



**HAL**  
open science

## Évacuation de la caillette chez les ruminants adultes

Ch Malbert, Y Ruckebusch

► **To cite this version:**

Ch Malbert, Y Ruckebusch. Évacuation de la caillette chez les ruminants adultes. Reproduction  
Nutrition Development, 1991, 31 (1), pp.1-25. hal-00899385

**HAL Id: hal-00899385**

**<https://hal.science/hal-00899385v1>**

Submitted on 11 May 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

## Article de synthèse

# Évacuation de la caillette chez les ruminants adultes\*

CH Malbert \*\*, Y Ruckebusch †

*Ecole nationale vétérinaire, laboratoire associé de physiologie, 23 chemin des Capelles,  
31076 Toulouse Cedex, France*

(Reçu le 9 avril 1989; accepté le 4 octobre 1990)

**Résumé** — L'évacuation du contenu de la caillette chez le ruminant adulte représente un phénomène permanent, sous la dépendance de la quantité de nourriture ingérée. Le débit d'évacuation présente un rythme intradien lié à la motricité de l'intestin grêle et un rythme circadien d'origine mal précisée.

Le tonus du fundus, la coordination entre les contractions antro-duodénales et la résistance pylorique conditionnent la vitesse d'écoulement du chyme. La résistance pylorique à l'écoulement modère d'autant plus efficacement l'évacuation que la viscosité du chyme est élevée.

Le flux duodénal est contrôlé par une hiérarchie de mécanismes extrinsèques et intrinsèques déclenchés principalement au niveau des récepteurs duodénaux. Les nerfs vagues exercent une influence inhibitrice constante sur la caillette. Une relation de même nature existe entre le sphincter pylorique et la motricité du duodénum. Sa suppression, à la suite de l'ablation du sphincter, entraîne une augmentation de la quantité ingérée.

**évacuation gastrique / motricité / abomasum / débit transpylorique / viscosité**

**Summary** — **Abomasal emptying in adult ruminants.** *In the adult ruminant, abomasal emptying is a permanent phenomenon depending upon meal volume. Intradian rhythm involving the motor pattern of the duodenum and circadian rhythm of unknown origin modulate the transpyloric flow rate.*

*The fundic tone, antro-duodenal coordination and pyloric resistance regulate gastric outflow. The break-like function of the pyloric resistance involves chyme viscosity.*

*Transpyloric flow rate is controlled by a hierarchy of extrinsic and intrinsic mechanisms triggered at the duodenal level. The vagus permanently inhibits the motility of the abomasum. A similar relationship is observed between the pyloric sphincter and duodenal motility. Removal of the pyloric ring leads to an increased food intake.*

**gastric emptying / motility / abomasum / transpyloric flow / viscosity**

\* Cet article correspond à une conférence donnée à l'INA au cours des Journées herbivores.

\*\* Correspondance et tirés à part.

## INTRODUCTION

Chez le jeune ruminant, la fermeture de la gouttière œsophagienne assure l'arrivée directe du repas lacté dans la caillette. Cet apport brutal de liquide s'accompagne d'une augmentation subite de l'évacuation de la caillette. Le débit passe en quelques min de 2–3 ml/min à plusieurs dizaines de ml/min. Dans ce cas, la vidange de la caillette représente un phénomène irrégulier rythmé par la fréquence des repas. À l'inverse, l'évacuation de la partie sécrétoire de l'estomac des ruminants adultes correspond à un phénomène continu, sans relation avec la prise de nourriture (Hogan et Phillipson, 1960). Cette particularité de la vidange de l'estomac s'explique par la présence du réticulo-rumen qui délivre vers l'omasum un débit régulier de digesta et par des repas dont la durée s'étale sur plus du tiers du nyctémère.

La permanence de l'évacuation gastrique des herbivores ruminants en fait un modèle de choix pour l'étude des mécanismes du transit transpylorique. La connaissance des processus contrôlant la vidange de la portion distale de l'estomac apparaît essentielle, le débit pylorique modulant *in fine* l'état de réplétion du réticulo-rumen.

