

Изъ Физиологической лабораторіи Казанского Университета.

О регуляции движений желудка.

Прив.-доц. Д. ПОЛУМОРДВИНОВА.

Наши свѣдѣнія о движеніяхъ желудка въ послѣдніе годы значительно пополнились, благодаря введенію рентгеноскопіи въ кругъ физиологическихъ пріемовъ изслѣдованія.

Правда, многое изъ того, что обнаружилось при этомъ, было уже хорошо известно физиологамъ по показаніямъ другихъ методовъ, но немало новыхъ и интересныхъ фактовъ обязано всецѣло рентгеноскопіи.

Такъ, въ настоящее время мы можемъ считать установленной и демонстрированной *ad oculos* типическую картину движений желудка, развивающихся въ періодъ желудочного пищеваренія. Картина эта такова.

Черезъ 2—3 мин. послѣ поступленія пищи въ желудокъ развиваются движения правильнаго ритмического характера; они захватываютъ не весь желудокъ, а лишь его половину, именно выходную. Въ серединѣ желудка появляется кольцеобразное суженіе, которое распространяется въ формѣ перистальтической волны по направленію къ выходу, где оно и гаснетъ; но раньше, чѣмъ волна дойдетъ до крайняго пункта своего распространенія, на что требуется приблизительно 20 сек. (у кошекъ), на прежнемъ мѣстѣ возникаетъ новая волна, которая затѣмъ передвигается вслѣдъ за предыдущей, за ней третья и т. д. Ритмъ этихъ движений отличается большой правильностью; промежутки между моментами возникновенія отдельныхъ волнъ равняется 10 сек.; такимъ образомъ, одновременно могутъ наблюдаться 2—3 волны.

Если теперь обратить внимание на *sphincter pylori*, то легко заметить, что обычно онъ находится въ сокращенномъ состояніи, такъ что полости желудка и duodeni разобщены; но время отъ времени, черезъ промежутки сравнительно значительные и неправильные *sphincter* разслабляется и небольшая часть желудочного содержимаго проталкивается описанными выше ритмическими сокращеніями въ duodenum, послѣ чего *sphincter* снова сокращается.

Что касается движений входной половины желудка, то здѣсь наблюдаются лишь слабыя сокращенія съ значительно замедленнымъ ритмомъ.

Послѣ перехода послѣднихъ порцій хилуса въ duodenum, движения желудка прекращаются до новаго приема пищи.

Здѣсь является умѣстнымъ упомянуть, что состояніе желудка внѣ периодовъ пищеваренія нельзя представлять себѣ, какъ состояніе полного покоя.

Интересныя указанія въ этомъ отношеніи мы найдемъ въ работѣ *Болдырева*¹⁾.

Авторъ нашелъ, что пищеварительный аппаратъ у голодающаго животнаго периодически приходитъ въ дѣятельное состояніе; приблизительно черезъ каждые 2 часа возобновляется работа поджелудочной железы, кишечныхъ железъ, усиливается образованіе желчи; вмѣстѣ съ тѣмъ появляются движения желудка, кишокъ и желчнаго пузыря.

Возвращаясь къ механической работѣ желудка во время пищеваренія, мы видимъ, что движения его слагаются изъ одновременно протекающихъ движений двухъ антагонистическихъ мышечныхъ аппаратовъ,—опораживающаго и запирающаго; результатомъ ихъ совмѣстной дѣятельности является периодическое, частичное опорожненіе желудка.

¹⁾ *Болдыревъ. Периодическая работа пищеварительного аппарата.* 1904.

Не можетъ подлежать никакому сомнѣнію, что въ самомъ желудкѣ кроются условія, необходимыя не только для возникновенія движений, но и для ихъ *регуляціи*.

Всего убѣдительнѣе въ этомъ послѣднемъ отношеніи являются опыта *Cannon'a*²⁾.

