

SOBRE LA SENSIBILITAT QUÍMICA
DE LES TERMINACIONS
DEL PNEUMOGÀSTRIC PULMONAR

per
A. PI SUÑER

I

Des dels treballs de Haldane i Priestley (1) en 1905, provant la influència de la tensió de CO_2 en l'aire alveolar i en la sang sobre el ritme i la intensitat dels moviments respiratoris; i els posteriors de Winterstein (2) i Hasselbach (3) determinant que els efectes observats es deuen a la riquesa d'hidrogenions en la sang, que arriba als centres respiratoris, s'ha vingut atribuint la regulació química respiratòria exclusivament a influències centrals.

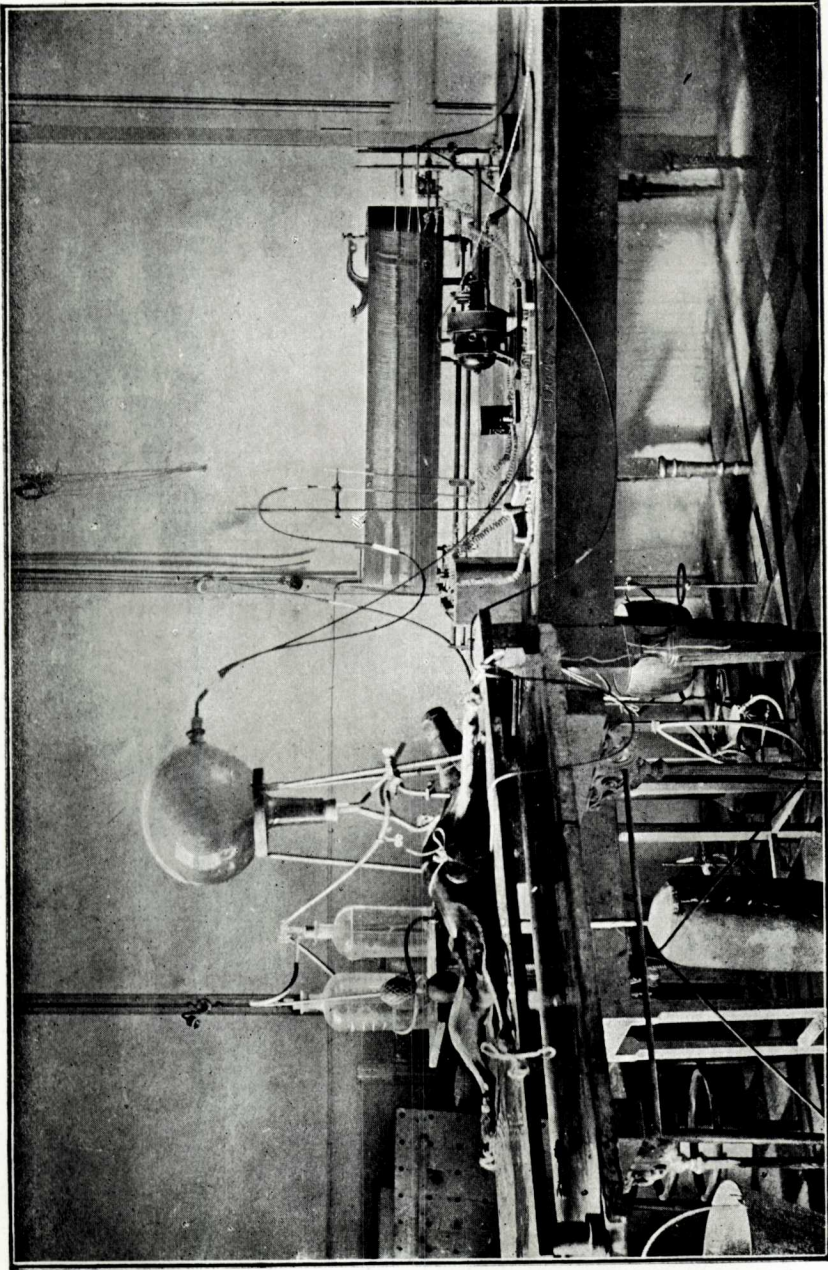
En cosa tan complexa com és el govern dels moviments respiratoris, intervingut per estímuls de la més diversa mena i procedència: sensibilitat intersticial que revela la distensió i retracció pulmonars (Head, 4), la pressió atmosfèrica, sensacions propioceptives musculars, crassi sanguínia, etc., és opinió nostra que no devia ésser oblidada la possibilitat que existís — tal com n'hi ha una de mecànica — una sensibilitat química respiratòria, pulmonar o bronquiolar, afectada per la composició de l'aire. Una modalitat més de la sensibilitat tròfica, referible a la de les mucoses digestives, a la composició química del respectiu contingut, i a la intersticial dels teixits que fa possible la regulació metabòlica.

En la regulació química dels moviments respiratoris cal tenir en compte, en efecte, la reacció actual de la sang que arriba als centres bulbars; no és aquest el lloc de repetir els molts fets, absolutament convincents, que ho demostren. Però en l'explicació de la influència de quantitats majors o menors de CO_2 en l'aire inspirat damunt el ritme i la profunditat respiratòries, deu fer-se una part a l'excitabilitat perifèrica, a la sensibilitat química, que sent els canvis més lleugers en la composició de l'aire alveolar o bronquial.

En demostració d'aquesta tesi, nosaltres hem realitzat una extensa sèrie experimental i tenim en marxa encara nous experiments.

