

Nuevas investigaciones sobre la sensibilidad química del vago pulmonar

POR

A. PI SUÑER y J. PUCHE

I

Para demostrar la excitación química de los centros nerviosos de la respiración por la sangre rica en anhídrido carbónico, Fredericq (1) estableció la circulación cruzada entre dos perros, *A* y *B*. Liga las arterias vertebrales de los dos perros, y después de una inyección de hirudina a cada uno, disecciona las carótidas, y por medio de cánulas y tubos de caucho continúa los extremos centrales de *A* con los periféricos de *B*, y viceversa. De esta manera, las carótidas de *A* envían la sangre a la cabeza de *B*, y recíprocamente. Si entonces el perro *A* respira una mezcla de carbónico y aire, es *B* el que mostrará aceleración de los movimientos respiratorios, porque sus centros reguladores de la respiración reciben sangre asfíctica. De igual manera, *B* entra en apnea, ventilando fuertemente, mediante la respiración artificial forzada, los pulmones de *A*. He aquí una demostración de la influencia de la crisis sanguínea sobre los movimientos respiratorios, de la respuesta de los centros según la composición gaseosa de la sangre que los irriga.

Por otra parte, J. F. Heymans y Kochmann (2) describieron, en 1904, un método de perfusión del corazón aislado de mamífero anastomosándolo sobre la circulación carótido-yugular de un animal donador de la misma especie. Ocho años más tarde, el mismo Heymans, con De Somer (3), aplicó el método a la perfusión de la cabeza aislada de un mamífero, de perro por ejemplo. J. F. y C. Heymans han perfec-

cionado esta técnica (4). Dos perros anestesiados con cloralosa, *A* y *B*, el primero 4 ó 5 kilos mayor que el segundo, son aprovechados, respectivamente, como donador y receptor de sangre. En *A*, las dos carótidas y las dos yugulares son disecadas en todo su trayecto y ligadas tan alto como sea posible. En *B*, se disecan de igual manera los mismos vasos, pero las ligaduras se ponen lo más abajo posible. Después, sin interposición de tubo de goma, se enchufan los extremos centrales de los vasos de *A* con los periféricos de los de *B*, mediante cánulas de Payr. Se establece la circulación de la cabeza de *B*, que de esta manera viene a ser irrigada con la sangre de *A* : perro con dos cabezas. Se corta circularmente la piel y todos los músculos del cuello entre ligaduras apretadas, y se termina la decapitación con el constrictor de Chassaingnac. Así, la cabeza de *B* totalmente aislada del tronco puede sobrevivir largas horas y sin necesidad de usar de medio anticoagulante alguno.

Con Bellido (5), en 1920, habíamos empleado una técnica semejante, aunque sin llegar a la decapitación de *B*. Disponíamos de igual manera *A* como donador, ligábamos las vertebrales de *B* y continuábamos como queda descrito los cabos centrales de los vasos del cuello de *A* con los cabos periféricos de *B*. Así obteníamos, también, un perro *A* con dos cabezas, la propia y la de *B* dependiente humoralmente del perro donador. Sobre esta preparación probamos que la respiración de aire con CO_2 por parte de *B* daba lugar a aceleración y aumento de profundidad de sus movimientos respiratorios, a pesar de que sus centros recibiesen sangre bien oxigenada. Deducíamos de ello que, no sólo la concentración de CO_2 en la sangre que irriga los centros, sino, también, la concentración en el aire alveolar, contribuye a la regulación de los movimientos respiratorios.

Estos resultados confirmaban nuestros trabajos de 1920 sobre la existencia de una sensibilidad específica al carbónico, una sensibilidad química sentida por las terminaciones del vago pulmonar.

Hemos conseguido iguales resultados con la técnica de la cabeza aislada de J. F. y C. Heymans (6). Decapitamos el perro *B* e inscribimos los movimientos respiratorios de la cabeza de *B* con el dispositivo de Puche : introducción de un globo de goma lleno de agua en la boca y faringe de la cabeza aislada; ligadura circular alrededor del hocico, y registro de los cambios de presión sobre este globo por un manómetro de Marey y una cápsula inscriptora con transmisión neumática.

Este método nos ha dado los mismos resultados que el que veníamos empleando, y seguramente da mejor garantía de que la cabeza *B* no recibe más que sangre de *A*. Si se practica la decapitación dejando como única unión entre la cabeza y el tronco los dos vasos, la respiración de

carbónico por el tronco *B* da lugar inmediatamente a incremento de los movimientos respiratorios de la propia cabeza. Hay, pues, una excitación periférica producida por el carbónico inspirado, que influye sobre los movimientos respiratorios, independientemente de todo factor humoral. El carbónico actúa localmente sobre los centros por la crisis de la sangre que los irriga, y actúa, también, por mediación de vías nerviosas afectando órganos periféricos.

II

J. F. y C. Heymans (7) han realizado investigaciones del mayor interés sobre el tema y sirviéndose de su mismo método. Han comprobado cómo la cabeza unida al tronco por los vagos nada más, responde con modificaciones de los movimientos respiratorios a las excitaciones mecánicas del pneumogástrico pulmonar (reflejo de Breuer y Hering), y han visto, también, la apnea de origen periférico por hiperventilación pulmonar, que algunos autores atribuyen a influencias mecánicas, la distensión pulmonar repetida y exagerada.

Han podido demostrar, asimismo, las relaciones entre la tensión mecánica cardioaórtica y el ritmo respiratorio, y confirmar que el pneumogástrico sensitivo modifica los movimientos respiratorios por cambios en la composición del aire contenido en el pulmón, particularmente por variaciones en la concentración de anhídrido carbónico en el aire alveolar. La influencia del CO_2 presente en el aire inspirado sobre el ritmo y la profundidad respiratorias es conocida de tiempo. Ossorio d'Almeida (8) ha formulado matemáticamente la regulación de los movimientos en función de la concentración de carbónico. Pero mucho antes, las investigaciones citadas de Fredericq con su método de la circulación cruzada (9), las de Haldane y Priestley (10), de Winterstein (11), de Hasselbach (12), demostraron que las variaciones de la composición gaseosa y, en consecuencia, también de la reacción actual de la sangre que irriga los centros, regula la intensidad y frecuencia de los movimientos respiratorios. También el exceso de CO_2 respirado es causa de sensaciones, de sentimiento de opresión, que seguramente obedece a excitaciones periféricas (Haldane y Lorrain-Smith) (13).

La intervención de tales excitaciones desplegando reflejos de origen periférico ha venido siendo aceptada desde Marshall-Hall (14). Berns, en el laboratorio de Donders (15), probó los efectos reflejos de la res-

piración de aire con CO_2 ; Rosenthal (16) y Zagari (17) lo confirmaron, pero suponiendo que la excitación partiera de la laringe y bronquios, no del pulmón. Traube (18) cree, también, en la excitación por el carbónico de las terminaciones sensitivas del aparato respiratorio.

Scott (19) pudo ver la diferencia entre las respuestas respiratorias a la inhalación de aire con anhídrido carbónico en el animal vagotomizado y en el animal intacto, convenciéndose de la intervención de las excitaciones químicas de las terminaciones sensitivas del pneumogástrico en el control de los movimientos respiratorios. Pi Suñer (20) y Pi Suñer y Bellido (21) probamos, según hemos dicho, por diversos procedimientos, que la excitación química periférica producida por el aire con CO_2 interviene en la regulación del ritmo y la profundidad de la respiración. Henderson (22) afirma que la anoxemia excita el centro respiratorio por vía vagal a conducción aferente. Eppinger, Papp y Schwarz (23) consideran, también, que el carbónico estimula los centros respiratorios por mediación de las fibras sensitivas del vago pulmonar.

Haggard y Henderson (24) observan, además, que muy pequeñas concentraciones de sulfhídrico provocan reflejos respiratorios por excitación pneumogástrica, y nosotros (25) habíamos probado lo mismo con el clorhídrico y el amoníaco.

J. F. y C. Heymans observan que constantemente la asfixia del tronco *B* acelera e intensifica los movimientos de la cabeza en continuidad con dicho tronco únicamente por los vagos, y cuya cabeza recibe la sangre del perro *A*. Cuando se restablece la respiración artificial del tronco, los movimientos respiratorios de la cabeza se normalizan. La sección de los pneumogástricos es causa de la desaparición instantánea de los movimientos asfícticos de la cabeza, que vienen a ser substituídos por una auténtica respiración de tipo postvagotómico. La hiperventilación del tronco inhibe los movimientos respiratorios de la cabeza; es causa de apnea, de igual manera que la asfixia excita dichos movimientos por vía nerviosa vagal.

La respiración de una mezcla de aire y CO_2 por el tronco, en los experimentos de J. F. y C. Heymans, como en los nuestros, da lugar, también, a la incrementación de los movimientos respiratorios en profundidad y frecuencia, movimientos que vuelven a la normalidad cuando se restablece la respiración con aire simplemente. La ventilación del tronco con nitrógeno, según la técnica de Meltzer-Auer, determina igualmente la excitación refleja del centro respiratorio de *B*, si bien con menos intensidad que el carbónico.