Cannon, произведшій множество наблюденій надъ движеними желудка при различныхъ условіяхъ, нашелъ, что послѣ одновременной перерѣзки блуждающихъ и чревныхъ нервовъ въ обезнервленномъ желудкѣ вскорѣ возстановливаются движения въ типической формѣ, т. е. также透过正确的 промежутки развиваются въ серединѣ желудка перистальтическія волны, также透过 болѣе значительные и неправильные промежутки открывается *sphincter pylori*, обычно сокращенный и, такимъ образомъ, попрежнему совершаются перистальтическія опорожненія желудка.

Далѣе авторъ убѣдился, что энергія движений обезнервленного желудка измѣняется при различномъ составѣ пищи, и измѣненіе это совершается въ томъ же самомъ направлѣніи, какъ и у животныхъ нормальныхъ. Такъ, нормальный желудокъ опораживается быстрѣе всего при углеводной пищѣ, затѣмъ при бѣлковой и всего медленнѣе при жировой. Быстрота опорожненія обезнервленного желудка *характеризуется той же самой послѣдовательностью*.

Что лежитъ въ основѣ этой регуляторной дѣятельности, присущей самому желудку,—имѣется ли здѣсь мѣстный рефлексъ, или непосредственое раздраженіе периферического нервно-мышечнаго двигательнаго аппарата какими-то химическими раздражителями,—вопросъ совершенно темный, допускающій пока лишь одни догадки. Въ настоящее время физіология принуждена ограничиваться лишь признаніемъ самого факта ауторегуляторной способности желудка, представляя выясненія ея сущности будущимъ изслѣдованіямъ.

²⁾ *Cannon*. Amer. Journ. of Physiol. XVII. 1906

Но существует еще одинъ источникъ регулирующихъ влияній, механизмъ которыхъ съ принципіальной стороны является вполнѣ установленнымъ; мѣстомъ ихъ возникновенія служить слизистая оболочка duodeni; движенія желудка регулируются рефлекторнымъ путемъ со стороны двѣнадцатиперстной кишки.

Фактъ этотъ, являющійся однимъ изъ яркихъ доказательствъ удивительной согласованности въ работѣ пищеварительного аппарата, установленъ съ лабораторіи проф. И. П. Павлова *Сердюковымъ*³⁾.

Изъ разнобразныхъ опытовъ, произведенныхъ авторомъ, я укажу на слѣдующій. На животномъ съ постоянными фистулами желудка и duodeni было предварительно установлено, что растворъ соды, введенный въ желудокъ въ количествѣ 100 куб. сант. черезъ 15 минутъ переходитъ въ кишечникъ почти весь (оставалось въ желудкѣ 10 куб. сант.). Если же вводить въ duodenum черезъ фистулу маленькими порціями желудочный сокъ, черезъ 2 минуты по 5 куб. сант., то изъ 100 к. с. раствора соды изъ желудка черезъ тѣже 15 минутъ переходитъ только 5 куб. сант.; 95 к. с. остаются въ желудкѣ. Такимъ образомъ, при продолжительномъ раздраженіи слизистой оболочки duodeni желудочномъ сокомъ, опорожненіе желудка прекращается на долгое время.

Причину задержки раствора въ желудкѣ авторъ предполагаетъ въ рефлекторномъ замыканіи привратника. Кислота является специфическимъ возбудителемъ рефлекса съ кишкой на привратникъ; если вместо нея примѣнялась смѣсь горчишаго масла съ растворомъ соды, производившая замѣтное чувство жженія по введеніи въ полость рта,—рефлекторного замыканія привратника не наступало и растворъ соды попрежнему

³⁾ Сердюковъ. Одно изъ существенныхъ условій перехода пищи изъ желудка въ кишку. С.-Пб. 1890.

переходилъ изъ желудка въ кишкы почти цѣликомъ черезъ четверть часа.

Отсюда авторъ приходитъ къ заключенію, что „пока кислота желудочного сока, попавшаго вмѣстѣ съ пищевой кашей въ duodenum не нейтрализована, вызванный ею двигательный рефлексъ держитъ pylorus закрытымъ. Но лишь только кислота нейтрализована, рефлексъ перестаетъ дѣйствовать на привратникъ,—онъ разслабляется и пропускаетъ изъ желудка новую порцію его содержимаго и т. д.“

Изслѣдованіями Сердюкова былъ прочно установленъ фактъ зависимости движений желудка отъ кишечника и кромѣ того указано условіе, играющее при этомъ преобладающую роль,—дѣйствие кислоты желудочного сока.