És ben sabuda la immediata resposta motriu de la dinàmica respiratòria a modificacions insignificants de la tensió del CO_2 en l'aire inspirat. Aquesta resposta és atribuïda ara exclusivament als consecutius canvis de la tensió del CO_2 en la sang arterial que surt del pulmó i que va als centres. Així, diu Starling (5) per exemple: «Si arriba a succeir que s'alterin les tensions dels dos gasos — O_2 i CO_2 — en l'aire alveolar, *devem creure* que les tensions dels mateixos gasos en la sang arterial s'hauran alterat igualment.»

I, no obstant, és un fet provat que, dins de límits normals, canvia molt difícilment la composició de l'aire alveolar i, per tant, la composició gasosa de la sang arterial pulmonar. Degut això a l'exquisidesa de l'adaptació respiratòria segons les necessitats funcionals; a la perfecta regulació dels moviments, de manera que resulti sempre adequada la ventilació. De la qual adequació resulta que sols les fortes concentracions — que exageren, d'altra banda, enormement la ventilació — arriben a augmentar treballosament la tensió del CO_2 alveolar. Aquesta gran agilitat, la rapidesa i l'exactitud amb què s'estableix la



Registre respiratori doble per Paul Bert pneumògraf

compensació, fan pensar tot seguit en un reflex químic, més que en una influència humoral; encara que, com en altres funcions, no s'exclouin ambdós mecanismes. Es repetiria en la respiració el mateix que en l'aparell digestiu: una sensibilitat, paral·lela i precedent a una influència harmònica, que adapten la funció a les necessitats fisiològiques.

Copiem els resultats d'un experiment de Haldane que són ben demostratius per a la nostra tesi:

CO ₂ per 100 en l'aire inspirat.	Freqüència respiratòria per minut.	Profunditat mitjana de les respiracions.	Ventilació alveolar Normal = 100.	CO ₂ per 100 en l'aire alveolar.
0,04	14	673 cc.	100 (6,60 litres per minut).	5,6
0,79	14	739	116	5,5
2,02	15	864	153	5,6
3,07	15	1,216	226	5,5
5,14	19	1,771	498	6,2
6,02	27	2,104	857	6,6

Tot increment de la tensió de CO₂ inspirat ocasiona a l'ensem acceleració del ritme i major profunditat del moviment: una cada vegada més intensa i proporcionada ventilació, sense que arribin a produir-se, fins que les concentracions són altes, variacions ostensibles en la proporció de carbònic alveolar i, per tant, en la sang arterial de les venes pulmonars. No hi ha, doncs, tot i presentar-se evident intensificació dels moviments respiratoris, aquell augment de CO₂ hemàtic de què parla Starling. La regulació respiratòria s'estableix en els casos corrents abans que la sang sigui afectada *i no per la sang*. S'estableix així, per tal d'evitar la càrrega hemàtica amb tots els seus inconvenients. La resposta motriu respiratòria en condicions normals té per objecte mantenir constant la proporció del CO₂ en l'aire alveolar i en conseqüència en la sang. Són les influències locals damunt les terminacions sensibles — potser dels bronquis més fins —

afectades pels més insignificants canvis de la composició de l'aire inspirat, les que produeixen els primers efectes. L'acció damunt dels centres ve després, com a complementària (a més de reguladora de la reacció del plasma hemàtic) si la intervenció sensitiva no és prou. Els nostres experiments tenen per objecte demostrar aquesta sensibilitat perifèrica.

II

Si juga efectivament un paper en la regulació respiratòria la sensibilitat química de les terminacions pulmonars del pneumogàstric, la doble secció d'aquests nervis ha de modificar sensiblement els efectes dinàmics respiratoris de les variacions de CO_2 en l'aire inspirat.

Que així succeeix ho sabem ja des dels experiments de Scott (6, 1908). En els dos traçats que reproduïm i que han esdevingut clàssics, es veu com proporcions semblants de carbònic — 9'6 i 10'6 per 100 — donen lloc a efectes diferents. A més, la resposta sense els pneumogàstrics no és acordada a les necessitats perifèriques i la ventilació esdevé prompte insuficient. L'enriquiment de la sang en CO_2 excita els centres, però no amb aquella precisió que l'estímul perifèric, de la qual precisió resulta la ventilació just necessària i la constància de la composició de l'aire alveolar. Reproduïm el resultat d'un experiment típic.

	Respiracions per minut.	Profunditat mitjana de cada respiració.	Ventilació per minut.
Aire.....	72	19 cc.	1,368
» amb 4,2 % CO_2	96	25 cc.	2,400
» amb 8,6 %.....	97	19 cc.	2,813
Aire.....	72	20 cc.	1,440
DOBLE SECCIÓ DELS PNEUMOGÀSTRICS			
Aire.....	45	29 cc.	1,305
» amb 4,2 % CO_2	45	34 cc.	1,530
» amb 3,6 %.....	42	38 cc.	1,596

Scott esquematitza la diferència de la resposta amb pneumogàstrics i sense, d'una manera excessivament senzilla. Diu que en l'animal intacte l'increment respiratori pel carbònic es produeix al mateix temps sobre el ritme i sobre la profunditat, i que en l'animal vagototmitzat el ritme no s'altera i si sols la intensitat dels moviments. Les nostres observacions, com es veurà, no ens convencen d'això: hi ha distintes maneres de reaccionar al CO_2 , segons cada un dels animals, fins de la mateixa espècie. Nosaltres treballem en gossos. N'hi ha que augmenten la ventilació principalment exagerant la freqüència, altres de preferència ampliant inspiracions i expiracions. Tenim els diferents tipus per una de tantes condicions individuals. I després de la vagotomia passa el mateix: es troben animals, en efecte, en què no creix la freqüència segons l'esquema de Scott; però, en canvi, se'n veuen d'altres en què es manifesta l'acceleració del ritme. El que és constant, després de la secció dels pneumogàstrics, és la pèrdua de l'agilitat en la resposta. Per això, l'animal sense pneumogàstrics, deixat així al sol govern central, ventila malament; no adapta els moviments, ni en el nombre ni en l'amplitud, a les necessitats fisiològiques.

