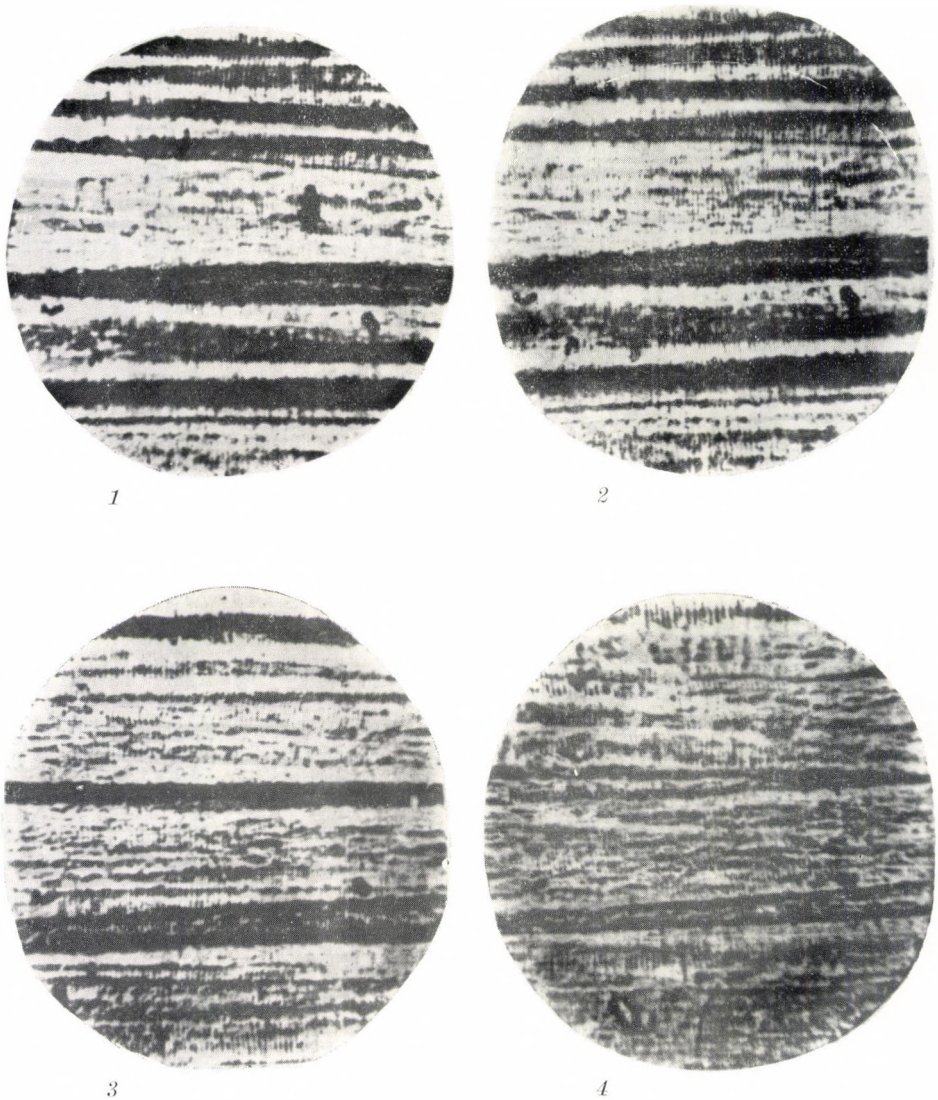
A fenti kísérletek tehát meggyőzően mutatják, hogy az ingerlés valóban megzavarja az élő anyag inaequilibrium-állapotát, továbbá, hogy az energiaszolgáltató folyamatok valóban a struktúra inaequilibrium-állapotának fenntartásához vagy helyreállításához szükségesek.

Végül megkíséreljük kissé világosabban meghatározni az inger okozta zavar lényegét. Az élő anyag elmélete szerint a molekulák deformált, gerjesztett állapotban vannak és ebben az állapotban az anyagcsere segítségével maradnak meg. Mint mondottuk, ehhez az kell, hogy az élő anyag molekulái, mielőtt egyensúlyba jutnának, érintkezésbe kerüljenek más molekulákkal, tehát szakadatlan asszimiláció szükséges. Alacsony nyomású gázokban, ahol a Van der Waals vonzóerők elhanyagolhatóak, az egyes gázmolekulák gerjesztett állapotának „élettartama" 10^{-8} — 10^{-7} másodperc. Ha azonban a molekulák asszociálódnak, sőt kristályrácsban foglalnak helyet és így már nem is beszélhetünk különálló molekulákról, sokkal tovább tart a gerjesztett, deformált állapot kiegyenlítődése. Az élő anyag deformált, gerjesztett molekuláinak átlagos élettartamától és a táplálékmolekulával való reakció — tehát az $E'' + N \rightarrow E' N' + n_1 + n_2 + \ldots + Q \rightarrow E'$ folyamat — átlagos reakcióidejétől függően a struktúrának biztosítania kell, hogy a táplálékmolekulákkal való érintkezések bizonyos gyakorisággal bekövetkezzenek, különben nem maradhat fenn az inaequilibrium-állapot. Más szóval az anyagcsere vagy asszimiláció bizonyos intenzitásának biztosítva kell lennie. Amikor az impulzus megbontja a struktúrát, csökken az érintkezések valószínűsége, tehát zavart szenved az inaequilibrium-állapot és a molekulák közeledni kezdenek az egyensúlyi állapothoz. Ilyen zavar nyilvánulhat meg az asszociációs erők csökkenésében rázkódás vagy elektromos erők következtében. Másrészt, ha az anyagcsere intenzitása gyengül, ez ugyancsak az asszociáció csökkenésére vezet, tekintve, hogy a molekulák közelebb kerülnek az egyensúlyi állapothoz és csökken a dipolmomentum. Az inger károsító hatásának megszünése után az asszimiláció újra akadálytalan és a struktúra regenerálódik. Ezzel könnyen magyarázható az a jelenség, melyet Muralt[83] észlelt, amikor az izomszövet összehúzódásakor bekövetkező kettőstörés változásokat vizsgálta. Muralt nem a harántcsíkolat változását, azaz az anizotróp és izotróp csíkok szélességének arányát, hanem az egész izomszövet kettőstörését vizsgálta oly módon, hogy fotografikus úton regisztrálta az izmon ferdén áthaladó két fénysugár interferencia csíkjának eltolódását. Összehúzódáskor valóban csökken a kettőstörés. Ezen túl a kettőstörés kontrakciós csökkenése, majd az ellazuláskor való újbóli megnövekedése között még egy kis hullámot is észlelt, így

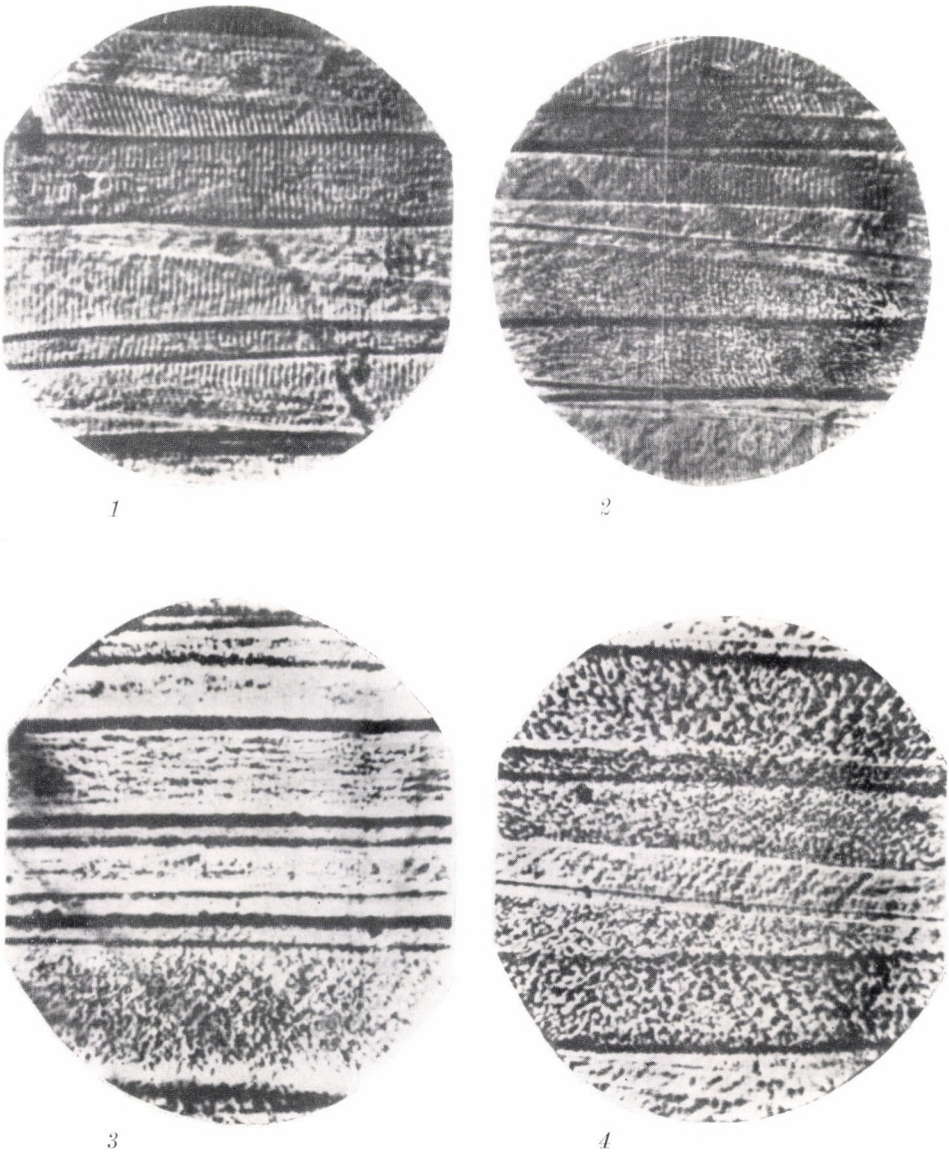
[83] *Muralt*, Pflüg. Arch. Bd. 230, 1932.



21. ábra. Normális izom harántcsíkolatának spontán változása elhaláskor: 1. — normális harántcsíkolat; 2. — 5 óra elteltével; 3. — 8 óra múlva, 4. — 10 órával később

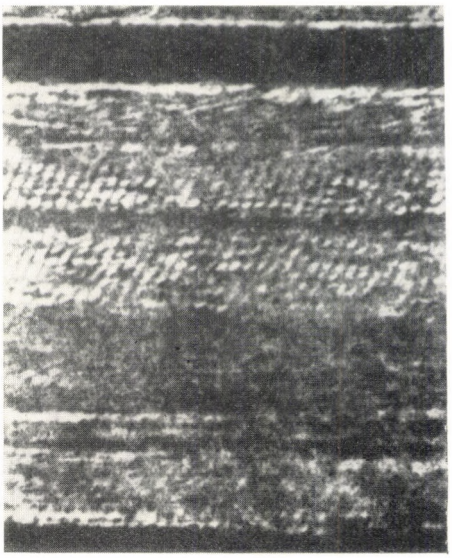


22. ábra. Normális terheletlen izom harántcsíkolatának változása: 1. — közvetlenül az izolálás után; 2. — 2 óra múlva; 3. — 4 óra múlva; 4. — 5 óra múlva

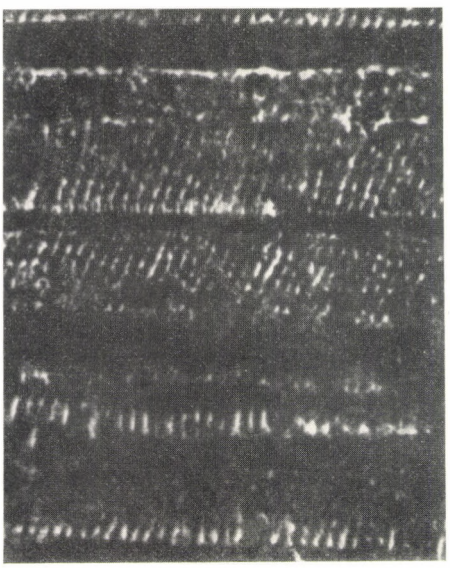


23. ábra. Megterhelt izom harántcsíkolatának változása az időben: 1. — a megterhelés pillanatában; 2. — 2 órával a megterhelés kezdete után; 3. — 4 óra elteltével; 4.— 5 óra elteltével

1



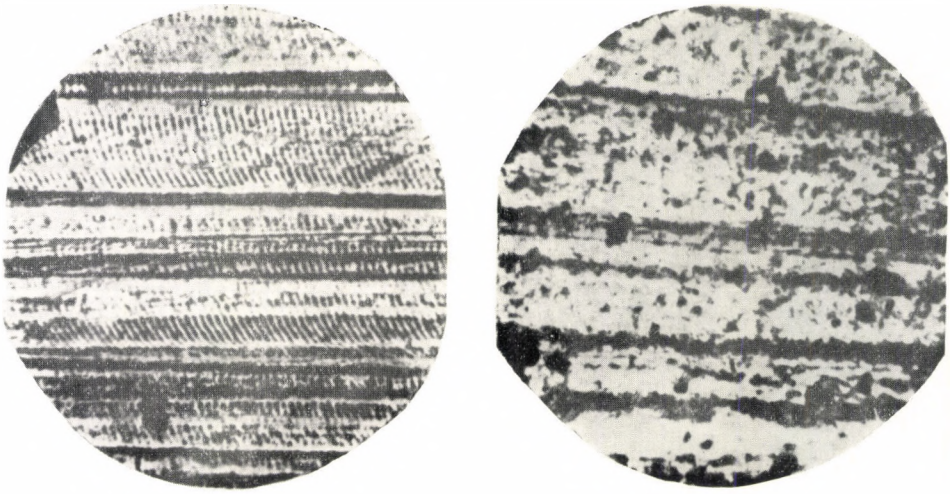
2



3

24. ábra. Normális izom harántcsíkolatának változása ingerléskor és restitució alatt: 1. — ingerlés előtt; 2. — 15 perc ingerlés után; 3. — az ingerlés befejezése után 20 percel

25. ábra. Monojódecetsavval mérgezett izom haránteisíkolatának változása ingerléskor: 1. — ingerlés előtt; 2. — 15 perc ingerlés után; 3. — az ingerlés befejezése után 20 perccel



1 *2*

26. ábra. Monojódecetsavval mérgezett és terhelt izom harántcsíkolata: 1. — a megterhelés pillanatában; 2. — 1 óra és 40 perccel a megterhelés kezdete után

tehát négy fázis különíthető el: a kettőstörés kifejezett csökkenése, gyenge fokozódása, újbóli gyengülése és végül az eredeti értékig való fokozódása. Mindenki elfogadja és ez összhangban áll elméletünkkel, hogy a kettőstörés oka a fibrillumokban levő micellumok megnyúlt alakja és párhuzamos elrendeződése. A kettőstörés csökkenését elsősorban az magyarázza tehát, hogy az inger hatása megzavarja a micellumok kontrakcióját és csökkenti az asszociatív erőket.[84] A micellumok azonban így közelebb kerülnek az egyensúlyi állapothoz, a nem deformált rácsszerkezethez, ez viszont növeli az úgynevezett saját kettőstörést (l. IV. fejezet). Ez adja a második szakaszt. Ezután azonban újra zavartalan lesz az asszimiláció, a regeneráció. A molekulák reakcióba lépnek, s a táplálékmolekulák lebontásakor felszabaduló energia terhére újra megnyúlnak, deformálódnak és a jelentéktelen saját kettőstörés eltűnik (harmadik fázis). Ezzel újra nő a dipolmomentum, ennek következtében nőnek az asszociációs erők, a micellumok párhuzamosan rendeződnek el és helyreáll az eredeti alaki kettőstörés[85] (negyedik fázis). Igy magyarázható meg Muralt azon megfigyelése is, hogy kimerüléskor ezen fázisok időbeli viszonyai megváltoznak, a harmadik fázis (tehát az inaequilibrium-állapot és a deformáció helyreállítása) viszonylag elhúzódik.

Mivel elfogadtuk, hogy a molekulák potenciáljának fokozódását nem biztosíthatja az, ha a zavar után újra fellép az anyagcsere, sőt e potenciálnak még tovább kellene csökkennie, tehát a molekulák megnyúlását nem magyarázhatjuk azzal, hogy ők maguk asszimilálnak tápanyag-molekulákat. A megnyúláshoz szükséges energiát a szövet más élő molekuláinak energiájából adhatja csak, melyek potenciálja ily módon szakadatlanul csökken, hacsak nem indul meg az alapvető folyamat. A potenciálnak ezt a szakadatlan csökkenését tükrözi a kimerülés. Az egymás utáni összehúzódások során egyre kevésbé lazul el az izom. Ha a kimerülést hosszabb pihenés követi, regeneráció jön létre. A szövet potenciáljának eddigi erős csökkenése következtében a pihenés alatt megindul az alapvető folyamat, a potenciál újból növekedik és a munkavégző struktúra molekulái újból eredeti hosszukra nyúlhatnak ki. Az előző fejezetben láttuk, hogy az alapvető folyamat a légzés fokozódásával jár. Ennek megfelelően azt látjuk, hogy az izom is csak oxigén jelenlétében regenerálódhat. Ez a magyarázata annak, hogy gyakorlás során miért hipertrofizál az izom. Tömege azért növekedik, mert a potenciál növekedése a tömeg növekedését eredményező asszimiláció lehetőségét adja.

[84] Ma már, az elektronmikroszkópos kutatási lehetőségek birtokában a kép részletei is világosak. Valóban párhuzamos elrendeződésű fehérjemolekulák alkotják a myofibrillum filamentumait. Egy myozin filamentum átlagos hossza 1,5 μ, egy aktin filamentumé 1 μ. Összehúzódáskor ezek egymás mellett eltolódnak. — *A Szerk.*

[85] Formdoppelbrechung a német szerzők szerint.

NEGYEDIK FEJEZET

AZ EVOLÚCIÓ

Az előző fejezetben arra a következtetésre jutottunk, hogy amennyiben a környezet bizonyos állapotjelzői meghatározott értéken túl változnak, akkor ennek a környezetnek a hatására az anyagcsere zavart szenved és ezáltal károsodik az élő anyag. Ekkor mondjuk, hogy túlléptük a fiziológiás alkalmazkodás határát. Az élő anyag ezen károsodása viszont, mint említettük, kiválthatja az alapvető folyamatot. Ebben az esetben tehát a külső környezet hatása váltja ki az alapvető folyamatot, s az így korábban indul meg, mint ahogy a fiziológiai alkalmazkodás határain belül megindult volna. A „korábban" kifejezés értelme nem időbeli, hanem arra utal, hogy az alapvető folyamat nem a szabadenergia csökkenésének azon a fokán lép fel, mint zavartalan anyagcsere esetén. Az alapvető folyamatot magát kizártuk a fiziológiás alkalmazkodás jelenségei közül, mert külső hatás ugyan kiválthatja és az alapvető folyamat biztosíthatja is az élő anyag fennmaradását e megváltozott feltételek között, bekövetkezése mégis azt mutatja, hogy túlléptünk a fiziológiás alkalmazkodás határain. Ebben az esetben annál is inkább jogosan jártunk el, mert míg az élő rendszer, a szervezet életciklusát az anyagcsere törvényei szabják meg, mint láttuk, az alapvető folyamat a szaporodásnak, új egyedek vagy új nemzedék képződésének az alapja. Ugyanez érvényes a regenerációra is, amikor a megváltozott környezethez nem az egyed már meglevő sejtjei vagy szövetei alkalmazkodnak, hanem embrionális sejtekből keletkező új sejtnemzedék (l. „A szaporodás" c. fejezetet). Ebben az esetben tehát már nem beszélhetünk többé egy bizonyos szervezet fiziológiás alkalmazkodásáról, hanem csak általában, az élő állomány alkalmazkodásáról. Ez is csak abban az esetben jogosult, ha az alapvető folyamat eredményeképpen tényleg olyan új szervezetek jönnek létre, melyek fiziológiás alkalmazkodóképességének határán belül van az alapvető folyamatot idő előtt kiváltó környezet. Az alapvető folyamat eredményeképpen ebben az esetben más tulajdonságokkal, más struktúrával bíró ivarsejteknek kell létrejönniök, hiszen az előző fejezet értelmében a fiziológiás alkalmazkodóképesség határa, amelynek kritériuma a Rubner-állandó változatlansága, kizárólag az ivarsejtek speciális örökletes struktúráitól és az azokat jellemző μ_0 és c értékektől függ. A speciális örökletes struktúrákat viszont, mint ismeretes, a kromoszómák finom szerkezete szabja meg, és valószínűleg lényegében ez szabja meg a c értékét is. A Rubner-állandó viszont lényegében valószínűleg a μ_0-tól függ. Ez annyit jelent, hogy ha két olyan szervezetet vizsgálunk, melyek ugyanahhoz a környezethez alkalmazkodtak, tehát az adott környezetben az anyagcsere törvényei örökletes struktúrájuk (amelyeknek nem kell azonosoknak lenniök) következtében zavartalanul érvényesülnek és egységnyi tömegük egész életük folyamán annyi energiát termel, amennyi megfelel a Rubner-állandó értékének, akkor

ezekben a szervezetekben a Rubner-állandót az μ_o és m_o értéke, tehát az ivarsejtek szabadenergiája szabja meg. Igen eltérő örökletes struktúrájú szervezeteknek eszerint azonos Rubner-állandójuk lehet és viszont igen eltérő Rubner-állandóval bíró szervezeteknek lehet azonos struktúrájuk, tehát lehetnek azonos környezethez alkalmazkodottak. Például szárazföldi és víziállatok petesejtjeinek szabadenergiája és így Rubner-állandója azonos lehet, bár kromoszómáik finom szerkezetében igen különböznek, és így az egyik állatot szervei és bélyegei a szárazföldi, míg a másikat a vízi életre teszik alkalmassá. Két egyformán kopoltyúkkal lélegző állat viszont rakhat igen eltérő szabadenergiájú petéket, tehát Rubner-állandójuk is igen különböző lesz.

Így, hát struktúrával bíró ivarsejtek képződése az előfeltétele annak, hogy az élő anyag a fiziológiás alkalmazkodóképesség határain túl is tudjon alkalmazkodni. Ismeretes azonban, hogy minden szervezet mindig olyan ivarsejteket képez, melyek finom szerkezete egyforma és így biztosítja a faj tulajdonságainak megtartását egyik nemzedékről a másikra. A kromoszómák finom szerkezetének, és így a faj tulajdonságainak e megőrzését, tehát az öröklődés jelenségeit és ennek Mendel által felfedezett törvényeit a sejtosztódásnak, a megtermékenyítésnek és az ivarsejtek érési osztódásának mechanizmusa biztosítja. Új struktúrával bíró ivarsejtek képződésének, az örökléstan nyelvén mutációknak, előfeltétele annak a mechanizmusnak a zavara, mely biztosítja a finom struktúra megőrzését ivarsejtek képződésekor. Abból, hogy a teljes értékű ivarsejtek képződése az alapvető folyamaton alapul (l. „A szaporodás" c. fejezetet), természetesen következik, hogy az élő anyag alkalmazkodása a fiziológiás alkalmazkodóképesség határain túl (azaz a mutáció), az *alapvető folyamat zavarán* alapul. E folyamat zavarára pedig mindenekelőtt abban az esetben számíthatunk, ha a folyamat nem a zavartalan anyagcserének megfelelő időben, hanem anyagcserezavar következtében „idő előtt" lép fel. Ez viszont akkor következik be, ha túllépünk a fiziológiás alkalmazkodás határán. Ha tehát ilyenformán szembeállítjuk a fiziológiai alkalmazkodást, mint az anyagcsere törvényeinek zavarát az élő anyag azon alkalmazkodásával, melyet új, örökletes struktúrák létrejötte jellemez, melyet tehát röviden „genetikai alkalmazkodásnak" nevezhetünk, a következő megállapításra jutunk: ha a külső környezet bizonyos állapotjelzőinek értéke túllépi a fiziológiás alkalmazkodóképesség határát, akkor az élő anyag károsodása és az alapvető folyamatnak ebből adódó zavara következtében genetikai alkalmazkodás lép fel. Vagy még rövidebben: ott lép működésbe a genetikai alkalmazkodás, ahol a fiziológiás alkalmazkodás már felmondja a szolgálatot. A „genetikai alkalmazkodás" kifejezést nem szabad félreérteni. Ez csak örökletes változások, azaz mutációk megjelenését jelenti, és semmit sem állapít meg e változások természetéről vagy irányáról. Miután az öröklődést biztosító kromoszomák finom szerkezetének megőrzését szolgáló folyamatok zavarával állunk szemben, nem olyan mutációk létrejöttére gondolunk, melyek eredményeképpen a szervezetnek az új környezethez való alkalmazkodását biztosító tulajdonságok jelennek meg. Csupán arról van szó, hogy mutációk egyáltalában létrejönnek, s ez lehetőséget ad adaptív mutánsok keletkezésére is.

Mielőtt azokkal a következményekkel foglalkoznánk, melyek a fiziológiás alkalmazkodás határának és az örökletes változások keletkezésének összefüggéséből az evolúció tana számára adódnak, meg kell vizsgálnunk, hogy a kísérletek mennyiben támasztják alá általános törvényeink alapján a fenti meggondolások szerint levont feltételezésünket. Ha az öröklődés anyagának mutációkhoz vezető strukturális változásai a teljes értékű ivarsejtek képződési folyamatának, azaz az alapvető folyamatnak zavarán alapulnak, azt várjuk természetesen, hogy: 1. a mutációk az alapvető folyamat idején, azaz érett ivarsejtek képződésének idején következzenek be, 2. hogy a mutációkat az élő anyag károsodása és az ivarsejtek potenciáljának ezzel kapcsolatos növekedése idézze elő, és 3. hogy az élő állománynak az alapvető folyamatot kiváltó károsodása valóban éppen az öröklődés anyagának, tehát a magok kromoszoma apparátusának és azok struktúrájának képződését zavarja meg.

Az első ponttal kapcsolatban megemlíthetjük, hogy Muller[86] a hőmérséklet és a mutációk gyakoriságának összefüggését vizsgálva megállapította, hogy a hőmérséklet mutációt fokozó hatás iránt a teljes értékű ivarsejtek éppen az érés, a képződés időszakában a legérzékenyebbek. Muller maga is taglalja annak lehetőségét, hogy a mutációt kiváltó hatás, tehát az adott esetben a hőmérséklet, nem a már meglevő, finom struktúrára hat, hanem az új génállomány képződését zavarja meg. A „mutáció" lényegében tehát abban áll, hogy a behatás idején képződő génállomány valami okból kifolyólag nem azonos a korábbival. Muller szerint a hőmérséklet azért növeli a mutációk gyakoriságát elektíven éppen az érési periódusban, mert meggyorsítja a sejtek növekedését és így új génállomány képződését, tehát éppen a károsodást előidéző magasabb hőmérséklet hatásának idején képződik több génállomány. Ezen elképzelés szerint, ha a magasabb hőmérséklet már érett ivarsejtekre hat, nem idézhet elő mutációkat.

A második pontra vonatkozó összes kísérleti megfigyelések azt mutatják, hogy a mutációkat az élő anyag károsodása, azaz a fiziológiás alkalmazkodás határait meghaladó hatások idézik elő. Ismeretes, hogy a mutációs folyamatot meggyorsító tényezők, pl. röntgen sugarak, magas hőmérséklet hatása csak károsító adagok alkalmazásakor észrevehető. Hanson és Heus[87] szerint a rádium sugarai hatásosabbak, ha a szervezetet narkotizáljuk, tehát károsítjuk.