Вмѣстѣ съ тѣмъ былъ, такъ сказать, предрѣшенъ вопросъ и о механизме регуляціи: здѣсь мы имѣемъ передъ собой рефлексъ съ чувствительныхъ нервовъ слизистой оболочки duodeni; это есть единственное возможное объясненіе, настолько очевидное, что оно можетъ быть принято безъ специальныхъ экспериментальныхъ доказательствъ.

Послѣ изслѣдований Сердюкова вопросъ не подвергался дальнѣйшей разработкѣ и, такимъ образомъ, до настоящаго времени остаются неизученными многія существенные стороны этого интереснаго физиологического регуляторнаго акта.

Прежде всего неясна чисто механическая сторона явленія: почему прекращается переходъ содержимаго желудка въ двѣнадцатиперстную кишку, разъ эта послѣдняя раздражается кислотой желудочного сока? Можетъ быть вслѣдствіе усиленной работы запирающаго аппарата, какъ это предполагается Сердюковымъ, но можетъ быть и по другой причинѣ, именно вслѣдствіе прекращенія работы опоражнивающаго аппарата; возможно, наконецъ, что при этомъ участвуютъ оба момента.

Совершается ли этот рефлексъ при непремѣнномъ участіи центральной нервной системы, или онъ не выходитъ изъ области периферической нервной системы, причемъ конечно мы должны были бы имѣть въ виду прежде всего нервные клѣточные элементы солнечнаго сплетенія?

Какие нервы входятъ въ составъ рефлекторной дуги?

Въ предлагаемомъ сообщеніи и будутъ изложены факты, на основаніи которыхъ я попытаюсь отвѣтить на эти вопросы.

Для моихъ опытовъ служили животныя (собаки и кошки); желудокъ которыхъ, не содержащій пищевыхъ массъ, обнаруживалъ *спонтаннія ритмическая движенія*.

На движеніяхъ этого рода вліяніе со стороны тонкихъ кишекъ должно сказаться въ болѣе отчетливой формѣ, такъ какъ въ данномъ случаѣ исключались вліянія, связанныя съ желудочнымъ пищевареніемъ, мѣстомъ развитія которыхъ является самъ желудокъ.

Далеко не во всѣхъ случаяхъ удается наблюдать достаточно выраженные спонтанные движения желудка.

Несомнѣнно, что извѣстная часть подобныхъ случаевъ, когда движения или не развиваются совсѣмъ, или являются весьма слабыми, должна быть отнесена къ наркозу. Поэтому я ставилъ свои опыты на буаризованныхъ животныхъ; лишь въ началѣ подготовки животнаго я вводилъ морфій въ количествѣ, не превышавшемъ 15 миллигр.

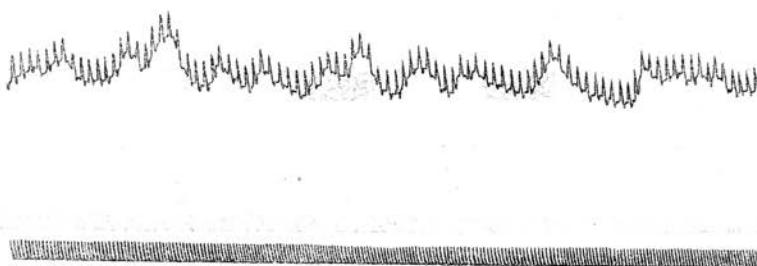
Въ другомъ рядѣ случаевъ причину отсутствія движеній должно искать въ той длительной задержкѣ,—рефлекторного происхожденія,—которая является результатомъ раздраженія чувствительныхъ нервовъ во время подготовки опыта.

Какъ рѣзко сказываются этого рода вліянія на состояніи секреторныхъ органовъ, фактъ достаточно хорошо извѣстный; но что помимо того они могутъ сказываться и на дѣятель-

ности двигательныхъ аппаратовъ, въ частности желудка, въ этомъ я имѣлъ возможность убѣдиться личнымъ опытомъ.