Si els moviments respiratoris fossin sols regulats per la influència humoral damunt dels centres i el pneumogàstric es limités a exercir aquell paper tonificador i inhibidor a l'ensem que li assignen els fisiòlegs moderns, les variacions del CO_2 en l'aire alveolar en la sang, produïrien efectes més acordats; l'acció dels centres seria prou per a la regulació, malgrat aquesta s'obtingués per un altre tipus de moviments respiratoris. Ara la influència central fa l'efecte d'una intervenció purament subsidiària.

Cal admetre, per tant, en la regulació respiratòria un factor químic que actua perifèricament, exactament com-

parable a la sensibilitat, ben provada des de Hering i Breuer (7) i confirmada per Head (8), que es desvetlla pels canvis de volum pulmonars. Si existeix una sensibilitat d'ordre mecànic, res no s'oposa a creure que hi hagi, així mateix, receptors d'ordre químic en l'aparell respiratori. Això és tan evident que no caldria esforçar-se a demostrar-ho, una vegada que es coneix la fixesa de composició de l'aire alveolar malgrat que canviï la proporció de CO_2 en l'aire inspirat. La tesi contrària, la que negaria aquesta sensibilitat, és la que hauria d'ésser, en bona lògica, provada!

No obstant, nosaltres venim realitzant diferents ordres d'experiments perquè creiem el punt de molta importància per a bastir la doctrina de la sensibilitat tròfica. En aquesta nota exposarem alguns dels experiments típics de la primera sèrie equivalents als experiments de Scott: la comprovació gràfica de la diferència de conducta davant d'atmòsferes amb CO_2 , segons que l'animal es trobi en condicions normals o bé segons que els pneumogàstrics hagin estat tallats.

III

Consideri's, en primer lloc, la diferent adaptació a l'acreixement progressiu de carbònic en l'aire contingut en un espai clos on respiri el gos i segons aquest gos tingui o no seccionats els pneumogàstrics. En l'experiment de la gràfica 1.^a l'animal respirava l'aire d'un flascó de 30 litres. En el gos intacte, en augmentar seguidament i a poc a poc el CO_2 es produeix un increment gradual i regular de la freqüència i de l'amplitud respiratòria. En el gos al qual mitja hora abans s'han tallat els pneumogàstrics (gràfica 2.^a) s'observa la irregularitat, la falta de precisió de l'adaptació motriu a les noves necessitats. I

és que en el primer cas es fa la compensació mitjançant mesures exactes, com es realitza sempre que intervenen en les reaccions motrius o secretòries factors sensitius; mentre que, faltant els pneumogàstrics, ve l'increment respiratori incompletament i a batzegades, per la sola influència, damunt els centres, dels canvis de la tensió de CO_2 en la sang. Veiem, doncs, evidentment la intervenció del pneumogàstric sensitiu en la polipnea pel CO_2 inspirat.

Demés, i confirmant les observacions ja esmentades de Scott, la mateixa proporció de carbònic en l'espai clos — 10 per 100 — és motiu de diferent reacció abans i després de la secció dels pneumogàstrics. En la gràfica 3.^a es veu que, amb els pneumogàstrics i sota la influència del CO_2 en la proporció indicada, s'accelera el ritme gairebé de 2 a 3 (42 a 60 en tres minuts), mentres que després l'efecte és molt menys manifest: 42 i 46 en el mateix temps, i, més tard, incorporant encara una nova quantitat de CO_2 — tres litres més — s'arriba sols a 51 respiracions.

La gràfica 4.^a demostra el contrast entre l'agilitat de la resposta motriu quan funcionen els pneumogàstrics, i la deficiència de la reacció en ésser els nervis tallats. Sense seccionar, 10 per 100 de CO_2 provoca una acceleració del ritme de 43 a 50 en dos minuts i de l'amplitud de 5 a 6, ço és, de 215 a 300: gairebé com 2 : 3. Seccionats els pneumogàstrics, la mateixa proporció de carbònic no modifica l'extensió dels moviments i sols influeix en el ritme. (Noti's que això és contrari a l'afirmació de Scott.) La freqüència passa de 16 a 18 per dos minuts o sigui, com a índex de ventilació, 8 : 9. El *terç* es converteix en un *novè*. L'ulterior introducció de 2-10 d'oxigen en l'espai clos tampoc modifica l'amplitud dels moviments i és causa tan sols d'una lleugera bradipnea de 14 per dos minuts.

L'efecte és ben poc brillant. Absents els pneumogàstrics, baixa clarament l'adaptabilitat dels moviments respiratoris a la composició de l'aire inspirat.

En l'experiment reportat per la gràfica 5.^a es mostra més bé encara la diferència. Dos litres de carbònic motiven que en l'animal intacte passi el ritme de 26 a 38 en dos minuts i l'extensió de 4 a 5, de la qual cosa resulten els productes 104:190; aproximadament, la raó 1:2. En canvi, l'addició progressiva de CO₂, de dos en dos litres, manifesta, després de la secció dels pneumogàstrics, efectes paradoxals, sens dubte per l'excessiva proporció de carbònic finalment existent. El ritme, abans de la introducció de l'últim carbònic, és de 18 per dos minuts i baixa, després d'ella, a 14; l'amplitud de les excursions respiratòries disminueix també i finalment mor l'animal, en espasme expiratori.