Gjulbenkjan,[88] részben az én ösztönzésemre végzett kísérletei megmutatták, hogy a károsodásnak nem kell feltétlenül kiterjednie az ivarsejtek élő anyagára is (hiszen, mint azt „A szaporodás" c. fejezetben kimutattuk, a soksejtű szervezetekben az alapvető folyamat nem szorítkozik egyetlen sejtre). Gjulbenkjan *Drosophilia melanogaster* egész testét vagy csak az ivarsejteket tartalmazó hátsó, vagy csak az ivarsejteket nem tartalmazó elülső testfelét sugározta be azonos dózisu röntgensugárral. Az észlelt mutációk gyakoriságát két kontrollsorozattal hasonlította össze, melyek közül az egyik

[86] *Muller*, Genetics. 279. o., July, 1928.
[87] *F. B. Hanson and F. Heus*, American Naturalist. vol. 67, 1933.
[88] *Гюльбенкян*, Биол. журн. т. III. вып. 2, 1934.

azt a kérdést tisztázta, vajon itt a szekunder vagy szórt sugarak hatása játszik-e szerepet. Az eredmények a következők voltak:

A tagok jellege	Száma	Letális mutációk száma	Letális mutációk %
Egész test besugározva	642	28	4,36±0,8
Hátsó testfél besugározva	925	18	1,94±0,41
Elülső testfél besugározva	1140	16	1,39±0,35
Kontroll a kamrán belül	971	1	0,10±0,15
Szokásos kontroll	514	—	—

Szignifikáns különbség így mindenütt megfigyelhető, kivéve a két kontrollsorozatot. A különbség azok közt a legyek közt, amelyeknek egész testét, és azok közt, amelyeknek csak hátsó testfelét érte a besugárzás a középhibát 2,63-szorosan, azaz majdnem háromszorosan múlja felül.

Ezek a kísérletek világosan mutatják, hogy a mutációk gyakoriságát az is fokozza, ha a testet besugározzuk, de a sugarak nem érik közvetlenül az ivarsejteket. Másképpen nem magyarázhatjuk ezeket az eredményeket. Ha szigorúan ragaszkodnánk a számokhoz, még arra a következtetésre is juthatnánk, hogy a test károsodott részének nagysága a döntő és nem az, hogy vannak-e benne ivarsejtek, hiszen a második és harmadik sorozat (elülső és hátsó testfél besugárzása) közötti különbség nem reális, a középhibának csak a 0,36-szorosa.

Végül a harmadik pontot illetően, mely szerint az élő anyagnak az alapvető folyamatot előidéző károsodása éppen az öröklődési anyag, tehát a mag és a kromoszóma apparátus a képződési folyamatában idéz elő zavarokat, e tétel bizonyítására kis kitérőt kell tennünk. Ebben az esetben ugyanis a két folyamat összefüggése nem speciális, csak a mutációk megjelenésében szereplő kapcsolat, hanem általános összefüggés, melynek csupán egy speciális megnyilvánulása a mutációk jelentkezése.

A szaporodással foglalkozó fejezetben kifejtett elképzelésekből és kísérletekből kell kiindulnunk, ha bizonyítani akarjuk az élő anyag károsodásának és a magszerkezet zavarának általános összefüggését. Ott kimutattuk az anyagcsere és az alapvető folyamat fordított viszonyát és azt, hogy a szaporodás, azaz az alapvető folyamat, amelyre az felépül, éppen akkor következik be, amikor az anyagcsere, tehát az élettelen molekulák asszimilálása már nem lehetséges. Maga a szaporodás lényegi kapcsolatban van az öröklődés anyagának szétosztásával az újonnan keletkezett egyedekbe, tehát a magstruktúrák keletkezésével és változásával. Ezen meggondolásokból kiindulva kimutattuk, hogy az Oxytricha magkészüléke csak akkor épül át, ha a károsítás valóban kiváltja az alapvető folyamatot, tehát idős egyedekben, továbbá hogy az átépülés szabályszerűen be is következik, ha a károsítás kiváltja az alapvető folyamatot, s hogy a magapparátus mozgósítását, reakcióját normális osztódáskor szintén észleljük, amelyet ugyancsak az anyagcsere fokozatos gyengülése és az ennek következtében meginduló alapvető

folyamat idéz elő. A magkészülék hasonló mobilizációját észleljük a sejt mesterséges károsítása nyomán az ivarsejtekben mesterséges szűznemzés bizonyos eseteiben. Ilyenkor a sejt bármilyen, nem-specifikus károsításával kiválthatjuk a mag osztódását és a fejlődés megindulását. Ez a kapcsolat azonban nem csak az egysejtűekben és petesejtekben, hanem a soksejtű szervezetek erősen differenciált sejtjeiben is érvényesül. Így pl. az úgynevezett inaktivitási atrófiában a működés hiánya következtében a haránt-csíkolt izom rostjai elvékonyodnak és felszívódnak, miközben a magok száma jelentősen növekedik. Ugyanez észlelhető idegsejtekben az axon átvágása után, az így kiváltott degeneráció során. A szaporodással foglalkozó fejezetben bemutatott tények igazolják, hogy a soksejtűekben a magkészülék e mozgósítása nem szorítkozik magának a károsodott sejtnek a magjára. Legalábbis valószínű tehát, hogy a mag átépülésének és az új maganyag képződésének folyamata könnyebben szenved zavart, ha „idő előtt" következik be, tehát mielőtt fiziológiás körülmények között kiváltaná az anyagcsere lanyhulása. Ez két okból is valószínű: egyrészt a mag maga is folytat anyagcserét, és állapota a sejt vagy a szervezet életciklusának keretében maga is változik. Ezért, ha külső károsítás az alapvető folyamatot korábban váltja ki, akkor a mag mozgósítása is korábban következik be, tehát az öröklődés anyaga kikényszerítetten, elsietve épül át és osztódik el. Ezenkívül ebben az esetben az alapvető folyamatot kiváltó disszimilációs folyamatok is intenzívebbek. Az öröklődési anyag átépülésének és eloszlásának zavarát a legszembetűnőbben az mutatja, hogy míg az alapvető folyamat fiziológiás megindulása szaporodást és az öröklődési anyag egyenletes elosztását idézi elő, ezekben az esetekben az öröklődő állomány gyakran egyáltalában nem osztódik el egyenletesen és ennek következtében az osztódás is elmarad, mint például az Oxytrichán végzett kísérleteinkben. Ugyanez, tehát a maganyag normális osztódás nélküli átrepülése játszódik le az egysejtűekben kedvezőtlen feltételek között és encisztálódáskor vagy endomixis során. Jennings és munkatársai[89] valóban ki is mutatták új, öröklődő alakok megjelenését endomixis után. Nem bizonyítható ugyan, hogy itt egy bizonyos vagy néhány gén valódi mutációja következett-e be, mert nem végezhetők keresztezési kísérletek, lehet hogy ez esetben hasadásról és recesszív bélyegek megjelenéséről van szó. Ez azonban nem változtat azon a tényen, hogy az öröklődés anyaga másképp osztódott el vagy épült át, mint normális osztódáskor, tehát a folyamat valóban zavart volt. Egyáltalában nem szükséges, hogy az alapvető folyamatnak vagy a magkészülék vele kapcsolatos átépülésének minden zavara génmutációban jusson kifejezésre. Csak arról van szó, hogy a génmutáció is egyik speciális alakja e zavarnak. E zavar megnyilvánulhat az osztódás elmaradásában, poliploidiában, szabálytalan hasadásban vagy kromoszoma rendellenességekben és végül a legfinomabb struktúrák zavarában, azaz génmutációkban. Valószínű továbbá, hogy a zavarok egyes alakjai együttesen is jelentkezhetnek.

[89] *H. S. Jennings, D. Ruffel, R. S. Lynch and T. M. Sonneborn*, J. of exp. Zool. vol. 62, 363—408 o., 1932; *L. Coldwell*, Loc. cit., vol. 66, No. 3, 1933.

Navasin[90] nemrégen közölt adatai igen jól mutatják, hogy az öröklési állomány eloszlását és struktúráját azok a károsodások is megzavarhatják, melyek a disszimilációs folyamatok nem fiziológiás fokozódása vagy (a szó szoros értelmében vett) asszimiláció nélkül, nagyon erősen fokozott szétesés következtében állnak be. Navasin kimutatta, hogy „nyugvó és öregedő magokban olyan folyamatok játszódnak le, melyek röntgensugarak nagy dózisaihoz hasonlóan, jelentősen fokozzák a kromoszóma-mutációk gyakoriságát". Kétségtelennek látszik, hogy a disszimilációs folyamatok nem fiziológiás fokozódásáról, tehát sérülésről van szó. „Valójában — írja Navasin — a magok csak az ember kezében nyugodhatnak évekig anélkül, hogy kihajtanának. A természetben ez sokkal ritkább, és a növények túlnyomó többsége a mag sokkal rövidebb nyugalmi periódusához alkalmazkodott". Elképzeléseinkkel összhangban tehát a fiziológiás alkalmazkodás határainak túllépése következtében beálló károsodással állunk szemben. Felfogásunkkal egyezik Navasin azon következtetése is, hogy a mutációk oka általában az élő anyag károsodása az anyagcserefolyamatok zavara következtében. „Figyelmünket a sejten belül lezajló különböző folyamatok összességére kell fordítanunk — írja — ahelyett, hogy eredménytelenül keresnénk a természetben a mutációs folyamat „specifikus" külső ingereit. A mutációk mesterséges előidézésére használt ilyen külső hatások — sugarak, mérgek, narkotikumok stb. — lehet, hogy csak az életfolyamatok menetét változtatják meg és hasonló körülményeket teremtenek ahhoz, mint amilyenek a hosszú ideig anabiózisban levő élő sejtekben alakulnak ki." Navasin munkájából világosan kitűnik, hogy ezek a károsodások végül is a magkészülék struktúrájának zavarára vezetnek. Leírja a mag osztódásának és újra kialakulásának zavara következtében a mag szerkezetében fellépő különböző rendellenességeket, például nagyszámú, a citoplazmában fekvő magfragmentumot, teljes kromoszómák összetapadását stb.

A kísérletes örökléstan megfigyelései tehát elég világosan arra utalnak, hogy a mutációk megjelenése az alapvető folyamat zavarán alapul. E zavar pedig akkor következik be, ha a környezet bizonyos állapotjelzőinek értéke (vagy hatásuk tartama) túllépi a fiziológiás alkalmazkodás határát és így az élő anyag megsérül és megindul az alapvető folyamat az öröklődési anyag átépülésének zavara kíséretében. Látjuk továbbá — és ezt a körülményt különösen fontosnak tartjuk —, hogy ez az összefüggés, nemcsak a genetika közvetlen megfigyeléseit magyarázza, hanem önmaga még általánosabb biológiai törvényszerűségekben leli magyarázatát, s ily módon a mutációk törvényszerűségeit mint ezen általános biológiai törvények speciális eseteit írhatjuk le.

A fiziológiás alkalmazkodás határainak és az örökletes változékonyságnak összefüggéséből az evolúció (tehát az élő anyag alkalmazkodása és fejlődése az egyedi lét határain túl) számára adódó következtetéseket megvizsgálva, igen egyszerű elképzelést nyerünk a külső környezetnek, a fiziológiás alkalmazkodás határának és az azt kifejező Rubner-állandónak, valamint a mutációknak és magának az öröklődésnek a szerepéről a fajok keletkezésében.

[90] *M. S. Nawaschin*, Altern des Samen als Ursache der Chromosomenmutationen. Planta. Arch. f. wissenschaftliche Botanik, Bd. 20, H. 2, 1933.

Az elmondottak szerint a szervezeteknek a környezethez és annak változásaihoz való fiziológiás alkalmazkodása nem játszik szerepet az élő anyagnak az egyedi lét határait meghaladó alkalmazkodásában, azaz az evolúcióban és a fajok keletkezésében, s ez élesen ellentmond a lamarckizmusnak. Hiszen míg a szervezetek életük folyamán képesek alkalmazkodni környezetükhöz, tehát míg a külső feltételek ingadozása nem megy túl a fiziológiás alkalmazkodóképesség határain, addig az anyagcserefolyamatok zavartalanok, a Rubner-állandó nem változik és nem lépnek fel olyan károsodások, melyek megzavarhatnák az alapvető folyamatot és így mutációkra vezethetnének. Ha viszont a külső környezetben a fiziológiás alkalmazkodás határait meghaladó változások lépnek fel, a károsodások következtében mutációk jönnek létre. Olyan környezetben tehát, melyhez a szervezetek már nem alkalmazkodtak, gyakoribbak lesznek a mutációk, olyan ivarsejtek keletkeznek, melyek finom szerkezete és kiindulási potenciálja különböző. Következésképp nagyobb lesz annak a valószínűsége, hogy a megjelenő új változatok között lesznek olyanok is, melyek az új környezethez alkalmazkodtak. Bár a külső környezet nem hat közvetlenül az evolúcióra, közvetett hatása tehát mégis érvényesül, amikor a külső feltételek túllépik a fiziológiás alkalmazkodás határait. A hatás azért közvetett, mert nem arról van szó, hogy a környezetnek az öröklődési anyag struktúrájára gyakorolt közvetlen hatása váltja ki a mutációkat, hanem arról, hogy az élő anyag mozgástörvényei jutnak kifejezésre a megváltozott külső feltételek között. Ezt a gondolatot a következőképpen is megfogalmazhatjuk. *Az alkalmazkodott szervezetek fennmaradása a létért való küzdelemben a fajt megőrző konzervatív tényező. Az alulmaradás a létért folytatott küzdelemben viszont progresszív, fajképző tényező. Az evolúció nyersanyagát a létért folyó küzdelem legyőzöttei és nem győztesei adják.* Az összes fennmaradt szervezetek már keletkezésük idején adaptálódtak környezetükhöz, különben nem tudtak volna fennmaradni. Darwin zseniális elgondolásának éppen az a lényege, hogy ebből korántsem következik csupán alkalmazkodott szervezetek keletkezése. Minden esetben nemcsak alkalmazkodott szervezetek, hanem kevésbé (vagy egyáltalán nem) alkalmazkodott szervezetek is nagy számban jelentkeznek. A kiválogatódás biztosítja az alkalmazkodottak fennmaradását. A különböző változatok keletkezése és a kiválogatódás folyamata között azonban sem Darwin, sem a modern biológia nem lát semmiféle kapcsolatot. Az örökletes változások keletkezése véleményük szerint egy egyszer s mindenkorra adott, a kiválogatódás és a fennmaradás folyamatától független folyamat. Meggondolásaink alapján viszont arra a következtetésre jutunk, hogy itt az élő anyag általános mozgástörvényeiből adódó oki összefüggéssel állunk szemben. Új, örökletes változatok éppen azért és annyiban jelentkeznek, amennyiben és amiért nemcsak alkalmazkodott szervezetek keletkeznek.

Annak feltételezésében, hogy örökletes változatok keletkezése független a szervezetek fiziológiai sorsától, könnyű észrevenni a test és a csíraplazma elkülönülésének gondolatát, melyet Weismann vetett fel potenciális halhatatlanság elméletében. Ő azt tételezi fel, hogy a csíraplazmának saját törvényei vannak és nem öregszik, mi viszont azt, hogy a csíraplazma változásai függetlenek a test többi részétől. A folyamatok két csoportjának e függetlenségéhez a modern genetikusok annyira ragaszkodnak, hogy inkább

hajlandók feltételezni a külső környezet közvetlen hatását a csíraplazmára, mint magának a testnek a hatását. Véleményünk szerint ez ismét bizonyítja, hogy a mélyebb analízisből kisiklanak a jelenségek leglényegesebb biológiai összefüggései és törvényszerűségei, ha nem veszik számításba az élő anyag sajátos általános mozgástörvényeit, melyeket e műben fejtettünk ki.

A fiziológiás alkalmazkodás határai és a mutációk közötti összefüggés jelentőségét az evolúcióban és a fajképződésben csak úgy ítélhetjük meg, ha tekintettel vagyunk arra, hogy nincs feltétlenül szükség a környezet olyan nagyfokú változására, melyek letálisak egy faj összes egyedeire, sőt nagyobb rendszertani csoportot alkotó fajok többségére, vagyis amelyhez a fajok már nem képesek alkalmazkodni, hanem jelentéktelen vagy kis területre kiterjedő ingadozások is elegendőek lehetnek, melyek csak néhány egyed fiziológiai alkalmazkodásának határát haladják meg. Ennek eredményeképpen éppen a kérdéses egyedek adnak új változatokat. Valószínűleg az első eset fordul elő, amikor egy vagy néhány faj teljesen kihal és azok helyébe a különféle alakok változatainak egész sora lép, mint például az óriáshüllők kihalása a mezozoikum végén és az emlősök tömeges fellépése a kainozoikumban.

E meggondolásaink, valamint a mutációk keletkezésének röviden kifejtett elmélete kizárólag a fajképződés néhány törvényszerűségére, az új alakok keletkezésének feltételeire vonatkoznak, de nem adják az evolúció történeti törvényszerűségeinek elméletét abban az értelemben, ahogy azt az általános rész III. fejezetében meghatároztuk. Felmerül a kérdés, kidolgozható-e az evolúció speciálisabb elmélete vagy legalább annak néhány megközelítési lehetősége, ha általános mozgástörvényeinkből, valamint a külső munka fokozódásának általunk adott történeti elvéből indulunk ki?

A fajképződésnek most kifejtett elméletéből kiindulva az alapvető folyamat megzavarásakor fellépő új ivarsejtek tulajdonságaiban kell törvényszerűségeket keresnünk. Ilyen törvényszerűség vagy az öröklődés speciális struktúráinak, vagy az ivarsejtek általános jelentőségű paramétereinek (μ_0, m_0) szabályszerű változásában mutatkozhat meg.

Az ivarsejtek struktúrális változásainak törvényszerűségei azonban nem alapulhatnak az ivarsejtek képződési folyamatainak törvényszerűségein. A képződés folyamata csak a szervezet károsodása következtében fellépő változások lehetőségét foglalja magában. E változások történelmi szabályszerűségét csak akkor adhatjuk meg, ha a kiváltó károsító tényezők nem a rendszeren kívül vannak, és nem függetlenek a vizsgált rendszer mozgástörvényeitől. Ez a történeti törvényszerűség lényeges vonása, amint azt a III. fejezetben kifejtettük. A megváltozott szerkezetű ivarsejtek képződésére alkalmazva, ez a következőket jelenti: mivel a mutációk és a fajképződés fenti elmélete alapján az ivarsejtek struktúrájának változásait a külső környezet káros hatásai idézik elő, a struktúrák változásainak történeti törvényszerűségei csak egy olyan rendszer mozgástörvényein alapulhatnak, mely a szervezetre ható környezetet is magában foglalja. Ekkor az ilyen történeti törvényszerűség alapját képező környezeti változásoknak lényegükben kell függniök az élő anyag mozgástörvényeitől. A külső környezetnek a szervezetekre ható változásait azonban két csoportra oszthatjuk: az élettelen

és az élő környezet változásaira. Az első csoport, az élettelen környezet változásai — például a hőmérséklet, a levegő összetétele, a napfény változásai, a földkéreg geológiai változásai a Föld fejlődése során stb. — nem függnek lényegükben az élő anyag mozgástörvényeitől. Ha fel is tételeznénk, hogy az evolúció, általunk levezetett történeti törvényszerűségében ezek a változások is szerepet játszanak, bár ebben a vonatkozásban csak véletlen jelleggel, akkor a Földet egészében saját mozgástörvényekkel bíró rendszernek kellene tekintenünk. Így pedig vagy meg kellene tagadnunk az élő anyag evolúciójának a fenti értelemben vett történeti törvényszerűségét, vagy a Föld általános mozgástörvényeiből kellene azt levezetnünk. Az a megállapításunk, hogy az élettelen természet változásai függetlenek az élő anyag mozgásának törvényeitől tehát annyit jelent, hogy az élő anyag a Földön annak geológiai és meteorológiai története során nem változott lényegesen és — ami számunkra fontosabb — hogy a Föld geológiai története nem hatott lényegesen a biológiai történet fent említett történeti törvényszerűségeire. A földtörténet iránya nem változott volna akkor sem, ha a Földön nem jött volna véletlenül létre élő anyag, másrészt viszont az élőlények történetének törvényszerűségei, az evolúció általunk említett általános iránya ugyanaz maradt volna, ha véletlenül más is lett volna a Föld geológiai története. Megállapításunk természetesen nem azt jelenti, hogy az élettelen természet változásai nem hatottak az evolúció menetére és útjára, tehát arra az útra, amelyen a fejlődés ezen tendenciája megvalósult, sem azt, hogy az élettelen természet hatására nem jöttek létre más történeti törvényszerűségek.

A külső környezetnek a második csoportba tartozó változásai, tehát az élő környezet változásai már lényegükben függnek az élő anyag mozgástörvényeitől. Az élő környezet káros változásai közül elsősorban természetesen a populációnak a szervezetek szaporodásával kapcsolatos sűrűségét kell említenünk. Az élő anyag mozgástörvényei tehát felölelnek olyan feltételeket is, melyek elkerülhetetlenül károsodáshoz, s így új alakok képződéséhez vezetnek. A korábbiak értelmében tehát az evolúcióban megmutatkozó történeti szabályszerűség szempontjából (ha ez létezik) csak azoknak a károsodásoknak van jelentőségük, melyeket az élő környezet idéz elő, és csak azok az új alakok jelentősek, melyek biztosítják a fennmaradást, azaz győzelmet a megváltozott élő környezet feltételei közt a létért folytatott harcban. Az evolúcióban megmutatkozó törvényszerű folyamat szempontjából nem jelentősek azok az új alakok, melyek az élettelen környezet változása esetén biztosítják a fennmaradást. Az elmondottakból még az is kitűnik, hogy az evolúció történeti törvényszerűsége nem egyes szervezeteknek, fajoknak vagy kölcsönös kapcsolatuknak, hanem a Földön élő összes élő anyagnak a törvényszerűsége.

Az élő és élettelen környezet hatásainak megkülönböztetése az új alakok keletkezésében mutatott jelentőségük alapján megfelel annak a megkülönböztetésnek, amelyre a külső és belső munka ellentmondásával foglalkozó fejezetben jutottunk. Azt mondottuk ott, hogy felléphetnek olyan új struktúrák, melyek vagy új energiaforrások hasznosítását teszik lehetővé vagy ugyanazon energiaforrások felhasználásával több munkát végeznek, továbbá hogy azonos struktúrájú és azonos energiaforrásokat felhasználó szervezе-

tek közül szaporodásuk és elterjedésük eredményeképpen azok az alakok lesznek előnyben, melyek több külső munkát képesek végezni. Az új alakok tehát vagy azért maradnak fenn, mert új energiaforrásokat képesek felhasználni, vagy mert azonos energiaforrások hasznosítása esetén nagyobb külső munkát végeznek. Az élettelen környezet változásai esetén azonban a szervezetek alkalmazkodása a környezet káros hatásaihoz mindkét irányban végbemehet az új alakok keletkezése során. A hőmérséklet változása esetén, például lehüléskor, megjelenhetnek új struktúrák, melyek vagy csökkentik a hőleadást (szőrzet stb.) vagy intenzívebb külső munka végzését teszik lehetővé. Az új alakok ily módon alkalmazkodnak a *környezet ezen változásához*. Ha az élő természet túlnépesedés következtében változik, az így előidézett károsodások hatására létrejött új alakok a károsodáshoz csak úgy alkalmazkodhatnak, ha külső munkájuk intenzitása fokozódik. Természetesen intenzívebb külső munka nélkül is fennmaradhatnak, ha az élettelen környezethez jobban adaptálódtak, például az élettelen környezet más energiaforrásait hasznosítják stb. Így azonban nem az élő környezet azon változásaihoz alkalmazkodtak, mely a károsodást kiváltotta. E felosztás erőszakoltnak tűnhetne, ha nem történeti törvényszerűséggel volna dolgunk. E felosztás azt indokolja, hogy törvényszerűséget csak azon alakváltozásoknak tulajdoníthatunk, melyek feltételei magának az élő anyagnak a mozgástörvényeiben rejlenek. Ebben a vonatkozásban tehát azok az adaptációk, melyek új energiaforrások hasznosításán stb. alapulnak, jellegüket tekintve és az evolúció törvényszerűségei szempontjából mindig véletlenszerűek lesznek, így például az élettelen természet állapota és annak változásai által előidézett változások. Az élő természethez és annak változásaihoz való közvetlen alkalmazkodást jelentő adaptációk viszont, jellegüket tekintve, történetileg szükségszerűek és a külső munka fokozódásával járnak.

Egyébként ez a felosztás megfelel Szevercov felosztásának is, aki az evolúció morfológiai törvényszerűségeivel foglalkozó könyvében, az aromorfózisokról és idioadaptációkról szólva történetileg törvényszerűnek az aromorfózisokat tartja, tehát azt az irányzatot, mely minden életműködés intenzitásának állandó fokozódását eredményezi. Szevercov a következőképpen írja le a morfológiai változások e két formájának kapcsolatát és az evolúció irányának törvényszerűségét: „Az aromorfózis időszakára olyan morfológiai-fiziológiai változások kialakulása jellemző, melyek növelik az aktív funkciók intenzitását, valamint olyan idioadaptáció megjelenése, mely ezt a fokozódást nem gátolja. Az idioadaptáció időszakára viszont jellemző, hogy csupán az állatok szerveződését megváltoztató, de a vitális energia intenzitását nem fokozó idioadaptációk jelentkeznek: az utódok vitális energiája és struktúrájuk bonyolultsága ugyanazon a szinten marad, mint az elődökben".[91]

Visszatérve saját — mutációra és az élő anyagra vonatkozó — általános elméletünkhöz, kiderül tehát, hogy a történetileg törvényszerű változást az evolúcióban μ_0, tehát a petesejt potenciál-növekedése, de nem a kromoszomák finom szerkezetének változása jelenti. Az utóbbitól csak az idioadaptációk-

[91] *A. N. Sewertzoff*, Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. 156. o., Jena 1931.

hoz vezető speciális, örökletes struktúrák függenek, míg a μ_0-tól a Rubner-állandó, tehát az az energia, melyet az élő anyag egységnyi tömege a szervezet egész élete alatt átalakíthat. Mivel a külső munka szolgálatában szintén az élő anyag olyan inaequilibrium struktúrái állnak, melyeket az anyagcsere tart fenn és minden munkavégzés után regenerációra szorulnak, a külső munka növekedése nyilvánvalóan megkívánja az anyagcsere, tehát a Rubner-állandó fokozódását is. Ez az összefüggés csak akkor lesz hatástalan, ha a külső munka szolgálatában nem élő struktúrák állnak, melyek fenntartására a szervezetnek nem kell belső munkát végeznie, amikor tehát a szervezet bármilyen egyszerű gépet, például emelőkart alkalmaz. Ezzel azonban megindul az emberréválás és — háttérbe szorítva a biológiai törvényeket — a társadalom mozgástörvényei kezdenek hatni.

Ezek szerint tehát a Rubner-állandó az evolúció folyamán növekedik és növekedésének oka nem tisztán külső kauzális összefüggés, hanem egy olyan történeti törvényszerűség, melyet a Föld összes élő anyagának mozgástörvényei írnak elő.