Такъ, въ одномъ изъ опытовъ движениія пилорической части были выражены крайне слабо; (крив. 1) раздраженіе периферическихъ концовъ блуждающихъ нервовъ не только не вызывало обычной картины сокращенія, но сопровождалось яснымъ задерживающимъ дѣйствиемъ (крив. 2).

Послѣдніе случаи, какъ извѣстно, изрѣдка наблюдаются и на нихъ основано мнѣніе, что въ стволахъ блуждающихъ нервовъ идутъ, паряду съ двигательными, задерживающія волокна.



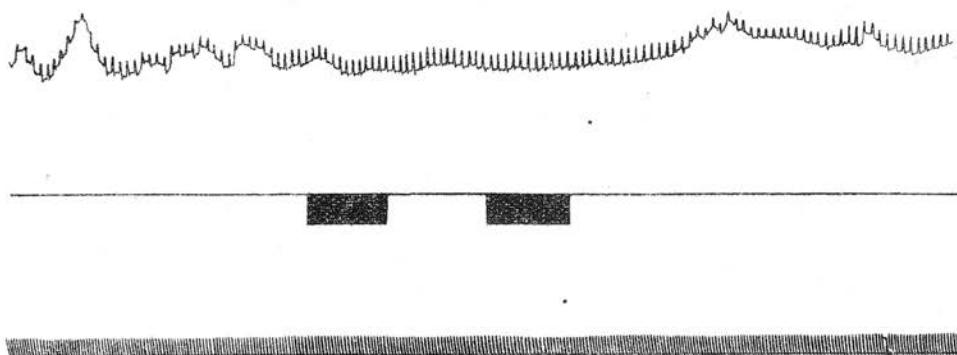
Крив. 1. Слабо выраженные движения пилорической части желудка; мелкія волны представляютъ собою отраженіе дыхательныхъ движений; снизу отмѣчены секундные промежутки времени.

Прождавъ въ данномъ опыте безуспѣшно болѣе $1\frac{1}{2}$ часовъ, я перерѣзаль оба чревные нерва, заранѣе отпрепарованные; черезъ нѣсколько минутъ развились сильныя ритмическія движения; (крив. 3) раздраженіе блуждающихъ нервовъ теперь стало давать обычный двигательный эффектъ (крив. 4).

Итакъ, лишь тѣ животныя, у которыхъ движения желудка развивались при цѣлыхъ нервахъ и притомъ въ достаточ-

но отчетливой формѣ, могли служить мнѣ для дальнѣйшей, существенной части опыта.

Движенія записывались съ помощью небольшого тонкостѣнного баллона (кондома), навязанного на стеклянную или металлическую трубку и выполненного теплой (38°C) водой; онъ вводился черезъ разрѣзъ въ днѣ желудка, продвигался въ выходную часть и въ этомъ положеніи фиксировался. Соединеніе его съ сосудомъ давленія и Мареевской капсулой про-



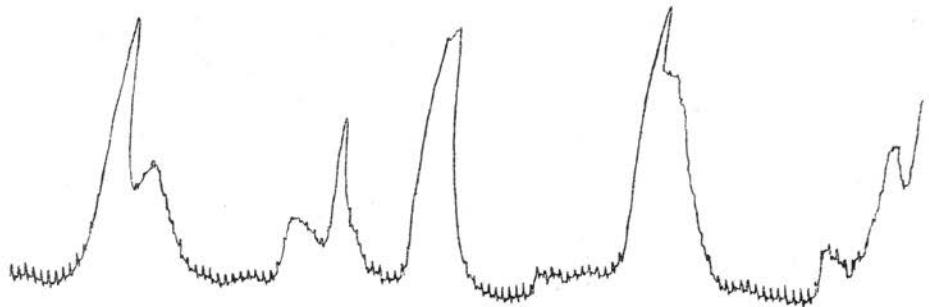
Крив. 2. Раздраженіе периф. конца праваго блужд. нерва при 100 и 75 мм
разст. спир. 1 Ас. 1,9 В.