Un altre grup d'experiments el constitueix comparar la influència de la mateixa atmosfera simultàniament en dos gossos, l'un intacte i l'altre vagotomitzat. Els dos animals respiren el mateix aire i aquí les gràfiques (n.º 6) són pneumogrames. Pels experiments que referim és preferible el Paul Bert que ens dona gràfiques de variació del volum pulmonar; però es comprèn bé que això no sigui possible respirant els dos gossos en el mateix clos. Abans de seccionar els pneumogàstrics d'un d'ells, les reaccions respiratòries són semblants; després difereixen del tot. Encara que en experiments ja vistos es demostra com no queda compensat el retard per l'augment d'intensitat — fent que abans i després de la secció la ventilació pogués ésser equivalent — la present observació acaba de portar convicció. Vagotomitzat el gos A, es produeixen en cinc minuts 19 respiracions per la introducció, en el recinte comú, de CO₂ a 10 per 100. En les mateixes condicions i en igual temps el testimoni intacte fa 89 respiracions.

Ara bé, les excursions toràciques són menys del doble en A que en B; i si bé és veritat que es tracta aquí de pneumogrames, tenint en compte que no semblava existir desproporció en l'activitat diafragmàtica, bé es pot afirmar, sense grans probabilitats d'error, que no passava del doble l'eixamplament de volum en les inspiracions del gos sense pneumogàstrics respecte de l'altre. Si fos doble l'amplitud de A respecte de B, la ventilació estaria representada per $19 \times 2 = 38$, nombre menys de la meitat de 89×1 del gos A. Bé es veu, doncs, si és més perfecta la ventilació en el gos amb pneumogàstrics que quan falta la influència sensitiva d'aquests nervis. Noti's també en A la diferència en la regularitat dels moviments del gos intacte, en comparació amb els moviments irregulars del gos B sense pneumogàstrics.

Tots els experiments que precedeixen són fets poc després de la secció dels nervis. Calia completar les observacions amb l'estudi dels efectes del carbònic quan ja haguessin passat del tot els efectes del *shock* que representa la secció, encara que aquesta fos purament funcional, pel fred o per l'èter. Però aconseguir la supervivència d'un gos seccionat i traqueotomitzat que porta la cànula és cosa difícil. Per tres vegades el gos operat a la tarda, ha mort durant la nit. Els experiments d'aquest ordre són doncs poc nombrosos. Però, malgrat d'això, volem reproduir-ne un d'aparentment contradictori (gràfica 7.^a) no obstant ésser positiu, i que resulta, per les seves particularitats, ric en ensenyances.

Un gos respira el seu propi CO_2 i després, per dues vegades, s'introdueix en l'espai clos de 15 litres, carbònic fins un 10 per 100. Es seccionen els pneumogàstrics a les 11 del matí i després la diferència de la respiració, en les mateixes condicions d'abans, és evident: la irregularitat de la progressió per la influència del propi CO_2 i la brus-

quetat de la dispnea a l'incorporar el carbònic, són referibles a altres resultats ja vistos. A les quatre de la tarda — cinc hores després de la secció — es repeteixen les observacions en la mateixa forma i, tant la senzilla respiració, en espai clos com l'addició de carbònic, no semblen diferir en la forma general de les que s'obtenen amb gosos intactes. No obstant, repetit l'experiment, fent que l'animal respiri en un espai clos de doble capacitat, de ço que resulta que els centres, ja regularitzats en el seu to funcional, no reben quantitats de CO_2 suficients per acreïxer depressa l'activitat respiratòria, es veu clarament la irregularitat dels moviments, comparable amb l'observada al matí i amb les altres, repetides, que hem vist en els experiments transcrits; uns pocs entre els nombrosos que portem realitzats. En aquest cas, el factor humoral actuava amb prou intensitat per compensar la presència del carbònic, i si no adequadament, almenys de manera suficient. Però al baixar la concentració del carbònic, s'observa una vegada més la falta de precisió, constant en els nostres experiments de secció del pneumogàstic.

Tots aquests casos ens convencen indirectament de l'existència de la sensibilitat pulmonar, però no en donen la prova directa. Una altra sèrie dels nostres experiments demostra, en canvi, la realitat de les fibres sensibles químiques del pneumogàstic de manera incontrovertible.

Així, per exemple, en l'experiment a què correspon la gràfica 8.^a, practicada la secció circular de la tràquea, s'introdueix, ben lubricat, un tub de goma del mateix diàmetre exterior que la tràquea, de manera que entri just, per tal de protegir la superfície de la mucosa de tota influència sensitiva. Si ara es col·loca profundament una sonda flexible de petit gruix fins tot el que es pugui, de manera que arribi a ramificacions bronquials bastant estretes i una vegada tolerat aquest doble cateterisme — que

és aviat — s'hagi regularitzat la respiració, insuflém unes gotes de solució d'amoniac, es produeix, primer, un espasme respiratori, que és seguit d'una forta acceleració, fins a haver ventilat suficientment. Després de la secció doble dels pneumogàstrics, la introducció d'igual quantitat, i encara de proporcions molt superiors del mateix amoniac, no produeix efecte. Una lleugeríssima acceleració que s'observa en la gràfica adjunta s'explica sens dubte pels efectes de l'amoniac absorbit. Les diferències entre la reacció, amb pneumogàstric i sense, són tan aparents com totes les que pugui ocasionar en un altre reflex qualsevol la presència o l'exclusió del corresponent nervi sensitiu.

IV

Avui, per l'explicació de l'alternància normal dels moviments inspiratoris i expiratoris, és acceptat per tothom l'esquema de Scott. L'acreixement del carbònic en la sang estimula els centres i una inspiració n'és la conseqüència. Mes aquesta inspiració no acaba perquè la distensió pulmonar que ella provoca, ocasiona corrents inhibitoris que, pel pneumogàstric, arriben al centre, del qual se'n segueix la relaxació; això és, un moviment expiratori normal. De l'excitació central exercida pel CO_2 de la sang i de les inhibicions periòdiques d'origen mecànic segons Head, n'esdevenen les inspiracions i expiracions alternades; més freqüents que després de la secció dels pneumogàstrics, en què actuaria exclusivament la presència, en certa quantitat, del CO_2 en la sang.