De todo lo cual deducen J. F. y C. Heymans, al igual que nosotros, que las fibras centrípetas del vago desempeñan un papel regulador continuo sobre la actividad de los centros respiratorios, indepen-

dientemente de los movimientos pulmonares y torácicos y bajo la influencia de la concentración en CO_2 del aire alveolar y, en consecuencia, de la crisis sanguínea.

Hasta aquí, coincidencia exacta entre los resultados de Heymans y los nuestros. Ulteriormente, los sabios belgas han insistido en el estudio de las relaciones entre la circulación y el ritmo respiratorio. Es, en efecto, opinión aceptada por todos, que ciertos estados patológicos cardiovasculares pueden dar lugar, por estímulos periféricos al nivel de distintas regiones del aparato circulatorio, corazón, aorta, bulbo carotídeo (26) (27), a excitaciones, acaso muy intensas, de los centros respiratorios. He aquí una cuestión debatida desde hace muchos años y que J. F. y C. Heymans han podido estudiar con exactitud valiéndose de la técnica de la cabeza aislada.

La disminución de la tensión arterial hasta llegar a ser esta tensión nula, por sangría rápida del tronco, estimula los movimientos respiratorios de la cabeza. La reinyección al tronco de la sangre extraída después de citratada, la restauración de la tensión, hace cesar, o por lo menos modera, los movimientos respiratorios de la cabeza. La hipertensión, recíprocamente, inhibe la respiración. La mayor o menor distensión de los órganos centrales de la circulación influye, pues, sobre el ritmo y la profundidad respiratoria.

Deseando excluir todos los órganos del perro *B*, aparte de corazón y pulmones, y evitar los movimientos respiratorios del tronco, J. F. y C. Heymans han establecido un nuevo método. Perfunden la cabeza de *B* por la sangre de *A* como de ordinario. En el tronco *B*, únicamente unido a la cabeza por los vagos, son ligadas sucesivamente la vena azygos, las arterias mamarias internas, la arteria subclavia izquierda, las arterias subclavia y vertebral derechas, el cayado aórtico por debajo de la subclavia izquierda y la vena cava inferior. Se coloca una cánula en el cabo cardíaco de la vena cava superior y de una de las carótidas primitivas, ligando la otra. La cánula carotídea de *B* es enchufada al cabo cardíaco de una vena yugular de un tercer perro *C*, y la cánula venosa de *B*, a la carótida de *C*. De esta manera, la preparación corazón-pulmones de *B* es irrigada por sangre arterial del perro *C*, por lo cual no hay necesidad de mantener la respiración artificial del tronco *B*. En estas condiciones de perfusión de corazón-pulmones de *B* con sangre arterial, la hipertensión en la circulación cardiopulmonar de *B* es causa de apnea de la cabeza aislada, y la asfixia de la misma preparación da lugar a la excitación del centro respiratorio de la cabeza *B*. En otra serie experimental, los sabios belgas han perfundido únicamente la preparación corazón-aorta de *B* mediante la anastomosis carótido-

yugular sobre el perro *C*. Han observado que la asfixia y la anemia dan lugar a la estimulación de los centros respiratorios por las vías centripetas vagales (trazado *F*); que la hipertensión en corazón-aorta aislados determina una inhibición refleja de los movimientos respiratorios de la cabeza (trazado *E. b*); y que la influencia del pneumogástrico persiste, aun en ausencia de los pulmones.

En otros experimentos de anastomosis de la cabeza *B* sobre *A*, según la técnica ordinaria, J. F. y C. Heymans han seccionado los vagos abdominales y han colocado fuertes ligaduras temporales, unos minutos, sobre los hilios pulmonares de uno y otro lado, hasta conseguir que, después de quitadas dichas ligaduras, ya no se observe el reflejo mecánico de Breuer-Hering, el más tenaz de todos, que persiste de ordinario aun después de media hora de anemia pulmonar total. Otras veces han ligado uno de los dos hilios y seccionado en el cuello el vago correspondiente al otro lado.

En estas condiciones de exclusión nerviosa del pulmón, el aumento de tensión arterial en el tronco *B*, por inyección de adrenalina, por ejemplo, da lugar a apnea y la asfixia del mismo tronco, a ampliación de la profundidad de los movimientos y aceleración del ritmo respiratorio. De otra parte, si se consigue que uno de los vagos quede en relación únicamente con la aorta por la excisión de los pulmones y corazón en el tronco *B* desangrado, la sección de este vago subsistente va seguida de las perturbaciones típicas de los movimientos respiratorios de la cabeza: respiración postvagotómica. También se observan iguales efectos respiratorios de la vagotomía después de la sección cervical del pneumogástrico izquierdo, previa la ligadura del hilio pulmonar derecho.

De todos estos experimentos se deduce que, en efecto, en el corazón y aorta se encuentran zonas reflexógenas que influyen sobre las funciones de los centros respiratorios, y que entre los estímulos aptos para excitar las terminaciones nerviosas vagales en estos lugares hay que contar, además de los mecánicos, con los químicos, la concentración de la sangre en CO_2 . De Somer (28) prueba recientemente que la inhalación de carbónico influye, también, sobre el que llama aparato valvular de la respiración, el diámetro de las vías aéreas altas y a través, en opinión del autor, de estas zonas reflexógenas circulatorias. Finalmente, J. F. y C. Heymans (29) observan que el bulbo carotídeo es, asimismo, sensible a la sangre asfíctica y a las variaciones del PH del Ringer que se utilice para la perfusión, dando lugar estas excitaciones a las correspondientes respuestas respiratorias reflejas.

Es, pues, un hecho probado que la menor o mayor venosidad de la sangre la sienten diferentes zonas intraceptivas, que la variable concentración de CO_2 estimula los aparatos de la sensibilidad interna en diversos órganos. Que existe, en una palabra, y tal como hemos venido

afirmando en múltiples trabajos, una sensibilidad química intersticial, muy difundida en el organismo. Y que esta sensibilidad desempeña un papel importante en el control del ritmo e intensidad respiratorios, sujetos, una y otra, a tantas y tan diversas influencias, por lo cual, los movimientos de la respiración se pliegan a las más diferentes circunstancias y a las muy variables condiciones fisiológicas.

III

J. F. y C. Heymans no se limitan a esta parte afirmativa de sus investigaciones. Pretenden probar que si es sensible el aparato circulatorio a los cambios de concentración del carbónico sanguíneo, no lo son los pulmones, por lo menos al carbónico en las proporciones normales en el aire alveolar.

Para probarlo, realizan un experimento, que consiste en anastomosisar, según la técnica usual, la cabeza de *B* sobre la circulación carótido-yugular doble de *A*. En el tronco *B*, unido a la cabeza nada más que por los vagos y después de completa sangría, se introduce una cánula en el cabo periférico de la arteria pulmonar y otra cánula en la aurícula izquierda, a través del ventrículo izquierdo. El corazón es extirpado, dejando sólo una pequeña parte de la aurícula izquierda. La cánula de la arteria pulmonar se une al extremo central de la carótida del perro *C*, y la cánula de la aurícula, al extremo cardíaco de la yugular del mismo perro. Así, la cabeza de *B* es perfundida por *A*, y los pulmones, por *C*.

En el experimento publicado en la memoria de J. F. y C. Heymans, pudieron comprobar que los movimientos respiratorios de la cabeza *B* corresponden a los que promueve un centro respiratorio privado de la inervación vagal por la doble sección pneumogástrica en el cuello, y esto a pesar de la persistencia del reflejo a estímulo mecánico de Breuer-Hering. La asfixia de los pulmones de *B* dicen que no modifica el ritmo respiratorio — en el fragmento de gráfica publicado se observa, con todo, una cierta aceleración durante la asfixia —, mientras que la asfixia humoral de la cabeza de *B*, por supresión de la respiración artificial de *A*, es perfectamente sentida. De esto deducen los autores la no participación de una sensibilidad química pulmonar en el mantenimiento y gobierno del ritmo respiratorio. Consideran, además, que la inervación pulmonar no interviene en el mantenimiento del tono vagal, a pesar de persistir la conducción aferente que permite el reflejo de Breuer-Hering.