изводилось по общепринятому плану, не требующему спеціальнаго описанія.

Тонкія кишкі перерѣзались въ двухъ мѣстахъ: въ серединѣ duodeni и около соесум; въ оба конца ввязывалось по трубкѣ, изъ которыхъ одна, именно ввязанная въ двѣнадцатиперстную кишку, соединялась при помощи каучука съ воронкой и служила для введенія раствора соляной кислоты ($0,4—0,5\%$), другая, около соесум, служила для оттока кислоты и промывной жидкости (Локковскаго раствора). Въ отрѣзокъ duodeni, оставшійся въ связи съ желудочкомъ, ввязывалась третья

трубка, черезъ которую стекала наружу желчь и соекъ поджелудочной железы, выдѣлявшійся въ теченіе опыта обычно въ обильномъ количествѣ. Кишечникъ передъ опытомъ промывался Локковскимъ растворомъ.

Растворъ соляной кислоты и промывная жидкость употреблялись нагрѣтыми до температуры тѣла. Количество вво-



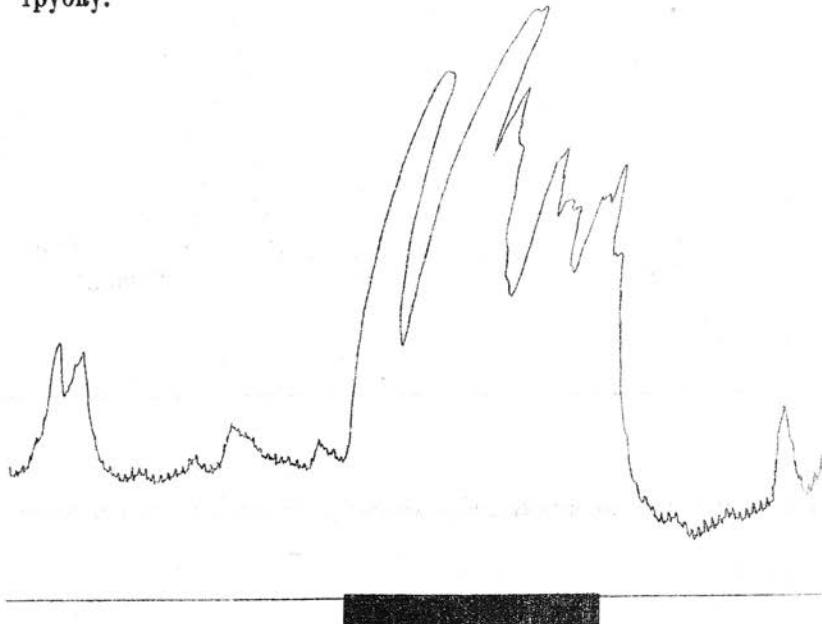
Крив. 3. Движенія пилорической части желудка, развившіяся черезъ 4 минуты послѣ двусторонней перерѣзки чревныхъ нервовъ.

димой кислоты колебалось въ различныхъ опытахъ отъ 20 до 80 куб. сант.

По отпрепаровкѣ нервовъ,— большихъ чревныхъ нервовъ, а въ нѣкоторыхъ опытахъ и малыхъ (nn. splanchnici maj. и min.), и блуждающихъ нервовъ на шей,—производились необходимыя для записи движеній и для введенія кислоты соединенія приборовъ; животное прогрѣвалось теплыми полотенцами, закрывалось войлокомъ и на нѣкоторое время оставлялось въ покой.

Когда развивались движения желудка, о чём судить было легко по показаниямъ записывающего прибора, я приступалъ къ дальнѣйшему производству опыта.