Aquesta explicació és excessivament simplista i de cap manera d'acord amb el criteri actual de la fisiologia.

En primer lloc el CO_2 deuria actuar o bé periòdicament, augmentant en la sang després d'una inspiració i

disminuint consecutivament, o bé exerciria una acció tònica constant damunt dels centres inspiradors que seria periòdicament trencada per les inhibicions inspiratòries. Que no és la primera cosa ho prova el fet que la sang no canvia a cada inspiració normal de contingut de carbònic. Si, com hem vist, és molt fixa la composició de l'aire alveolar, igualment, o més potser encara, ha d'ésser-ho la de la sang.

A més, des de les observacions de Rosenthal (9) sabem que, independentment de tota acció perifèrica i humoral, per la pròpia funció dels centres respiratoris, per un veritable fet de memòria elemental, envien aquells centres estímuls motors periòdics.

Que tampoc pot tractar-se de la segona hipòtesi, es dedueix de l'existència de fibres expiratòries en el pneumogàstric i, així mateix, de centres expiratoris per tothom admesos i absolutament demostrats. Sols a haver estat certa l'opinió de Gad (10), que el pneumogàstric no conté més que fibres inhibidores, podria explicar-se de la manera indicada la respiració. Però aquesta suposició ha estat definitivament desmentida pel ben conegut experiment de Head del pneumotòrax unilateral després de la vagotomia del costat oposat. En el pneumogàstric concorren fibres expiradores i inspiradores; i fins les primeres són particularment abundants en certes branques: laríngeic superior. Per altra banda, no és constant el to inspiratori dels centres.

Demés, l'expiració no és sempre passiva. És ben sabut que en passar d'un cert límit de respiració tranquil·la, intervenen factors expiratoris actius, que es produeixen per contraccions musculars, conseqüència de les corresponents inervacions. En aquests casos hi ha alternativament excitacions inspiratòries i expiratòries; no senzillament inhibicions.

Cal tenir en compte encara el fet ja indicat, de la inexactitud de les conclusions de Scott en les quals es sosté la doctrina: després de tallar els pneumogàstrics, en uns animals, en efecte, el respirar CO_2 es modifica el ritme, augmentant sols la profunditat, però en altres es produeix evident taquipnea i en altres —com en els gossos normals— acceleració i intensificació al mateix temps. No hi ha mena de resposta constant. El que és sempre cert és la major peresa de la reacció, la irregularitat i la inadequació.

De tot això es desprèn com és inacceptable aquella explicació. I més especialment si es té en compte tot el que es coneix en el present, d'inervació recíproca, d'adaptació de les inervacions, de la necessitat d'un estat de cert equilibri en la distensió pulmonar (Loewy), de receptors específics, de relacions funcionals entre els factors nerviosos i els factors humorals. Es, la que discutim, una explicació completament anacrònica.

No és el nostre objecte detenir-nos en aquest punt. La revisió crítica dels fonaments de la doctrina donaria material en tanta abundància que permetria un treball de gran extensió. Crec, però, que els arguments, aquí res més que esbossats, són prou decisius per a no esforçar-se en la demostració.

Nosaltres, provada la sensibilitat química de les terminacions pneumogàstriques en el pulmó, la constància de la composició de l'aire alveolar, els efectes immediats sobre la ventilació de les petites variacions en la tensió del CO_2 i la influència dels centres cerebrals, tan evident, que, com és ben sabut, un animal segueix respirant regularment després de la separació de la protuberància i del cervell per darrera dels tubèrculs quadrigèmims, a condició que conservi els pneumogàstrics; però que la respiració ordenada i eficaç és impossible si, ultra aquesta secció, es

realitza una doble vagotomia; nosaltres, tenint en compte tot això, que acosta tant la funció respiratòria a aquelles altres funcions on es produeixen els reflexos condicionals mitjançant les corresponents imatges, creiem més lògic creure que es superposen en la respiració, a l'activitat rítmica, pròpia dels centres per adaptació ancestral, la influència alternativa d'inspiracions i expiracions provocada per les retraccions i dilatacions pulmonars i la influència reguladora d'una inervació que sent en la perifèria canvis tenuíssims de la composició química de l'aire inspirat, a més de la ulterior intervenció *in situ* sobre la funció central de la composició de la sang, especialment de la seva riquesa en ions hidrògen.

La respiració és un fenomen enormement complex. Influeixen en els moviments respiratoris les més diverses sensacions, les impressions propioceptives dels mateixos múscles respiratoris, les emocions, el llenguatge parlat, i el llenguatge intern (Bellido), les representacions i, molt eficaçment, la crassi hemàtica. Però la respiració regular s'adapta exactament a la composició de l'aire, igual que, com hem dit, la secreció dels sucus digestius és rigorosament acordada a les necessitats. Això suposa una sensibilitat que actua en primer terme, finíssims receptors excitables per les modificacions de la composició de l'aire bronquiolar o alveolar. És l'estat perifèric el que regula que les respostes alternades — provocades principalment per la dilatació o retracció pulmonars i per la concentració de CO_2 en l'aire inspirat — siguin més o menys intenses i ràpides. I a aquest segon factor nerviós, de sensibilitat química, tròfica, ve a sumar-s'hi paral·lelament el factor humoral sobre els centres.