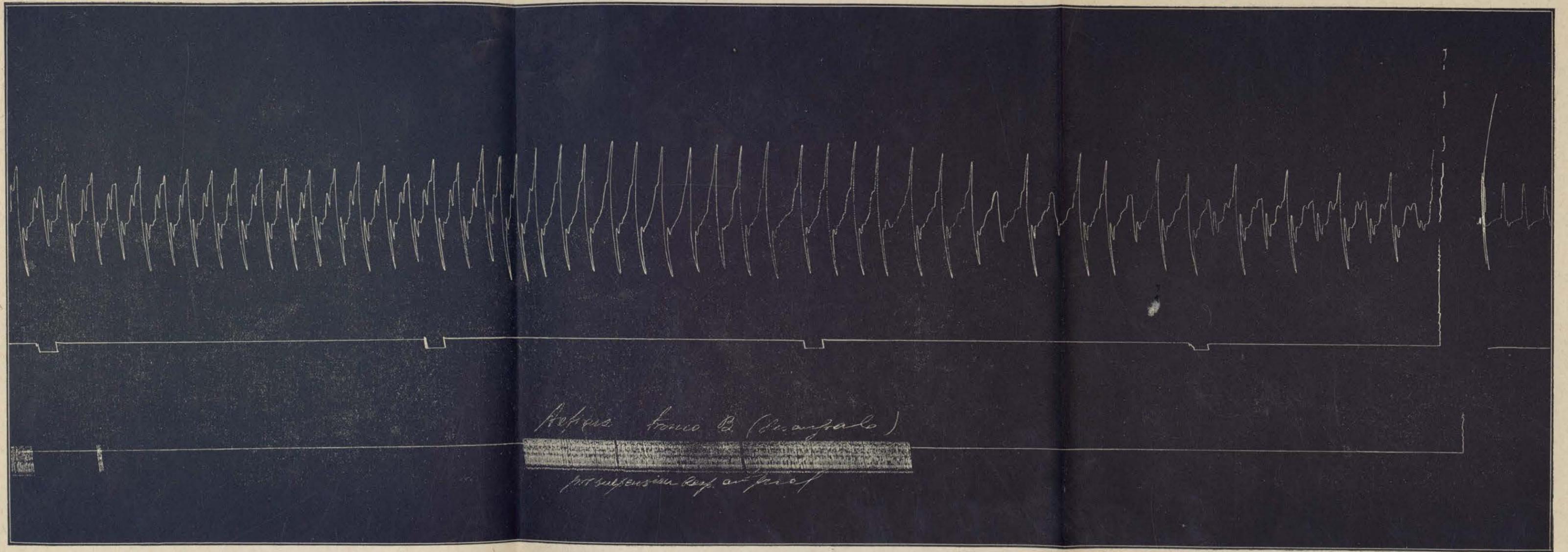
Nosotros interpretamos esta respiración de tipo postvagotómico y la poco apreciable reacción a la asfixia a malestar del nervio como consecuencia de la complicada operación a que ha sido sometido el animal. Que persista el reflejo por estímulo mecánico no es prueba de sanidad del vago, porque tal reflejo es más persistente que todos los demás. Una depresión funcional del pneumogástrico por causas diversas puede traducirse por perturbaciones de unas funciones del nervio con conservación de su excitabilidad a la retracción y distensión pulmonares.

IV

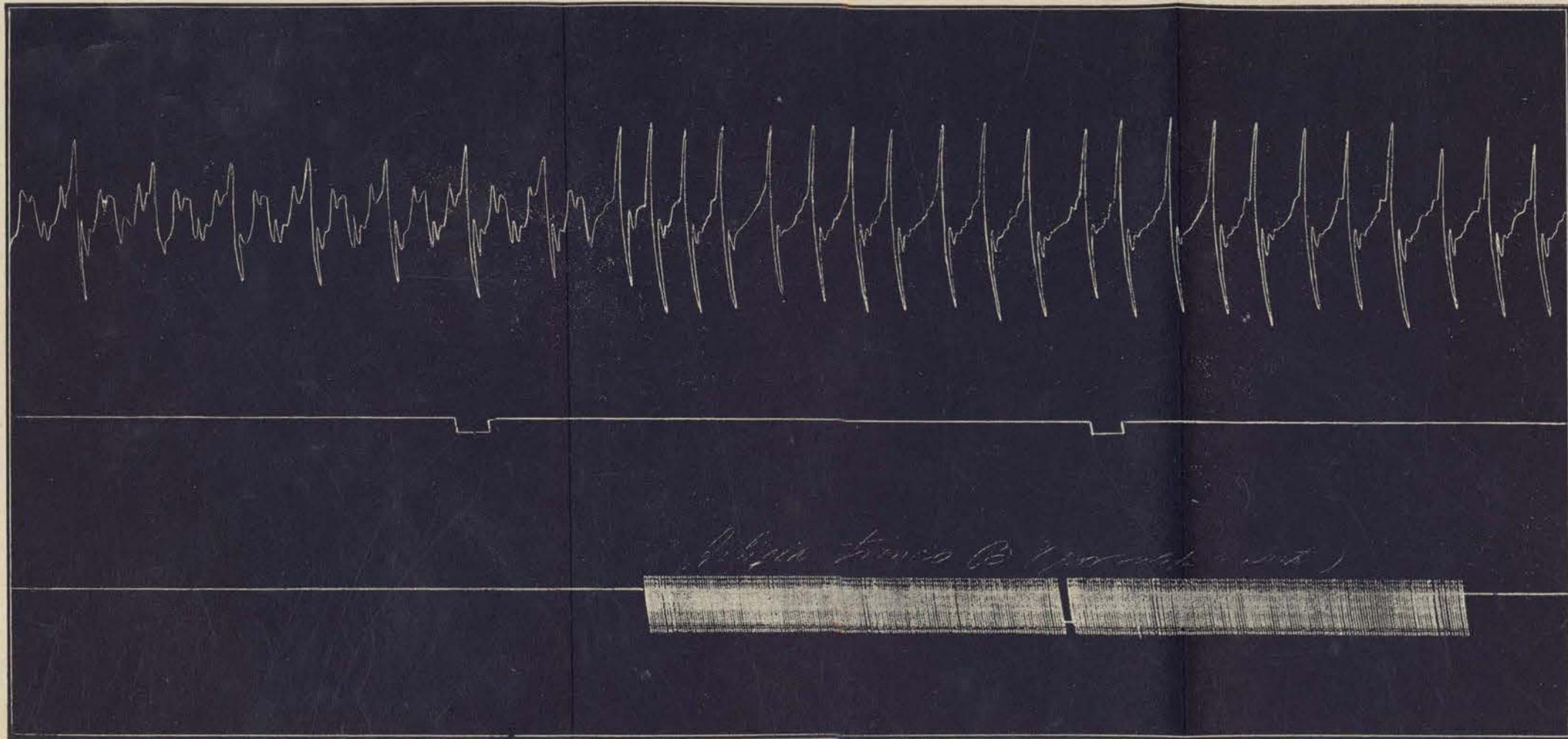
Nosotros hemos intentado resolver el problema de la existencia o ausencia de sensibilidad química pulmonar por camino más sencillo, pensando siempre que cuanto más simple sea un experimento, menos serán las causas de error. Hemos empleado, también, la técnica de Heymans, de la cabeza unida al tronco solamente por los vagos y perfundida mediante la anastomosis carótido-yugular por el perro *A*. Para excluir toda influencia circulatoria practicamos la sangría completa y rápida por sección de la aorta abdominal en el tronco *B*, hasta paro del corazón y, por lo tanto, hasta anular la presión arterial y la circulación de la sangre. Así se suprimen todos los factores circulatorios, mecánicos como químicos.

Procediendo de esta manera, la supresión de la respiración artificial del tronco en general es poco eficaz, porque no llegando sangre a los pulmones, el aumento de concentración de CO_2 en el aire alveolar por la asfixia ha de ser muy lento y, por otra parte, los tejidos, por el hecho de la sangría, se encuentran ya inmediatamente en estado de asfixia. Sin embargo, en el experimento *F*, al cesar en *b* y *c* la respiración artificial del tronco, aumenta la amplitud de los movimientos respiratorios de la cabeza. Efecto que podría ser, no obstante, debido a la sensibilidad a estímulos mecánicos, por la suspensión de los movimientos del tórax.