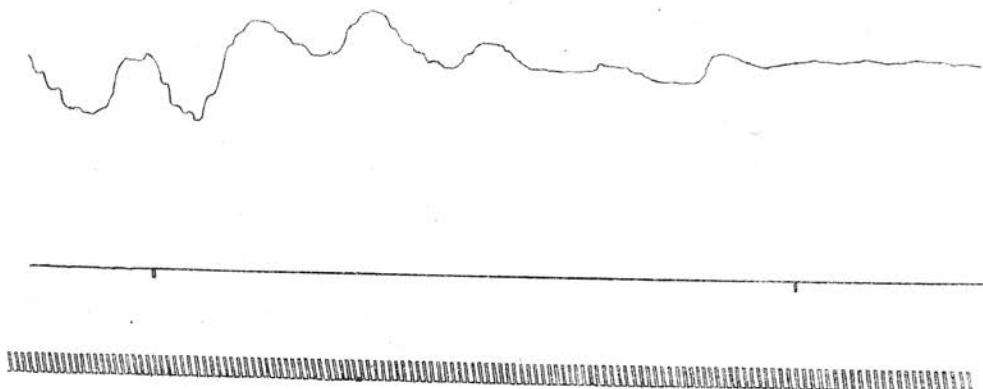
Подъ небольшимъ давлениемъ медленно пропускался подогрѣтый растворъ кислоты; онъ не застаивался въ кишечнико, такъ какъ имѣлъ свободный стокъ черезъ заднюю трубку.



Крив. 4. Раздражение периф. конца праваго блуждающаго нерва при 100 мкм.
разст. спир.

Въ виду замѣченной Сердюковымъ чрезвычайной чувствительности слизистой оболочки duodeni по отношенію къ кислотѣ ($0,5\%$), вслѣдствіе чего при продолжительномъ дѣйствіи всегда можно опасаться развитія патологическихъ измѣ-

неній въ ней, я избѣгалъ оставлять растворъ кислоты надолго въ кишечнике; какъ только запись обнаруживала въ ясной формѣ результатъ пропускания кислоты, я тотчасъ же промывалъ кишечникъ Локковскимъ растворомъ, что обычно весьма скоро возстановливало первоначальную картину движений. Если при этихъ условіяхъ продолжительность явлений, вызываемыхъ кислотой, мною искусственно сокращалась, то, мнѣ кажется, лишь благодаря этой предосторожности я могъ



Крив. 5. Отмѣтки на абсциссѣ обозначаютъ начало и конецъ пропусканія кислоты. Внизу запись секундаго отмѣтчика.

наблюдать повторно одинъ и тотъ же эффектъ безъ замѣтнаго уменьшенія его выраженности.

Я приведу прежде всего одинъ изъ опытовъ, гдѣ роль кишечника въ регуляціи движений желудка изучалась 1) при цѣлыхъ нервахъ, 2) при перерѣзанныхъ блуждающихъ нервахъ и, наконецъ, 3) при перерѣзанныхъ блуждающихъ и большихъ чревныхъ нервахъ.

Крив. 5 получена при цѣлыхъ нервахъ. На ней можно видѣть, что черезъ нѣсколько секундъ послѣ начала пропусканія кислоты ритмическая движенія стали ослабѣвать

и послѣ пяти постепенно убывающихъ волнъ прекратились совершенно.

Но при этомъ обращаетъ на себя вниманіе та особенность, что движенія прекратились *при повышенномъ тонусѣ мышцъ*. Мы имѣемъ передъ собой, такимъ образомъ, одновременное развитіе двухъ противоположныхъ по своей сущности явлений: съ одной стороны, явленія задержки, прекращеніе ритмическихъ движений, съ другой—двигательного эффекта,—тонического сокращенія мышцъ. По отдѣльности каждое изъ этихъ явлений можетъ быть вызвано при раздраженіи соответствующихъ нервовъ; но ни раздраженіемъ блуждающихъ нервовъ, ни раздраженіемъ чревныхъ нервовъ нельзя получить обоихъ явлений одновременно.

Раздраженіе двигательныхъ нервовъ желудка конечно вызоветъ повышеніе тонуса мышцъ, но оно будетъ связано съ рѣзкимъ усиленіемъ ритмическихъ движений, что можно видѣть на типичной кривой 4; съ другой стороны, раздраженіе задерживающихъ нервовъ вызываетъ прекращеніе движений, но это происходитъ или при неизмѣнномъ мышечномъ тонусѣ, или, что бываетъ чаще, при пониженномъ тонусѣ, и никогда при повышенномъ.