Le but du présent travail consiste à présenter les caractéristiques de l'évacuation de l'abomasum et ses variations. Dans une seconde partie, nous tenterons de préciser les mécanismes à l'origine du passage du chyme digestif de la caillette vers l'intestin grêle. Enfin, le contrôle nerveux et humoral de ces mécanismes sera abordé en tentant de relier les connaissances physiologiques aux situations réellement rencontrées en nutrition animale.

## CARACTÉRISTIQUES

### *Méthodes de la mesure du transit*

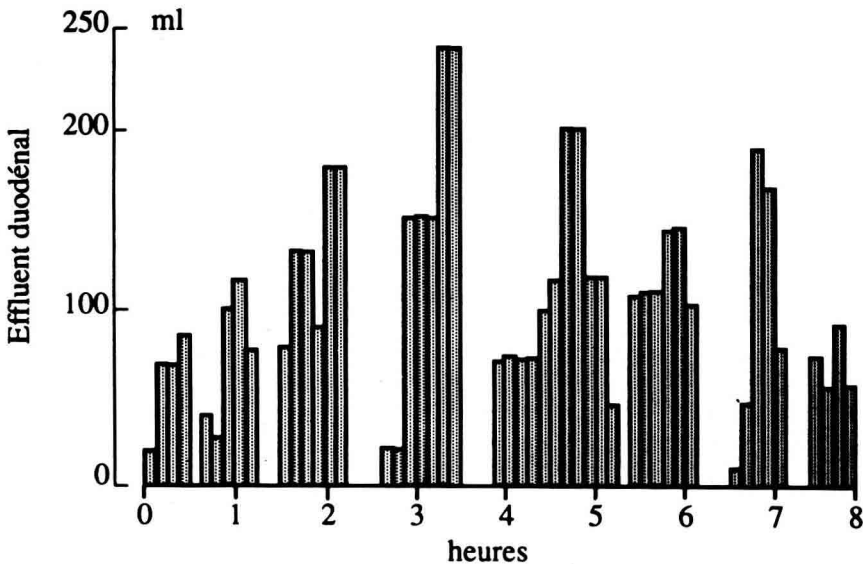
La mesure de l'évacuation de la caillette consiste à évaluer séparément la vitesse de passage des phases liquide et solide du chyme au travers de l'orifice pylorique. Cette mesure du débit peut prendre 2 formes selon la finalité de l'étude poursuivie. La quantité journalière de matière sèche rapportée à la composition centésimale du chyme représente un élément essentiel pour le nutritionniste. À l'inverse, les variations du transit quotidien ou horaire ne peuvent rendre compte des mécanismes concourant à l'évacuation de l'estomac. En effet, dans ce cas, la base de temps exigée correspond à celle de la contraction *ie* une dizaine de s. Mesurer ces 2 paramètres témoins d'un même phénomène nécessite des méthodologies différentes. En effet, quantifier simultanément à long et à court termes l'évacuation du contenu solide de l'estomac ne semble pas actuellement possible.

Les méthodes qualitatives sont particulièrement adaptées à une visualisation de l'efficacité propulsive des contractions de la zone antropyloroduodénale. Le remplissage du bulbe duodéal par chaque systole antrale et son évacuation brutale anti-gravitaire vers le duodénum distal sont aisément visualisés par la radiocinématographie. L'augmentation de la densité du chyme consécutive à l'injection d'un opacifiant modifie sensiblement le processus d'évacuation de l'estomac qui s'effectue contre un gradient de pression généré par une différence de hauteur (Wenham et Wyburn, 1980). Le procédé de l'administra-

tion d'une substance modifiant les propriétés physiques du chyme avec ses inconvénients est progressivement remplacé par l'utilisation des techniques d'imagerie modernes comme l'échotomographie bidimensionnelle (Kaemmerer, 1984). La présence permanente de particules de petite taille très échogènes permet, chez la vache, de visualiser les mouvements du chyme et les contractions antropyloroduodénales (Malbert et Ruckebusch, 1985).