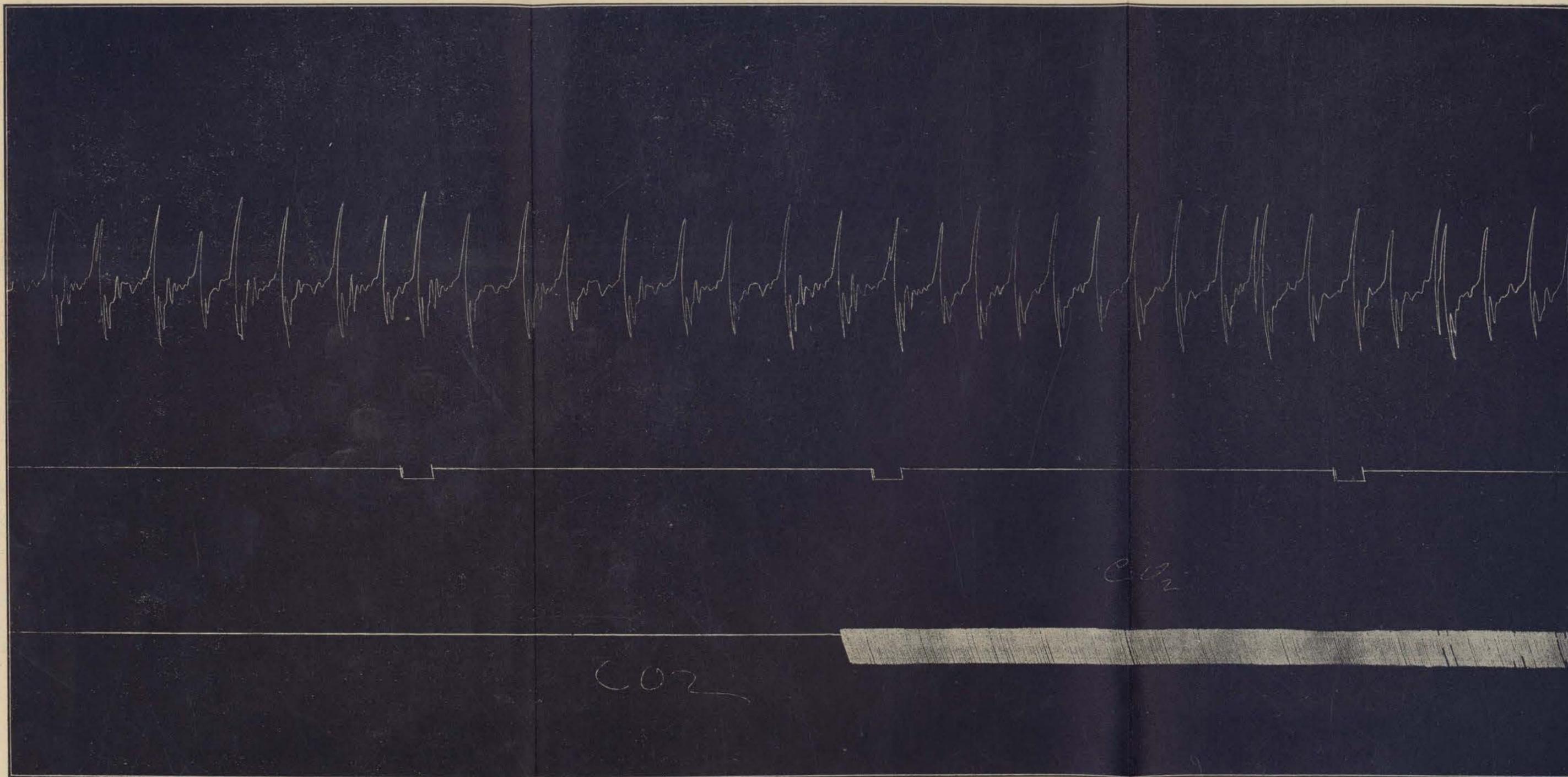
La adición de carbónico al aire insuflado al tronco por el fuelle de respiración artificial hasta concentraciones de 30-40 por 100 se muestra efectiva, desarrollándose la totalidad del experimento en las mismas condiciones mecánicas. Esto se comprueba en las gráficas *C. b* (en cuyo experimento se pudo comprobar, además, el efecto apneico de la respiración de vapores de clorhídrico, *C. c*), *D. a*, *E. a*, y *F. a*. En este último



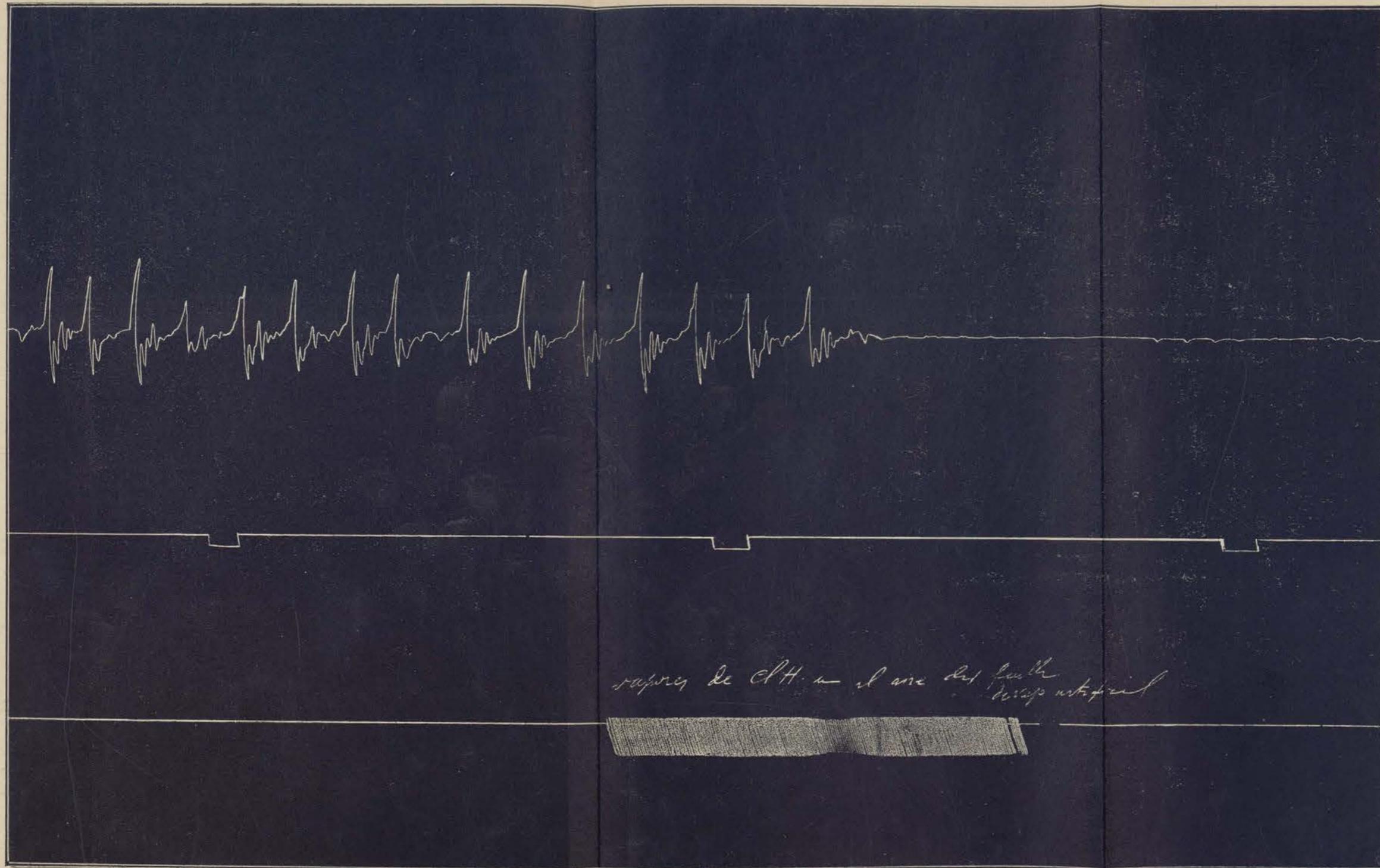
Trazado F. b. — Los mismos perros de los otros trazados F. Técnica de la cabeza aislada de Heymans. Sección previa de los vagos por debajo del corazón. Tronco desangrado. La asfixia del tronco es causa de aumento de la amplitud respiratoria.



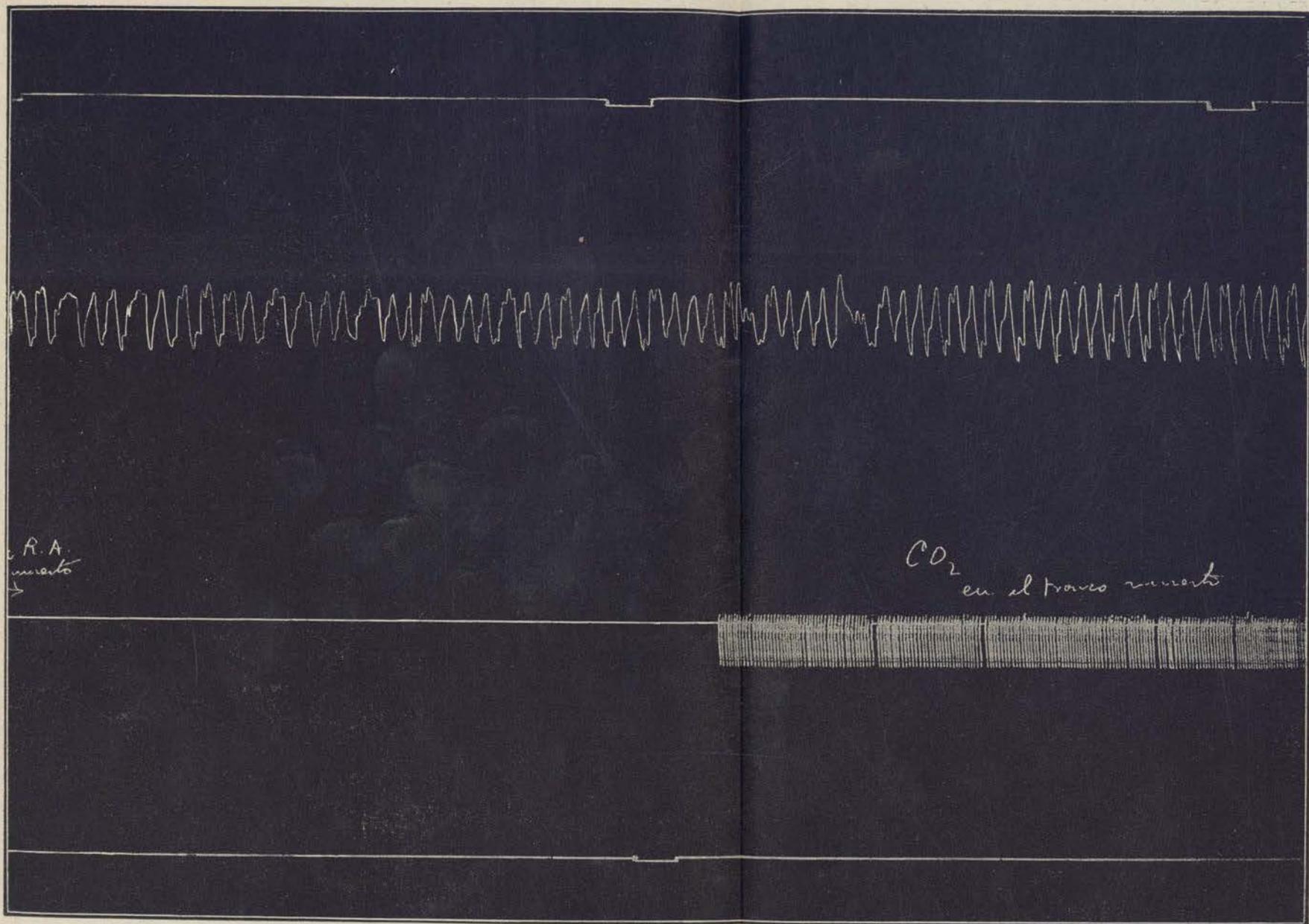
Trazado F. c. — Como en la gráfica anterior, la supresión de la respiración artificial del tronco desangrado da lugar a evidentes efectos respiratorios en la cabeza aislada: aumento de amplitud y de frecuencia.