Сочетаніе повышенія тонуса съ исчезаніемъ ритмическихъ движений возможно лишь при одномъ условіи, именно при одновременномъ возбужденіи] обоихъ иннервационныхъ аппаратовъ. Явленія должны при этомъ скомбинироваться такимъ образомъ, что отъ дѣйствія, присущаго тому и другому нервному аппарату по отдѣльности, останется въ наличии лишь то, что наиболѣе устойчиво, что труднѣе поддается вліянію антагониста.

Справедливость этого объясненія можетъ быть проверена, если повторить опытъ *при перерѣзанныхъ двигательныхъ нервахъ*; въ описанію его я и переходжу.

Получивъ приведенную кривую, я промылъ кишечникъ и перерѣзаль оба vagi на шей. Введеніе кислоты сказалось теперь въ иной формѣ. Какъ показываетъ начало кривой 6,

движенія желудка ко времени наблюденія возстановились до нормы. Послѣ введенія кислоты они снова прекратились, какъ и въ предыдущемъ случаѣ, но того повышенія тонуса, кото-
рое такъ характерно для кри-
вой 5, уже не наблюдалось, прямая линія, которую сталь записывать рычажокъ, идетъ не надъ вершинами волнъ, а на уровнѣ ихъ середины.

Развитіе этого незначитель-
наго двигательнаго эфекта мо-
жетъ быть легко объяснено,
если допустить, что небольшая
часть двигательныхъ волоконъ
желудка идетъ черезъ чревные
нервы; за вѣроятность подобнаго
предположенія говоритъ тотъ
фактъ, что тонкія кишкі, ко-
торыя иннервируются тѣми же
самыми нервами, что и желу-
докъ, получаютъ часть своихъ
двигательныхъ волоконъ изъ
чревныхъ нервовъ⁴).

Во всякомъ случаѣ, двига-
тельный эфектъ на кривой 6
отступаетъ на задній планъ,
введеніе кислоты въ кишечникъ
при перерѣзанныхъ блуждаю-

⁴) Бехтеревъ и Миславскій. О цен-
тральной и периферической иннерва-
ціи кишкѣ. Труды Общ. естествоисп.
при Казан. Унив. Томъ XX 1899.



Кр. 6.



Кр. 7.

щихъ нервахъ характеризуется развитиемъ задерживающихъ волнистъ.

Затѣмъ, въ этомъ опыте были перерѣзаны *n. n. splanchnici maj.*

По возстановленіи движений желудка, я ввелъ кислоту въ третій разъ. Какъ показываетъ крив. 7, дѣйствіе кислоты при перерѣзанныхъ блуждающихъ и большихъ чревныхъ нервахъ обнаружилось лишь кратковременными и слабыми явленіями задержки; послѣдняя выражалась въ томъ, что нѣсколько (8) ритмическихъ движений не достигли своего полнаго развитія, и, не смотря на продолжающееся пропусканіе кислоты, скоро приняли характеръ нормальныхъ.

Очевидно, осталась лишь небольшая часть задерживающихъ волоконъ, идущая черезъ малые чревные нервы.

Чтобы покончить съ выясненіемъ роли чревныхъ первовъ, я опишу еще одинъ опытъ, произведенный также на кошкѣ. Въ этомъ опыте были предварительно перерѣзаны оба блуждающіе нерва и отпрепарованы на небольшомъ протяженіи *n. n. splanchnici majr. и minores.*

Введеніе кислоты дало обычный результатъ: ритмическія движения, которыя въ данномъ случаѣ отличались чрезвычайной правильностью, исчезли, причемъ на этотъ разъ не обнаружилось никакого намека на повышеніе мышечнаго тонуса.

Послѣ этого были перерѣзаны болѣе чревные нервы и, наконецъ, малые; для этой послѣдней цѣли были перерѣзаны всѣ нервныя стволики идущіе отъ plexus solaris къ пограничнымъ стволамъ, предварительно отмѣченныя подведенными подъ нихъ лигатурами.