La mesure historique (Phillipson, 1952) de l'effluent d'une canule duodénale réentrante ouverte constitue la base des méthodes quantitatives directes ou indirectes de mesure du débit duodénal (fig 1). La mesure directe du débit duodénal par le recueil manuel ou automatique du chyme nécessite la pose d'une canule réentrante. En effet, l'ouverture d'une canule simple, en détruisant le gradient de pression existant

entre l'abomasum et le duodénum et en supprimant la mise en jeu d'afférences inhibitrices duodénales, accélère la vitesse d'évacuation de la caillette. Inversement, la réintroduction du chyme dans le duodénum la réduit. Une ouverture brève d'une canule en T ne semble pas néanmoins entraîner des variations importantes du débit (Oldham et Ling, 1977; Rohr *et al.*, 1984). La réintroduction permanente du contenu nécessite une seconde canule placée en aval (Ash, 1962). Ces canules réentrantes altèrent profondément les caractéristiques du transit et de la motricité gastroduodénales (McRae et Wilson, 1977). La transection du duodénum provoque une désorganisation du profil moteur de l'intestin grêle (Ruckebusch et Buéno, 1977; Poncet et Ivan, 1984). De même, les contractions péristaltiques notées sur le duodénum en amont, ne réapparaissent pas en aval de



**Fig 1.** Effluent duodénal mesuré directement à la sortie d'une canule duodénale chez la brebis. En l'absence d'une réintroduction dans la duodénum distal du chyme, le débit avoisine 300 ml/h. L'évacuation du contenu de l'abomasum n'est pas permanente. Chaque heure environ, le débit duodénal chute au 1/10 de la valeur moyenne. La cessation périodique du débit dure de 15-20 min (d'après Phillipson AT, 1952).

la canule. De plus dans ces conditions, on peut noter un volume anormal de reflux duodéno-abomasaux. L'importance de ces altérations fonctionnelles contraste avec l'absence totale de différence d'ingestion spontanée, de digestibilité de la matière sèche entre un animal intact et un second, porteur d'une canule réentrante. La réduction de la vitesse de croissance de la laine représente la seule différence notée (McRae et Wilson, 1977). Enfin, des contraintes méthodologiques rendent difficile la mise en œuvre de telles canules. Le recueil manuel du chyme est laborieux et conduit généralement à une réduction du débit d'évacuation de l'abomasum au cours des premières 24 h (Faichney, 1975). Ces variations artefactuelles du débit nécessitent l'emploi simultané de marqueur afin de préciser le débit dans l'intervalle des prélèvements.

Il était tentant, du fait des modifications minimales entraînées par la pose d'un tube rigide au sein de la lumière intestinale, de mesurer le transit au moyen d'un débitmètre identique à ceux utilisés pour apprécier le flux sanguin. Une telle méthode avait été utilisée avec succès par Singleton (1961) en plaçant une sonde débitométrique à aimant permanent dans le circuit d'une canule réentrante. Depuis, Dardillat (1977), Poncet *et al* (1977, 1982); Poncet et Ivan (1984) et nous-mêmes (Malbert et Ruckebusch, 1988) avons utilisé des débitmètres implantables pour mesurer le débit d'évacuation de la caillette. Du fait de la grande sensibilité exigée pour apprécier convenablement un débit duodéal égal environ au 1/100 du débit sanguin, un certain nombre de problèmes méthodologiques sont apparus. La sensibilité du débitmètre a été accrue par l'utilisation d'amplificateurs dédiés (Leveille *et al*, 1979; Poncet *et al*, 1977). L'instabilité de la ligne de base a été corrigée, soit par un rattrapage analogique du 0 (Leveille *et al*,

1979), soit grâce à un traitement informatique en temps réel du signal et à une reconnaissance automatique des débits unitaires (Malbert *et al*, 1987; Malbert et Ruckebusch, 1987a). A présent, cette méthode est susceptible de fournir sur plusieurs jours le débit instantané et le volume total de chyme ayant transité au travers du pylore. Une telle méthode peut néanmoins sous-évaluer le débit duodéal. En effet, les parois de la sonde de mesure insérée dans le conduit d'une canule en T ne sont pas solidaires du tube digestif. Une partie du chyme peut donc transiter autour de la sonde et ne pas être comptabilisée. Cependant, le volume ne passant pas par la sonde est restreint puisque il existe une identité des débits évalués par débitmétrie électromagnétique et par dilution d'un marqueur de la phase liquide (Malbert et Ruckebusch, 1988).