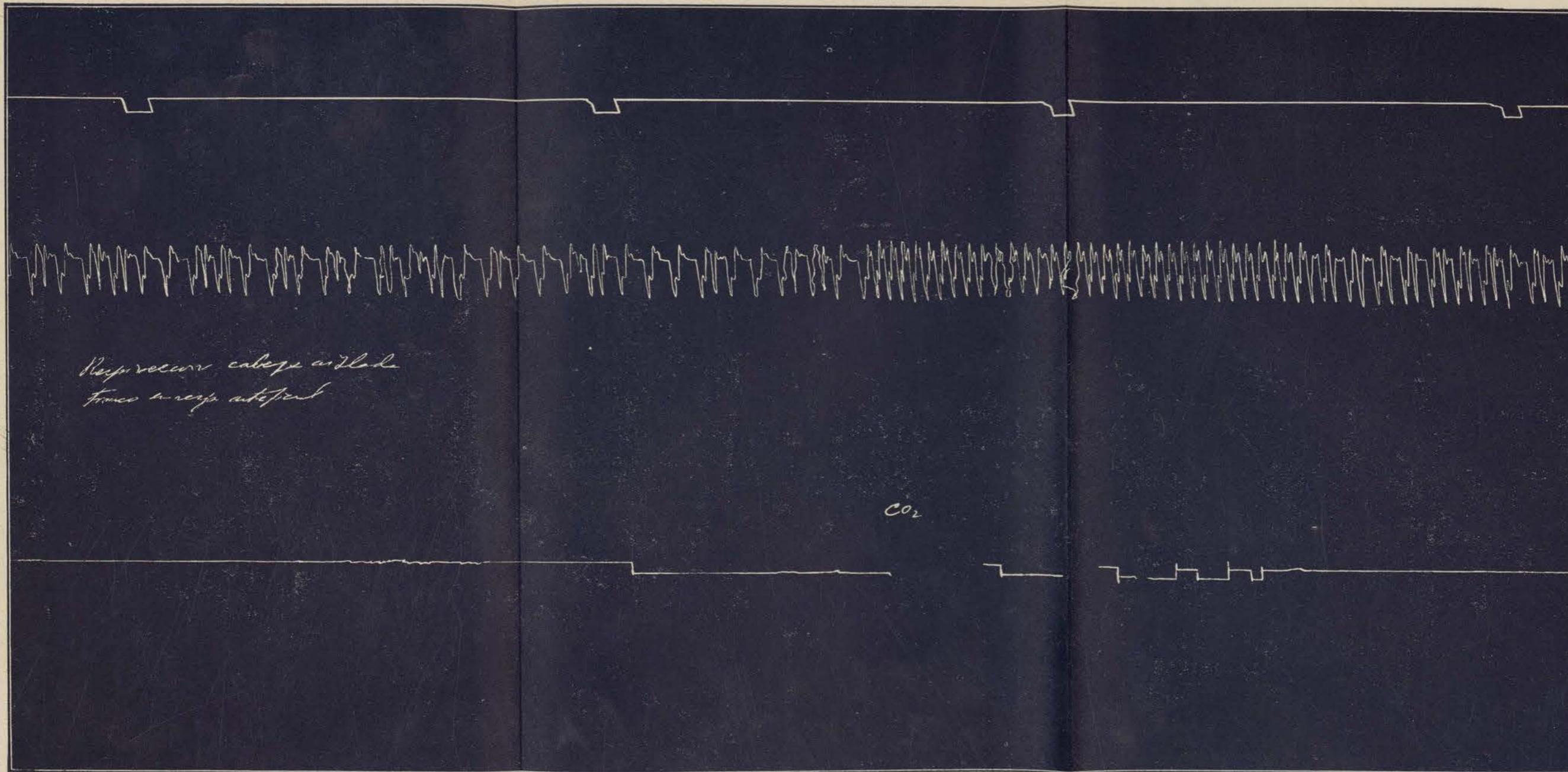
Trazado C. b. — Perro B, decapitado y con la cabeza unida al tronco únicamente por los dos pneumogásticos, según el método de Heymans. Tronco desangrado hasta paro cardíaco. La inhalación de CO_2 a 40 por 100 por el tronco da lugar a aceleración y aumento de amplitud de los movimientos respiratorios.



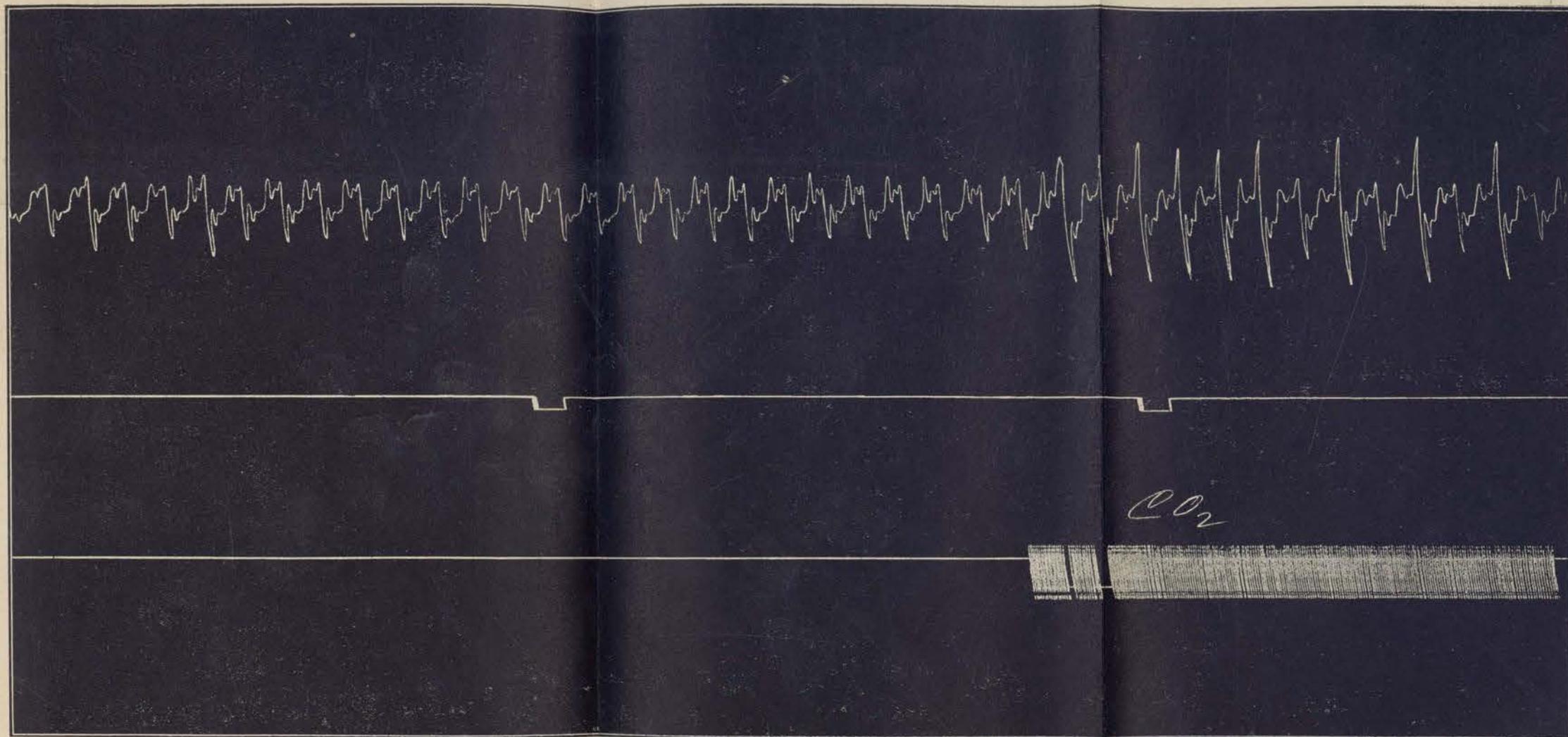
Trazado C. c.—Los mismos perros del otro trazado C. La inhalación de vapores de HCl, por el tronco, es causa de apnea en la cabeza aislada.