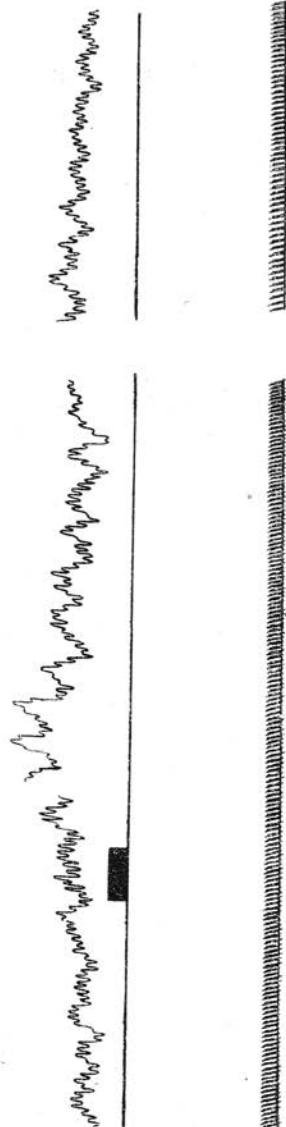
Когда движения желудка возстановились, было повторено введеніе кислоты; *никакихъ измѣненій ритмическихъ движений желудка болѣе не обнаруживали.*

Такимъ образомъ, рефлекторный актъ, развивающійся при дѣйствіи кислоты на слизистую оболочку duodeni и тонкихъ кишокъ протекаетъ при участіи 1) блуждающихъ, 2) большихъ чревныхъ и 3) малыхъ чревныхъ нервовъ.

Оцѣнивая этотъ рефлексъ съ механической стороны, мы видимъ что въ немъ содержатся оба условія, ограничивающія опорожненія желудка: усиленное замыканіе привратника, создаваемое возбужденіемъ двигательныхъ нервовъ, и ослабленіе resp. прекращеніе ритмическихъ движений, создаваемое одновременнымъ возбужденіемъ задерживающихъ нервовъ.

Изъ опытовъ, гдѣ были перерѣзаны лишь одни блуждающіе нервы и гдѣ введеніе кислоты сопровождалось развитиемъ задерживающихъ вліяній, слѣдуетъ, что центростремительные волокна, участвующія въ этомъ послѣднемъ рефлексѣ, идутъ тамъ же, гдѣ и центробѣжная задерживающая волокна, т. е. въ чревныхъ нервахъ.

Что касается чувствительныхъ волоконъ, при посредствѣ которыхъ совершаются двигательный рефлексъ, то послѣ многихъ неудачныхъ попытокъ мнѣ удалось выяснить, что и здѣсь центробѣжная и центростремительная волокна идутъ *вмѣстѣ*, въ составѣ волоконъ блуждающихъ нервовъ.



Кривая 8 взята из опыта (на кошке), въ которомъ были оставлены цѣлыми блуждающіе нервы, а большиѣ и малые чревные нервы были перерѣзаны.

Введеніе кислоты вызвало типичный двигательный рефлексъ, не осложненный одновременнымъ развитіемъ задержки: мы видимъ *повышенія тонуса и усиленіе ритмическихъ движений*; послѣ промывки кишечника Локковскимъ растворомъ возстановились прежняго типа движения, выраженные вообще въ теченіе всего опыта очень слабо.

Обращаясь теперь къ послѣднему вопросу, какую роль играетъ при развитіи изучаемаго рефлекса солнечное сплетеніе, мы найдемъ уже готовый отвѣтъ въ опыте, гдѣ были перерѣзаны блуждающіе, большиѣ и малые чревные нервы: *рефлексъ при этихъ условіяхъ выпадаетъ*. Волокна, идущія отъ солнечнаго сплетенія къ периферіи, оставались неповрежденными; слѣдовательно, анатомические пути для рефлекса, въ случаѣ если бы онъ протекалъ при участіи нервныхъ клѣтокъ полуулитныхъ узловъ, были на лицо; тѣмъ не менѣе рефлексъ исчезъ, какъ только связь съ центральной нервной системой была нарушена.