A Rubner-állandó növekedését mutatja a következő táblázat:

Faj	t — élettartam napokban	g — súly kg-ban	i — napi oxigénfogyasztás cal-ban	$k = \frac{i \cdot t}{g}$	
Coelenterata					
Carmanina hastata	80	0,014	0,007	4×10	$5{,}8 \times 10$
Rhizostoma pulmo	80	0,077	0,083	$7{,}7 \times 10$	
Echinodermata					
Cucumaria	5 x 365	0,01	0,022	4×10^3	4×10^3
Vermes					
Hirudo	20 x 365	0,010	0,008	$5{,}8 \times 10^3$	$1{,}5 \times 10^4$
Lumbricus	10 x 365	0,003	0,023	$2{,}7 \times 10^4$	
Mollusca					
Limnaeus	4 x 365	0,0023	0,022	$1{,}4 \times 10^4$	1×10^4
Ostrea virginica	10 x 365	0,05	0,086	$6{,}3 \times 10^3$	
Arthropoda					
Astacus	25 x 365	0,031	0,137	4×10^4	$5{,}9 \times 10^4$
Palinurus	25 x 365	0,25	1,27	$4{,}6 \times 10^4$	
Homarus	25 x 365	0,31	2,47	$7{,}2 \times 10^4$	
Vertebrata					
Ló	40 x 365	450	13 260	$4{,}3 \times 10^5$	
Birka	12 x 365	70	2 856	$1{,}8 \times 10^5$	$3{,}2 \times 10^5$
Kutya	11 x 365	15	1 462	$3{,}9 \times 10^5$	
Macska	9,5 x 365	2,5	204	$2{,}8 \times 10^5$	
Ember	70 x 365	70	2 550	$9{,}3 \times 10^5$	$9{,}3 \times 10^5$

E táblázat természetesen még sok helyen hiányos és nagyon pontatlan is, úgy véljük azonban, hogy a valódi tendenciát mégis helyesen tükrözi. Igen fontos lenne rendszeresen vizsgálni ezt az értéket és változásait különböző csoportok különböző fajaiban.

Hangsúlyoznunk kell, hogy a Rubner-állandó növekedése semmiképpen sem jelenti a fiziológiai alkalmazkodás határainak kitágítását. Lehet valamely szervezet Rubner-állandója igen kicsiny, mégis a környezet valamely tényezőjének igen nagyfokú változása esetén is a Rubner-állandó értékének megfelelő hőmennyiséget termelhet az élő anyag egy g-ja, és viszont: nagy Rubner-állandójú szervezet által valóban termelt hőmennyiség már a környezetben bekövetkező jelentéktelen változások hatására is az adott állandó értéke alá csökkenhet. Más szóval az evolúció nyersanyagát a szűk adaptációs határral és nem az alacsony Rubner-állandóval rendelkező szervezetek adják. A létért való küzdelem eredménye olyan szervezetek fennmaradása, melyek alkalmazkodásának határai, illetve Rubner-konstansa nagyobb. Mivel a szélesebb alkalmazkodási határú alakok kevesebb anyagot, vagyis kevesebb változatot adnak, elmaradnak az evolúcióban és a nagyobb Rubner-állandójú szervezetek fejlődnek tovább. Így nem az alkalmazkodóképesség fokozódása, hanem a Rubner-állandó növekedése lesz történetileg törvényszerű, míg a külső környezet állapotában bekövetkező ingadozásokhoz való alkalmazkodás változásai viszont nem mutatnak szabályszerűséget.

Összegezve tehát arra a következtetésre jutunk, hogy az evolúció törvénye a külső munka és ily módon a Rubner-állandó növekedése. Az élő anyag és az anyagcsere elméletéből viszont azt a következtetést vontuk le, hogy a Rubner-állandó növekedésének oka az élő állomány potenciáljának növekedése. S mivel az élő anyag finom struktúráját az jellemzi, hogy deformált, aktív, inaequilibrium-állapotban levő részecskékből áll és olyan mozgástörvényeknek engedelmeskedik, melyek biztosítják ezt az állapotot, e struktúra szempontjából tehát általános formában kimondhatjuk, hogy az evolúció lényege az élő anyag alapvető tulajdonságainak fokozódása és erősödése.

FÜGGELÉK

A TERMÉSZETTUDOMÁNYOS BIOLÓGIA ALAPELVEI ÉS EZEK ALKALMAZÁSA A FIZIOLÓGIÁBAN ÉS A PATOLÓGIÁBAN

I. ÁLTALÁNOS RÉSZ

I. BEVEZETŐ MEGJEGYZÉSEK A TERMÉSZETI JELENSÉGEK TERMÉSZETTUDOMÁNYOS SZEMLÉLETÉHEZ[1]

Szabálynak tekinthetjük, hogy minél fiatalabb egy természettudomány, annál több filozófiai és ismeretelméleti elemet tartalmaz, és fordítva: minél idősebb, annál kevesebb filozófiai elem lesz benne. Ezen az alapon megítélve el kell ismernünk, hogy a biológiának volt a leghosszabb serdülőkora és még mindig igen fiatal tudomány. A biológia valamennyi alapvető fogalma — élet, élőlény vagy szervezet, ingerlékenység és inger stb., stb. — és épp így a patológia alapfogalmai — betegség, gyulladás, daganat stb. — még mindig kiterjedt ismeretelméleti viták tárgya. A fizika és kémia szintén át kellett, hogy jusson hasonló serdülőkoron, amikor például sokat vitatkoztak olyan kérdésekről, hogy mi az erő és mi az anyag. A természettudományok történetének behatóbb vizsgálata megmutatja azonban, hogy bármily sokat vitatkoztak is bizonyos ilyen jellegű kérdésekről, ezek a viták nem vitték előbbre a kérdéses természettudományt. Ennek a magyarázata abban rejlik, hogy minden természettudománynak ki kell alakítania speciális fogalmait és a természettudományos fogalomalkotás módja eltér a filozófiai és ismeretelméleti fogalomalkotástól, de közös az összes természettudományokban. Ez a közös szemléleti mód azonban a különböző vizsgált természeti jelenségektől függően különböző fogalmakhoz vezet.

Nem célunk a természettudományos fogalomalkotás és magyarázatmód részletes elemzése, mégis szükséges felvázolnunk főbb vonásait, hogy a következő fejezeteket érthetőbbé tegyük.

A természet jelenségei az elfogulatlan szemlélő számára érthetetlen, törvény nélküli összevisszaságnak tűnnek. A természettudomány megpróbálja ezek tisztázását oly módon, hogy a különböző jelenségek között állandó összefüggéseket keres. Az ilyen összefüggések abban nyilvánulnak meg, hogy egy bizonyos jelenség mindig egy másikkal egyidejűleg lép fel vagy azt követi. Ilyen összefüggés például, ha mondjuk — megpendítünk egy kifeszített húrt, s zenei hangot hallunk, vagy a villámlást, melyet mindig mennydörgés követ. Az ilyen összefüggések szolgálják a tájékozódást a jelenségek nagy zűrzavarában. Ha azt láttuk, hogy egy jelenség a másikkal oly módon függ össze, hogy egyik a másikat előidézi, akkor ha ez az összefüggés ismét fellép, már „megértjük" a jelenséget, amennyiben megtaláljuk az egyikkel kapcsolatos és tőle függő másik jelenséget. Előfordulhat, hogy egy jelenséget észlelünk, anélkül, hogy megtalálnánk a vélt előidéző jelenséget és akkor azt mondjuk, hogy ez a jelenség nem érthető, nincs „magyaráza-

[1] Bauer Ervin e korai munkáját főműve függelékeként azért adjuk közre, mert célkitűzéseinek nagyobb távlatát nyújtja, mint amelyek megvalósulásáig Bauer eljuthatott. E mű tehát főképp programatikus jellegében tekinthető figyelemre méltónak az „Elméleti biológia" ismeretében s azzal egybevetve. — *A Szerk.*

ta". Ha azonban az előidéző jelenség egy részjelenségét itt is mint meghatározó jelenséget ismerjük fel és ez a jelenség önmagában is állandóan összefügg az előidézett jelenséggel, akkor egy másik összefüggéshez jutottunk el, amely most már a jelenségek nagy csoportját hozza összefüggésbe, a természet jelenségeinek egy nagyobb csoportját magyarázza meg. A természettudomány tehát összefüggéseket keres a jelenségekben, és ha egy jelenségben sikerült felismerni egy ilyen állandónak elfogadható összefüggést, akkor ezzel a jelenség teljes magyarázatot nyer. *Minden olyan kérdés, amely ezen túlmegy, nem természettudományos kérdés és soha nem viheti előbbre a természettudományokat.* Másképpen megfogalmazva azt mondhatjuk, hogy *a természettudományok csak a természet jelenségeinek szükséges és elegendő feltételeit keresik, amelyeknek maguknak is természeti jelenségeknek kell lenniök.*

Nyomatékosan hangsúlyoznunk kell, hogy—mint említettük—a természet jelenségei szabálytalan összevisszaságot alkotnak. A törvényeket, összefüggéseket mi alkotjuk meg az előbb ismertetett módon.[2] És ez tulajdonképpen önkényesen történik, hiszen nincsenek meg előre azok a törvények, amelyeket, meg kellene keresni. Az összevisszaságon belül tehát tetszőleges jelenségeket hozhatunk összefüggésbe, hiszen maga a tapasztalat is, melyre oly szívesen hivatkozunk, ha a természettudományos tények megdönthetetlen egzaktságát akarjuk bizonyítani, csaknem korlátlan teret nyújt a választás számára. *A természet jelenségei nem változnak, csupán a természeti törvények változnak!* Hogyan lehetséges ez és mi befolyásolja mégis a természettudományt az összefüggések keresésében, mi korlátozza önkényüket? A természettudománynak egyetlen mércéje lehet: a *termékenység.* Vannak összefüggések, amelyek csak nagyon kevés tényt magyaráznak meg számunkra, mások viszont igen sokat könnyen érthetővé tesznek. Egy összefüggés annál termékenyebb, minél több tényt és minél egyszerűbben képes megmagyarázni. Egy összefüggés termékenysége természettudományos értékének ez az egyetlen kritériuma.

Ezzel elérkeztünk voltaképpeni problémánkhoz: a fogalomalkotás kérdéséhez. A természettudományban kétféle fogalmat ismerünk. Az első csoport nem jelent gondot, ezt egyszerűen *tárgyfogalomnak* nevezhetjük. Ide azok a fogalmak tartoznak, amelyek különböző, a fogalomban meghatározott közös tulajdonságokkal rendelkező tárgyakra vonatkoznak. Ilyenek például a kémiában az elem és a vegyület, a fizikában a folyadék, a biológiában a sejt fogalma. Jellemzőjük, hogy állandó, változatlan tulajdonságokkal rendelkező objektumokat foglalnak egybe. A másik csoportot, mely minket különösen érdekel, mert a legtöbb zavart okozza, a legjobban talán *funkciófogalomnak* nevezhetnénk. Ilyenek a fizikában az erő, az energia, a kémiában a vegyérték, a biológiában az élet fogalma. Ezek a fogalmak nem foglalnak egybe változatlan tárgyakat; tulajdonképpen nem egyebek, mint nevek, melyekkel a természeti jelenségek állandó összefüggéseit, viszonyait, funkcióit jelöljük. És ezt nagyon szem előtt kell tartanunk, hogy óvakodjunk az ilyen kérdésektől: mi az erő? mi a vegyérték? mi az élet? Hiszen ezek

[2] Az Olvasót felesleges figyelmeztetni, hogy a szerző fiatalkori művének egyes, filozófiailag nem kellőképpen világos fogalmazásai miatt a főmű filozófiailag is érett és mély fejtegetéseihez kell visszatérnie. Itt pl. utalunk az „Elméleti biológia" bevezetésére. — *A Szerk.*

a fogalmak nem összefüggések, csupán nevek, amelyekkel meghatározott, azonban legtöbbször nagyrészt önkényesen konstruált viszonyokat, összefüggéseket, funkciókat jelölünk.

Válaszunk csak a következő lehet. Az erő egy, a fizikában eredményesen alkalmazott függvény: — $m \cdot a$ (tömeg szorozva gyorsulással) — elnevezése. A vegyérték egy, a kémiában alkalmazott viszonyszám neve, és az élet bizonyos testek környezetükhöz való gyanított, de nem ismert viszonyának megjelölésére alkalmazott elnevezés.

Ezek tehát nem a szó szoros értelmében vett fogalmak, nem foglalják magukba bizonyos egyedek sokaságát; csupán a velük megjelölt, meghatározott viszonyok foglalják magukba egyes eseteknek, mint individuumoknak a sorát. Ezeknek a funkciófogalmaknak tehát csupán az a jelentőségük, hogy gazdaságosabb megjelölést, kényelmesebb kifejezést tesznek lehetővé. Ha egy jelenség magyarázatában az eleven erő hatásáról beszélünk, az csupán annyit jelent, hogy ebben az esetben ugyanaz az $\frac{1}{2} mv^2$ összefüggés és ugyanazon feltételek érvényesülnek, mint más esetekben. És ezzel a jelenséget meg is magyaráztuk. Ebből következik, hogy az ilyen fogalmak fogalmi tartalmának tárgyalása teljesen elhibázott. Mert vagy jelöl a név egy felismert összefüggést vagy nem. Ha nem jelöl konkrét összefüggést, akkor a névhez nem kereshetünk egy összefüggést. Éppen itt mutatkozik meg az ismeretelmélet és a filozófia fogalomalkotásának eltérő jellege. A természettudományban csak a tárgyfogalmak és az összefüggések elnevezései léteznek. A filozófiában minden pontosan meghatározott fogalomnak van értelme, hiszen létjogosultságát éppen a definíció adja. A természettudományban fordítva kell eljárni: ha találtunk egy bizonyos összefüggést és meg akarjuk vele magyarázni a kérdéses összefüggés speciális eseteit, akkor az összefüggésnek az egyszerűség kedvéért nevet adunk, majd ezt a nevet használjuk a magyarázatban.

Láttuk azonban, hogy a fiatal természettudományokban fordított folyamat játszódik le — nevek vannak, de nincsenek összefüggések, amiket jelölni lehetne velük. Amíg egy tudomány fiatal, kevés összefüggést ismer, azonban a feltételezett és ösztönösen keresett összefüggéseknek már van nevük. Amikor aztán megtalálják az összefüggéseket, akkor gyorsan felhasználják ezeket a már használatban levő neveket ezen összefüggés megjelölésére, bár azoknak egymáshoz igen kevés vagy éppen semmi közük nincs. Az erő szó alatt a régiek nyilvánvalóan egészen mást értettek, mint az $m \cdot a$ összefüggést.

Természetes, hogy egy fiatal természettudomány, mely egyáltalában semmi vagy csak kevés és speciális összefüggést ismer, azonban területe nagy és sok ténnyel rendelkezik, a szóhasználatban már meglevő, de nem összefüggéseket jelölő nevekkel dolgozik, mindaddig, míg azokat vagy teljesen ki nem küszöböli, vagy értelmet tud nekik adni, tehát egy bizonyos összefüggést jelöl meg velük. Ebben a stádiumban nevezhetjük a kérdéses tudományt *tiszta természettudománynak*. A biológia még nem érte el ezt a fokot, még nem tiszta természettudomány. Minden természettudomány törekvése tehát meghatározott összefüggések megtalálása: ezen összefüggé-

seknek azután tisztán a gazdaságosság szempontjából neveket ad. Láttuk azonban, hogy ezen összefüggések nagy része önkényesen feltételezett és természetesen csupán meghatározott alakjuk függ a tapasztalattól. Az egyes természettudományok egymástól csupán azzal határolhatók el, hogy milyen jelenség-csoportok között keresik az összefüggéseket. Miután az egyes természettudományokban az összefüggések tárgya más és más, az összefüggések alakja is más lesz, más lesz tehát az összefüggés is. Ha a fentiek értelmében ezeket az összefüggéseket meg akarjuk nevezni, akkor más és más elnevezéseket kell választani. Ha a biológia el akarja érni célját, hogy tiszta természettudománnyá váljék, akkor fel kell kutatnia új, saját összefüggéseit, ki kell alakítania új, sajátos funkciófogalmait, épp úgy, mint ahogy új tárgyfogalmait megfogalmazza.

A teljesség kedvéért néhány szót szólunk az elméletről is. Az összefüggések felkeresésében — mint láttuk — a tapasztalat csupán annyiban korlátoz bennünket, hogy biztosítja számunkra az összefüggések anyagát, tehát a jelenségeket. Az összefüggés értékének kritériuma annak termékenysége. Gyakran azonban sokkal termékenyebb összefüggéseket alkothatunk oly jelenségek között, amelyek maguk nem tapasztalatiak, melyek feltételezésével és kapcsolatba hozásával azonban a tapasztalat jelenségeit termékenyebben tudjuk megmagyarázni, azaz a tapasztalat sokkal több jelenségét tudjuk meghatározott és állandó összefüggésekbe hozni. Az ilyen, nem a tapasztalati objektumokból származtatott összefüggést elméletnek, a tapasztalati objektumokból nyert összefüggést viszont törvénynek, tételnek, alaptételnek vagy alapelvnek nevezzük. A különbség csupán ennyi. Magának az összefüggésnek a megalkotása azonban az elméletben és törvényben egyformán önkényes.

II. VITALIZMUS ÉS MECHANIZMUS[3]

A biológiában hagyományos módon közismerten két irányzat áll egymással szemben. Az egyik, a „mechanisztikusnak" nevezett irányzat: röviden abban foglalhatjuk össze, hogy szerinte az életjelenségek nem egyebek, mint bonyolult fizikai—kémiai jelenségek, az élőlények pedig összetett fizikai—kémiai berendezések. A biológia feladata tehát az élőlények kémiai összetételének tisztázása, valamint hatásaik fizikai—kémiai feltételeinek vizsgálata és így a biológia az összes életjelenséget meg tudja magyarázni. Tehát minden élőlény „gép", amely a már ismert fizikai és kémiai törvények szerint épül fel, a biológus feladata pedig az, hogy felfedezze azon fizikai és kémiai hajtóerőket és együttműködésüket e gépen belül, amelyekre e gép minden teljesítménye, tehát az életműködések visszavezethetők, következésképpen meg is magyarázhatók. A második felfogás, mely a „vitalizmus" nevet kapta, azt állítja, hogy az életjelenségekben egy sajátos erő, az „életerő" nyilvánul meg, melynek semmi köze sincs az ismert fizikai és kémiai erőkhöz és működésének feltételei csupán az élőlényekben vannak meg. A vitalisták fő érve az a tény, hogy az életjelenségeket mindmáig nem sikerült mecha-

[3] Vö. Elméleti biológia. Első rész. Bevezetés. — *A Szerk.*

nisztikusan, maradék nélkül megmagyarázni, és ezért ezek a természeti jelenségek kifejezetten körülhatárolt csoportját jelölik. A „mechanisták" viszont ezzel szemben azzal érvelnek, hogy a gép felépítésének és jelenségeinek bonyolultsága mellett nem is várható ennek a feladatnak gyors megoldása, viszont minden vizsgálat azt mutatta, hogy a fizikai törvények itt is érvényesek. Ezek az elfogult vélemények így is kifejezhetők: a „mechanisták" szerint az élőlényekben semmi újat nem találunk, csak a gépi berendezések speciális eseteit, a „vitalisták" szerint viszont sajátosat, valami újat fogunk találni, egy olyan részt, amely nem magyarázható mechanisztikusan, nem vezethető vissza a fizika és kémia törvényeire.

Az eredmény csak annyi, hogy igen sok, szorgosan összegyűjtött tényt kaptunk a mechanistáktól annak alátámasztására, hogy csakugyan nem található semmi „biológiai", és a vitalistáktól tényeket annak kimutatására, hogy azok természettudományosan nem magyarázhatók.

Az ily módon összegyűjtött tények igen hasznosak lehetnek, mint egy későbbi természettudományos feldolgozás nyersanyaga, feljegyzett természeti jelenségek, de ilyen anyaggyűjtés természetesen nem vezethet meghatározott összefüggésekhez, törvényekhez, tehát a természet jelenségeinek természettudományos magyarázatához. A mechanista és vitalista felfogás nem is magyarázhat meg semmit, hiszen ezek csupán elfogult vélemények vagy felfogások, de nem elméletek, hiszen elmélet alatt, mint az első fejezetből tudjuk, meg nem figyelt elemek között megalkotott *meghatározott* összefüggést értünk.

Ha elfogadjuk azt, hogy a vitalisták felfogása helyes, akkor az teljesen terméketlen volna, ha nem tenne többet, minthogy feltételezne egyetlen életerőt és minden megmagyarázhatatlant erre vezetne vissza. Az életerő különböző tulajdonságait, hatásának feltételeit tapasztalatilag kellene felfedezni vagy posztulálni; a tapasztalatból általánosított, vagy tisztán fogalmilag létrehozott speciális biológiai elveket és fogalmakat kellene alkotni, hogy ezután a tényeket ezekre visszavezethessük, tehát megmagyarázhassuk, éppúgy mint ahogy a kémia a vegyérték, az izoméria stb. fogalmait létrehozta.

Ha viszont a mechanisztikus felfogás volna helyes, ez sem változtatna semmit azon a tényen, hogy a biológiában, tehát az élőlények esetében a természeti jelenségek egy sajátos csoportjával, az összefüggéstelen, tisztázásra szoruló tények egész tömegével állunk szemben. Ha tehát ezeket a tényeket le akarjuk írni és meg akarjuk magyarázni, akkor — amint azt minden tiszta természettudomány teszi — fel kell kutatnunk a természeti jelenségek ezen csoportjára jellemző általános jelenségeket, ezen jelenségek meghatározott összefüggéseit, valamint ezek szükséges és kielégítő feltételeit. Ily módon is speciális biológiai fogalmakhoz, elvekhez vagy eredményekhez kell jutnunk. Más kérdés viszont, hogy ezek a biológiai fogalmak és elvek visszavezethetők-e a mechanikus fogalmakra és elvekre vagy sem; ez az amit hallgatólag feltételezhetünk vagy kétségbe vonhatunk.

A jobb magyarázat kedvéért forduljunk ismét a kémia példájához. A kémia a legjobb úton halad, hogy az összes kémiai jelenségeket tisztán fizikai jelenségekre vezesse vissza. Az affinitás, a vegyérték, a molekula és az ion stb. fogalmait, tehát a velük jelölt jelenségcsoportok viszonyait sike-

rül fokozatosan tisztán fizikai viszonyokra visszavezetni. Teljesen helytelen volna azonban feladni a bevált kémiai fogalmakat és elveket, amelyek oly jól beváltak a természeti jelenségek bizonyos csoportjának magyarázatára, azzal az indokolással, hogy az összes kémiai jelenségeket úgyis meg tudjuk magyarázni fizikailag. Hogy ez ilyen messzemenően egyáltalában lehetséges, éppen a speciális kémiai fogalmaknak és elveknek köszönhető. Ugyanez a helyzet a biológiában is; *először termékeny, tisztán biológiai fogalmakat és elveket kell alkotnunk, hogy egyáltalában eljuthassunk az életjelenségek mechanisztikus magyarázatához.*

Tisztán természettudományos álláspontból tehát teljesen irrelevans a vitalizmus és mechanizmus felfogása a biológia szempontjából, ha az tiszta természettudomány kíván lenni. Ez a kérdés nem természettudományos és röviden így fejezhető ki: ha a tiszta természettudomány módszerei szerint tárgyalt biológiának saját fogalmai és elvei lesznek, akkor ezek visszavezethetők lesznek-e kémiai és fizikai elvekre?

Ha azonban eltekintünk ezektől a tisztán spekulatív kérdésektől, amelyek nem tartoznak a tisztán természettudományos biológia területére, és a természettudományok módszerével tárgyaljuk az életjelenségeket, eddigi fogalmaink és elveink bizonyosan nem lesznek elegendőek. Önálló fogalmakat és elveket kell majd keresni, melyek alkalmasak lesznek az életjelenségek magyarázására. A többi természettudományokhoz hasonlóan e fogalmak és elvek kritériuma termékenységükben rejlik, tehát abban, hogy képesek-e lehetőleg sok jelenséget lehetőleg egyszerűen megmagyarázni.

A mechanistákkal szemben külön hangsúlyoznunk kell, hogy az életjelenségeknek éppen a tisztán természettudományos tárgyalásmódja, ahogy a fizikában történik, szükségszerűen új biológiai fogalmakhoz és elvekhez vezet. A vitalistákkal szemben viszont hangsúlyoznunk kell, hogy a speciálisan biológiai fogalmak elfogadásával nem mondottunk semmit valamely életerőről vagy hasonlóról.

III. AZ ÉLŐLÉNY FOGALMÁNAK MEGHATÁROZÁSA ÉS A BIOLÓGIA HÁROM ALAPELVE[4]

A biológiát, mint önálló tudományt, jogosan különítjük el a többitől, mert ösztönös biztonsággal meg tudjuk határozni, hogy valami él-e, tehát feltételezzük, hogy az élőlények a természet jelenségeinek egy sajátos csoportját képezik, amelyek megmagyarázásához különleges, meghatározott összefüggések és törvények szükségesek.[5] Így jött létre az élet fogalma, amelyről mondottuk, hogy az csupán egy feltételezett összefüggés elnevezése.

Körül kell határolnunk tehát a biológia területét, olyan összefüggést kell találnunk az élőlények csoportjában, amely termékenyen alkalmazható a természeti jelenségek ezen csoportjának magyarázatára. Mindezek alapján, valamint az első fejezetben kifejtett okoknál fogva nem kérdezzük: mi is az

[4] Erről l. még rövid közleményemet: Definition des Lebewesens usw. Naturwissenschaften, H. 18. 1920.

[5] Vö. Elméleti biológia. Első fejezet. — *A Szerk.*

élet? A biológia története is azt mutatja, hogy ez a kérdés sohasem vezetett a tények magyarázatához, bár valószínűleg az élet összes definíciójában volt valami igaz is.

Választott útunk, hogy a *jelenségek, tehát az élőlények* egy tapasztalati kritériumát, egy olyan közös jellemvonását kíséreljük meg fellelni, amely pontosan körülhatárol egy területet, tehát kapcsolatot jelent bizonyos természeti jelenségek között, majd megvizsgáljuk, hogy az ily módon körülhatárolt területen belül találhatunk-e további termékeny összefüggéseket, amelyek alkalmasak az így körülhatárolt terület tényeinek magyarázatára. Ha tényleg ez a helyzet, akkor indokolt a körülhatárolás és a kritériumnak van *természettudományos értéke;* ha nem, akkor jobb kritériumot kell keresnünk. A következőkben az élőlényeknek egy olyan kritériumát használjuk majd, amely következményeinek helyes értékelésekor a fentiek értelmében termékenynek tűnik.

Minden élőlény jellemzője, hogy az egy olyan rendszer, mely az adott környezetben nincsen egyensúlyi állapotban és úgy van berendezve, hogy a környezet energiaforrásait és energiaformáit olyan energiaformákká alakítja át, amelyek az adott környezetben az egyensúlyi állapot beállta ellen hatnak.

Tehát élőlénynek nevezünk minden olyan anyagi rendszert, mely az adott környezetében nincs egyensúlyi állapotban és úgy van berendezve, hogy környezetének energiaformáit olyan energiaformákká alakítja át, melyek az adott környezetben az egyensúlyi állapot bekövetkezése ellen dolgoznak.

Minden anyagi rendszert, mely megfelel a fenti definíciónak, élőlénynek nevezünk. Ez a definíció nem önkényes, és megfelel annak a körülhatárolásnak, amelyet ösztönösen használnak és a szóhasználatban már régóta szerepel. Hiszen aki a fenti definíció értelmét pontosan szem előtt tartja, megállapíthatja, hogy mindaz, amit élőlénynek nevezünk, valóban megfelel a fentieknek és egyetlen olyan élőlény sincs, amelyre e definíció nem állna.