Trazado D. a. — Técnica habitual. Tronco B. La inhalación de CO₂ es causa de aumento de la amplitud de los movimientos respiratorios de la cabeza.
 — En este mismo experimento, una nueva administración de CO₂ a 40 por 100, siete minutos más tarde se muestra ineficaz.
 — Al final de este experimento, la asfixia del donador provocaba efectos muy marcados sobre los movimientos de la cabeza de B.



- Trazado E. a. — Técnica habitual. La respiración de CO_2 a 40 por 100 por el tronco da lugar a aceleración y aumento de profundidad de los movimientos respiratorios de la cabeza.
- En este experimento, antes de sangrar el tronco, se pinzaron los vasos del pedículo cardíaco. (Trazado E. b.)
 - Más tarde, la inhalación de NH_3 con el aire insuflado al tronco desangrado produce un aumento en la extensión de los movimientos respiratorios.
 - Nuevas inhalaciones de CO_2 , se muestran cada vez menos eficaces.
 - Efectos claros de la doble vagotomía.
 - Y de la asfixia del perro donador A.



Trazado *F. a.* — Técnica habitual y además sección de los vagos del tronco por debajo de la salida de las ramas con destino al corazón.
— Antes de la sangría la asfixia del tronco se ha mostrado en este experimento muy efectiva.
— La hemorragia ha dado lugar a notable incremento respiratorio por disminución de la tensión arterial. (Traz. *F. e.*) (Heymans).
— En esta gráfica efectos muy marcados de la inhalación de CO_2 a 40 por 100 por el tronco, después de desangrado.

experimento habíamos seccionado, además, los vagos por debajo del corazón, para evitar toda influencia aferente de origen abdominal; para que, de este modo, funcionara únicamente el pneumogástrico torácico.

Se ve, por lo tanto, que, aun excluida la circulación y, por ende, las influencias mecánicas y químicas que puedan afectar a las regiones sensibles de corazón y aorta, se observan cambios en la respiración de la cabeza aislada cuando se altera la concentración de carbónico en el aire inspirado.

A estos resultados se ha opuesto la objeción de que el carbónico no actúa como un estímulo químico, sino como un agente irritante, que se trata más de una sensibilidad del tipo de la táctil-dolorosa que de una sensibilidad química específica, y que, por ello, hay que pensar que la concentración de CO_2 en el aire alveolar no desempeña un papel fisiológico en la regulación respiratoria. Aparte de que es muy difícil limitar dónde termina la excitación química y dónde empieza la táctil-dolorosa provocada, también, por agentes químicos, y que esta objeción ya nos la hicimos nosotros en nuestras experiencias con Bellido cuando habíamos comprobado los efectos de la respiración de vapores irritantes — HCl y NH_3 — y habíamos preferido seguir las investigaciones con el excitante específico, el carbónico, señalemos que la respuesta de los movimientos respiratorios a la influencia de tales gases irritantes es distinta de la respuesta al CO_2 . Citemos otra vez la observación a que corresponde la gráfica *C. c.* El clorhídrico inhibe la respiración, como lo hace en general la aspiración de gases irritantes.

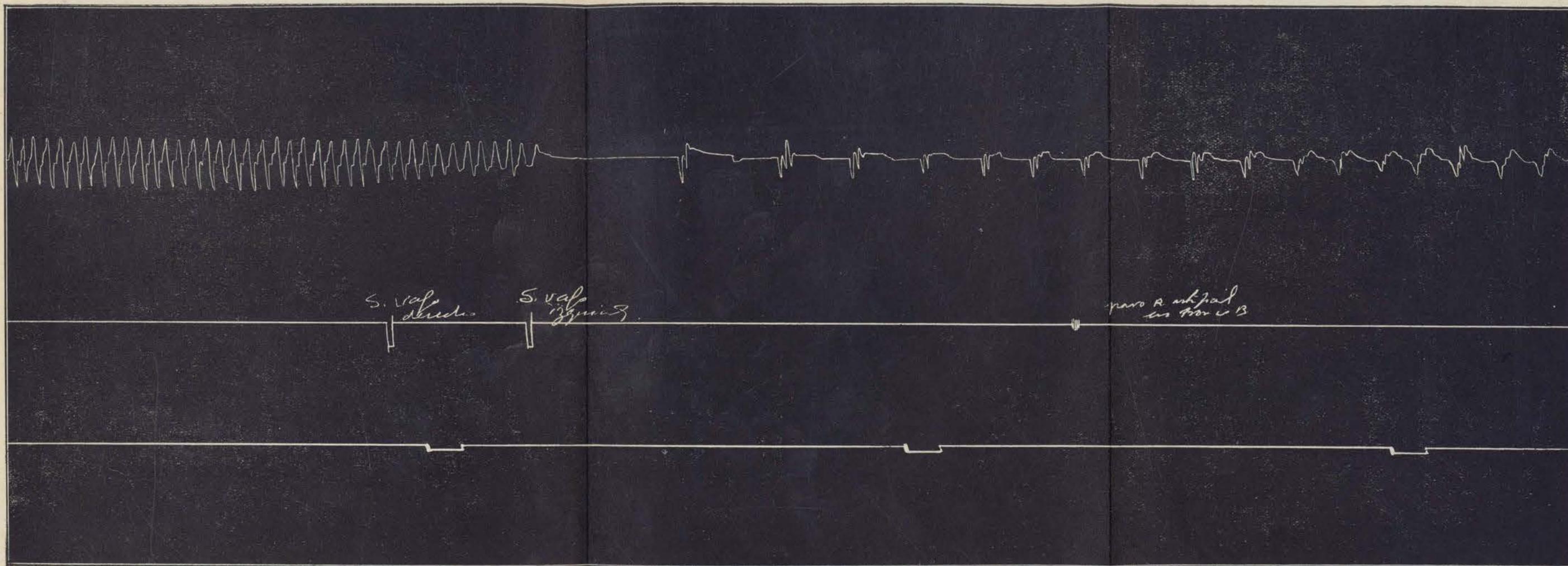
Con todo, y para responder a esta objeción de que nuestros resultados se deban a una excesiva concentración de carbónico, y para probar que las respuestas observadas en el animal desangrado son debidas a una sensibilidad específica, hemos realizado otros experimentos. Empleando la misma técnica de la cabeza aislada y perfundida, se puede insuflar al tronco aire atmosférico o bien una mezcla al 20 por 100 de CO_2 y de aire. Del orificio de aspiración del fuelle sale un tubo en Y, que comunica por una de sus ramas con el saco que contiene aire solo, y por la otra, con el de la mezcla de aire y carbónico. Los dos sacos quedan en el suelo, uno al lado de otro y bajo una tabla cargada con 15 kg., para que las condiciones mecánicas sean en ambos casos exactamente las mismas. Manejando las espitas de los sacos respectivos se consigue que el fuelle inyecte aire o aire con carbónico. Al terminar el experimento se determina la concentración del CO_2 en el aire que sale por el tubo que va del fuelle a la cánula traqueal mientras se mantiene abierta la espita del saco con carbónico y cerrada la del otro.

Operando así, concentraciones no mayores que 20 por 100 parecen mostrarse todavía algunas veces ligeramente eficaces. La respuesta, sin

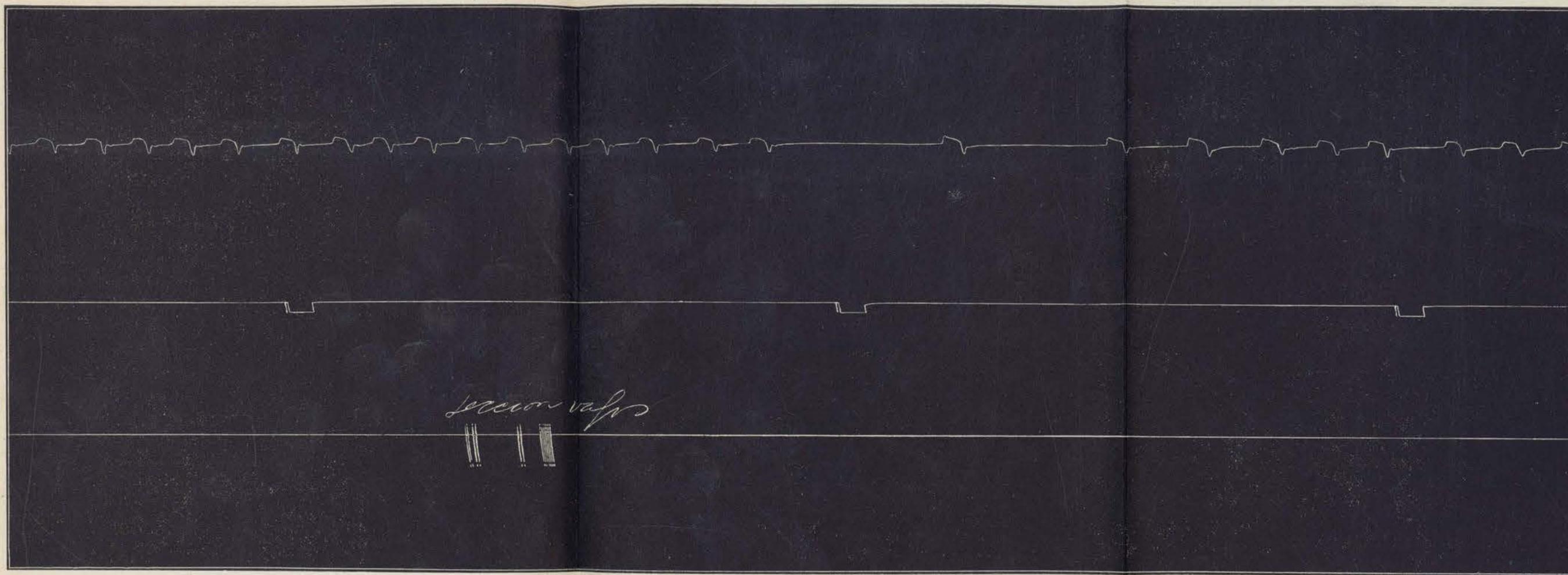
embargo, es siempre poco evidente. Véanse gráficas *G.* y *H.* A esta concentración, la mezcla aire y carbónico aspirada por el hombre da sólo una pequeña sensación de irritante.