Probada la sensibilitat química de les terminacions pneumogàstriques en el pulmó, es modifica del tot el concepte del govern dels moviments respiratoris i de la seva

regulació. Per una major precisió de la doctrina, hem dirigit en l'indicat sentit nostres recerques i amb el mateix objecte venim realitzant encara noves sèries experimentals, en les quals ens és un valuós auxili la intervenció de nostre col·lega Bellido i demés assistents al laboratori.

Tot l'exposat pot concretar-se en les següents

CONCLUSIONS

1.^a La fixesa de proporció del CO_2 en l'aire alveolar contradiu la idea de que la intensificació respiratòria produïda per la presència del mateix carbònic en l'aire inspirat sigui d'origen exclusivament central.

2.^a Tal com havia descobert Scott, hi ha diferència en les reaccions davant del CO_2 segons que l'animal tingui o no els pneumogàstrics intactes.

3.^a L'afirmació de Scott, però, que difereixen les reaccions dels animals vagotomitzats de les reaccions normals, per ésser aquelles solament en el sentit d'ampliar els moviments, i les reaccions fisiològiques de consistir al mateix temps en la major profunditat i en el més accelerat ritme, no és confirmada en la major part dels casos. La diferència constant consisteix en el retard de la resposta, en la seva irregularitat i en la inadequació.

4.^a El pulmó, o les últimes ramificacions bronquials, es mostren sensibles a certs excitants químics, que poden motivar reflexos respiratoris. Tals excitacions són conduïdes pel pneumogàstric.

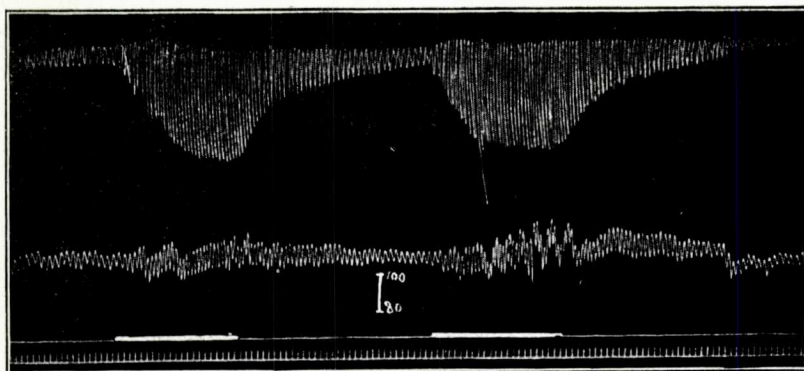
5.^a Demés de la intervenció del CO_2 , que porta la sang als centres bulbars, es produeix una influència sensitiva perifèrica de naturalesa química, equivalent, en els seus efectes, a l'altra sensibilitat pulmonar que revela estats mecànics: dilatació o retracció dels pulmons.

6.^a Els moviments respiratoris es produeixen fona-

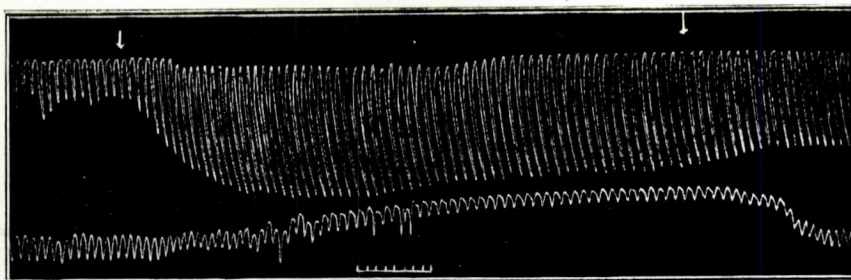
mentalment per una propietat elemental dels centres que rítmicament envien estímuls motors — com succeeix en altres funcions periòdiques, — conseqüència, sens dubte, de la seriació filogènica i d'una veritable memòria fisiològica. Però aquesta propietat és condicionada, a més, per molts i diferents factors, entre els quals s'ha de comptar, com a més interessants i eficaços, els reflexos mecànics de Head, la composició gasosa i la reacció actual de la sang i la proporció de CO_2 en l'aire inspirat. Factors que coexisteixen i es coordinen en la seva acció, de la qual cosa resulta la meravellosa flexibilitat de la funció, l'adaptació respiratòria a les més diverses condicions fisiològiques.

Laboratori de Fisiologia. Facultat de Medicina.

GRÀFIQUES TÍPIQUES DE LA INFLUÈNCIA DEL CO₂ SOBRE ELS MOVIMENTS RESPIRATORIS, AVUI PROFUSAMENT REPRODUÏDES

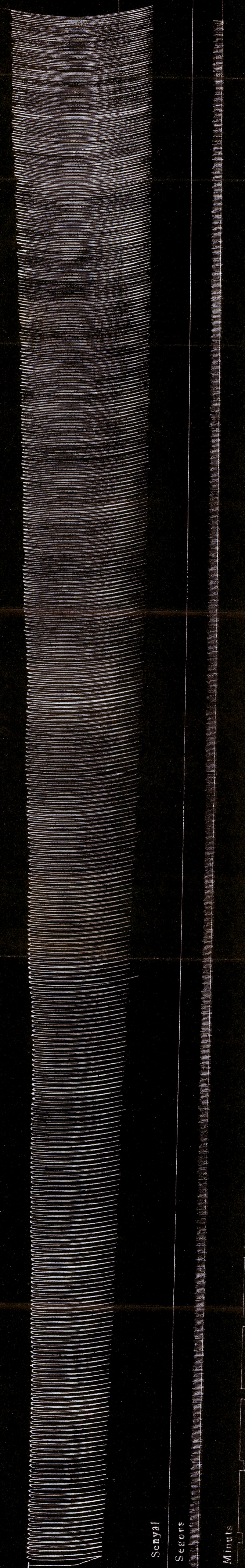


Efectes del CO₂ sobre els moviments respiratoris del conill (Scott). Ratlla superior, gràfica de les propulsions diafragmàtiques (mètode de Head). Ratlla inferior, pressió carotídea. Durant el primer període, indicat per la senyal, l'animal ha respirat 9,6 per 100 de CO₂ de l'aire; durant el segon període, 10 per 100 de CO₂ amb 33 per 100 d'oxigen. Cronograma = 2 segons. Escala = mm. de la pressió sanguínea.