Ezzel pontosan körülhatároltuk a biológia területét: a biológia élőlényekkel foglalkozik, a természeti jelenségek olyan csoportjával, amelyet a fent említett tulajdonságok különítenek el. A biológia feladata, hogy a természeti jelenségek ezen csoportjában megkeresse a jellemző és a jelenségek megmagyarázására termékenyen alkalmazható összefüggéseket. Ez a feladata és ez teszi jogosulttá létezését. Ha nem lehetne erre a csoportra jellemző összefüggéseket találni, akkor elhatárolásunk, tehát definíciónk értéktelen lenne és a „mechanistáknak" lenne igazuk. A továbbiakban megmutatjuk, hogy a helyzet éppen fordítva áll. Mielőtt azonban továbbmennénk, *ökonómiai szempontból,* a hosszú definíciók elkerülésére leszögezzük, hogy élet szóval jelöljük egy anyagi rendszernek azon viszonyát a környezetéhez, melyet a fenti definíció fejez ki.

Definíciónkból következik I. tételünk: *amíg az élőlény környezetében azonos energiaforrások rendelkezésre állnak, az élőlény életének nem kell szükségszerűen megszűnnie.*

Mivel az élőlény a környezet energiaforrásait az egyensúlyi állapot beálltának elkerülésére használja, az élet éppen a fent meghatározott egyensúlyt elkerülő viszony, az élet egyetlen feltétele a környezet energiaforrásainak változatlansága.

(Fel kell itt tételeznünk, hogy maga a berendezés nem megy tönkre.

A tönkremenetel kérdésével az „Alkalmazkodás" c. fejezetben foglalkozunk részletesen.)

Következtetésünket a biológia tapasztalatai is igazolják. Az egysejtűek halhatatlanságát, a csíraplazma halhatatlanságát, az élet kontinuitását kifejező biológiai tételekben első tételünk tapasztalati megerősítését látjuk. Nyilván mindenki ellentmondást lát azonban meggondolásaink és a Metazoák szükségszerűen bekövetkező halálának ténye között. Reméljük, hogy ezt az ellentmondást a következő fejezetekben kielégítően és termékenyen megoldjuk, amikor bemutatjuk, hogy az általunk kimondott alaptételek hogyan hatnak együtt. Most csupán az alaptételek kifejtése és a definícióból való levezetése a feladatunk.

II. tétel: *az élőlény a környezetéből felvett összes energiát maradék nélkül az egyensúlyi állapot elkerülésére kell, hogy felhasználja.*

Meghatározásunk szerint az élőlény a környezet energiaforrásait az egyensúlyi állapot elkerülésére használja fel adott környezetben.

I. tételünk szerint változatlan energiaforrások mellett sosem szükségszerű az egyensúlyi állapot fellépte.

Definíciónkban megadott feltételekből csak az következik, hogy a környezetnek legalább két energiaformája kell, hogy az élőlényre hasson. Az egyik az egyensúlyi állapot kikerülésére felhasznált *A* energiaforma, amely az élőlény által a környezetből felvett energia, a második az élőlény energiáját csökkentő *B* energiaforma. Példaképpen említhetjük a meleg vérű állatok esetében az első formára a kémiai potenciált, a másodikra a hőt.

Az élőlénynek állandóan munkát kell végeznie, hogy az I. tétel értelmében ne lépjen fel egyensúlyi állapot. Ennek a munkának olyan nagynak kell lennie, hogy a *B* energiaforma egyensúlyhoz vezető munkáját (példánkban a környezet hőmérsékletcsökkentő hatását) közömbösítse, tehát azzal egyenértékűnek kell lennie.

Ha feltételeznénk, hogy a felvett *A* energiaforma mennyisége mindig nagyobb, mint a *B* energiaformáé, akkor ez az élőlényben az adott környezetben munkává alakítható energiamennyiséget állandóan növelné, ami az energetika törvényeivel összeegyeztethetetlen volna (egy második perpetuum mobilét kapnánk).

Ha viszont feltételezzük, hogy a felvett *A* energiaforma mennyisége mindig kisebb, mint a *B* energiaformáé, akkor egy kisebb energiamennyiségnek kellene egy nagyobb energiamennyiséggel egyenértékűnek lennie, ami szintén ellentmond az energetika törvényeinek.

Ahhoz tehát, hogy I. tételünk értelmében az élőlény mindig életben maradjon, tehát ne kerüljön egyensúlyi állapotba, átmenetileg felvehet ugyan több energiát mint amennyit az egyensúlyi állapot elhárítására lead, tehát az élőlényben létrejöhet egy időben korlátozott energia-felhalmozódás, ezt azonban idővel mégis az egyensúlyi állapot kikerülésére kell felhasználnia. Éppen ezt mondja ki II. tételünk.

Mielőtt utolsó, III. elvünkre áttérnénk, fordítsuk le a II. tételt a biológia nyelvére. Egy anyagi rendszernek azt a környezetéhez való viszonyát neveztük életnek, amelynek megfelelően sohasem kerül környezetével egyensúlyi állapotba. Az élőlény munkateljesítményeit, tehát a környezet egy bizonyos

A energiaformájának átalakítását egy másik *B* energiaformába *az élőlény életműködéseinek* neveztük.

Az élőlénynek az egyensúlyi állapot beállta ellenében végzett életműködéseit *regulatív* életműködésnek nevezzük.[6]

Ezen biológiai terminológiának megfelelően II. tételünk a következőképpen hangzik: *az élőlény összes életfunkciói szükségszerűen regulatív jellegűek.* Ezen második következtetésünket is igazoltnak látjuk, hiszen Roux már 1881-ben felállította azt a tételt, hogy *az „önszabályozás" minden berendezésben az összes élőlények jellegzetes képessége.* Úgy vélem, hogy a regulatív jellegről adott definíciónk pontosan ugyanazt foglalja magában, mint amit Roux is regulatívnak nevez és ezért a tisztán energetikai-kvantitatív következtetéseimmel való eme egyezésben nem csekély bizonyítékát látom következtetéseim, valamint definícióm helyességének.

III. tételünk így hangzik: *mindazon energiaformákat, melyek az élőlény részeinek különféle kölcsönhatásai során szabadulnak fel, regulatív életfunkciók fedezésére kell felhasználni.*

E III. tételünk közvetlenül adódik a II. tételből, fontos azonban a biológia számára, mert tapasztalataink szerint az élőlények berendezése nem olyan, hogy bennük a környezet (energiaforrás) egyik *A* energiaformája közvetlenül a környezet másik *B* energiaformájává alakul, hanem olyan, hogy az élőlény egyes részeinek kölcsönös egymásrahatásakor a legkülönbözőbb — mechanikai, hő, elektromos, ozmotikus — energiaformákba való igen különböző átalakulások következnek be. Mivel a II. tétel értelmében a környezetből felvett teljes energiát regulatív életműködésekre kell felhasználni, nem veszhet el belőle semmi a szervezeten belül lejátszódó különböző átalakulások során. Éppen ezt mondja ki III. tételünk.

Ha az élőlényen belül szükségszerűen bekövetkező energia-átalakulásokat és munkateljesítményeket az élőlény *életfolyamatainak* nevezzük, akkor III. tételünk a biológia nyelvén így hangzik: *az élőlény valamennyi életfolyamata szükségszerűen regulatív jellegű.*

Ezt a három tételt, melyeket az élőlényről adott definíciónkból tudtunk levezetni, a következőkben a biológia három alapelvének nevezzük. A további fejezetek feladata annak kimutatása, hogy az élőlényekben észlelt jelenségek, tehát az életjelenségek ezekre visszavezethetők, megmagyarázhatók; ki kell tehát mutatnunk ezen elvek termékenységét.

IV. A HALÁL

A halál fogalmának meghatározása épp oly problémát jelentett a biológiában, mint az élet meghatározása. Amikor megpróbálták definiálni, természetesen ugyanolyan hibákat követtek el, mint amilyeneket az előző fejezetben, az élet meghatározásával kapcsolatban említettünk. Ha meg akarjuk határozni a halált, azaz vizsgálni akarjuk, hogy test és környezete mely összefüggését nevezzük halálnak, akkor kitűnik, hogy ez a szó *nem valami-*

[6] Az Elméleti biológiában ez az inaequilibrium-állapot fenntartására fordított munka. — *A Szerk.*

lyen meghatározott viszonyt jelöl, hiszen holtnak nevezünk mindent, ami nem élőlény. A *halál* szóval tehát egy test és a környezete között kialakuló mindazon viszonyt jelöljük, amelyek nem felelnek meg annak a viszonynak, amit életnek nevezünk. A halál meghatározásában tehát csak negatív jegyek szerepelnek. Ha tehát az „élet" egy anyagi rendszer azon meghatározott viszonyát jelöli a környezetéhez, amellyel az élőlény jellemvonásait pontosan meghatároztuk, akkor a halál elnevezéssel mindazon lehetséges viszonyokat fogjuk illetni, amelyek az előbbi jegyeivel nem rendelkeznek.

A halál tehát bármely tetszőleges anyagi rendszernek környezetéhez való bármely viszonyát jelenti, kivéve az élőlényre megadott meghatározott viszonyokat.

Holtnak nevezzük tehát azt az anyagi rendszert, amely adott környezetben egyensúlyi állapotban van, vagy ha nincs ugyan egyensúlyban, a környezet energiaformáit — az adott környezetben — nem az egyensúlyi állapot beállta ellenében hasznosítja.

A holt anyagi rendszerek már nem képezik a biológia tárgyát, ezzel a fizika és a kémia foglalkozik. Nem azért, mintha a fizika és kémia törvényei nem érvényesülnének az élőlényekben, hanem inkább azért, mert ezek az élőlényben, annak különleges berendezései következtében nem megszokott alakjukban nyilvánulnak meg.

A fizika törvényei szerint a víznél nagyobb fajsúlyú víziállatnak el kellene süllyednie a vízben, a meleg vérű állatnak fel kellene vennie a környezet hőmérsékletét, a hatásnak és ellenhatásnak mindig azonosnak kellene lennie. Az élőlények esetében mindez nem így van, de nem azért, mintha a fizika törvényei nem vonatkoznának rájuk, hanem, mert az élőkben éppen azok a különleges viszonyok uralkodnak, amelyeket az élőlény meghatározásában megadtunk, és mert ezeknek a különleges viszonyoknak, különleges összefüggések, törvények felelnek meg. A biológia feladata éppen ezen összefüggések megállapítása.

Bár azt mondottuk, hogy a holt anyagi rendszerek a fizika és kémia területére tartoznak, a halál fogalma (tehát az e néven összefoglalt viszonyok) egy különleges okból mégis a biológiához tartozik. Ez az ok abban áll, hogy az élőlények bizonyos körülmények között elveszthetik jellemző kapcsolataikat környezetükkel, bizonyos feltételek mellett olyan lesz viszonyuk a környezettel, hogy azzal egyensúlyi állapotba kerülnek, a környezet energiaformáit már nem az egyensúlyi állapot elkerülésére használják fel. Tehát olyan viszonyba kerülhetnek a környezettel, amelyben a fizika rájuk vonatkozó törvényei világosan megmutatkoznak; egyetlen szóval kifejezve, az élőlények *meghalhatnak*. A víziállat ekkor, ha fajsúlya nagyobb a vízénél, a nehézkedés törvénye alapján a fenékre süllyed. A meleg vérű állat felveszi a környezet hőmérsékletét, az élőlényre gyakorolt lökés vagy nyomás hatása és az ezzel szemben fellépő ellenhatás egyenlő lesz, míg végül tökéletes egyensúly áll be. A halál tehát abban az időpontban áll be, amikor a fölvett energiamennyiség és energiaformák már nem a környezet egyensúly felé vezető energiaformáinak közömbösítésére használódnak fel, tehát amikor az élőlény életműködései és életfolyamatai már nem regulatívak, tehát II. és III. tételünk érvényét veszti. Tudjuk például, hogy a halottnak nevezett állatban életfolyamatok, kémiai folyamatok, oxidáció még játszódhatnak le.

Az így felszabaduló hő- és más energiaformák azonban már nem az egyensúlyi állapot elkerülésére használódnak fel, ezek a folyamatok már nem regulatív jellegűek, már *nem életfolyamatok*, tehát az állat már halott. Egy rövid megjegyzést kell még tennünk az olyan használatos kifejezésekről mint: halál utáni életfolyamatok, az egyes részek élete a halál után. Ha következetesek akarunk lenni, ahogy ez minden természettudományban szükséges, akkor ezen elnevezéseket nem használhatjuk minden további nélkül. Nem mondhatjuk, hogy a szív csupán azért, mert oxigénszükséglete biztosítva van vagy Ringer-oldattal átáramoltatva továbblüktet, az élőlény halála után még él. Csak akkor mondhatnánk, hogy él, ha a szükséges oxigénmennyiséget vagy Ringer-oldatot környezetéből maga tudná megszerezni, csak akkor lenne olyan anyagi rendszer, mely környezetének energiáját az egyensúlyi állapot beállta elkerülésére használja fel. Ha azonban azt mondjuk, hogy az élőlény halála után élnek a tovább működő sejtek, ez némelykor igaz lehet, amennyiben a sejtet élőlénynek tekintjük, hiszen ez egyes esetekben valóban környezetének energiáit használja fel az egyensúlyi állapot bekövetkezésének elkerülésére.

Azt mondottuk tehát, hogy a halál fogalma azért tartozik a biológiához, mert az élőlény meghatározott feltételek között meghalhat, tehát olyan viszonyba kerülhet környezetével, amelyet már halálnak nevezünk. Az átmenet feltételeinek tisztázása azonban a biológia hatáskörébe tartozik, mert ezeket csupán az élőlényekben megtalálható speciális összefüggésekből vezethetjük le, magyarázhatjuk meg.

V. A BIOLÓGIA MÓDSZERE

Miután az előző fejezetekben megpróbáltuk röviden bemutatni a biológia fogalmait és alaptételeit, a következő fejezetekben megkíséreljük *termékenységüket* kimutatni. Megpróbáljuk tehát bizonyítani, hogy a biológia eddig ismert tényei visszavezethetők az alaptételekre, tehát megmagyarázhatók azokkal. Másrészt igyekszünk megmutatni, hogy a biológia eddig megmagyarázatlan, elszórt tapasztalati adatai, mivel az alaptételekre visszavezethetők, mivel közös oki összefüggéseket mutathatunk ki bennük, kielégítő magyarázatot nyernek. Végül megpróbáljuk bizonyítani azt is, hogy ezen alaptételek birtokában olyan eszközhöz jutottunk, mely utat mutathat a biológiai problémák megoldásában, mely alkalmas arra, hogy megmutassa az irányt, hol kell valamely tisztázatlan jelenség közös oki összefüggéseit keresnünk, tehát kísérleteinkben irányítást adhat.

Ez azonban minden természettudomány módszere: olyan összefüggéseket, alaptételeket keresünk vagy alkotunk, amelyekre az egyes tapasztalati adatok visszavezethetők, tehát amelyekkel azokat meg tudjuk magyarázni: megmagyarázatlan tények esetében kísérletek segítségével próbáljuk igazolni, hogy itt is megtalálhatók ugyanazok az összefüggések. A biológiának is ezt a módszert kell alkalmaznia, hogy hasonlóan a saját alaptételekkel rendelkező fizikához és kémiához, tiszta természettudománnyá váljon. A biológia feladata tehát nem fizikai és kémiai tanulmányok folytatása az élőlényeken, az élőlényeken észlelt jelenségeket nem a fizika és kémia alap-

tételeire, hanem a biológia alaptételeire kell visszavezetni. A fizika és kémia csupán eszköz e cél érdekében. Hiszen, ha például azt állítjuk, hogy valamely izom működése regulatív, tehát valamely életműködéshez szükséges energia biztosítására szolgál, akkor ennek bebizonyítására, a jelenség biológiai elveinkre való visszavezetése érdekében fogjuk vizsgálni az energia-átalakulás kémiai és fizikai feltételeit. A kémia és fizika segítségével felállítjuk az izommunkától az életműködésig vezető láncolatot; eközben azonban van egy irányvonalunk, amely megmutatja, hogy hol és milyen fizikai és kémiai vizsgálatokat kell végeznünk. Egy ilyen útmutató, tehát biológiai alaptételek nélkül, hiába tesszük a legszebb fizikai és kémiai felfedezéseket az élőlényeken, nem tudunk velük semmit sem kezdeni. Nem magyaráznak meg semmit az élőlényre vonatkozólag, esetleg még bonyolultabbá teszik a kérdéseket. Csupán puszta tényekhez jutunk el és nem ismerjük fel jelentőségüket az életfunkciókban és életfolyamatokban. Napról napra láthatjuk, hogy mennyire ez a helyzet a biológiában. Ha egy testnedvben a szokottnál nagyobb mennyiségben találunk egy bizonyos vegyületet, akkor ennek a ténynek azonnal jelentőséget tulajdonítunk. Milyen jelentős most a lipoidok szerepe! Mégis mindeddig alig magyaráztak meg valamit az életfolyamatokból. Megmérték a hidrogénionok koncentrációját a különböző szervekben és ennek jelentőséget tulajdonítottak, megmérték a nyirok radioaktivitását stb. Minden ilyen vizsgálatról elmondhatjuk: ki tudná megjósolni, hogy ez a most elszigetelten álló tény milyen jelentőséget nyer majd az életjelenségek magyarázatában.

Biológiai alapelvekre van tehát szükségünk, hogy útmutatást nyerjünk a kísérleti kutatásban, hogy a biológia tényeit jelentőségükhöz mérten értékelhessük, természettudományosan magyarázhassuk. Nyomatékosan kell ezt hangsúlyoznunk, hogy elejét vegyük annak az esetleges hamis feltételezésnek, hogy csupán a tények többé vagy kevésbé sikeres rendszerezéséről lesz szó. Ugyanakkor durva tévedés lenne elveinket és alkalmazásukat teleologikus magyarázatnak tartani. Ha valami célszerű, az még ezzel egyáltalában nincs megmagyarázva. A „regulatív" fogalom számunkra pontosan meghatározott: az energiák egyensúly elkerülésére szolgáló hatását értjük alatta. Ezzel szemben elveink alkalmazása sok esetben magát a célszerűséget magyarázza meg. Mások feladata megítélni, hogy az általunk felállított alaptételek megfelelően kielégítik-e azokat a követelményeket, amelyeket természettudományos alaptételekkel szemben támasztunk a biológiában. Reméljük, hogy egyelőre jól beválnak. Ha már nem bizonyulnak elegendőeknek a biológiában, akkor újakat kell keresni; a biológiában, éppúgy mint a fizikában, nem a jelenségek, hanem a konstruált összefüggések, a törvények változnak.

Áttérve alapelveink alkalmazására a biológia területén, nem lehet feladatunk a biológia valamennyi adatának visszavezetése alaptételeinkre. A tényanyag hihetetlenül nagy, az alapelvek újak, és hiányoznak még a hézagokat kitöltő szükséges kísérletek. Csupán egyes fejezetekben óhajtjuk ezért az elvek termékenységét demonstrálni, hogy így világosan kitűnjenek mind az említett hiányosságok, mind pedig ezek pótlásának útja. Titokban reméljük, hogy hivatottabb szerzők is megkezdik a munkát az alapelvek alkalmazására a biológiai tények magyarázatában.

II. RÉSZ

AZ ALAPELVEK ALKALMAZÁSA AZ ÁLTALÁNOS BIOLÓGIÁBAN ÉS ÉLETTANBAN

VI. NÖVEKEDÉS, SZAPORODÁS, A HALÁL SZÜKSÉGES FELTÉTELEI

Első tételünk értelmében az élőlény élete nem szűnik meg szükségszerűen míg környezetében megvannak ugyanazon energiaforrások. Ezen tételünk tapasztalati igazolását az egysejtűek halhatatlanságának, a csíraplazma halhatatlanságának, az élet kontinuitásának különböző biológusok által és különbözőképpen megfogalmazott tételeiben láttuk. Az I. rész III. fejezetében már említettük, hogy evvel látszólag ellentmondásba kerültünk a Metazoáknak a tapasztalat szerint szükségszerű halálával. Jelen fejezetünkben megpróbáljuk feloldani ezt az ellentmondást és elveinkből levezetni a halál általános feltételeit és a szaporodás szükségességét.

Problémánk megoldása előtt tisztáznunk kell azonban az egyed (individuum) fogalmát; ez a definíció, mint ismeretes, a biológiában mindig jelentős nehézségeket okozott. Véleményünk szerint a nehézségek oka abban rejlik, hogy az individuum pszichogén fogalom. Nem a természet jelenségeinek megfigyeléséből, hanem az önmegfigyelésből adódott az igény az egyed fogalmának felállítására és meghatározására. Egy élőlény individualitásának kérdése olyasmire vonatkozik, amit csak magunkon és nem a természet jelenségeiben figyeltünk meg, ez a kérdés tulajdonképpen a tudatra vonatkozik. Ha azonban ezt a pszichológiai kérdést, mint a tisztán természettudományos biológián kívül eső problémát elejtjük, akkor véleményünk szerint elegendőnek bizonyul egyedül az élőlényről adott fogalmunk alkalmazása. Mit is kérdezünk tulajdonképpen, amikor látjuk, hogy egy egysejtű élőlény osztódik és egy élőlényből kettő lesz? Hogy az „individuum" tovább él-e? Vajon egyensúlyba került-e az egysejtű élőlény az adott környezettel? Nincsen-e többé úgy berendezve, hogy benne a környezet energiái az egyensúlyi állapot elkerüléséhez vezető energiákká alakuljanak? Megszűnt-e az osztódás folyamán valahol az a viszony, amelyet életnek neveztünk? Nem! Miért merült fel tehát egyáltalában az individuum halálának kérdése? Véleményünk szerint ez a kérdés csak akkor jelentkezik, ha az individuum fogalmával össze akarjuk kötni a tudat fogalmát. Ha nem ragaszkodnánk ahhoz az állításhoz, hogy az individuum pszichológiai fogalom, akkor a fenti kérdésnek egyáltalában nem lenne értelme. Ha valóban az élőlény tisztán biológiai fogalmát használjuk, eszünkbe sem juthat halálra gondolni akkor, amikor egy élőlényből kettő keletkezik. Csak azt kérdezhetjük, milyen feltételek között keletkezett két egysejtű egyből?

A Metazoák tárgyalásakor is elegendő az élőlény fogalma, és az individuum fogalmát, mint pszichológiai fogalmat, itt is fölöslegesnek és zavarónak tartjuk. Nem azt kérdezzük, hogy a soksejtű élőlény sejtje individuum-e, hanem hogy ugyancsak élőlény-e? Tehát azt vizsgáljuk, hogy viszonya a környezetéhez megfelel-e az élőlény általános fogalmának. Úgy véljük, könnyen érthető, hogy az előbbi kérdés, a sejt individualitásának proble-

mája, csupán zavarhoz vagy az emberi társadalommal való kényelmes és semmitmondó hasonlatokhoz vezethet. Ugyanakkor a második kérdés arra késztet bennünket, hogy az élőlényekben az életfolyamatokat megfigyeljük és állandó összefüggéseket keressünk; ezért ez a természettudományosan termékeny kérdés.

A továbbiakban egyáltalában nem használjuk az individuum fogalmát, és ha magát a kifejezést alkalmazzuk is, azt egyenértékűnek tekintjük az élőlény pontosan meghatározott fogalmával. Éppúgy egyet jelent számunkra az élőlény és az organizmus is.

Mindezek után visszatérünk feladatunkhoz. *A tapasztalat* azt mutatja, hogy *minden* élőlény növekedik és szaporodik. Ez állandó összefüggés, törvény, melynek alapján fel kell tételeznünk, hogy a szaporodás olyan jelenség, melynek szükségszerű feltételei ugyanazok, mint amelyek ahhoz szükségesek, hogy egy anyagi rendszer élőlény legyen. Ha a szaporodás csupán az élőlények bizonyos fajai körében észlelt jelenség lenne, akkor meg kellene keresni azokat a speciális feltételeket, melyek e jelenséget megmagyaráznák. Mivel azonban nem ismerünk élőlényt, mely ne szaporodna, így ennek megmagyarázására a szaporodás feltételeit vagy azon tulajdonságokban kell keresnünk, melyeket az élőlényről adott definíciónkban jellemzőeknek tartottunk, vagy alapelveinkből szükségszerűen kell e feltételeket levezetnünk. E kettő gyakorlatilag ugyanaz, hiszen magukat az alapelveket is a definícióból vezettük le.

Minden ismert élőlény úgy épül fel, hogy vagy környezete kémiai potenciáljait alakítja át az egyensúlyi állapot elkerülésére vezető energiaformákká (állatok), vagy olyan, hogy a környezet más energiaformáját (fény) alakítja át e célból. Az utóbbi átalakulás azonban szintén kémiai potenciálok útján történik (növények). Ebből következik, hogy minden élőlényben nagymolekulájú anyagoknak kell időlegesen felhalmozódniok, azaz minden élőlénynek növekednie kell. A nagymolekulájú anyagok felhalmozódása időben szükségszerűen korlátozott, mert ezek az anyagok egy meghatározott energiamennyiséget, kémiai potenciált képviselnek, amelyet második alapelvünk szerint — hogy az élőlény életben maradjon — az életfunkciók biztosítására kell felhasználni.

Az energiamennyiség felhalmozódása, ideértve a nagymolekulájú anyagokat (kémiai potenciál) is, tehát a növekedés, második elvünk értelmében nem folyhat ad infinitum, mert ez vagy az egyensúlyi állapot bekövetkezéséhez, tehát halálhoz vagy az élőlény osztódásához vezet.

Ha tehát, mint tapasztaljuk, a környezetből felvett anyagok változatlanul az élőlény állandó integráns részei maradnak, ez elveink alapján csak úgy lehetséges, ha a rendszer, az élőlény osztódik. *A megoldás ezen egyetlen módját, az osztódást valóban észleljük.* Így tehát az osztódást és az élőlények ily módon bekövetkező szaporodását, mint elveink szükségszerű következményét vezettük le. „Megértjük" azt a tényt tehát, hogy az összes élőlények osztódnak, hiszen a definíciónkban megadott feltételek, melyek alapján egy anyagi rendszert élőlénynek nevezünk, egyben az osztódás szükségszerű és elégséges feltétele is. Ezért említik az osztódást mindig mint az „életet" jellemző vonást.

Azonban még mindig nem magyaráztuk meg a Metazoák halálának szük-

ségességét. Nagyon sok tény szól amellett, hogy egy élőlény halálát nem mindig külső hatások váltják ki, hanem az törvényszerű szükségszerűséggel lép fel. Erre mutat a fejlődés felszálló és leszálló időszakának szabályossága, különböző fajok élettartamának törvényszerűsége, a törvényszerűen bekövetkező halál a megtermékenyítés vagy peterakás után egyes fajokban stb. Viszont láttuk, hogy az egyszerű osztódással ivartalanul szaporodó egysejtűek halála nem szükségszerű. Itt az újonnan létrejött élőlények egyformán fiatalok, egy élőlényből két új keletkezik stb., anélkül hogy bármelyiknek is meg kellene halnia. Az egysejtűek halálát csak bizonyos külső hatások (katasztrófák[7]) idézik elő. Vajon a magasabb rendű szervezetekben (Metazoa) olyanok-e a viszonyok, melyek alapelveink szerint szükségszerűvé teszik a halált? Vagy kérdezhetnénk azt is, hogy a Metazoák esetében melyek azok a speciális feltételek, melyek az alapelvekben kifejtett feltételeket ki nem elégítve, szükségszerűen halálhoz vezetnek?