Otra objeción posible es la de que el pulmón del tronco desangrado es un pulmón asfíctico y, por lo tanto, muerto. En primer lugar, en los experimentos de Heymans observan que el reflejo de Breuer-Hering persiste aun después de media hora de anemia pulmonar total. Es cierto que tal reflejo parece ser de todos el más tenaz, pero su existencia demuestra, por lo menos, que el pulmón no está muerto. Nosotros vemos que, en efecto, la respuesta de la respiración a la inhalación de carbónico es cada vez menos intensa a medida que va pasando el tiempo, esto es, al compás con el proceso necrobiótico en el pulmón y, por lo tanto, en sus terminaciones sensitivas. Hay ciertamente una influencia manifiesta del estado de la circulación, la asfixia y la falta de renovación sanguínea alrededor de la célula pulmonar que va muriendo, sobre la sensibilidad del órgano. Pero este hecho vendría en contra nuestra: mal estado del pulmón, que disminuye su sensibilidad. Y si en estas condiciones todavía se observan respuestas positivas a la presencia del carbónico inspirado, es obvio que en condiciones fisiológicas esas respuestas habrán de ser más vivas, por ser entonces más fina la sensibilidad. En una palabra, que nosotros operamos en las peores condiciones, y siendo así, resultados positivos tendrán mayor valor probatorio en pro de nuestra tesis.

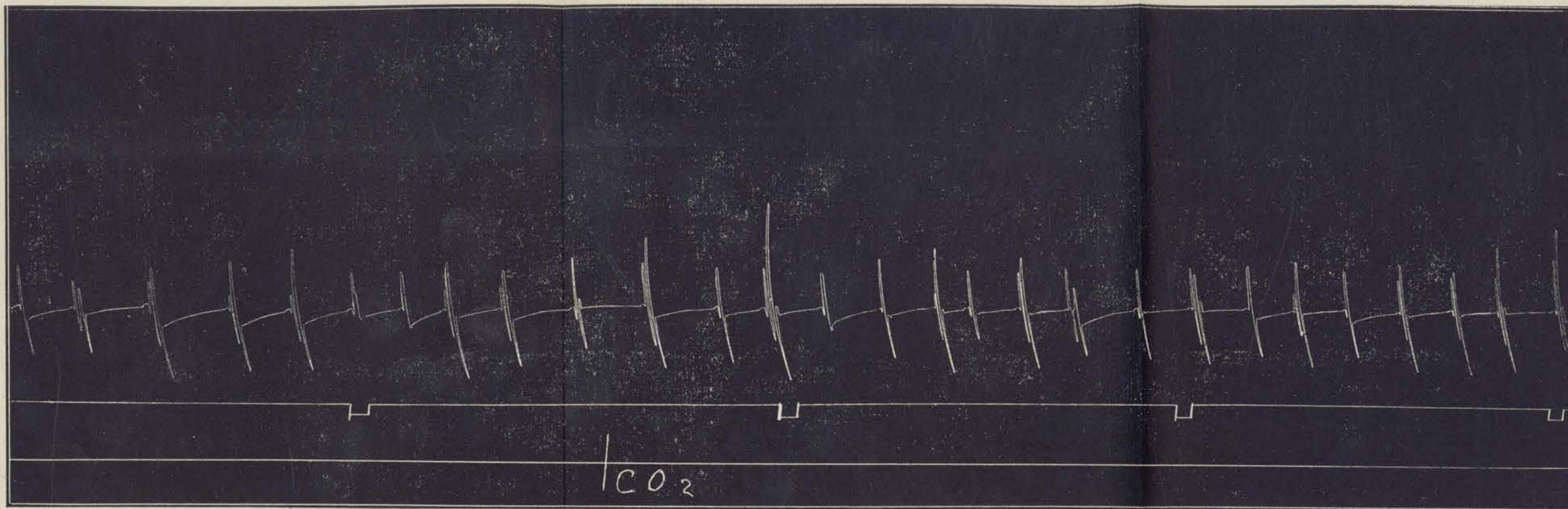
Queda otro hecho de la mayor importancia. Es la intervención evidente del pulmón en el mantenimiento del tono vagal. En el experimento descrito de Heymans se observa que desaparece el tono del pneumogástrico cuando quedan únicamente como punto de partida de excitaciones centrípetas y, por lo tanto, de reflejos, los pulmones del tronco *B*, que, sin embargo, pueden dar lugar al reflejo de Hering-Breuer. En cambio, en otro experimento (pág. 352), J. F. y C. Heymans (30) comprueban que «la supresión de la inervación pneumogástrica pulmonar en el tronco *B* modifica la actividad del centro respiratorio de la cabeza aislada de *B*, cuyos movimientos respiratorios se hacen más profundos y más lentos». En efecto, podemos afirmar que, constantemente, aun después de evitar toda influencia periférica circulatoria, la sección de los vagos en el cuello modifica el tono respiratorio (gráficas *A. a*, *C. d*, y *D. b*). Y que en este mantenimiento toma una parte preponderante la inervación pulmonar, lo demuestra el hecho de que se consigue el mismo efecto, aun omitiendo toda otra influencia periférica-abdominal, por ejemplo seccionando previamente los vagos del tronco por debajo del corazón (gráfica *F. d*). Y finalmente también podemos afirmar que no todo en el tono vagal resulta de la estimulación mecánica por los movimientos de la pared torácica del tronco, por los movimientos de la respiración artifi-



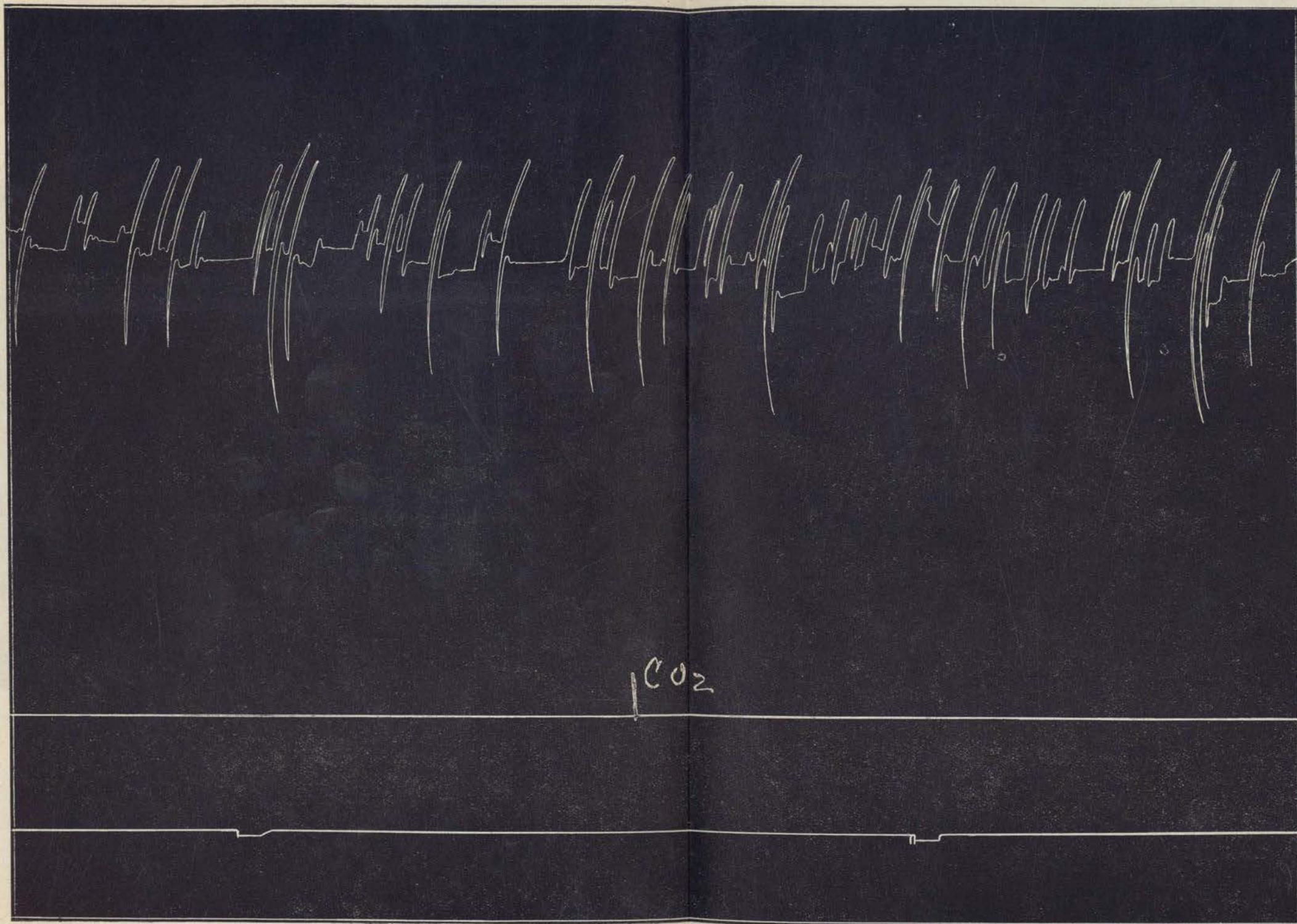
Trazado D. b.— Los mismos perros de la otra gráfica D. La doble vagotomía es causa de respiración de tipo postvagotómico, evidente en la cabeza aislada, a pesar de la ausencia de estímulos periféricos circulatorios.