Le principe de Fick repris par Wildt, en 1874, utilise un marqueur indigestible (la silice présente dans la ration) pour suivre de manière indirecte la progression du chyme tout au long du tractus digestif. Actuellement, les techniques d'évaluation de la vitesse d'évacuation des phases liquide et solide de l'estomac sont bien codifiées : chrome EDTA (CrEDTA) pour la phase liquide, et terres rares comme l'ytterbium pour la phase solide (Faichney, 1975; Ellis et Lascano, 1980). Brièvement, à la suite de l'administration en dose unique du marqueur dans la caillette, le temps de rétention moyen est calculé à partir de la courbe de disparition du marqueur. Le débit est évalué à partir de cette valeur et de celle du volume de distribution du marqueur égal au rapport de la dose administrée et de la concentration initiale de ce dernier dans la caillette. La mesure du temps de séjour dans la caillette est cependant loin d'être parfaite; il existe une élimination urinaire de CrEDTA, les terres rares sont susceptibles de migration (Poncet et Al

Abd, 1988). Les méthodes du calcul du temps de séjour sont nombreuses, complexes et parfois controversées (Pond et Ellis, 1988). La mesure de l'évacuation fécale d'un marqueur administré dans le rumen ne peut fournir avec une précision suffisante, le temps de séjour dans chaque compartiment anatomique du tube digestif. Par contre, la mesure de la concentration d'un marqueur perfusé dans le réticulo-rumen est à elle seule suffisante pour estimer la vitesse d'évacuation du contenu de la caillette (Van't Klosster *et al*, 1972; Faichney, 1975).

### **Caractéristiques physico-chimiques du chyme**

À l'importance du débit pylorique chez les ruminants, qui atteint plus de 10 l par jour, s'ajoute une relative stabilité des paramètres physico-chimiques du chyme assurée par la présence du réticulo-rumen (Masson et Phillipson, 1952). La quantité de matière sèche reste relativement stable, environ 4%, en dépit de l'apport alimentaire. À titre de comparaison, chez un monogastrique, comme le porc, la teneur en matière sèche de l'effluent gastrique passe de 2-3% avant le repas à 20-30% 1/2 h après le repas. Dans le cas de repas de foin additionné de concentrés protéiques, une réduction temporaire, durant 1 h environ, de la teneur en matière sèche de l'effluent gastrique est associée à chaque prise alimentaire (Masson et Phillipson, 1952). Il est raisonnable de penser que ce phénomène correspond à une dilution de la matière sèche par une sécrétion acide accrue de l'abomasum. Cependant, le pH du contenu duodénal ou abomasal n'est pas affecté par la prise alimentaire. Les seules variations de pH correspondent aux augmentations du pH duodénal concomitantes des périodes de contraction intense

du duodénum proximal. En fait, la composition de la ration et surtout la fréquence des repas constituent 2 paramètres susceptibles d'influer sur la teneur en matière sèche du chyme duodénal. Al Abd (1986) a montré dans son travail de thèse que la concentration d'un marqueur de la phase solide pouvait être doublée lorsqu'une même quantité de foin additionné de concentré était ingérée en 8 repas/j au lieu de 2/j.

L'absence de variations importantes dans l'osmolarité ou dans la concentration des divers constituants du chyme chez les ruminants (Harrison et Hill, 1962) laisse supposer que les mécanismes réglant l'évacuation du chyme gastrique diffèrent de ceux mis en jeu chez les monogastriques. Chez ces derniers, en effet, l'hyperosmolarité est un stimulus physiologique apte à réduire le débit transpylorique. C'est la mise en jeu d'un tel phénomène de régulation qui permet de maintenir constant le débit duodénal; on parle ainsi d'évacuation isocalorique, et, en effet, le débit assuré après le repas au niveau du duodénum de l'homme n'est jamais supérieur à 200 kcal/h; ce débit étant indépendant de la teneur du repas en énergie.