Miben különbözik tehát az egysejtűek és a soksejtűek osztódása? Abban, hogy az egysejtűek esetében a környezetből felvett valamennyi nagymolekulájú anyag *maradék nélkül* felhasználódik a két új élőlény alkotására. Az élőlény halála tapasztalat szerint csupán ott szükségszerű, ahol a környezetből felvett, kémiai potenciált képviselő anyagok nem kerülnek maradék nélkül felhasználásra az osztódáskor keletkező élőlények alkotására. És azonnal hozzátehetjük, hogy mindig az a rész pusztul el, amely nem került felhasználásra az új élőlény képzéséhez. *Az élőlény halálának szükséges és elégséges feltétele tehát abban áll, hogy a szervezet a környezetből felvett kémiai potenciált (anyagokat) nem használja fel maradék nélkül újonnan keletkező élőlény alkotására.* Ezek tapasztalati tények, melyek, mint látni fogjuk, nincsenek ellentmondásban alapelveinkkel, hanem azokra visszavezethetők és azokból szükségszerűen adódnak.

Felállítottuk a törvényt, hogy 1. az *élőlények nem növekedhetnek korlátlanul, hanem újra le kell bontaniuk a környezetből felvett összes nagymolekulájú anyagokat.* A különböző fajokban igen különböző lehet a növekedés határa, tehát az élet fenntartásához fel nem használt nagymolekulájú anyagok asszimiláció) és energia felhalmozása. *Az élettartamot a) ez a határérték, b) az asszimiláció sebessége, és c) a lebontás sebessége határozza meg.* Már mindhármat figyelembe vették, mint az élettartamot befolyásoló tényezőt, és elegendő csupán utalnunk az általános biológia olyan tényeire, mint az élettartam s az élőlény nagysága közti összefüggés; *a)* arra hogyan kísérelték meg az élettartamot meghatározni a fejlődés időszakának tartamából; *b)* az életfunkciók „intenzitásának" az élettartamra gyakorolt hatására; *c)* Rubner próbálkozására, hogy összefüggést találjon az energiafogyasztás, illetőleg az energiatermelés és az élettartam között stb.[8] Mindezeket a tényeket — úgy tetszik — könnyen visszavezethetjük a három említett tényezőre, mint elveink következményeire.

Ha azonban a fenti törvény értelmében a környezetből felvett nagymolekulájú anyagokat (az asszimilált anyagokat) újra le kell bontani és el kell

[7] A katasztrófa fogalmával részletesen következő fejezetünkben foglalkozunk.

[8] Lásd *Korschelt:* Die Lebensdauer der Tiere und die Ursache des Todes; Zieglers Beiträge, Band 63, H. 3. Festschrift für Marchand, c. munkáját, melyben az adatok és az irodalom megtalálhatók.

használni, akkor 2. *az élőlényeknek egy meghatározott idő alatt (melyet a fenti három tényező szab meg) vissza kell térniük kiindulási alakjukba.*

Második alaptételünkből és következményeiből (pl. az osztódás, mint egyetlen lehetséges megoldás és az itt felállított 1. és 2. törvényünkből) közvetlenül adódik a fejezetünk elején felsorolt általános biológiai tapasztalati tények magyarázata. Az első tapasztalati tény, hogy az osztódás az élőlények állandó és általános jelensége. Kimutattuk, hogy ez a jelenség az élőlények felépítésének és a második alaptételnek szükségszerű következménye. Saját terminológiánkkal ezt oly módon is kifejezhetjük, hogy *az osztódás egy regulatív életfolyamat, melynek szükségszerű feltételei az összes élőlények azon berendezésében rejlenek, hogy azok kémiai potenciálokkal mint közvetlen vagy közvetett energiaforrásokkal rendelkeznek.* Osztódásnak tehát minden élőlényben be kell következnie. A második tapasztalati tény, hogy a szükségszerű halál feltételei abban rejlenek, hogy az élőlény nem használja fel maradék nélkül a környezetből felvett (asszimilált) anyagokat az osztódáskor keletkező élőlények létrehozására. Miután azonban kimutattuk, hogy az osztódás regulatív funkció, melyen minden élőlénynek át kell mennie, és hogy második alaptételünk értelmében az összes felvett energiákat a regulatív életfolyamatokban maradék nélkül fel kell használni, természetes módon következik, hogy halálnak kell bekövetkeznie, amikor ezen posztulátumok nincsenek kielégítve. Így nyer magyarázatot elveink alapján a biológia másik tapasztalati ténye is.

Röviden áttekintve az élőlények természetben megnyilvánuló különböző szaporodási módjait, csak megerősítve látjuk a fentieket.

A) Hasadással (osztódással) történő szaporodás. Ebben az esetben az anyaszervezet rövid növekedés után két egyforma részre osztódik, melyek olyanok, mint az anyai szervezet eredeti, kiinduló alakja volt. *Mivel az anyai szervezet ebben az esetben maradék nélkül átalakul a kiinduló alakba,* nem szükséges, hogy valamely része elpusztuljon.

B) Szaporodás *bimbózás* útján. Tekintsük a bimbót a kiinduló alaknak. Ez megnő bizonyos nagyságra és azután a kiinduló alaknak megfelelő részeket (bimbókat) képez. A felnőtt anyai szervezet azonban nem kerül ilyenkor felhasználására teljes egészében, a felhasználatlan résznek alapelvünk értelmében el kell pusztulnia. Ismerünk azonban példákat az ellentétes esetre is, amikor az anyai szervezet maradék nélkül felhasználódik a kiinduló alakok képzésére. Például a malária plazmodiumok ivartalan szaporodása, a schizogonia során az anyai szervezet nagyszámú kiinduló alakba (schizontába) megy át. (Csupán pigmentszemcsék maradnak vissza, melyek anyagcseretermékeknek tekintendők.) Itt ismét látjuk, hogy egyetlen rész sem pusztul el szükségszerűen.

C) Ivartalan szaporodás. Ez az eset megfelel a bimbózásnak, csupán a kiinduló alak differenciáltabb.

D) Ivaros szaporodás. A kép ugyan bonyolultabb, de elvileg nem más. Itt csupán az történik, hogy a kiinduló alak két különböző alapforma együttműködéséből jön létre. Ennek figyelembe vételével elveink itt is megerősítést nyernek.

Alapelveinkből tehát a következő, az általános tapasztalat által megerősített törvényekhez jutunk el:

3. *Ha a kifejlődött élőlény nem megy át maradék nélkül a kiinduló alakba, akkor az így létrejött kiinduló alakok életben maradnak, viszont a kiinduló alakok képzéséhez fel nem használt rész (anyai szervezet) szükségszerűen elhal.*

4. *Amennyiben a kifejlődött élőlény maradék nélkül átmegy a kiinduló alakokba, az élőlény halála biológiailag nem szükségszerű.*

Ezzel megoldottuk feladatunkat. Kimutattuk, hogy alapelveinket a tapasztalat megerősíti, azok alkalmasak a tapasztalati tények magyarázatára és segítenek bennünket a törvényszerű összefüggések kiderítésében és megfogalmazásában.

VII. INGERLÉKENYSÉG, ALKALMAZKODÁS

Definíciónk értelmében az élőlény a környezet energiaformáit a halál (az adott környezetnek megfelelő egyensúly) elkerülésére, azaz életének fenntartására használja fel. Az élőlény környezetében levő energiaformák tehát a környezet energetikai állapota — fény, nyomás, hőmérséklet, kémiai összetétel stb. — az ezen környezetben élő élőlény számára az *életfeltételeket* jelenti. Ez érvényes a környezet *összes energiaformáira.* Ugyanis ezek vagy az energia-átalakulás törvényeinek megfelelően az egyensúlyi állapotra törekedve hatnak az élőlényekre, és ekkor az élőlényben munkává alakítható energia szabadul fel — ezek az energiaforrások[9], vagy hatásukkal csökkentik az élőlény munkává alakítható energiamennyiségét. Az előbbi energiaformák nélkülözhetetlen életfeltételek, melyek nélkül az élőlény egyáltalában nem tudna munkát végezni. Így nélkülözhetetlen életfeltételek a környezetben a fény a zöld növények számára s a nagymolekulájú anyagok és az oxigén az állatok számára, mert ezen élőlények felépítése olyan, hogy bennük a környezetnek *csupán* ezen energiaformái transzformálhatók olyan energiaformákká, melyek munkává alakíthatók. Az energiaformák második csoportja szintén az élet szükségszerű feltételeihez tartozik, mert az élőlények úgy vannak felépítve, hogy környezetük energiaforrásait éppen olyan energiaformákká alakítják át, melyek a környezetnek egyensúly-helyreállítása irányában ható energiaformáit (tehát azokat, melyek az élőlényre hatva csökkentik az azokban munkává alakítható energiamennyiséget) közömbösítik.

Így a tengervíz hidrosztatikus és ozmotikus nyomása például a tengervízben élő Protozoák és Metazoák szükséges életfeltétele, hiszen ezeknek az élőlényeknek a felépítése olyan, úgy vannak berendezve, hogy környezetük energiaforrásait hasonló energiaformákká, nyomássá, ozmotikus nyomássá alakítják, melyek közömbösítik ezen energiaformák (hidrosztatikus és ozmotikus nyomás) egyensúlyra vezető hatását. Ugyanez érvényes a meleg vérűek esetében a külső hőmérsékletre stb.

Felállíthatjuk tehát a tételt: *a környezet összes energiaformái, melyek az élőlényre hatnak, szükséges életfeltételek, azaz a környezet energetikai állapota szükséges feltétele minden életfunkciónak.* Ebben az értelemben használhatjuk azt a kifejezést, hogy az élőlények tökéletesen *„alkalmazkodtak"* környezetükhöz. Ez a tapasztalat mutatta alkalmazkodottság az élőlényről adott

[9] A természetben — mint ismeretes — spontán csak olyan folyamatok játszódnak le, amelyekben munkává alakítható energia szabadul fel.

definíciónkból közvetlenül adódik, abból levezethető. Ily módon vonatkozó adatok kellő magyarázatot nyernek. Megértjük például, hogy nem véletlen célszerűség, ha bizonyos növények részére a levegő mozgása szükségszerű életfeltétel, hiszen enélkül nem következhetne be megtermékenyítésük. Tehát egy speciális eset áll előttünk, amelyben speciális formában érvényesülnek a definíciónkban és az abból levezetett alapelvekben meghatározott feltételek.

Csak akkor lehetséges az élőlénynek az a viszonya a környezetéhez, amelyet életnek neveztünk és definiáltunk, ha a környezet különböző energiaformái hatnak az élőlényre, tehát az élőlényben és (közvetlen) környezetében állandóan állapotváltozásoknak kell bekövetkezniük. A környezet ezen állapotváltozásai viszont az összes energiaformák mennyiségi változásai, s ezek mindegyike szükséges éltetfeltétel.

Jelen fejezetben kimutatjuk, hogy a környezet állapotváltozásai *bizonyos határokon belül* meghatározzák az élőlény állapotváltozásait, tehát életfunkcióit, majd meg fogjuk vizsgálni ezek határait is.

Az első, amit tisztáznunk kell az, hogy a környezet minden állapotváltozása szükségszerűen maga után vonja az élőlény állapotváltozását is és a környezet állapotváltozása elengedhetetlen feltétele annak, hogy az élőlényben állapotváltozás következzék be. Ez minden anyagi rendszerre érvényes, a *speciális biológiai lényeg, az élőlényekre jellemző, az élőlényekben bekövetkező állapotváltozások azon meghatározása, mely alapelveinkből adódik.*

A környezet bármely állapotváltozása kétféle hatást gyakorolhat az élőlényre: 1. növelheti, vagy 2. csökkentheti összenergiáját. A környezet első csoportba tartozó állapotváltozásai az élőlényekben olyan állapotváltozásokat idéznek elő, melyeket alapelveink alapján a következőképp határozhatunk meg: *a)* minden esetben korlátozottak (energiafelvétel a fajtól függően csak bizonyos mértékben következhet be); *b)* szükségszerűen kiküszöbölésre kerülnek (minden felvett energiát fel kell használni).

A környezet második típusú állapotváltozásai által élőlényekben előidézett állapotváltozásokat alapelveink a következőképpen határozzák meg: 1. ugyanolyan jellegűek, de ellentétes irányúak (az összes életfunkciók regulatív jellegűek, tehát az egyensúly beállta ellen működnek, nyomás- ellennyomás, lehűlés, hőtermelés stb.); 2. munkavégzést jelentenek; energiaforrásaik az élőlények első csoportba tartozó állapotváltozásaiban rejlenek és mértéküket az *a)* alatt említett határok szabják meg.

A kétféle típusú állapotváltozás (energiafelvétel és energialeadás, illetve az egyensúly beállta ellenében végzett munka) említett határainak nagysága természetesen függ attól a speciális módtól, ahogy az alapelveinkben megadott feltételek teljesednek. A környezet minél több energiaformája és állapotváltozása idéz elő ugyanis energianövelő állapotváltozást a szervezetben és így — mivel minden felvett energiát az egyensúly beállta ellenében végzett munkára kell felhasználni — minél több környezeti változás hat az egyensúly irányában a szervezetre, általában annál tágabb határok közt következnek be állapotváltozások a szervezetben, azaz annál több életfunkció játszódik le benne.

Jellemző az élőlényekre az a tény, hogy léteznie kell egy ilyen határnak, hogy a környezet első típusú (energianövelő) állapotváltozásai csak akkor válhatnak

nagyobbá, ha a második típusú (energiacsökkentő) változások is nagyobbak lesznek és megfordítva. Ellenkező esetben idővel egyensúlyi állapotnak kellene bekövetkeznie, ami ellentmodana definíciónknak.

Tételünket, hogy a környezet valamennyi energiaformája szükségszerű életfeltétel, a biológia úgy fejezi ki, hogy minden élőlény alkalmazkodott a környezetéhez. *A környezet és az élőlény állapotváltozásai közötti, fentebb ismertetett sajátos kapcsolatot nevezzük alkalmazkodásnak.* Az alkalmazkodás ténye tehát alapelveinkből közvetlenül levezethető, és nem egyéb, mint a minden élőlényre jellemző viszony a környezetéhez.

Az élőlények minden lehetséges állapotváltozásának, tehát az életfunkcióknak feltételei a környezet állapotváltozásai. Az élet feltétele viszont, hogy az élőlény állapotváltozásai a fentebb meghatározott módon következzenek be, röviden tehát: az élet feltétele az alkalmazkodás. Láttuk azonban, hogy valamely élőlény állapotváltozásai szükségszerűen korlátozottak. Ha átlépjük a határt, tehát a környezet nagyobb (akár első, akár második típusú) állapotváltozása az élőlényben e határt átlépő állapotváltozást idéz elő, az élőlény életének meg kell szakadnia *(katasztrófa).* Minél tágabbak ezek a határok (a fajtól függően), annál nagyobb az alkalmazkodás.

Ha a biológiában szokásos módon a környezet állapotváltozásait ingereknek, az élőlények általuk szükségszerűen kiváltott állapotváltozásait általában életfolyamatoknak, az ingerek meghatározott viszonyát az életfolyamatokhoz alkalmazkodásnak nevezzük, akkor a fentebb elmondottakat a következőkben foglalhatjuk össze:

1. *az életfolyamatok szükségszerű feltételei az ingerek;*
2. *minden inger feltételez egy életfolyamatot (szervezetek ingerlékenysége);*
3. *az életfolyamatok irányát az ingerek meghatározzák (energiafelvétel és regulatív életfunkciók): alkalmazkodás;*
4. *míg az ingerek erőssége korlátlanul növekedhet, az életfolyamatok intenzitása szükségszerűen korlátolt;*
5. *minél erősebbek lehetnek az ingerek, anélkül, hogy az általuk feltételezett és irányukban meghatározott életfolyamatok elérnék szükségszerű adott határukat, annál nagyobb az alkalmazkodás.*

A fentiekben tehát az élőlényekben tapasztalt jelenségeket — ingerlékenység és alkalmazkodás — alapelveinkből vezettünk le, hasonlóan a szaporodáshoz. Ezeket, mint az összes élőlények szükségszerű tulajdonságait tudtuk levezetni alapelveinkből, s ennek tapasztalati igazolása egyben alapelveink helyességét is bizonyítja. Ugyanakkor azonban alapelveink segítségével pontosabban meg tudtuk határozni az alkalmazkodás fogalmát és mértékét. Pontosabb definíciónk egyben meghatározott összefüggéseket tárt fel az inger és életfolyamat között is. Meghatározásunk ily módon megmagyarázza az ezen összefüggéseknek megfelelő jelenségeket és ugyanakkor az ingerek és életfolyamatok még ismeretlen kapcsolatának vizsgálatában utat mutathat, ha szem előtt tartjuk, hogy ezeknek is meg kell felelniök a fentebb ismertetett általános tételeknek.

Mint említettük, nem lehet feladatunk az élőlényeken megfigyelt összes jelenségek felsorolása, csupán néhány példával igazoljuk elveink és az azokból levezetett tételek érvényességét a gyakorlatban.

Azon tételünket, hogy az energianövelő ingerek által előidézett életfolyamatok (asszimiláció állatokban a tápanyagok, növényekben a fény hatására) minden esetben korlátozottak és csak akkor erősödhetnek, ha az energia csökkentő ingerek által előidézett életfolyamatok (állatokban disszimiláció okozta hőleadás és mechanikai munka, növényekben disszimiláció) is fokozódnak, tapasztalatilag igazolja az állatok anyagcseréjének önszabályozását kimondó törvény, mely szerint a disszimiláció és asszimiláció aránya mindig 1.[10]

A növények esetében tételünket igazolja az oxigénbuborékok számának kísérleti meghatározása fényben és árnyékban. A megvilágítás intenzitása az asszimiláció, az időegység alatt felszálló oxigénbuborékok száma a disszimiláció mértékét adja. A kísérlet megmutatja, hogy a disszimiláció az asszimilációval párhuzamosan változik.

A tapasztalat azt is igazolja, hogy a kétféle életfolyamatok viszonya ugyan állandó, de abszolút értékük mindig korlátozott és a fajtól függ. Ha tehát a megfigyelés során olyan körülményeket teremtünk, melyek folyamán az energianövelő ingerek határtalanul tovább hatnak és mégsem áll be egyensúly, tehát nem következik be halál, katasztrófa, akkor biztosan találhatunk ezen inger által feltételezett olyan életfolyamatokat, melyek vagy mint fokozott *életfunkciók* vagy — ha ilyeneket nem tudunk kimutatni — mint az inger hatását csökkentő életfolyamatok jelentkeznek, pl. a klorofillszemcsék átrendeződése, fokozott fényhatás esetén vagy — ami hasonló — a pupillareakció ugyancsak fokozott fényhatásra. Ezek olyan életfolyamatok, melyek energiaforrásai azonban szintén csak az energianövelő ingerek lehetnek. Mivel a felvett energiamennyiség egészében regulatív életműködéssé alakul át, ezen életfolyamatok éppen a fokozott energianövelő ingert közömbösítik. Fenti példánkban a klorofillszemcsék átrendeződéséhez szükséges munkát a beeső fény feleslege fedezi, a fölös fényenergia a növényi sejt átrendezésének munkájává alakul át.

Energianövelő ingerek által előidézett életfolyamatokat korlátozó és a fokozott energianövelő ingerben energiaforrásukat lelő hasonló életfolyamatokat bizonyos körülmények között valószínűleg állatokban is találhatunk (például a szívizom fokozott munkájának energiaforrása a fokozott vérnyomás).

VIII. AZ ORGANIZÁCIÓ FOKA, A TERMÉSZETES KIVÁLOGATÓDÁS IRÁNYA, A FIZIOLÓGIAI EGYSÉG

Előző fejezetünkben kimutattuk, hogy az összes élőlényekre jellemző alkalmazkodás lényege az ingereknek és életfolyamatoknak az a meghatározott viszonya, mely általános elveinkből adódik. Láttuk továbbá, hogy az élőlények állapotváltozása, tehát az életfolyamatok mértéke szükségszerűen korlátolt. Ennek határértéke az élőlény fajától függően különböző, és meg-

[10] A növekedő soksejtű állatokon észlelt viszonyoknak nem szabad félrevezetni bennünket, mert mint a sejttannal foglalkozó fejezetünkben részletesen kifejtjük, ezekben az előző fejezet törvényeinek megfelelően szaporodás játszódik le.

határozza az alkalmazkodás mértékét. Ennek a határnak, azaz az alkalmazkodásnak mértékét azok a legerősebb ingerek, környezeti állapotváltozások adják meg, melyek esetén az általuk feltételezett és irányukban megszabott életfolyamatok szükségszerűen adott határukat még nem érik el. Ha ennek a fajonként különböző, de elveinkből a priori, szükségszerűen adódó határnak a túllépését *katasztrófának* nevezzük, akkor definíciónk figyelembevételével egyszerűen azt mondhatjuk, hogy *az élőlény alkalmazkodásának fokát azon legerősebb ingerek összege határozza meg, melyek még nem vezetnek katasztrófához.*

Vizsgáljuk meg ezek után, hogy miyen tényezőktől függ az alkalmazkodás foka. Két tényező szabja meg, hogy milyen erősek lehetnek az ingerek, tehát a környezet állapotváltozásai anélkül, hogy katasztrófát idéznének elő: 1. az élőlény azon állapotváltozásainak (életfolyamatoknak) szükségszerű határértékei, amelyeket a környezet energianövelő állapotváltozásai (ingerek) feltételeznek és határoznak meg, 2. az élőlény azon állapotváltozásainak (regulatív életfunkcióinak) szükségszerű határértékei, amelyeket a környezet energiacsökkentő állapotváltozásai feltételeznek és határoznak meg.

Az első tényezőt röviden az *asszimiláció határának* nevezhetjük. Ez az energiafelvevő képesség határa. A VI. fejezetben már láttuk, hogy ez a határ szükségszerű és meghatározza az élettartamot is. A második tényező tulajdonképpen az életfunkciók intenzitásának mértéke, amit a *disszimiláció határának* nevezhetünk, ha a legnagyobb lehetséges energialeadást értjük alatta. Energialeadás azonban csak regulatív életfolyamatok alakjában következhet be. A második tényező tehát tulajdonképpen a regulatív életfolyamatok összege. Ezt a második tényezőt, a disszimiláció határát szükségszerűen az előbbi, az asszimiláció határa determinálja: *minél magasabb az asszimiláció határa, annál nagyobb a regulatív életfolyamatok összege, s éppen ezek a tényezők határozzák meg az alkalmazkodás mértékét.*

Az alkalmazkodás fokát alapul véve megkísérelhetnénk az élőlények felosztását. Ez nyilvánvalóan egybevágna az élőlények biológiában szokásos, „magasabb rendű" és „alacsonyabb rendű" szervezetekre való felosztásával, hiszen az alkalmazkodás fokának meghatározásában részt vesz a regulatív életfolyamatok összege. Általában annál „magasabb rendűnek" tekintünk egy szervezetet, minél tökéletesebbek e regulatív életfolyamatai. Mint láttuk, az életfunkciók összege azonban a legszorosabb összefüggésben áll más tényezőkkel, például az asszimiláció határával, ez pedig az élettartammal. Amennyire nem elégíthetnek ki a „magasabb rendű" és „alacsonyabb rendű" élőlény kifejezések, épp annyira nem kielégítő az életfunkciók összeségének intenzitása, mint ezen sorrend mértéke.

Az alkalmazkodás fokán alapuló felosztáshoz meg kell tehát vizsgálnunk az asszimiláció és disszimiláció határának összefüggését más tényezőkkel. Szem előtt tartjuk a VI. fejezetben mondottakat, ahol kifejtettük azt a tételt, hogy minden élőlénynek vissza kell térnie a „kiindulási" alakhoz. Az első és a második kiindulási alak fellépése között eltelt időt az élőlény élettartamának nevezzük. Az élettartamot részben meghatározza az asszimiláció határa, éspedig minél magasabban van ez az érték, annál hosszabb az élettartam. Minél magasabban van az asszimiláció határa, annál magasabb a disszimilációé is. Az asszimiláció és disszimiláció határát az élet folyamán lejátszódó asszi-

milációs folyamatok, valamint a regulatív életfolyamatok összege adja meg. Az élettartam meghatározásában azonban nem csupán ezen határok abszolút értéke, hanem a határok elérésének sebessége, azaz az összes életfolyamatok intenzitása is szerepel. Minél intenzívebbek az életfolyamatok, annál rövidebb az élettartam. Az élettartam tehát az alkalmazkodás fokával egyenes, az életfolyamatok intenzitásával viszont fordított arányban áll. Az élettartam egyenlő az alkalmazkodás fokának és az életfolyamatok intenzitásának hányadosával.

Az élőlények „magasabb" és „alacsonyabb" szervezettség alapján történő felosztásában tehát nemcsak az alkalmazkodás fokára, hanem az élőlény élete folyamán lejátszódó összes életfolyamatok összegére is tekintettel kell lenni. Egy ilyen felosztásban figyelembe kell venni továbbá a következőket: 1. az élőlény összes állapota változásainak összegét, tehát az asszimiláció határának és a disszimiláció ettől függő határának értékét, azaz az alkalmazkodás fokát, 2. az állapotváltozások, tehát az életfolyamatok intenzitását. Természetesen annál magasabb szervezettségűnek tartunk egy élőlényt, minél nagyobb az egész élete során lejátszódó életfolyamatok összege (az alkalmazkodás foka) és minél intenzívebbek ezek. Az organizáció foka egyenlő az alkalmazkodás fokának és az életfolyamatok intenzitásának szorzatával. Az életfolyamatok összege, az alkalmazkodás foka természetesen függ attól az időtartamtól, amelyben a folyamatok lejátszódnak, azaz függ az élettartamtól. Minél hosszabb az élettartam, annál nagyobb az alkalmazkodás foka. Ha az egyik tényező, az alkalmazkodás foka, növekszik, az élettartamnak is növekedni kell, ha azonban a másik tényező, az intenzitás is növekszik, ezzel együtt jár az élettartam csökkenése. Egy magasabb fokon szervezett élőlény alkalmazkodási fokának sokszorosan nagyobbnak kell lennie ahhoz, hogy az életfolyamatok nagyobb intenzitása ellenére se csökkenjen az élettartam olyan mértékben, ami az alkalmazkodása fokát ismét szűkítené.

Nem folytatjuk tisztán elméleti gondolatmenetünket, bár még pontosabb és talán nem is eredménytelen elemzést tesznek lehetővé. Csupán arra utalunk, hogy a most levezetett fogalmak — élettartam, alkalmazkodási fok, organizáció és az életfolyamatok intenzitása — valamint ezek fentebb kifejtett viszonyai részletesebb vizsgálat során világosabban megmutathatják az organizáció fokának jelentőségét és így a természetes kiválogatódás fogalmát. A szelekció módjának különböző elméleteivel nem foglalkozunk, csupán arra utalunk, hogy maga a természetes kiválogatódás fogalma szorosan összefügg a „magasabb rendű" és „alacsonyabb rendű" szervezetekről alkotott bizonytalan elképzelésekkel és ha szelekcióról beszélünk, akkor világosan kell látnunk ennek irányát, tendenciáját, tehát a szerveződés fokát meghatározó tényezőket. Ha csak a fenti összefüggéseket tartjuk szem előtt, ezeket a tapasztalat szemlátomást igazolja. A természetben azt látjuk, hogy a szelekció, tehát az egyik élő faj kifejlődése a másikból valóban oly irányban halad, hogy növekedik az alkalmazkodási fok és az életfolyamatok intenzitásának szorzata. Látjuk azt is, hogy ebben, a fentiek értelmében, fontos szerepet játszik az élettartam. Az állatvilágban ezért ismerünk olyan állatokat, melyeknek bár viszonylag nagyobb az alkalmazkodási fokuk, asszimilációs határuk és így élettartamuk is, azonban életfolyamataik intenzitása

kicsi; „magasabb" osztályokban viszont találhatunk fajokat, melyeknek alkalmazkodási foka valamivel kisebb, asszimilációs határa és élettartama kisebb, de életfolyamataik intenzívebbek stb. *A természetes kiválogatódás iránya nyilvánvaló: az életfolyamatok intenzitása az asszimiláció határának, az alkalmazkodás fokának és az élettartamnak egyidejű növedékésével ezen tényezők imént kifejtett kölcsönös viszonya ellenére növekedik.*

Ahogy az általános biológia feladatának tartja a különböző fajok kapcsolatának kiderítését és e kapcsolatok magyarázatát a természetes kiválogatódás elmélete segítségével, épp úgy feladatának tekinti annak tisztázását is, hogy milyen általános feltételek szükségesek ahhoz, hogy egy élőlény egy másiknál szervezettebb legyen. Ezeknek az általános feltételeknek bizonyos általánosan meglevő regulatív berendezésekben kell rejleni. Úgy véljük, hogy éppen ezen feltételek vizsgálatában bizonyos mértékig hasznos útmutatót jelenthetnek az alapelveinkből levezetett fogalmak és bemutatott összefüggéseik sora. (Még kísérleti lehetőségek is adódnak, például megkísérelhetjük megváltoztatni az asszimiláció határának fokozása útján az élettartamot vagy az életfolyamatok intenzitását stb. Ebben a vonatkozásban azonban kizárólag a regulatív életfolyamatok megváltoztatására gondolhatunk. A lényeg éppen abban rejlik, hogy melyek azok a regulatív tényezők az élőlényben, amelyek ezeket a tényezőket befolyásolják. Támpontot nyújthatnak a magasabb rendű fajokban újonnan fellépő szervek, mert valószínűleg éppen ezek módosítják a fentebb említett tényezőket: az asszimiláció határát stb.)