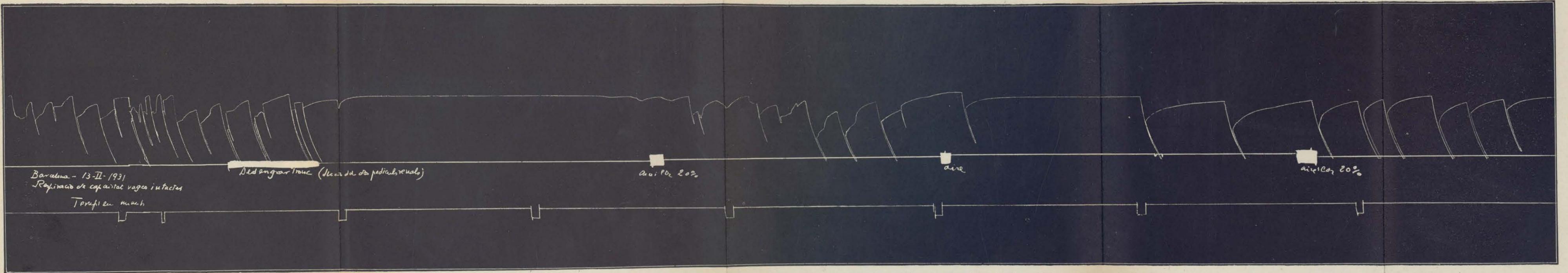
Trazado F. d. — La doble vagotomía se sigue de respiración postvagotómica de la cabeza. En este caso, no influyen ni estímulos circulatorios (tronco desangrado) ni subcardíacos, abdominales, por haber sido previamente seccionados los pneumogástricos por debajo del corazón al comenzar el experimento.
— Antes de la vagotomía se habían seccionado fisiológicamente los pneumogástricos por eterificación de los troncos nerviosos, con efectos también positivos durante el tiempo que duró la intoxicación.



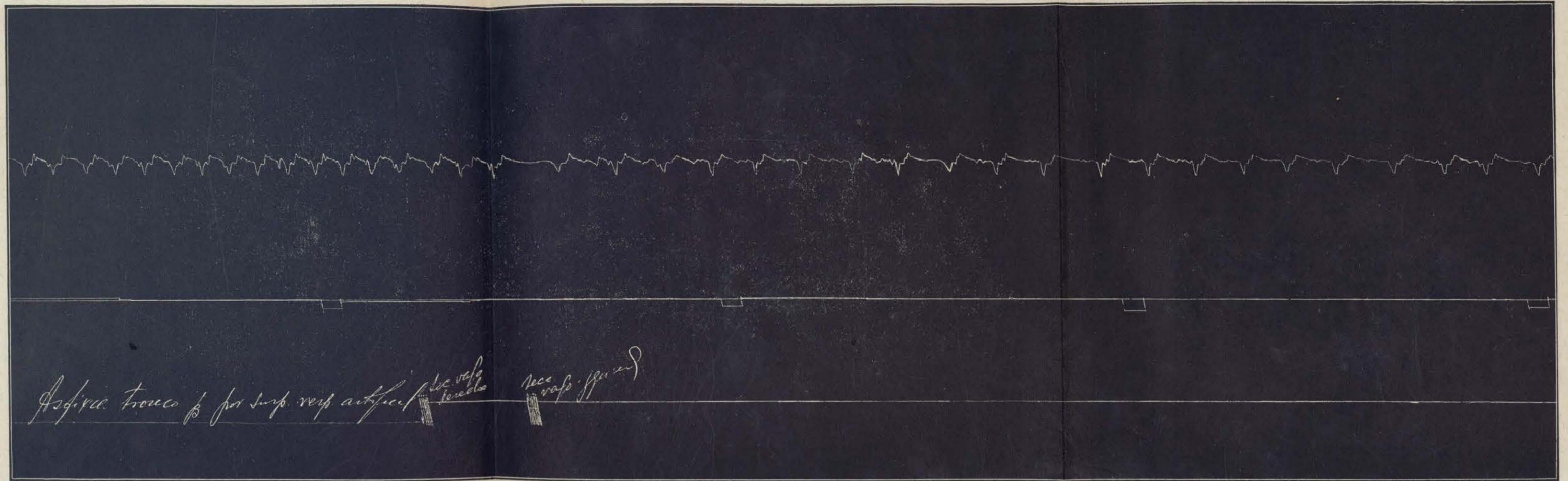
Trazado G.— Técnica habitual. Hemorragia hasta muerte del tronco. La inhalación de CO_2 a 20 por 100 parece aumentar la totalidad del efecto respiratorio, aceleración principalmente.



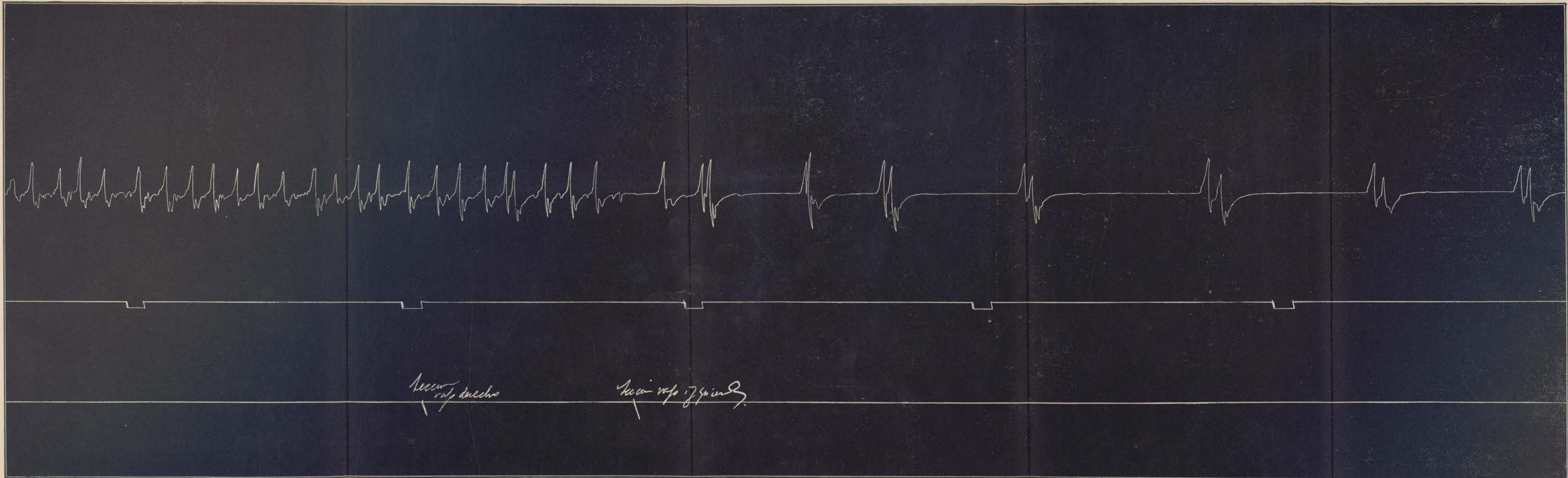
Trazado H. — Técnica habitual. La inhalación de CO_2 a 20 por 100 por el tronco da lugar a incremento de la totalidad del efecto respiratorio en los movimientos de la cabeza.



Trazado J. — La mezcla de anhídrido carbónico y de aire a 20 por 100 respirada por el tronco desangrado estimula claramente los movimientos respiratorios de la cabeza aislada con sólo comunicación vagal.



Trazado A. a. — Técnica habitual. Ritmo postvagotómico en la cabeza aislada, a pesar de la previa suspensión de la respiración artificial del tronco : ausencia de estímulos periféricos de orden mecánico.



Trazado C. d. — Los mismos perros de los demás trazados C. Efectos de la doble vagotomía sobre los movimientos respiratorios de la cabeza, a pesar de faltar los estímulos periféricos circulatorios.