Efectes produïts sobre un conill amb secció de pneumogàstries pel CO₂ al 10,6 per 100, en una barreja que conté 23,3 per 100 de O₂ (F. H. Scott). El gas fou administrat en el període comprès entre les fletxes. La línia zero de la pressió sanguínea és 32 mm. sota de la base del traçat. Compari's aquesta gràfica amb l'anterior.

PNEUMOGRAMA. PAUL BERT



Gràfica n.º 1.—Acceleració respiratòria produïda per la respiració en espai clos. Gos asfixiat en son propi CO₂. Volum de l'ampolla, 15 litres.

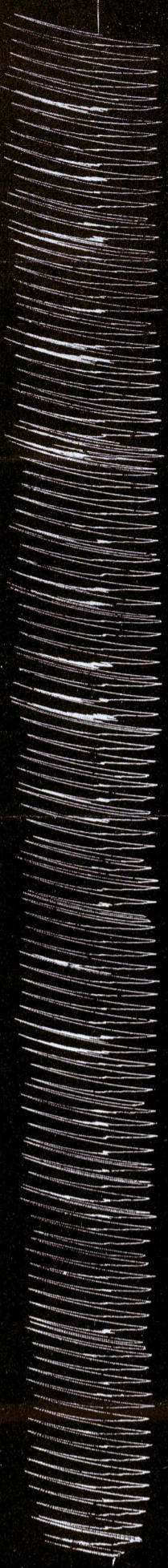
A. T. JUNIER 27 FEB 1913
J.M. BELLIDO



1/2 hora respirant
1/2 hora després tall
Recinte de 15 l.

Minuts

J.M. BELLIDO



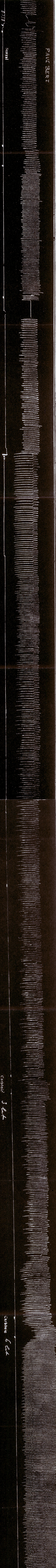
1/2 hora respirant
1/2 hora després tall
Recinte de 15 l.

Minuts

Gràfica n.º 2. — Pneumogàstries tallats. Animal respirant en recinte clos.
Noti's la irregularitat de la reacció.

Gràfica n.º 1. — Pneumogàstries tallats. Animal respirant en recinte clos.
Noti's la irregularitat de la reacció.

PAU BERI



Senyal

Carbonic 3 Lit

Ventilació 10 minuts

Secelló variós

Carbonic 3 Lit

Carbonic 6 Lit

Minuts

26-VII-911 a P. Berri 7/14 N. 1111

Gràfica n.º 3. — Comparació dels ritmes respiratoris abans i després de la vagotomia.
 Duració de les observacions, 3 minuts.

Amb vagos

Aire pur	42	Aire pur	42
3 litres CO ₂	60	3 litres CO ₂	41
6 litres CO ₂	51	6 litres CO ₂	51

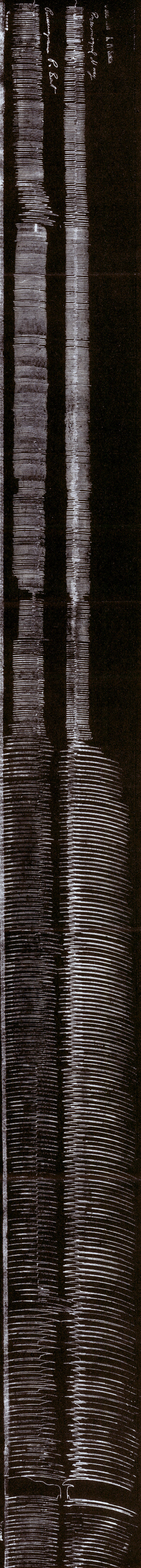
Volum del recinte, 30 litres.

Sense vagos

5 JULI 1930 A. P. SWIER

Pneumogram of 11 min.

Pneumogram P. Bert



CO₂

Bert

Secido VI:04

O₂

11 min

Oxygen

15 JULI 1930 A. P. SWIER

Servici

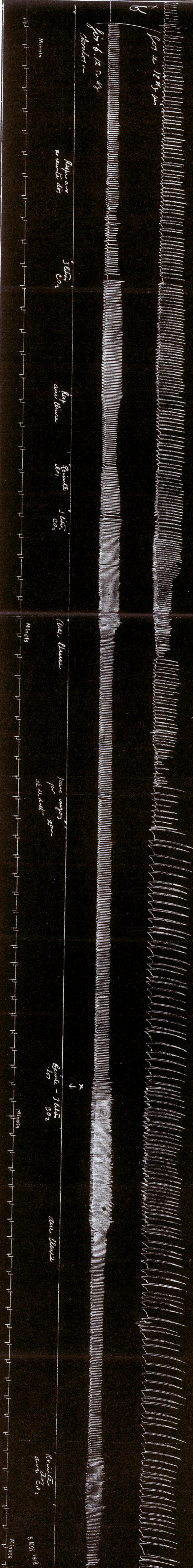
Minuts

Minuts

Gràfica n.º 4. — Pneumogramas Marey y Paul Bert, en un mateix gos.
 Influència del CO₂ abans i després de la secció dels vagos.
 Ritme, durant dos minuts.