Ha a szelekciót követőleg az élőlények organizációs fok szerinti sorrendjéről beszélünk, szükségszerűen felmerül a sor első tagjának problémája. A biológiában ez a kérdés különböző elméleteket és nagyrészt tisztán spekulatív meggondolásokat eredményezett az élet keletkezéséről és az élet fiziológiai egységéről.

Vizsgáljuk meg röviden, hogy alapelveinkből vonhatunk-e le következtetést ezen kérdésekre? Definíciónkból és a levezetett alapelvekből következik, hogy az élőlény bizonyos általános feltételeknek megfelelő, az energetika törvényeivel azonban ellentmondásban nem levő anyagi rendszer. Az energetika törvényei tehát nem zárják ki egy élőlény keletkezésének vagy előállításának lehetőségét. Definíciónk és alapelveink azonban nem mondják ki, hogy ennek a feladatnak csak egyetlen megoldása lenne, tehát nem következik belőlük, hogy mindig ugyanazok az általános feltételek szükségesek ahhoz, hogy egy anyagi rendszer élőlény legyen. Éppen ellenkezőleg, a környezet energiaforrásai, valamint energiacsökkentő hatásai a különböző lények esetében különbözők, tehát a regulatív berendezéseknek is különbözőknek kell lenniök. Elméleti szempontból ezek az általános feltételek különböző módokon elégíthetők ki. Például már a Protozoák és Protophyták esetében is eltérő módon vannak kielégítve. Monérák, bionták, bioblasztok, tehát fiziológiai egységek feltételezését sem definíciónk sem alapelveink nem teszik szükségessé, sem a tapasztalatból nem adódik szükségszerűen, s nem is magyarázza meg a tapasztalati tényeket. A fiziológiai egységek feltételezése abból az igényből fakad, hogy egységes regulatív elvet tételezzünk fel az élőlényekben. Ugyanez jut kifejezésre, ha feltételezzük egy olyan vegyület létezését, mint a biogén (Verworn), melynek tulajdonságai lennének

azok a tényezők, melyek az összes élőlényekben kielégítenék az általunk felvázolt feltételeket. Ha nem is akarjuk kizárni ilyen egységes regulatív elv lehetőségét, mégsem lenne helyes tisztán spekulatív meggondolásokat tenni ezzel kapcsolatban. Épp így nyilvánvalóan sikertelen lenne, ha ezt a vegyületet pl. kémiailag próbálnánk elemezni. A feladat ugyanis nem az, hogy egy, az élőlényekre jellemző vegyületet, hanem, hogy egy egységes regulációs modust, tehát egy tisztán biológiai folyamatot találjunk. Ehhez viszont csak a biológiai folyamatok pontos elemzése, valamint az életfolyamatoknak az élőlényekben adott szükséges és elegendő feltételeinek vizsgálata vezethet el. Ha a különböző élőlényekben ily módon már megvizsgáltuk a különböző regulatív modalitásokat, csak akkor derülhet ki, hogy jogos-e feltételeznünk egy egységes regulációs elvet, és hogy milyen úton kell ezt minden élőlényben megkeresnünk.

IX. SEJTTAN, SEJTDIFFERENCIÁLÓDÁS, FIZIOLÓGIAI MUNKAMEGOSZTÁS

Az élőlények leglényegesebb jellemvonását abban láttuk, hogy környezetük összes energianövelő állapotváltozásait maradék nélkül olyan energiaformákká alakítják át, melyek közömbösítik a környezet energiacsökkentő állapotváltozásait; íly módon mindig rendelkeznek munkává átalakítható energiamennyiséggel és nem kerülnek egyensúlyba közvetlen környezetükkel. Az élőlény tehát a környezet energiaforrásait aszerint alakítja át különböző energiaformákká — nyomás, hő, mechanikai munka stb. —, hogy milyen energiacsökkentő hatások érik a környezetéből. Előző fejezetünkben röviden bemutattuk, hogy ezen feltételek kielégítése a priori különböző módokon képzelhető el. Ez a legalacsonyabb rendű szervezetekre éppúgy vonatkozik, mint a legmagasabb rendűekre. Ha fel is tételezzük, hogy léteznek fiziológiai egységek, tehát, hogy a legalacsonyabb szerveződési fok mellett azonos energia források ugyanúgy, ugyanolyan regulatív funkciókká alakulnak át, mint a legmagasabb rendű szervezetekben, az előző fejezet értelmében mégis azt kell várnunk, hogy a legkisebb asszimilációs határa és a legkevésbé intenzív életfolyamatai, a fiziológiai egységnek lesznek, tehát ennek lesz a legkisebb alkalmazkodási foka és élettartama (legrövidebb a két osztódás közötti időszaka, a visszatérés a kiindulási formához). Hiszen az organizáció fokát az említett tényezők határozzák meg és feltételezzük, hogy a fiziológiai egységek organizációja a legalacsonyabb fokú. Ha azonban a fiziológiai egységet mint a legalacsonyabb szerveződésű élőlényt fogjuk fel, akkor ennek ki kell elégítenie definíciónkat és alapelveinket. Egy alkotórész egyetlen tulajdonsága, például a centrosomák vagy az Altmann-féle granulumok osztódási képessége tehát nem elegendő, hogy abból a kérdéses struktúrák élőlény természetére következtessünk. A kritérium csak a fentebb megadott lehet tehát, hogy a kérdéses alkotórész valóban nem kerül adott környezetével egyensúlyba és minden felvett energiát az inaequilibrium-állapot fenntartására használ fel, minden funkciója regulatív és ugyanakkor *független azon sejt életfunkcióitól*, melynek alkotásában részt vesz. (A

kísérleti kontroll sejtanyag tenyésztése lenne.) Ugyanezt Verworn a következőképpen fejezi ki: „Teljesen helytelennek látszik olyan rendszereket elemi szervezeteknek neveznünk, amelyeknek megfelelőit nem ismerjük a szabadon élő szervezetek között" (Allg. Physiol. VI. Aufl. 1915. 73. oldal). Ha egyre lejjebb szállunk az élőlények sorában, az organizáció foka szerint valóban csökkenni látjuk az életfolyamatok intenzitását, az asszimiláció határát, az alkalmazkodás fokát és az élettartamot, pontosabban e kettő szorzatát és végül elérkezünk az „egysejtű" élőlényekhez. Ezek körében még mindig megtaláljuk az organizáció különböző fokozatait. Infuzóriumok esetében a fenti szorzat nyilván sokszorta nagyobb, mint például az egysejtű hasadógombák esetében. Az infuzóriumok organizációs foka tehát magasabb, mint a hasadógombáké. A fiziológiai egységek keresésekor azon „egysejtű" élőlényeket kellene felkutatnunk, melyek esetében a fenti szorzat a legkisebb értéket veszi fel. Azt tapasztalnánk azonban, hogy ezek az utánuk következő organizáltabb „egysejtű" élőlényekkel nem olyan a viszonyban vannak, mint az egység a sokasággal. A helyzet már a *különböző egysejtű élőlények esetében is az, hogy* definíciónkban és alapelveinkben kimondott *általános feltételek egészen különböző módokon valósulnak meg.* Ha azonban a különböző „egysejtű" élőlények ezeket a feltételeket eltérő módon teljesítik, ha tehát organizációs fokuk igen eltérő, miért foglaljuk őket össze mint „egysejtűeket", mi a közös bennük?

A probléma megoldásához ismét vissza kell térnünk korábban levezetett tételeinkhez. Mondottuk, hogy növekedés ad infinitum nem létezhet, tehát az asszimilációnak szükségszerű határa van. Ebből adódott, hogy előbb vagy utóbb feltétlenül be kell következnie az osztódásnak és a kiindulási alakhoz való visszatérésnek. *Az egysejtűekben közös, hogy az asszimiláció határának elérésekor szükségszerűen bekövetkezett osztódásuk egyben visszatérést jelent a kiindulási alakhoz és az asszimiláció határának csökkenésére vezet.* Előző fejezetünk szerint a természetes kiválogatódás az organizáció fokát, ezáltal az asszimiláció hatását és az alkalmazkodás fokát növeli. Az egysejtűekkel ellentétben a természetes kiválogatódás tendenciájának, vagyis az organizáció *magasabb fokának megfelelően azt látjuk, hogy a soksejtű szervezetek kiindulási alakja (a petesejt) a szükségszerű osztódáskor nem tér vissza a kiindulási formához és nő az asszimiláció határa.* Ezt egy regulatív elv biztosítja, melynek lényege az, hogy az élőlény kiindulási formája (a petesejt) osztódik és két kiindulási formát képez, melyek azonban kapcsolatban maradnak oly módon, hogy bármelyiknek állapotváltozásai mint a közvetlen környezetlen bekövetkező állapotváltozások hatnak a másikra. Az asszimiláció határa további emelkedésének, vagyis az élőlény további növekedésének következtében újabb osztódásoknak kell bekövetkezniök. Sok kiindulási forma keletkezik, melyek azonban a fenti regulatív elvnek megfelelően kapcsolatban maradnak az előbb elmondott módon. Így válik lehetségessé az asszimiláció és alkalmazkodás fokának, az életfolyamatok intenzitásának, valamint az élettartamnak jelentős növekedése. Eközben az ismételt osztódások során az említett módon összefüggésben maradó és a kiinduló formáknak megfelelő élőlények összes életfolyamatainak jelentősen meg kell változniuk, hiszen a II. fejezet értelmében az összes életfolyamatokat a környezet állapotváltozásai tételezik fel és határozzák meg bizonyos határokon belül.

Minthogy azonban az organizáció fokozódását éppen az összefüggésben maradás, az ismételt osztódások során létrejövő élőlény biztosítja, miközben az egyik élőlény állapotváltozásai a másikra mint a közvetlen környezetben bekövetkező állapotváltozások hatnak és megfordítva, következik, hogy így az osztódás útján létrejött összes élőlények életfolyamatai bizonyos határokon belül kölcsönösen feltételezik és meghatározzák életfolyamataikat.

E fejtegetések után definiálhatjuk a biológiában használatos sejtfogalmat. *Sejtnek azt az élőlényt nevezzük, mely a szükségszerűen bekövetkező osztódása során a kiindulási formának megfelelő élőlényeket, vagyis a maga hasonmását hozza létre, amelyek életfunkcióit nem szükségszerűen az első élőlény életfunkciói mint környezeti állapotváltozások tételezik fel és határozzák meg.*

Az egysejtű élőlények esetében pl. azt látjuk, hogy a létrehozó élőlény az osztódás útján újonnan keletkezett élőlényeket életfunkcióival egyáltalán nem befolyásolja, és így az utóbbiak tökéletesen megfelelnek a kiinduló alaknak. A magasabb szervezettségű élőlényekben azonban, melyek magasabb szervezettségét az újonnan keletkezett élőlények összefüggésének fenntartása biztosítja (azaz a soksejtű élőlényekben), fellép az életfunkciók kölcsönös befolyásolása. A *soksejtűekben azért nevezzük sejtnek a kiindulási alak osztódása útján keletkező és összefüggésben maradó élőlényeket, mert életfolyamataikat nem szükségszerűen tételezik fel és határozzák meg a többi osztódás útján keletkezett élőlények életfolyamatai, tehát a többiektől függetlenül is, mint élőlények tovább létezhetnek.*

Úgy érezzük, hogy definíciónk azt határozza meg, amit eddig valóban sejtnek neveztünk. Úgy véljük azonban, hogy a biológiában többnyire szokásos meghatározások — „a sejt a legalacsonyabb rendű individuum", „a sejt elemi szervezet" — már csak azért sem lehetnek tökéletesen kielégítőek, mert már az egysejtűek körében különböző, igen változatos organizációs fokon álló sejteket találunk. Ne nevezzük mindezeket sejteknek? A biológia szóhasználatában mást szoktak sejtnek nevezni és az, amit mi mint sejtet meghatároztunk, pontosan megfelel a szóhasználatnak. Látjuk azonban, hogy ez a szóhasználat nem volt véletlen, és hogy azok az élőlények, amelyeket mi, mondhatnánk ösztönös biztonsággal sejtnek neveztünk, valóban bírtak valami közös vonással. Lényegében ugyanaz történt itt is, mint az élőlény, erő stb. fogalmakkal. Ez az összes természettudományokra nagyon tipikus folyamat abban áll, hogy a különböző természetű jelenségek közös vonásait ösztönösen meglátják és egy névvel illetik, még mielőtt az összefüggést helyesen felismerték volna, bár az I. fejezet értelmében csupán ez után lehet az összefüggést pontosabban megfogalmazni és tisztázni, hogy termékeny-e vagy nem? A megtalált és termékenynek bizonyult összefüggések megjelölésére gyakran a szóhasználatban szereplő neveket választjuk, bár a kettőnek egymáshoz kevés vagy semmi köze sincs. Bár a „sejt" vagy „elemi szervezet" kifejezéssel más képzet állt kapcsolatban, úgy véljük, hogy éppen a definíciónkban adott összefüggés az, amelyet ösztönösen kerestek és a kérdéses szóval megjelöltek. Most még meg kell vizsgálnunk, hogy ez az összefüggés termékenynek bizonyul-e?

Azt találtuk, hogy minden élőlénynek szükségszerűen van egy asszimilációs határa, hogy le kell bontania az asszimilált anyagokat és vissza kell térnie a kiindulási formához, tehát osztódnia, szaporodnia kell. Láttuk,

hogy az asszimiláció határa az organizáció fokával általában növekedik, valamint, hogy az asszimiláció e határának és így az organizáció fokának növekedését a soksejtű szervezetekben egy új elv fokozhatja, melynek lényege az, hogy az ismételt osztódások ellenére a keletkezett élőlények kapcsolatban maradnak és életműködéseikkel részt vesznek a többiek életfunkcióinak tételezésében és meghatározásában. Az ilyen módon összefüggésben maradó élőlényeket nevezzük sejteknek és az ilyen sejtekből álló élőlényeket nevezzük soksejtű élőlényeknek, ezek asszimilációs határa és így organizációs foka megnövekedett. *A soksejtű élőlényekre éppúgy érvényesek alapelveink és az azokból levezetett tételek, mint az őket felépítő egyes sejtekre.*

Minden soksejtű élőlény egyetlen sejtből keletkezik, oly módon, hogy, mint mondottuk, a szükségszerű osztódások során keletkező kiindulási alakok, a „sejtek" összefüggésben maradnak. Ez az összefüggés abban áll, hogy bármelyik sejt állapotának változásai, tehát életfunkciói, mint környezeti állapotváltozások hatnak a többi sejtekre, tehát minden sejt életfunkciója a másik számára ingert jelent és viszont. Előző fejezetünkben viszont kimutattuk, hogy minden inger egy életfolyamatot tételez fel és, hogy az életfolyamatok irányát az ingerek határozzák meg. A sejtek említett összefüggései következtében tehát más ingerek már más életfolyamatokat tételeznek fel. Az osztódás során keletkezett sejtek életfunkcióinak meghatározásába bekapcsolódnak a többi sejtek életfunkciói. *A többi sejtek életfunkciói, mint környezeti változások, tehát mint ingerek által keletkező kiinduló alakok, a sejtek életfunkcióiban kiváltott és meghatározott változásokat nevezzük a soksejtű szervezetet alkotó sejtek differenciálódásának és fiziológiai működésmegosztásának. A sejtek e differenciálódását tehát egyedül és kizárólag a környezetnek az a változása tételezi fel és irányítja, amely a kiindulási alakból osztódás útján származó élőlények összefüggésben maradásában áll. A differenciálódás és a fiziológiai munkamegosztás tényét és formáit kizárólag az említett összefüggésben rejlő környezeti változásból vezethetjük le és magyarázhatjuk meg.* Ezért más magyarázatok — például Hiss elképzelése a „szervképző csíraterületekről" vagy Roux elképzelése az öndifferenciálódásról, mely lényegében ugyanazt jelenti — véleményünk szerint feleslegesek és szerintünk Roux kísérletei felfogásunknak megfelelően értelmezhetők. Roux „komplex", „determináló tényezőinek" jelentőségét nem vitatjuk, azonban Roux maga is azt mondja, hogy „minden öndifferenciálódás kizárólag a terület részeinek differenciáló kölcsönhatásában, tehát ezen részek egymástól függő differenciálódásában rejlik" (Bemerkungen zur Analyse des Reizgeschehens usw. Arch. f. Entw.-Mech. 46. kötet 493. oldal). A differenciálódást nem magyarázhatjuk egyenlőtlen osztódással sem, és különösen nem a sejteket érő ugyanazon környezeti hatásokkal, amelyek már a petesejtre is hatottak. Hiszen a petesejt, mint minden más sejt, osztódásakor *önmagához hasonló* élőlényeket hoz létre. Mivel az összes életfunkciókat a környezet állapotváltozásai határozzák meg, a keletkezett sejtek nem különböznének funkcióikban a petesejttől, ha csupán ugyanazok a környezeti hatások érnék, mint a petesejtet. Ez következik sejtdefiníciónkból is. Ez az egyszerű meggondolás szükségszerűen mutatja, hogy éppen a sejtek kölcsönös kapcsolata és életfunkcióinak kölcsönös hatása az az egyetlen körülmény, mely differenciálódásukat meghatározza. E logikus következtetéshez hasonlóan világosan

mutatják ezt Driesch és Hertwig ismert kísérletei, melyekből kiderült, hogy a tengeri sün- vagy békapete első két vagy négy blastomérája, ha egymástól elkülönítjük, egymáshoz és a petesejthez hasonló sejtek, amelyekből ugyanolyan sejtek, ugyanolyan élőlények fejlődnek. Más tényekben is felfogásunk bizonyítékát látjuk. A sejttenyészeteken nyert eredmények szerint (amennyiben azokat kielégítően megerősítik) a differenciált kötőszöveti sejtek a tenyészetben mindig kevésbé differenciálttá válnak és visszatérnek az „embrionális típushoz". Egyáltalán nem kell azonban in vitro kísérletekig visszanyúlnunk. A rosszindulatú daganatsejtek, melyekről feltételezzük, hogy kevésbé állnak a testi sejtek hatása alatt, épp ilyen „dedifferenciálódást" mutatnak, melynek szinte magától adódó magyarázata éppen a kapcsolatok megszűnésében rejlik.

A gondolkodás szükségszerű logikája és egy sor megfigyelés mutatja tehát, hogy *kizárhatjuk a sejtdifferenciálódás más okait és ennek szükségszerű és elégséges feltételét a sejtek említett kapcsolatában kell keresnünk.* De ugyanehhez az eredményhez jutottunk el alapelveink és fentebb adott sejtdefiníciónk alapján is.

Kizártuk egy másik feltétel lehetőségét és ily módon bizonyítottuk tételünket. A speciális biológia feladata a közvetlen bizonyítás, tehát annak igazolása, hogy a fenti összefüggésből a soksejtű élőlény összes differenciálódási folyamata és sejtfunkciói megmagyarázhatók. Ez a feladat azonos harmadik elvünk, tehát az összes életfolyamatok szükségszerűen regulatív jellegének bizonyításával, hiszen a sejtek fentebb pontosabban bemutatott összefüggése éppen abban rejlik, hogy a sejtek életfunkciói más sejtek számára energianövelő vagy csökkentő hatásokat jelentenek. Mondottuk azonban, hogy a soksejtű élőlények és az egysejtűek törvényei azonosak, tehát a soksejtűekben is az egyensúlyi állapot elkerülésére kell felhasználni minden felvett energiát, azaz az egyes sejtek kölcsönös befolyásának is regulatívoknak kell lenniük. A biológia feladata éppen az ilyen regulatív biológiai jelenségek törvényeinek kiderítése és visszavezetése az alapelvekre.

Mondottuk, hogy az osztódás során keletkezett sejtek dedifferenciálódnak a kiinduló alakká, ha eltávolítjuk őket a kötelékből. Ezt a tapasztalat bizonyos határok közt igazolta és elképzelhető, hogy egészen ideális kísérleti feltételek között egy igen organizált élőlény legdifferenciáltabb sejtjei is dedifferenciálódhatnának. A növények világában például igen differenciált sejtek és szövetek is képesek dedifferenciálódni és redifferenciálódni (l. a dugványokkal történő szaporítás jelenségeit). Általános tapasztalat szerint azonban az erősen differenciált sejtek már nem szoktak többé a kiindulási formává dedifferenciálódni. Ezért kell pusztulniok azoknak a részeknek, melyek nem alakulnak vissza a kiindulási típussá, minthogy a törvény kimondja: ha egy élőlény nem megy át maradék nélkül a kiindulási alakba, akkor a kiindulási alakok megmaradnak, de a képzésükre fel nem használt rész szükségszerűen elpusztul. Ha tehát a soksejtű élőlény összes sejtjei visszaalakulnának a kiindulási alakká, akkor egyetlen résznek sem kellene meghalnia.

Ha tehát nagyszámú sejt összefüggésben marad egymással, a szelekció tendenciájának megfelelően növekedik az asszimiláció határa, a regulatív életfunkciók intenzitása és száma, az alkalmazkodás foka és az élőlény

élettartama, ezzel szemben csak kevés sejt kerül újra felhasználásra a kiindulási alak képzésére és a többség ezért szükségszerűen elpusztul. Az állat és növény egy látszólagos különbsége, hogy a növényi élőlény látszólag korlátlanul növekedhet. A különbség csupán annyi, hogy a növényekben az elhalt sejtek (állandó sejtek) kapcsolatban maradnak az élőlénnyel.

X. A REGENERÁCIÓ

Jelen fejezetünkben alapelveinket és levezetett tételeinket egy olyan jelenségre alkalmazzuk, mely szintén jellemző az összes élőlényekre és csak azokra, s ez a regeneráció. A regeneráció jelenségének tehát következnie kell az élőlényekre érvényes alapelvekből, azokból le kell tudnunk vezetni. Röviden megpróbálkozunk a levezetéssel, majd megvizsgáljuk, hogy általános elveink nyújtanak-e bizonyos útmutatásokat arra, hogy hol keressük a regenerációs jelenségek tapasztalt sajátosságainak magyarázatát, és hogy ezek az útmutatások elvezetnek-e bennünket olyan kísérletekhez, melyek segítségével a regeneráció területén újabb termékeny összefüggéseket lelhetünk fel?

Meg kell vizsgálnunk, hogy milyen állapotváltozások, tehát milyen életfolyamatok játszódnak le az élőlényben, ha annak egy része valamilyen külső hatás következtében levált. Levonhatunk-e valami következtetést erre vonatkozólag alapelveinkből és a belőlük levezetett tételekből? Megfelel-e a tapasztalatnak?

Ha egy élőlény egy részét eltávolítjuk anélkül, hogy beavatkozásunkkal túllépnénk az alkalmazkodás határán, tehát anélkül, hogy katasztrófát idéznénk elő, akkor ennek eredményeképpen: 1. az eltávolított terület közvetlen szomszédságában lévő részekre ekkor a környezet megváltozott állapotváltozásai, megváltozott ingerei hatnak, hiszen a leválasztott részek életfolyamatai helyett most a környezet állapotváltozásai hatnak rájuk, 2. miután minden életfolyamat szükségszerűen regulatív, ilyenek voltak azok is, melyek a leválasztott részekben mentek végbe, így tehát bizonyos szabályozó életfolyamatok kiestek. A kiesett életfolyamatok vagy életfunkciók olyanok voltak, amelyek az egyensúlyi állapot beállta, tehát a halál elkerülésére irányultak és azokat is, az összes életfolyamatokhoz hasonlóan, a környezet állapotváltozásai tételezték fel és bizonyos mértékben meghatározták. A leválasztott részekkel közvetlenül szomszédos részek tehát az új ingereknek megfelelően más életfolyamatokat végeznek, amelyek szintén szükségszerűen regulatívak, de azokat már az új ingerek határozzák meg (l. alkalmazkodás). Miután azonban az ingerek ugyanazok maradtak, amelyek a leválasztás előtt az eltávolított részekre hatottak, és így azok életfolyamatainak meghatározásában részt vettek, a többi életfolyamatokat meghatározó környezeti állapotváltozások pedig változatlanok maradtak, így az eltávolított terület által határolt részek életfolyamatai ugyanúgy lesznek meghatározva, mint az elválasztott részeké voltak. Ily módon ezek az életfolyamatok is szükségszerűen regulatívak lesznek és miután ezek is ugyanazon állapotváltozásokkal szemben gyakorolják regulatív funkcióikat, mint a leválasztott részek, éppen olyan regulatív funkciókat végeznek majd. Az eltávolított

részekkel közvetlenül határos részek funkciói tehát szükségszerűen ugyanazok lesznek, mint voltak, minthogy ezek is regulatívak és ezenkívül még az eltávolított részek korábbi funkcióit is szükségszerűen elvégzik. Miután az eltávolított részek szintén vettek fel energiát, asszimiláltak, a velük szomszédos részek fokozottabban asszimilálnak majd, növekednek és az asszimilált energiában mutatkozó többletet azon szabályozó funkciókra használják fel, melyek a leválasztott részek sajátjai voltak. Ha tehát egy élőlény egy részét oly módon távolítjuk el, hogy beavatkozásunk nem haladja meg az alkalmazkodás határát, akkor a leválasztott részeket közvetlenül határoló részek növekednek és az új részek funkciói ugyanolyanok lesznek mint az eltávolított részeké voltak. Ez azonban éppen a tapasztalatból általánosan ismert regeneráció jelensége. *A regeneráció tehát az alkalmazkodásnak, azaz az életfolyamatok környezeti változások által történő meghatározásának különleges esete.*

A regeneráció jelensége tehát nem csodálatosabb, mint az alkalmazkodás bármely más jelensége, például a bizonyos hatások által kiváltott, fokozott asszimiláció vagy bármilyen más szabályozó életfunkció. Csupán a regeneráció esetében e kettő — a fokozott asszimiláció és a regulatív életfunkció — egybe esik, oly módon, hogy a környezeti állapotváltozások által asszimilált részek egyidejűleg elvégzik a környezet állapotváltozásai által meghatározott regulatív életfunkciókat is.