### **Caractéristiques du débit**

#### **Profil d'évacuation**

Le profil d'évacuation d'un marqueur de la phase liquide administré dans l'abomasum correspond à une monoexponentielle de la même façon que chez les monogastriques (Strunz et Grossman, 1978). Chez la brebis, le temps de demi-élimination d'un marqueur de la phase liquide comme le Cr EDTA correspond en moyenne à 17-42 min (Grofum et Williams, 1973; Gregory *et al*, 1985) et le débit total représente 13 300-24 000 ml/j pour un niveau d'inges-

tion de 1 700 g (Hogan et Phillipson, 1960), 8 200-16 500 ml/j pour un niveau d'ingestion de 1 100 g/j (Poncet *et al*, 1977).

En prenant toutes les précautions nécessaires au maintien d'une évacuation correcte du contenu de l'abomasum, notamment en assurant une réintroduction permanente du contenu, l'effluent d'une canule duodénale n'est pas stable tout au long de la journée (Phillipson, 1952). Toutes les 90 min environ, le débit d'évacuation de l'abomasum s'annule durant 10-15 min environ. De même, un débitmètre électromagnétique inséré dans une canule duodénale enregistre-t-il l'absence de débit lorsque la motricité est intense sur le duodénum proximal. Au cours de la phase I du complexe myoélectrique migrant (CMM) caractérisée par l'absence de contractions duodénales, le débit instantané est égal à 0. Au contraire, durant une phase III du CMM, les mouvements liquidiens sont intenses, tant en amplitude qu'en fréquence. Cependant, le volume total ayant réellement transité au travers de la sonde est nul car l'amplitude des débits oraux égale celle des débits aboraux.

### Variations circadiennes

À ces variations intradiennes du débit d'évacuation se superposent des variations circadiennes. L'analyse de Fourier du débit duodénal chez les brebis en lactation et au pâturage met particulièrement en évidence de telles variations journalières (Dove *et al*, 1988). Ces dernières ne correspondent pas à des artefacts de prélèvement puisqu'elles sont identiques, chez le bélier castré à l'herbage et chez des moutons et des bovins à l'étable recevant 2 rations quotidiennes de foin. L'acrophase semble se situer vers 3 h du matin et la télophase vers midi.