Abans de la secció dels vagos: abans CO₂: ritme, 43; amplitut, 5, 7 x a = 215
 després CO₂: 50; 6, 7 x a = 300
 Després de la secció dels vagos, amplitud, no varia abans i després de CO₂,
 ritme, abans i6, després CO₂, 18,
 inhalació de O, ritme, 14.

5 d'oct 1918 A. Pi Suñer
J. M. Bellera



Gráfica n.º 6.— Dos gossos, A, gráfica de dalt; B, gráfica de baix: secció dels vagos al gos A.
En x durant 5 minuts, després de 3 litres CO₂:

Gos B—89 respiracions
Gos A—19

Encare que l'amplitud fos en A doble de B (19 X 2=38), la ventilació quedaria, com ara, menor en el gos vagotomitzat.

9 JULI 1918

A. Pi Suñer
L. CERVERA

Pneumogram - (preunggef Verdir)

Pneumogram (Paul Bert)

Temps en segons (començats de Jasper)

2^a p. CO₂
1^a segons

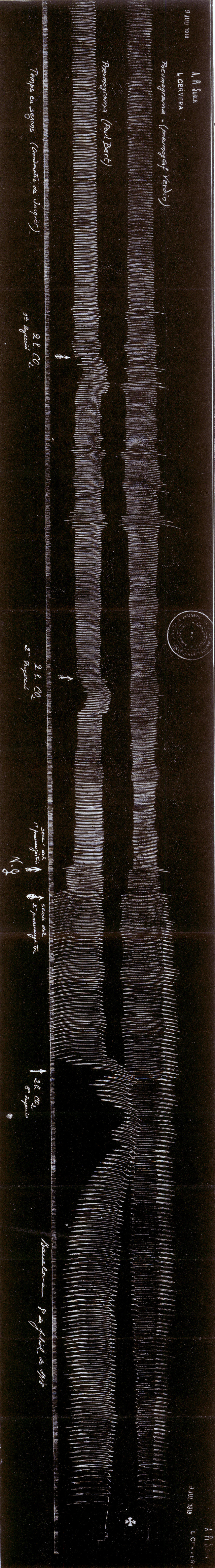
2^a p. CO₂
2^a segons

seca: air
1^a pneumogram

seca: air
2^a pneumogram

2^a p. CO₂
2^a segons

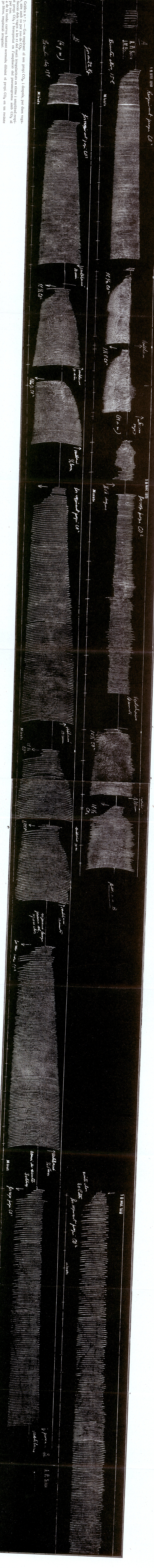
Baralona 1^a p. juli 2 1918



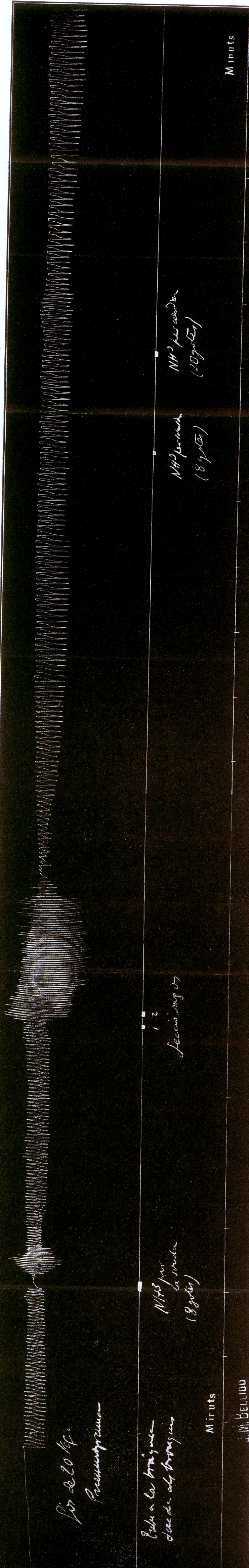
9 JUL 1918

A. Pi Suñer
L. CERVERA

Gràfica n.º 5. — Animal que després de la secció dels pneumogàstrics no es defensa davant l'asfíxia.



Gràfica n.º 7. — Gas respirant el seu propi CO_2 , i després, per dues vegades, altre amb 10 per 100 de CO_2 .
 Secció dels vagos a les 11 del matí: irregularitats en ritme i amplitud respirat propi CO_2 i brusquetat en l'ampliació del pneumograma amb CO_2 al 10 per 100.
 A la tarde: curves bastant normals; disminuït el propi CO_2 en un recinte de 30 litres, respiració irregular.



Por de 20 kg.
Pneumopneumonia

Exhalo en las bráquias
dece de un alij bráquias

NH₃ por
la strada
(8 gotas)

1 2
ficcio respiris

NH₃ por strada
(8 gotas)

NH₃ por strada
(10 gotas)

Minuts

J. M. BELLIDO

Minuts

Gráfica n.º 8. — Abans de la secció dels pneumogàstries, apnea i disnea evidents, resposta a la instilació d'unes gotes d'amoniac. En seccionar els pneumogàstries, un cop establerta la respiració característica, la mateixa quantitat d'amoniac no fa cap efecte. Una quantitat major produeix lleugera acceleració atribuible a l'absorció de la grossa dosi instilada.