Említettük, hogy a leválasztott részek életfolyamatai szükségszerűen regulatívek voltak. A fokozott asszimiláció eredményeképpen kialakuló részekben lejátszódó regulatív életfolyamatoknak tehát szintén szabályozó jellegűeknek kell lenniök. Általános formában azonban nemmel kell válaszolnunk arra a kérdésre, hogy ezen szabályozó életfolyamatoknak ugyanazoknak kell-e lenniök. Elképzelhető ugyanis, hogy más, de szintén regulatív folyamatok is elláthatják ugyanezeket a regulatív életfunkciókat, tehát ugyanúgy képesek az egyensúly beállta ellenében hatni. A tapasztalat szerint sem mindig pontosan az elvesztett testrész jelenik meg a regenerációban, megjelenhet egy filogenetikusan ősibb alak is (Weismann).

Meggondolásaink érvényesek valamennyi élőlényre, az egysejtűekre épp úgy, mint a magasrendűen szervezett soksejtűekre. Vizsgáljuk meg tehát, hogy levezethetjük-e, megmagyarázhatjuk-e elveinkből a soksejtű, magas fokon organizált élőlények regenerációs jelenségeit, tehát a sejtek szaporodását, a különböző mértékben differenciált szövetek eltérő regenerációs képességét is?

A soksejtű élőlények egy részének eltávolítása mindig több-kevesebb, bizonyos értelemben differenciált sejt eltávolítását jelenti, a regeneráció pedig a leválasztott részekkel szomszédos sejtek proliferációjának a megindulását. Az első kérdésre tehát, hogy mi idézi elő a sejtek proliferációját, a fentiek alapján könnyű felelnünk. A szomszédos sejtek eltávolításával az ily módon megváltozott környezet állapotváltozásai (tehát már nem az eltávolított szomszédos sejtek életfolyamatai) lesznek azok az ingerek, melyek meghatározzák e sejtek életfolyamatait. A hatás olyan, hogy a fentiek értelmében e sejtek asszimilációja fokozódik. E sejtek túllépnék asszimilációs határukat és ezért szükségessé válik osztódásuk, a sejtproliferáció.

A sejtproliferáció oka tehát nem valamilyen ismeretlen növekedésgátló tényező kiesése vagy valamely, közelebbről meg nem határozható „formatív inger", hanem a megváltozott környezet által kiváltott fokozott asszimiláció. Ez, mint minden más életfunkció, regulatív jellegű, tehát ezt is az élőlényben levő bizonyos regulatív berendezések tételezik fel, mégpedig olyanok, amelyek az élőlényekben állandóan megvannak, hatnak és befolyásolják a sejtek asszimilációját. Magasabb rendű állatok esetében például az asszimilációt közismerten befolyásoló belső elválasztású mirigyek a regenerációra is hatnak. A pajzsmirigyműködés kiesése vagy csökkenése például módosítja a regenerációt (sebgyógyulást)[11].

A proliferáció során keletkező sejteknek, az élőlényekről általában elmondottak értelmében ugyanazon életfolyamatokat kell végezniök, mint az eltávolított sejteknek, tehát ugyanúgy kellene differenciálódniok. (Ez nem abszolút szigorú követelmény, hiszen, mint mondottuk, eltérő folyamatok is biztosíthatják ugyanazon regulatív funkciókat.) Ez a követelmény a tapasztalatban különböző mértékben érvényesül. Ha meg akarjuk vizsgálni, hogy milyen általános feltételek határozzák meg a regeneráció során keletkezett sejtek differenciálódását, akkor az előző fejezetben levezetett tételeinkhez kell tartanunk magunkat: 1. a sejtek az osztódáskor a kiindulási alaknak megfelelő sejteket hoznak létre, melyek életfunkcióit nem szükségszerűen a szomszédos sejtek életfunkciói tételezik fel és határozzák meg, 2. a sejtek differenciálódását egyedül és kizárólag a szomszédos sejtek életfunkcióinak hatása idézi elő. Ez a két tétel a regenerációra is érvényes, tehát *a sejtproliferáció a regeneráció során olyan sejteket hoz létre, melyek keletkezésükkor még nem differenciált szöveti sejtek, hanem a kiindulási alaknak megfelelő „indifferens", „embrionális" sejtek.* Ezek épp úgy differenciálódnak, mint az eltávolított sejtek, mert ugyanolyan kötelékben vannak, vagyis ugyanazon szomszéd sejtek ugyanolyan hatása alá kerülnek. Egy differenciált — például máj, vese stb. — szövet regenerációja során nem máj-, vesesejtek stb., hanem indifferens sejtek keletkeznek, melyek azután máj-, vesesejtekké stb. differenciálódnak. Hogy valóban ez a helyzet, azt kevésbé organizált élőlényeken láthatjuk, melyek differenciáltabb szövetei is jelentős mértékben regenerálódhatnak. Gondoljunk a növényekre, a szalamandrák teljes végtagjainak regenerációjára, a gőte szem regenerációjára stb. Ezen esetekben nyilvánvaló, hogy valóban indifferens sejtek később bekövetkezett differenciálódásáról van szó.

Tehát a szöveti regeneráció feltétele az, hogy a proliferálódó sejtek a kiindulási alaknak megfelelő, tehát „indifferens" vagy „embrionális" sejteket képesek képezni. Előző fejezetünk értelmében erre ugyan elvben minden sejt képes lenne, a tapasztalat szerint azonban a nagyon differenciált sejtek csak kevéssé képesek. Minél differenciáltabb egy szövet, annál kevésbé képes „differenciálódni", tehát annál kisebb a regenerációs képessége. Ez a jól ismert összefüggés alapelveinkből így könnyen levezethető.

Végül, ha arra vagyunk kíváncsiak, hogy hol is keressük a regeneráció feltételeit, és így kísérleteinkhez irányelveket kapjunk, akkor a fentiekből bi-

[11] *S. Biedl*, Die innere Sekretion. III. Aufl. 1916. I. köt., 191. old. *Eppinger*, Das Oedem.

zonyos útmutatást nyerhetünk. Meg kell találnunk azon regulatív tényezőket az élőlényekben, melyek a regeneráció regulatív funkcióját befolyásolják. Ilyenek a fentiek szerint: 1. az asszimiláció, tehát a regenerációra hathatunk az asszimiláció megzavarásával. Az ilyen irányú kísérletek, mint a már említett megfigyelések a pajzsmirigy működés hatásáról, további adatokat nyújthatnak ezen regulatív tényezőkről, 2. a kialakult „indifferens" sejtek differenciálódása, tehát a szomszédos sejtek hatása. „Indifferens" sejtek képződése ugyanis még nem biztosítja a regenerációt, hiszen ennek lényege éppen abban rejlik, hogy a fokozott asszimiláció következtében újonnan képzett részek, sejtek, az eltávolított részekkel azonos regulatív funkciót végeznek. Ennek magyarázata — mint előző fejezetünkben kimutattuk — egyedül és kizárólag a szomszédos részek regulatív hatásán, azaz a keletkezett sejtek és a szomszédos sejtek összefüggésén múlik. Ha tehát ezt az összefüggést kísérletesen különböző módokon meg tudjuk bolygatni, vagy ki tudjuk iktatni, akkor egy újabb kísérletes lehetőségünk van az élőlényben a regeneráció folyamán működő szabályozó tényezők vizsgálatára Az itt várható eredményekre a daganatok problémájának tárgyalása során térünk ki részletesebben.

XI. A LEBONTÁSI TERMÉKEK (FERMENTUMOK, BELSŐ ELVÁLASZTÁS, KOMPENZATORIKUS HIPERTRÓFIA)

Harmadik alaptételünk szerint az összes életfolyamatok szükségszerűen regulatívek, tehát az élőlényben felszabaduló minden energia a regulatív életfolyamatok igényeit fedezi. Miután az élőlények energiaforrásait vagy a környezet nagymolekulájú vegyületeinek kémiai energiája (állatok), vagy a környezet kémiai energiává átalakítható fényenergiája (növények) alkotják, a szervezetben felszabaduló kémiai energiákkal kapcsolatban néhány példán ellenőrizzük ennek az elvnek érvényességét. Kémiai energiákra alkalmazva alapelvünk azt jelenti, hogy a szervezetben a felvett nagymolekulájú vegyületek fokozatos lebontásakor keletkező összes vegyületek kémiai energiája olyan energia fedezésére szolgál, mely valamely regulatív életfolyamathoz szükséges. Röviden, *a szervezetben keletkezett valamennyi bomlástermék regulatív életfolyamatokat vagy életfunkciókat tételez fel.*

Ebben az összefüggésben mégegyszer hangsúlyozzuk, hogy a biológia feladata az, hogy az élőlények ilyen regulatív életfolyamatainak feltételeit kutassa, tehát megvizsgálja, hogy mely lebontási termékekek milyen életfolyamatokat idéznek elő az élőlényben. Felhasználjuk itt a sejtek, szövetek és szervek kémiájának eredményeit, bár ezek épp úgy csak a kémia egy speciális fejezetét képezik, mint például a terpének vagy a szervetlen vegyületek stb. kémiája. A biológia csak ott kezdődik, ahol a szervezetben lejátszódó regulatív életfolyamatok feltételeit kezdjük vizsgálni. És itt már más elvek és más módszerek vezetnek célhoz. Megfordított utat követnénk, ha csak azért tételeznénk fel biológiai összefüggéseket, azaz a sejtek és szövetek életfolyamatainak összefüggéseit, mert ezek összhangban állnak a kémia eredményeivel, ahelyett, hogy magukat a biológiai összefüggéseket keresnénk meg és ezen az alapon tételeznénk fel bizonyos kémiai folyamatokat (amennyi-

ben azonnal ilyen folyamatokra óhajtjuk az összefüggéseket visszavezetni). Hiszen nem a kémiai jelenségeket akarjuk a biológiaiakkal magyarázni, hanem megfordítva. Véleményünk szerint gyakran a fordított utat járják, amikor a szerves kémia eredményeit felhasználják. Valószínűleg többször tételeznek fel az élő sejtben fermentműködést az életjelenségek és a kémia eredményeinek egybehangolására, mint az jogos és termékeny lenne. Nem fogadhatjuk el Abderhalden szavait: „Mivel a fermentek problémája ma még nagyrészt *biológiai* probléma, ha a specifitás elhatárolásának kérdése felmerül, figyelmünket elsősorban az egyes fermentumok előfordulására kell fordítanunk" (Lehrbuch d. Physiol. Chemie, III. Aufl. 1915. II. Teil, 1076. old.). Amennyiben ugyanis ez biológiai kérdés, akkor először a szervezet életjelenségeinek alapján kell megoldani, és azután majd kiderül, hogy a fermentprobléma létezik-e egyáltalában. Egyes fermentumok után kutatni azonban korainak tűnik, hiszen a „fermentumokat magukat egyáltalában nem ismerjük" és „elsősorban hatásukkal foglalkozunk" (1011. old.). Feltételezzük, hogy ezen hatások feltételeit az élőlényekben még nem vizsgálták pontosan. Az élőlényben való hatás feltételeinek tisztázása azonban már tisztán biológiai kérdés, melynek megoldása megmutatja, hogy egyáltalában termékeny-e, és ha igen mennyiben, az így kapott biológiai összefüggések fermenthatásokra való visszavezetése. Könnyen lehetséges, hogy ezen hatásokat nem bizonyos vegyületek jelenléte, hanem több, az élőlényekben többnyire egyidejűleg uralkodó körülmény magyarázza, épp úgy, mint például az ozmotikus nyomást egy oldat és egy választófal jelenléte, az elektromos áramot egy elektrolit oldat és két elem jelenléte hozza létre.

Szükségesnek látszott, hogy röviden utaljunk ezekre a kérdésekre, mert valamennyi élőlény éppen a nagymolekulájú vegyületek kémiai energiáját használja fel mint közvetett vagy közvetlen energiaforrást, és így előző tételünk tulajdonképpen fordítva is érvényes, azaz a szervezetekben keletkező lebontási termékek tételezik fel az összes regulatív életfolyamatokat. Tehát a legfontosabb biológiai kérdések egyike valóban az, hogy ezen bomlástermékek milyen feltételek között keletkeznek az élőlényekben.

Közismert tény és alapelveinkből közvetlenül adódik, hogy a keletkező lebontási termékek fontos biológiai, tehát regulatív szerepet játszanak az élőlényekben, és így az egyes vegyületek lebontásának iránya nem véletlen. Nem foglalkozunk részletesebben olyan közismert adatokkal, hogy még a lebontás végtermékei is fontos, regulatív szerepet játszanak (például a széndioxid az állati szervezetben a légzés szabályozása révén). Inkább megkíséreljük megmutatni, hogy bizonyos problémák megoldásában itt is utat mutathatnak az alaptételeinkből adódó általános meggondolások.

A fentiek alapján azt tartjuk, hogy minden lebontási termék szabályozó életfolyamatokat feltételez, és hogy az összes életfolyamatokat a lebontási termékek feltételezik.[12] A differenciálódással foglalkozó fejezetünkből következik továbbá, hogy a különböző sejt- és szövettípusok, illetőleg különböző szervek különböző vegyületeket asszimilálnak és különböző bomlástermékeket termelnek. Egy bizonyos sejttípus energiaforrását az általa asszimilált vegyületek képezik. Az ezekből keletkező lebontási termékek viszont a

[12] Ma ezt feedback jellegű visszacsatolásos szabályozásnak nevezik. — *A Szerk.*

környezet energiacsökkentő hatásait jelentik. Egy másik sejtféleség számára ezek a termékek már újra energiaforrások stb. Definíciónk szerint az egyes sejttípusok funkcióinak lényege az általuk termelt lebontási termékek energiacsökkentő hatásának közömbösítése, illetőleg kiküszöbölése. Igy pedig a kérdéses sejttípus környezetében a lebontási termékek felszaporodnának, ha egy másik sejttípus nem használná fel más jellegű szabályozó életfolyamataihoz energiaforrásul, ha tehát nem asszimilálná, majd nem alakítaná át más bomlástermékké. Igy jönnek létre végül a lebontás utolsó végtermékei. Az összes életfolyamatok szükségszerűen regulatív jellegét kimondó harmadik alaptételünk értelmében az ilyen átalakulások során energia nem veszhet el, hanem csak regulatív életfolyamatokat fedezhet. Nyilvánvaló tehát, hogy egy bizonyos vegyület lebontása során felszabadult kémiai energia részben egy regulatív folyamattá, azaz olyan munkává alakul, amely közömbösíti a keletkező bomlástermék energiacsökkentő hatását vagy eliminálja a környezetből a lebontás termékeit, míg végül az utolsó végtermékek keletkezése során felszabaduló kémiai energia azoknak a regulatív funkcióknak a munkateljesítményét fedezi, amelyek a végtermékeknek az élőlényektől való kiküszöbölésére szükségesek. Harmadik tételünk csak ily módon érvényesül. Valóban azt látjuk, hogy például az állatok légzésének intenzitása függ az általuk termelt szénsav mennyiségétől. E jelenség magyarázata éppen az elmondottakban rejlik.

Valószínűleg más végtermékek eliminálása is a keletkezésükkor felszabaduló energia átalakulása útján történik. Elsősorban a belső elválasztású mirigyek szerepére gondolunk itt. Megemlítjük a „Vizsgálatok a mellékvese működéséről" stb. (Virchows Archiv, 225. kötet, 1. füzet) című közleményünket, ahol e tételünket a húgysavval kapcsolatosan próbáltuk bebizonyítani, és hangot adtunk azon feltevésünknek, hogy az ilyen regulációknak „nyílván megvannak az analóg esetei a belső elválasztás tanában is". Valóban majdnem minden belső elválasztású szervnek tulajdonítottak már „méregtelenítő" szerepet. Nyilvánvaló, hogy ilyenkor nem olyan mérgekre kell gondolni, melyek véletlenül kerülnek a szervezetbe, hanem olyanokra, amelyek állandóan keletkeznek és toxikus hatásuk van. Ezek azonban éppen a lebontási termékek. Patkány faeces alkalmazásával például sikerült kiváltani a pajzsmirigy megnagyobbodását patkányokban. Sikerült kimutatni a hypophysis szoros kapcsolatát a vizeletkiválasztással, a thymus látszólag fokozott működését éhezéskor, amikor az élőlényben fokozott mennyiségben jelennek meg a fehérjelebontás termékei. Ilyen szerepre utal az a tény is, hogy a minden belső elválasztású mirigy elsősorban anyagcserefolyamatokkal áll kapcsolatban és működési zavaraik bomlástermékek felhalmozódására vezetnek. A részletes élettan feladata annak tisztázása, hogy mely bomlástermékek a belső elválasztású szervek mely regulatív funkcióival kapcsolatosak.

Tételezzük fel hogy egy bizonyos *A* bomlásterméket (pl. tejsavat) termelő szervnek, például izomnak egy része bizonyos hatás következtében elvész és nem regenerálódik. A magasabb *B* anyagcsere terméket (pl. szőlőcukrot), melyet ezek a sejtek asszimilálnak és amelyek az *A* bontásterméket képezik, egy másik szerv (pl. a máj) változatlan mennyiségben termeli, az tehát ugyanolyan mennyiségben jut el a szerv sejtjeihez (izomsejtekhez). Harma-

dik alaptételünk értelmében azonban energia nem mehet veszendőbe, tehát az adott *B* bomlástermék (szőlőcukor) kémiai energiájának felhasználásra kell kerülnie. Változatlan mennyiségű *B* bontásterméket kell tehát változatlan mennyiségű *A*-vá (tejsavvá) lebontani. A szervnek tehát egy kisebb része, (kevesebb sejt) ugyanolyan nagy mennyiségű anyagot kényszerül asszimilálni, s a sejtek így megnagyobbodnak és, ha az asszimiláció határát átlépik, osztódnak is. Ezen jelenség egy regulatív életfolyamat, az úgynevezett *konpenzatórikus hipertrófia,* melynek magyarázatát a fentiek adják. Oka pedig az az anyagcsere vagy bontási termék (illetőleg termékek), melyeket a szerv asszimilál és tovább bont.

Látjuk a regeneráció és kompenzatorikus hipertrófia szoros kapcsolatát. Mindkét esetben a károdosott szövet fokozottan asszimilál. Kompenzatorikus hipertrófia az oly nagy mértékben differenciált szövetekben fordul elő, melyekben a regeneráció feltételét jelentő kiindulási alakok, „indifferens", „embrionális" sejtek képzése egyáltalában nem vagy csak kismértékben következik be. Minél kevesebb kerül felhasználásra az asszimilálandó bontástermékekből ilyen „indifferens" sejtek képzésére, tehát regenerációra, szükségszerűen annál több fordítódik kompenzatorikus hipertrófiára. Magától értetődő magyarázatot nyer tehát az az először Ribbnert által felismert összefüggés, hogy egy szövet regenerációs képessége és kompenzatorikus hipertrófiára való képessége fordított arányban állnak.

Ez a néhány példa is megmutatja, hogy alapelveink a bomlástermékekre alkalmazva könnyedén megmagyarázzák a tények egész sorát és egyben lehetővé teszik a magyarázatok kísérletes ellenőrzését, amennyiben újabb lehetőséget nyitnak a szervezet regulatív életfolyamatait megszabó feltételek kísérletes vizsgálatára. Fontos csupán az, hogy ne a kémiai folyamatok feltételeit keressük, hanem a szabályozó életfunkcióknak az élőlényekben adott feltételeit. A kémia, éppúgy mint a tiszta morfológia adatai, eredményeink ellenőrzésében nyilván igen hasznosak lesznek. Azonban ahogy egy sejt alakjából nem következtethetünk a priori működésére, éppúgy a benne kimutatott vegyületekből sem következtethetünk azok szerepére az életfolyamatokban.

III. RÉSZ

AZ ALAPELVEK ALKALMAZÁSA A PATOLÓGIÁBAN

XII. A BETEGSÉG FOGALMA, A PATOLÓGIA MÓDSZERE

A harmadik részben röviden megvizsgáljuk, hogy alapelveink alkalmazhatók-e egyáltalában, illetve milyen mértékben alkalmazhatók a patológia területén. Már a patológia és fiziológia elhatárolása, tehát a betegség definíciója is közismerten bizonyos nehézségekbe ütközik. Ha azonban tartjuk magunkat azon alapelveinkhez, melyek szerint az összes életfolyamatok és életjelenségek szükségszerűen regulatív jellegűek, a problémák azonnal megszűnnek. Definíciónk ez lesz: *minden regulációs zavar betegség.* Csupán figyelemmel kell lennünk az első részben pontosan meghatározott fogalmakra. A fenti definíció akkor így hangzik: *betegségnek nevezünk minden nem regulatív életfolyamatot, melyek során tehát a felvett energiák nem vagy nem maradéktalanul kerülnek az inaequilibrium-állapot fenntartására, felhasználására.* Definíciónkból egyben következik, hogy *betegséget csak külső hatás okozhat,* miután az élőlények felépítése olyan, hogy összes életfolyamataik szükségszerűen regulatívak.

A reguláció zavarát, tehát a betegséget előidéző külső hatás csupán olyan lehet, mely egyben túllépi az alkalmazkodás határát, tehát az általa feltételezett és irányukban meghatározott életfolyamatok túllépik szükségszerűen adott határaikat (l. a VII. fejezetet). Ilyen esetben a reguláció zavarát egy másik (a zavar által kiváltott és meghatározott) regulatív vagy alkalmazkodási folyamat nem tudja korrigálni. Igy tehát katasztrófa, egyensúlyi állapot, halál következik be. Más esetben viszont a betegséget előidéző külső hatás nem lépi túl az alkalmazkodás határát és a reguláció zavarát szükségszerűen korrigálja egy másik (a reguláció zavara által kiváltott és meghatározott) regulatív vagy alkalmazkodási folyamat.

Ha például valamely károsító hatásra mindkét vese regulatív működése leáll, akkor a zavar nem korrigálható, mert meghaladja az alkalmazkodás határát. Ha azonban csupán az egyik vese regulatív működése szenved zavart, akkor egy regulatív, tehát alkalmazkodási folyamat indul meg — kompenzatórikus hipertrófia — melyet éppen ez a zavar okoz és határoz meg (l. a XI. fejezetet). Az alkalmazkodási határt meg nem haladó minden betegség, tehát regulációs zavar szükségszerűen alkalmazkodási, azaz regulatív folyamatot vált ki. (Az alkalmazkodást magát ugyanis mint az összes élőlények általános tulajdonságát vezettük le alapelveinkből.) Ha ez a regulatív, alkalmazkodási folyamat biztosítja, hogy alapelveink újra érvényesüljenek, tehát hogy minden felvett energia az egyensúlyi állapot elkerülésére használódjék fel, akkor az élőlény a regulatív zavar, a betegség ellenére életben marad. Nem következik be a halál, ha fenti példánkban mindazon bontástermékek (kémiai energiák) a másik vesében felhasználásra kerülnek, melyeket az egyik vese, regulatív funkcióinak károsodása követ-

keztében nem tudott a regulatív folyamataiban felhasználni. Az alkalmazkodás határán akkor lépünk túl, ha valamilyen regulációs zavar, tehát betegség által feltételezett és meghatározott, szükségszerűen fellépő regulatív, illetőleg alkalmazkodási folyamat nem biztosítja az összes felvett energiák felhasználását az egyensúly beálltának elkerülésére, azaz nem biztosítja valamennyi életfolyamat regulatív jellegének helyreállását, amit tételeink megkövetelnek.

Betegségnek csupán a megzavart regulatív folyamatot, magát a regulációs zavart nevezzük. Az így kiváltott alkalmazkodási folyamatot, minthogy az általános elveinknek megfelelő regulatív folyamat, nem tekintjük betegségnek. Az utóbbi, úgy mondhatnánk, fiziológiás jelenség. Például egy szívbillentyűhibát, zsugorodást vagy összenövést, vagy helyesebben az ilyen szívbillentyű működését betegségnek nevezzük, az általa szükségszerűen kiváltott és meghatározott regulatív szív-hipertrófia azonban már fiziológiás. Betegség, tehát regulációs zavar az lenne, ha a szívbillentyű károsodását nem követné a regulatív szív-hipertrófia.

Ez az összes betegségek esetében fellépő regulatív alkalmazkodási folyamat azonban nem azért lép fel, hogy korrigáljon, tehát nem azért, mert célszerű. Bekövetkezésének oka az, hogy a betegség, tehát a reguláció zavara következtében bizonyos mennyiségű energia nem kerül felhasználásra az egyensúly elkerülésére. Mivel elveink alapján az élőlény csak akkor maradhat életben, ha minden energia erre fordíttatik, a betegség következtében fel nem használt energia más úton kerül ilyen irányú felhasználásra. A szívbillentyűhiba következtében nem azért lép fel szív-hipertrófia, mert a szívnek nagyobb a munkája, hanem azért mert a szívbillentyűhiba következtében egy bizonyos energiát, a véroszlop szívbillentyűkre gyakorolt mechanikai hatását, a szívbillentyűk már nem használják fel egy regulatív funkcióban. Ezt a mechanikus nyomást alapelveink értelmében más úton kell valamilyen regulatív funkcióban felhasználni. Tehát ez az a mechanikus nyomás, amely valamely úton (kémiai energia, idegek?) a szív-hipertrófiát kiváltja, végeredményben a szív-hipertrófia szükséges feltétele.

Míg betegséget (regulációzavart) csak külső hatások idézhetnek elő, addig a betegség által szükségszerűen feltételezett és meghatározott szabályozó alkalmazkodási folyamat feltételei magában az élőlényben adva vannak.

A patológia ezekkel a regulációs zavarokkal és az általuk kiváltott regulatív alkalmazkodási folyamatokkal foglalkozik. Szem előtt kell tartanunk, hogy a *legkülönbözőbb külső hatások ugyanolyan regulációs zavarokat, tehát ugyanolyan megbetegedéseket idézhetnek elő, a betegségek viszont meghatározott regulatív szabályozó alkalmazkodási folyamatokat idéznek elő.*

Ebből mindjárt adódik a patológia módszere is: 1. összefüggéseket keres a külső hatás és a regulációs zavar típusa között, és 2. összefüggéseket keres a regulációs zavarok és az általuk kiváltott regulatív alkalmazkodási folyamatok között. Első feladatának megfelelően vizsgálja, hogy a különböző külső hatások (kórokok) élőlényben mikor és miképpen károsítják az adott regulatív életfolyamatot. Úgy vélhetnénk, hogy ehhez ismernünk kellene a szóban forgó élőlény minden regulatív életfolyamatát. A helyzet azonban nem ez. Éppen ellenkezőleg: a külső hatás által kiváltott károsodás formájának és az ezáltal kiesett valamely regulatív folyamatnak összefüggése mutat

rá a károsodott szerv vagy szövet szerepére a kérdéses regulációs folyamatban. Igy megítélhetjük, hogy a kérdéses károsodás a reguláció zavarának szükségszerű és elégséges feltétele-e, tehát hogy a szóban forgó szerv vagy szövet a kérdéses regulációnak szükségszerű és elegendő feltétele-e? A biológia feladata, amint azt állandóan hangoztatjuk is az, hogy tisztázza az élőlény regulatív folyamatainak feltételeit. Ezt azonban csak úgy érhetjük el, ha egyes szerveket, szöveteket vagy sejteket, vagy bizonyos közöttük fennálló kapcsolatokat kiiktatunk az élőlényben és megvizsgáljuk, hogy nélkülük is végbemegy-e a kérdéses reguláció vagy nem. A patológia ugyanígy jár el, amikor megkeresi, hogy bizonyos károsodásokhoz, bizonyos kiiktatott tényezőkhöz milyen károsodott regulációk tartoznak. *A fiziológia és patológia tehát a biológia azon két ága, amely az élőlények regulatív folyamatainak feltételeit kutatja, csupán módszereikben különböznek. A fiziológia megkeresi az élőlényben az egyes regulációs folyamatokhoz tartozó, azokat feltételező tényezőket. A patológia viszont az egyes tényezőkhöz keresi meg az általuk feltételezett regulációs folyamatot. A kísérletben a két tudományág találkozik.*

Alapelveinknek megfelelően minden betegség egy meghatározott regulatív alkalmazkodási folyamatot idéz elő. Amikor a patológia, második feladatának értelmében a betegségek és az általuk előidézett regulatív folyamatok összefüggéseit keresi, ismét csak az élőlény regulációs folyamatainak feltételeit kutatja. Alapelveink azonban megmutatják, hol kell a patológiának ezeket a feltételeket keresnie. A regulatív alkalmazkodási folyamat ugyanis azért következik be, mert a szerv kiiktatása, sérülése vagy valamely más tényező kikapcsolódása következtében bizonyos energiamennyiség nem a regulatív életfolyamatokra használódik fel. Ez szemben állna alapelveinkkel, ha a kérdéses energiát a szervezet más úton nem használná fel egy regulatív folyamatban. Tudjuk hogy a szükségszerűen fellépő regulációs alkalmazkodási folyamatokat éppen az az energia idézi elő, melyet a kiiktatott szerv vagy tényező már nem használ fel (transzformál). (L. XI. fejezetünkben a kompenzatórikus hipertrófia példáját, vagy a szívbillentyűhiba következtében fellépő szív-hipertrófia most említett esetét stb.)