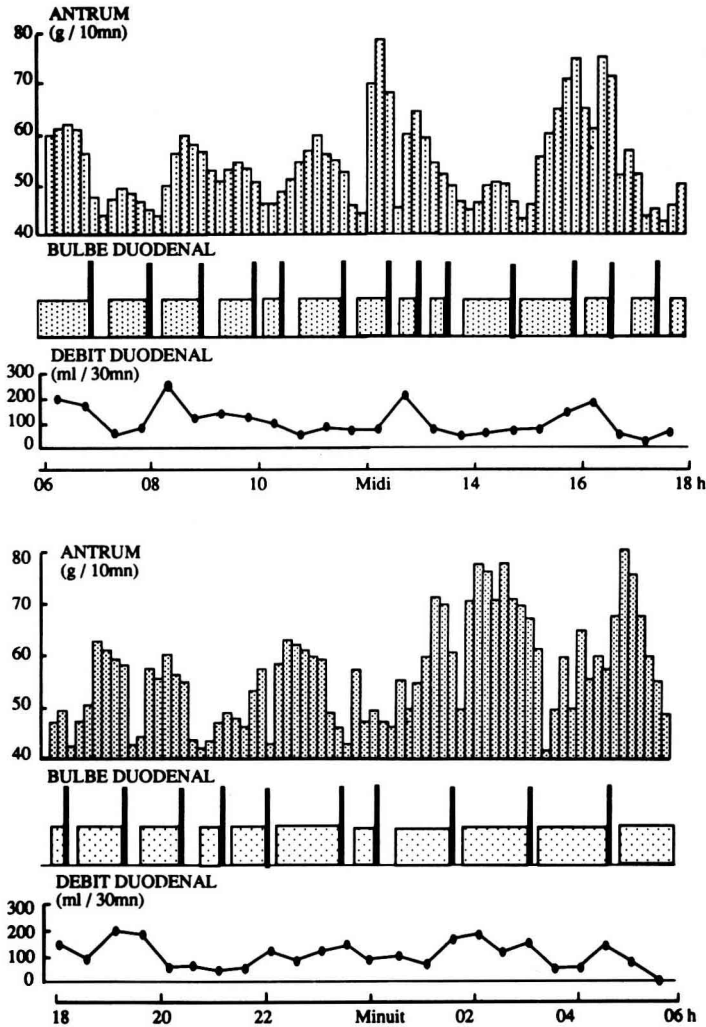
Pour préciser l'origine d'un tel cycle circadien, nous avons maintenu en alimentation entérale totale (Deb Ohvell *et al*, 1987), durant plus de 3 semaines, des brebis dont le débit duodénal était mesuré en continu par un débitmètre électromagnétique inséré au niveau du duodénum proximal. Dans ces conditions, le débit duodénal nocturne n'est pas significativement différent du débit diurne (fig 2). Une diminution temporaire du débit peut cependant survenir lorsque l'activité du cortex cérébral est caractérisée par la présence continue d'ondes delta représentatives de phases de sommeil lent.

### Facteurs de variations

Les facteurs de variation du débit d'évacuation de l'abomasum sont de 2 ordres : physiologiques, liés à l'animal et nutritionnels, liés à la ration.

#### Physiologiques

L'effluent en provenance d'une canule duodénale n'augmente pas significativement au cours ou dans les heures qui suivent un repas de foin (Phillipson, 1952). À l'inverse, un accroissement du débit duodénal est la règle à la suite d'un repas de céréales. Un tel résultat est en accord avec l'accroissement significatif et reproductible du volume de la sécrétion acide d'une poche du fundus (Hill, 1960; Ash, 1961) à la suite d'un repas chez des brebis dont la quantité ingérée était volontairement réduite. Parmi les 64 brebis utilisées pour la réalisation de l'étude effectuée pour la thèse de l'un d'entre nous (Malbert, 1987), un animal présentait une désorganisation de l'activité motrice de l'intestin grêle après chaque repas de foin. Cette brebis, capable d'ingérer 2 kg de foin de luzerne en 120 min, présentait une augmentation brutale du débit transpylorique à la suite du repas. Il est probable que l'apport massif de digesta en zone antroduodénale soit à



**Fig 2.** Variations circadiennes du débit duodénal et de la motricité antro-duodénale enregistrées chez une brebis en alimentation entérale totale depuis plus de 3 semaines. L'absence de prise de nourriture permet de faire abstraction des variations dues à l'apport brutal de nutriments en région antro-duodénale. Dans ces conditions le débit duodénal reflète l'amplitude du mécanogramme antral. Le débit duodénal moyen diurne n'est pas significativement différent de celui enregistré au cours de la phase nocturne du nycthémère.

l'origine des épisodes de désorganisation postprandiale identiques à ceux connus chez les monogastriques. Cette observa-

tion, malgré son caractère exceptionnel, suggère l'existence d'une relation possible entre la motricité périodique de l'aboma-



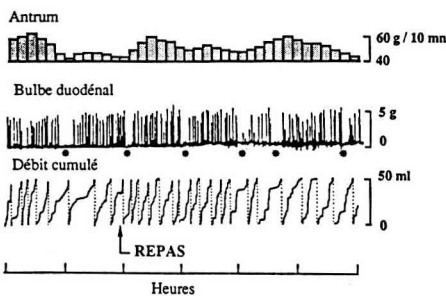
sum et du duodénum et la valeur du transit gastroduodéal (fig 3).