Reméljük, hogy az eddig elmondottakkal megmutattuk, hogy alapelveink a patológiában éppúgy termékenyen alkalmazhatók mint a fiziológiában, és hogy ezek az elvek egyrészt bizonyos fogalmi pontatlanságok kiküszöbölésében, másrészt termékeny összefüggések felállításában, valamint a már ismert adatok magyarázatában segíthetnek. Természetesen nem tekinthetjük feladatunknak, hogy a patológia teljes anyagát megtárgyaljuk, ezért csak röviden, néhány példával illusztráljuk alapelveink alkalmazhatóságát a patológiában.

XIII. ATRÓFIA, DEGENERÁCIÓ, GYULLADÁS

A regeneráció és kompenzatorikus hipertrófia jelenségeit többnyire a patológiában is szokásos tárgyalni, mert ezek, mint a II. részben láttuk, olyan regulatív alkalmazkodási folyamatok, melyeket regulációs zavarok, bizonyos regulatív tényezők kiesése határoz meg. Előző fejezetünk értelmében az ilyen összefüggések már a patológia tárgykörébe tartoznak.

Csupán azért tárgyaltuk ezeket az előző fejezetben, mert a regeneráció az összes élelőlényekre általánosan jellemző alkalmazkodási folyamat, s így helyesnek láttuk alapelveinkből már ott levezetni. A kompenzatórikus hipertrófiát pedig a lebontási termékek regulatív jelentőségének példájaként említettük, amelyet szintén alapelveinkből lehetett levezetni. A határok tulajdonképpen nem élesek. Nem mintha a betegséget és az egészséget, a patológiást és a fiziológiást, tehát a megzavart és a normális regulációt nem lehetne élesen elhatárolni, mint egyesek tévesen gondolják. Nem erről van szó. A határok azért mosódnak el, mert ugyanazon kérdésekkel állunk szemben, mint az előző fejezetünkben láttuk, csupán a kérdés feltevése más.

Egészen speciálisan a halál és öregedés problémái azok, melyeket mindkét tudományág, az élettan és a kórtan egyaránt magáénak vállal. A halál általános feltételeit már levezettük az általános részben, valamint a növekedéssel és szaporodással foglalkozó fejezetben. Ha a halál oka katasztrófa, tehát az alkalmazkodást meghaladó külső hatás, akkor betegséggel, regulációs zavarral állunk szemben, mely a patológia tárgykörébe tartozik. Ismerünk azonban úgynevezett fiziológiás halált is, amelynek oka nem a reguláció zavara, hanem azért következik be, mert a halálnak alapelveinkből levezetett feltételei adva vannak az élőlényben.[13] Ennek a feltételnek az a lényege, hogy az élőlény nem megy át maradék nélkül a kiindulási alakba, mert a sejtek összefüggése már olyan differenciálódást eredményezett, amely tapasztalat szerint nem engedi meg a dedifferenciálódást a kiindulási alakká (l. a IX. fejezetet). Az úgynevezett fiziológiás halált éppen ezért csak a soksejtű élőlényekben látjuk. Ezt nem katasztrófa okozza, nem külső hatás következtében lép fel, hanem mert a biológia általános elveinek megfelelően a kiindulási alakká nem dedifferenciálódó sejtek szükségszerűen elhalnak. A kiindulási alakká dedifferenciálódott sejteket már nem befolyásolják a szomszédos sejtek életfolyamatai, mint környezeti hatások, így a környezetből asszimilált anyagokból új élőlényekké fejlődnek. A nem dedifferenciált sejtekben a szervezet halála előtt olyan folyamatok játszódnak le, melyek oka, hogy már nem képesek dedifferenciálódni, tehát a környezet életfunkcióinak hatása nélkül már nem képesek a környezet teljes energiáját az egyensúly beálltának elhárítására felhasználni (l. a sejt definícióját). Szükségszerűen regulációs zavarok lépnek fel bennük, melyek halálhoz vezetnek. *Ezeket a sejtekben fellépő regulációs zavarokat, melyek általános alapelveinkből levezethető feltételei adva vannak az élőlényben és szükségszerűen a sejtek halálához vezetnek, öregedésnek nevezzük.*

A sejtekben fellépő ezen regulációs zavarok tehát azt jelentik, hogy a sejtek vagy nem képesek a környezet energiaforrásait asszimilálni, ez az *öregkori atrófia*, vagy nem tudják az asszimilált energiát az egyensúlyi állapot beálltát elhárító energiaformákká alakítani. Ha tehát — mint minden általunk ismert eset — nagymolekulájú vegyületek kémiai energiájáról van szó, akkor ezek nem megfelelő módon kerülnek lebontásra és a keletkezett lebontási termékeket a regulatív folyamatok nem választják ki megfelelő módon, ez a *degeneráció*. Az öregedés során a reguláció kétféle zavara együtt

[13] Tehát csak fiziológiás és katasztrofális halált különböztetünk meg.

jár. A megzavart asszimiláció következtében a sejt atrófiás lesz. A regulatív energiaátalakítás károsodása következtében a makromolekulák felhalmozódnak a sejtben *(zsíros degeneráció)*. A lebontás termékeit a megzavart reguláció nem eliminálja, ezek szintén a sejtben maradnak, egyeseket (purin származékok) a sejt festékanyagokká alakít át *(barna atrófia* stb.); vagy energiát termelő lebontás következik ugyan be, mely azonban nem az egyensúly beálltának elhárítását szolgálja, tehát nem regulatív folyamat. Általában azok a folyamatok lépnek fel, amelyek akkor következnek be, ha a sejtek nagyfokú differenciáltságuk következtében már nem képesek kiindulási alakká dedifferenciálódni, amikor kikerülnek a szomszédos sejtek életfolyamatainak regulatív hatása alól *(„autolízis")*. Ezek az öregedési jelenségek tehát az élőlényekben uralkodó általános feltételekből és a VI. és IX. fejezetekben levezetett tételekből adódnak. Magyarázatukat az alapelvekből és tételekből nyerik.

Az atrófia és degeneráció jelenségeinek más oka is lehet azonban, nevezetesen a reguláció olyan zavara, tehát a soksejtű élőlény olyan megbetegedése, mely kiiktatja a sejtek környezetében végbemenő bizonyos életfolyamatok regulatív hatását. Ezek a sejtek így, ha nem képesek dedifferenciálódni, szintén atrófiás vagy degeneratív jelenségeket mutatnak.

Ha például regulációs zavar miatt egy afferens ér elzáródása következtében a vörösvértestek nem hatnak bizonyos sejtekre, akkor az utóbbiak, ha nem képesek a kiinduló alakba dedifferenciálódni, atrófizálódnak és degenerálódnak. (A petesejt vérellátás nélkül sem degenerál; a rosszindulatú daganatok „indifferens sejtjei" hiányos vérellátás ellenére degenerációs jelenségek mellett is intenzíven növekednek, tehát nagyfokú asszimilációt mutatnak.)

Végül a sejtet érő közvetlen külső hatás is előidézhet atrófiát és degenerációt, ha meghaladja a sejt alkalmazkodási képességét. Ebben az esetben a bekövetkező degeneráció nem függ a differenciálódás fokától, mert túlléptük az adott környezethez, tehát a szomszédos sejtek életfolyamatainak hatásához való alkalmazkodás határát.

Az atrófia és a degeneráció tehát a sejt regulációjának zavarai, melyeket vagy a katasztrófa okoz, vagy a környező életfolyamatok regulatorikus hatásának kiesése idéz elő, ha a sejtek nagymértékben differenciáltak, illetőleg képtelenek dedifferenciálódni. A degeneratív jelenségek tehát a degenerációt kiváltó hatástól függetlenül egy bizonyos sejttípusban mindig ugyanolyanok, mert az adott sejtben mindig ugyanazok a regulatív folyamatok szenvednek zavart, s ezek a degeneratív jelenségek szükségszerűen a sejtek halálához vezetnek. Hiszen mondottuk, csak akkor lépnek fel, ha az általuk feltételezett és meghatározott, szükségszerűen fellépő regulatív, illetőleg alkalmazkodási folyamatok már nem biztosítják az összes felvett energiák felhasználását az egyensúly beálltának elkerülésére, tehát ha ily módon nem lesznek a sejt összes folyamatai regulatívak, azaz túllépték az alkalmazkodás mértékét. Ezek az összes betegségekben szükségszerűen fellépő, a betegség által feltételezett és meghatározott regulatív alkalmazkodási folyamatok a dedifferenciálódás folyamatai. Degeneráció viszont, mint láttuk, akkor következik be, ha a sejtek nem képesek dedifferenciálódni (öregedés, degeneráció az élőlényben fellépő regulációs zavar következtében)

vagy, ha a környezet valamely közvetlen hatása túllépi az alkalmazkodás határát.

A sejtben nyilván előfordulnak a regulációnak olyan zavarai is, melyek nem lépik túl az alkalmazkodás határát; ekkor a sejtben szükségszerűen fellépő regulatív alkalmazkodási folyamat (részleges dedifferenciálódás) ismét biztosítja második alapelvünk érvényesülését. Ezeket a folyamatokat azonban kevéssé ismerjük. Alapelveink és tisztán biológiai kérdésfelvetések útján talán ezeket is könnyebben ismerhetjük fel. Éppen a sejtkutatásban különösen szembetűnő hiba, hogy *foglalkoztak* a sejtek fizikájával és kémiájával, de csak ritkán keresték a sejtek életfolyamatainak magukban a sejtekben adott feltételeit.

A sejtek degenerációja tehát azok alkalmazkodási fokát meghaladó regulációs zavar, egyben azonban az élőlény regulációjának zavara is. Ez az élőlény regulációjának bizonyos sejtek degenerációja következtében fellépő zavar azonban többnyire nem lépi át az élőlény regulációjának határát, tehát az élőlényben egy regulatív alkalmazkodási folyamatot idéz elő. Az élőlény regulációjának zavara ekkor kétszeres. Egyrészt a degeneráció következtében szükségszerűen elpusztuló sejtek nem végzik el regulatív életfolyamataikat, nem veszik fel az ehhez szükséges energiát. A regeneráció és a kompenzatorikus hipertrófia tárgyalásakor röviden megbeszéltük az ilyen kiesés által előidézett regulatív alkalmazkodási folyamatokat. Másrészt regulációs zavart okoz, hogy ezek a sejtek környezetükkel összefüggésben maradnak és olyan hatást fejtenek ki a sejtre, melyhez nem alkalmazkodott. Mint az alkalmazkodással és sejtdifferenciálódással foglalkozó fejezetekben részletesebben tárgyaltuk, a soksejtű szervezetekben a sejtek életfolyamatait éppen a környező sejtek regulatív életfolyamatai tételezik fel és határozzák meg. A degenerálódó sejtekben azonban, mint láttuk, nem játszódnak le regulatív életfolyamatok. A bennük lejátszódó, nem-regulatív folyamatok egyben a környezet számára is regulációs zavart jelentenek, ami szükségszerűen regulatív alkalmazkodási folyamatokat vált ki az élőlényben. *Azokat az élőlényben lejátszódó regulatív alkalmazkodási folyamatokat, amelyeket a degenerálódó sejtekben lejátszódó megváltozott, nem-regulatív folyamatok szükségszerűen váltanak ki, gyulladásnak nevezzük.*

A patológiában talán a gyulladás fogalmát vitatják a legtöbbet, és azt majd minden szerző másképpen határozza meg. Bizonyos folyamatokat ennek megfelelően egyes szerzők a gyulladások körébe sorolnak, mások viszont nem. Általában azonban kétféle definíció áll egymással szemben. Az első esetben a gyulladást tárgyfogalomnak tekintik és bizonyos részfolyamatokat egy csoportba foglalva azokat együttesen nevezik gyulladásnak (erek kitágulása, exsudatio stb.). A második esetben állandó összefüggést tételeznek fel különböző jelenségek között (funkciófogalom): a más jelenségekkel állandó összefüggésben álló jelenségcsoportot jelölik gyulladás névvel (például: „szövetkárosodás okozta reakció"). Ebben látjuk a gyulladás fogalmáról folyó viták fő okát. Ha a gyulladás fogalmát, mint tárgyfogalmat óhajtjuk meghatározni, akkor csupán megegyezés kérdése, hogy mely jelenségeket soroljunk ide s melyeket nem. Ez azonban csak addig marad érvényes, amíg az így meghatározott jelenségcsoportot nem akarjuk vagy nem tudjuk más jelenségekkel összefüggésbe hozni. Az utóbbi esetben

lehetőségeink már korlátozottak, mert olyan jelenségcsoportokkal kell foglalkoznunk, amelyeket másokkal termékeny módon hozhatunk összefüggésbe. Ha azonban feltételezzük, hogy az a jelenségcsoport, melyet gyulladásnak akarunk nevezni, meghatározott kapcsolatban áll az élőlény más folyamataival, akkor az előző fejezet értelmében a gyulladást kizárólag mint regulatív alkalmazkodási folyamatot határozhatjuk meg. A külső hatások és a reguláció általuk kiváltott zavarai között ugyanis nincs meghatározott összefüggés (a legkülönbözőbb külső hatások ugyanazt a zavart idézhetik elő), ugyanakkor a regulatív alkalmazkodási folyamatot a reguláció zavarának formája határozza meg (l. a XII. fejezetet). Így indokolhatjuk a gyulladás általunk megfogalmazott definícióját. Létjogosultsága azonban termékenységében is rejlik, hiszen kísérletesen ellenőrizhető. Degenerálódó sejteket vagy degenerálódó sejtek különböző kivonatait bevihetjük az élőlények szöveteibe, és megvizsgálhatjuk, hogy ezek kiváltják-e a várt regulációs alkalmazkodási folyamatot, a gyulladást, illetve vizsgálhatjuk, hogy milyen regulatív alkalmazkodási folyamatok lépnek fel állandó jelleggel, amelyeket azután gyulladásnak nevezhetünk. Amíg ezeket a kísérleteket el nem végezték, egy[14] ilyen meghatározott összefüggés feltételezése tisztán hipotétikus, tehát fenti definíciónk alapja is csak hipotézis. A természetes eljárás az lenne, ha fenti definíciónkat csak az összefüggés kísérletes kimutatása után adnánk meg. Ilyen kerülő utak azonban minden tudományban gyakoriak. Feltételezésünk mindenesetre alapelveinkben szilárdan megalapozott.

Említettük, hogy a sejtek degenerációja a reguláció kettős zavarát idézi elő: kiesik a degenerálódó sejtek funkciója és zavarokat váltanak ki a nemregulatív folyamatok (lebontási termékek). Az első zavar regenerációt, a második gyulladást hoz létre. A kettő egymás melletti előfordulását *produktív gyulladás*nak nevezzük. Nyilvánvaló, hogy elvileg mindig ez az eset és ezért a sejtszaporodást gyakran a gyulladás szükségszerű részjelenségének tekintik.

XIV. A DAGANATOK

A daganatok problémája az egyik legrégibb, legérdekesebb és mind általános biológiai, mind gyakorlati szempontból talán a legfontosabb patológiai probléma. Jelen fejezetben röviden megvizsgáljuk, hogy alapelveinket erre a problémára alkalmazva milyen kérdésekhez és milyen következtetésekhez juthatunk, és hogy kapunk-e ily módon útmutatást a kérdés kísérleti vizsgálatához.

A daganatok mint mondani szokták „a szervezettel szemben bizonyos önállósággal bírnak", „a szervezet terhére növekednek" stb. A daganatok esetében tehát nyilvánvalóan a reguláció zavarával és a gyulladással vagy a kompenzatorikus hipertrófiával ellentétben nem egy ilyen zavar által kiváltott regulatív alkalmazkodási folyamattal állunk szemben. A daganatkérdés problémája tehát: melyik regulatív életfolyamat zavara a daganatképződés

[14] Egy ilyen állandó összefüggés kimutatására Pártos A. úrral együtt közben kísérleteket kezdtünk. (Megjegyzés a korrektúra alkalmából.)

szükségszerű és elégséges feltétele? A daganatok növekedési folyamatok, melyekben az újonnan képződő részek, sejtek funkciói nem kizárólag regulatívak, tehát a környezet regulatív hatásai azokat egyáltalában nem vagy csak részben befolyásolják (l. a IX. és X. fejezetet). Speciálisan a növekedés, tehát az újonnan képződő részek asszimilációja az a folyamat, amelyet nem a környezet határoz meg.

Tudjuk, hogy a növekedés, a sejtproliferáció oka a fokozott asszimiláció. A fokozott asszimiláció feltétele viszont a környezet állapotváltozása, a környezet bizonyos sejtjeinek kiesése (l. regeneráció). Bizonyos sejtek kiesése regulációs zavart jelent, mely a környezetben kiváltja a sejtek szaporodását, a regenerációt, mint regulatív alkalmazkodási folyamatot. Ez a sejtszaporodás azonban nem vezet daganatképződéshez, mert az újonnan keletkező indifferens sejtek a környezet regulatív hatása alá kerülnek és szintén kizárólag regulatív funkciókat végeznek. A sejtdefiníciókból és a regenerációról elmondottakból szükségszerűen következik, hogy a sejtproliferáció során keletkező sejtek „indifferensek", „embrionálisak", tehát életfolyamataikat nem tételezik és határozzák meg szükségszerűen a velük kapcsolatban álló sejtek életfunkciói, hanem azoktól függetlenül is létezhetnének, mint élőlények. Ha tehát a sejtszaporodás regulatív alkalmazkodási folyamata során újonnan keletkező sejtek nem kerülnek a környezet szabályozó hatása alá, akkor az újonnan keletkezett sejtek funkciói nem lesznek kizárólag regulatívak és így környezetükkel szemben bizonyos mértékben önállóak lesznek, tehát daganat képződik. Előzőleg sejtproliferációt, regenerációt kell feltételeznünk, mert csupán ez adja a fokozott asszimiláció feltételeit és „indifferens" sejtek képződésének lehetőségét. Következtetésünk tehát, *hogy a daganatképződés oka nem az élőlényben állandóan meglevő valamely regulatív folyamat zavara, hanem egy szövet, illetőleg sejtkiesés által feltételezett és meghatározott regulatív alkalmazkodási folyamat, a regeneráció zavara.*

Ezen következtetésünkkel az összes tények jól egyeznek. Daganatok gyakran képződnek ott, ahol hosszan tartó gyulladásos folyamatok játszódtak le, szöveti károsodás és, mint előző fejezetünkben láttuk, regeneráció és sejtburjánzás kíséretében. Ismert továbbá az a tapasztalatokon alapuló feltételezés, hogy a daganatképződéshez egy inger és még valami kiváltó momentum szükséges. Az ingert a szöveti károsodás és az ebből szükségszerűen következő regeneráció alkotja, a kiváltó momentumot pedig a regeneráció zavara, tehát az újonnan képződött „indifferens" sejtek és a szomszédos sejtek kapcsolatának zavara jelenti. Következtetésünk azzal az adattal is összhangban áll, hogy a legdifferenciáltabb szövetekben képződnek legritkábban daganatok, hiszen a X. fejezetben adott indokok alapján itt a legkisebb a szövetek regenerációs képessége. Márpedig a regeneráció feltétele a daganatképződésnek, utóbbi éppen ennek a folyamatának a zavara. Azokat az eseteket, mikor a daganatok a fennmaradó embrionális sejtekből indulnak ki, olyan speciális esetnek tekinthetjük, amelyben az emberionális sejtek regeneráció nélkül is jelen voltak. Ezekben az esetekben a kiváltó momentum csak a környezet olyan állapotváltozása lehet, mely a sejtek fokozott asszimilációját okozza, melynek feltétele szintén a környezet kiesése (károsodása) lehet.

Meggondolásaink jó- és rosszindulatú daganatokra egyaránt érvényesek. A tapasztalat is az, hogy a jóindulatú és a rosszindulatú daganatok között minden átmenet megtalálható, tehát elvi különbséget nem tételezhetünk fel közöttük. Csupán megjegyezzük, hogy amikor a jóindulatú daganatokról azt mondjuk, hogy az újonnan keletkezett sejtekre a környező szöveti sejtek tökéletesebb regulatív hatást gyakoroltak, akkor az utóbbiak alatt csupán a regeneráció során még a reguláció zavarának felléptét megelőzően keletkezett sejteket érthetjük. Minél korábban vesztik el ezek a sejtek kapcsolatukat a környezettel, annál rosszindulatúbbak, „indifferensebbek" lesznek a daganatsejtek; és minél később, annál jobbindulatúak, mert hiszen annál jobban differenciálódtak. Tökéletes differenciálódás esetén nem keletkezik daganat.

Feltevéseink a daganatképződés feltételeiről közvetlenül adódnak alapelveinkből és jó összhangban állnak a tapasztalattal, azaz a tapasztalati tények jól magyarázhatók velük. Alapelveink lényegének megfelelően feltevésünk szemben áll azzal az újabban gyakran hangoztatott nézettel, hogy „a daganatképződés lényege magában a daganatsejtben van, hogy mindennek oka a sejt kvalitatív elfajulása és a környezeti változások jelentősége alárendelt." (M. Verse: Das Problem der Geschwulstmalignität, G. Fischer, Jena, 1914. 63. old.) A sejt kvalitatív elváltozásának lényege egy többékevésbé tökéletes „dedifferenciálódás", ahogy ezt Ribbert és v. Hansemann is feltételezik. Ez a dedifferenciálódás, épp úgy mint maga a differenciálódás, alapelveink szerint szükségszerűen a környezettől függ. Ha alapelveink helyesek, akkor a daganatképződés feltételeire vonatkozó feltevésünknek is igaznak kell lennie, mert az utóbbi az előbbi közvetlen következménye. Egész munkánk során azonban ismételten meg tudtunk győződni alapelveink helyességéről, illetve termékenységéről. Bár ezek alkalmazása a daganatkérdésre egy, az általános felfogással szembenálló következtetésre vezet, mégsem kerülhettük el ennek kifejtését, noha mellőznünk kell a mellette és ellene szóló valamennyi meggondolás és tény ismertetését.

Az alapelvek alkalmazása a daganat-kérdésre a kísérleti munkában is utat mutathat. A fentebb megadott feltételeket — a regeneráció zavarait — talán kísérletesen is előidézhetjük, bár lehet, hogy csak nagyon fáradságosan. A daganatsejt „kvalitatív elfajulása" esetén ez a cél teljesen elérhetetlen lenne.

BEFEJEZÉS

A II. és III. részben megkíséreltük alapelveinket az általános biológia, fiziológia és patológia egyes fejezeteire alkalmazni. Valószínűleg sikerült bebizonyítanunk, hogy alapelveink jól beváltak a különböző tények magyarázatára, annak a követelménynek megfelelően, amelyet az első részben a természettudományos alapelvekkel vagy törvényekkel szemben felállítottunk. Míg alapelveinket az I. részben definíciónkkal tisztán deduktív úton vezettük le, az alkalmazott fejezetek helyességük gyakorlati igazolását adják.

Úgy véljük, hogy az egyes fejezetekben ismételten és világosan sikerült rámutatni arra, hogy alapelveink alkalmazása bizonyos kísérletekre kötelez

és egyben irányt is mutat. Példákon mutattuk be, hogy bizonyos, eddig összefüggéstelennek látszó tények magyarázatot nyertek. Alapelveink tehát teljesítik az I. részben általunk megkívánt feltételeket.

Végezetül szeretnénk ismét utalni arra, hogy a termodinamikai tételek és kifejezések alkalmazása ellenére felfogásunk az élőlényekről nem „mechanisztikus", de nem is „vitalista", hanem tisztán természettudományos felfogás, ahol a fenti két fogalmak teljesen tartalmatlanná válnak. Alapelveinkben az a leglényegesebb, hogy megtanítanak bennünket, hogyan kell elválasztanunk a biológiai kérdéseket a tisztán kémiai és fizikai kérdésektől, s ugyanakkor világosan határt szabnak a tisztán fizikai és kémiai, illetve biológiai kérdések között. Alapelveinkben kifejezést nyer a különböző energetikai állapotok fizikai jelentősége. Definíciónkban és az abból levezetett alapelvekben kifejezésre jut az élőlények funkcióinak úgynevezett „spontaneitása" is.

Látjuk, hogy a fizikai és biológiai kérdések éles elhatárolása azzal a reménnyel kecsegtet, hogy a biológiai kérdések egzakt megoldásához közelebb juthatunk anélkül, hogy pontosan ismernénk az *élőlényben lejátszódó valamennyi fizikai és kémiai folyamatot.* Az egzaktságra vonatkozó előítéletekből adódó hamis kérdés feltevések következménye az a felfogás, hogy a biológiai kérdések megoldásához csak az élőlényekben lejátszódó valamennyi fizikai és kémiai folyamat ismeretében juthatunk közelebb. Éppen ellenkezőleg, akkor jutunk el ezen fizikai és kémiai folyamatok ismeretéhez, ha előzőleg megoldottuk a biológiai problémákat.

1920. június.

A kiadásért felelős az Akadémiai Kiadó igazgatója
A szerkesztésért felelős: Érdi Katalin. Műszaki szerkesztő: Meznerics Mária
A borító- és kötésterv Bogdán István munkája. Betűtípus: 10/10 pont Extended
A kézirat beérkezett: 1967. IV. 20. Példányszám: 1200
Terjedelem: 21,5 (A/5) ív, + 6 oldal melléklet. Ak 273 k 6770
67.63819 Akadémiai Nyomda, Budapest — Felelős vezető: Bernát György

Ára: 50,— Ft

Az Akadémiai Kiadó
gondozásában jelent meg:

Elődi Pál

A GLOBULÁRIS FEHÉRJÉK
TÉRSZERKEZET-
VIZSGÁLATÁNAK
PROBLÉMÁI
ÉS EREDMÉNYEI

140 oldal · Fűzve 23,— Ft

Ernst Jenő

BEVEZETÉS A BIOFIZIKÁBA

480 oldal · Kötve 86,— Ft

IDŐSZERŰ GENETIKAI
KÉRDÉSEK

Az MTA Biológiai Tudományok
Osztálya
rendezésében tartott kollokvium,
Tihany

282 oldal — Fűzve 53,— Ft

Soó Rezső

A MAGYAR FLÓRA ÉS
VEGETÁCIÓ
RENDSZERTANI-
NÖVÉNYFÖLDRAJZI
KÉZIKÖNYVE

I. kötet
589 oldal · Kötve 110,— Ft

II. kötet
655 oldal · Kötve 105,— Ft

AKADÉMIAI KIADÓ
BUDAPEST