Au cours d'épisodes de rumination, selon Singleton (1961), la valeur totale du débit d'évacuation de la caillette demeure inchangée, par contre, le débit se régularise. Dans ce cas, le transit s'effectue par groupe de 2-6 passages unitaires de chyme. En aucun cas, ni le groupe de Theix (Poncet et Ivan, 1984), ni nous-mêmes, n'avons pu mettre en évidence une relation stable, non liée à une motricité particulière de la jonction antroduodénale, entre le débit d'évacuation de la caillette et l'activité mérycique.

### Nutritionnels

Le volume, la granulométrie et la composition chimique de la ration, en dépit de son passage préalable par le fermenteur réticulo-ruminal, correspondent à des éléments essentiels contrôlant le débit d'évacuation de la caillette.

L'importance de la quantité ingérée apparaît primordiale dans le contrôle du débit d'évacuation. Ainsi, existe-t-il une relation



**Fig 3.** L'ingestion rapide d'un aliment convoité (foin de luzerne) provoque un accroissement du débit duodéal particulièrement net au cours de la première 1/2 h qui suit le repas chez la brebis. La majoration concomitante de l'index de motricité antrale explique partiellement l'augmentation de la vitesse d'évacuation de l'abomasum.

linéaire entre le niveau d'ingestion, le débit d'évacuation et le volume de dilution d'un marqueur de la phase liquide dans la caillette (Grovm et Hecker, 1973; Gregory *et al*, 1985). À l'inverse, le temps de demi-dilution du marqueur n'est pas relié au niveau d'ingestion (Lindberg, 1988). À ce titre, le ruminant herbivore se comporte de la même façon que le monogastrique pour lequel la vidange est d'autant plus rapide que le repas est important.

En fournissant à un mouton le même aliment sous diverses formes dont la granulométrie est le seul élément de variation, Thompson et Lamming (1972) n'ont pu mettre en évidence de changements significatifs dans le débit quotidien d'évacuation de l'estomac. De même, contrairement aux observations antérieures (Goodall et Kay, 1965; McRae et Armstrong, 1969) aucune variation significative du débit n'apparaît au cours de la période de transition correspondant au changement de régime. Ces données contredisent celles issues des expériences de Weston et Hogan (1967) au cours desquelles les variations instantanées du débit dépendent de la granulométrie de l'aliment. Ainsi, l'ingestion alimentaire s'accompagne d'un net accroissement du débit lorsque la granulométrie de la ration diminue. À l'inverse, l'ingestion de la même ration sous la forme de fibres longues n'affecte pas de façon significative le débit.

Le rôle de la composition de l'aliment vis-à-vis de l'évacuation de l'abomasum a été rarement évalué *per se*, à l'inverse des nombreuses études dédiées au réticulo-rumen. Une telle lacune apparaît d'autant plus étrange qu'il s'est avéré que le duodénum proximal possède un équipement en chémorécepteurs très spécialisé dont la stimulation est susceptible de réduire l'évacuation de la caillette. De façon synthétique, le débit duodéal est supérieur lorsque le sujet ingère une ration de foin/paille

au lieu d'une ration plus digestible de foin et d'amidon. L'adjonction de concentré à la ration ralentit le transit de la phase liquide (Leibholz et Hartmann, 1972). De même, l'état de maturité du ray-grass et du trèfle influe sur le débit des digesta dans le duodénum (Weston et Hogan, 1967). L'importance des variations intra- et inter-individuelles, mais surtout, le nombre de paramètres variant au cours de ces expérimentations (capacité d'ingestion, abreuvement, digestibilité dans le rumen...) ne permet pas d'individualiser le rôle de l'abomasum et de la jonction gastroduodénale.

## MÉCANISMES

Évaluer les mécanismes à l'origine de l'évacuation de la caillette revient à préciser les relations temporelles existant entre les contractions phasiques et toniques de l'estomac, la jonction gastroduodénale et le débit. À terme, la connaissance de l'efficacité propulsive de chaque profil moteur doit permettre une modélisation hydrodynamique des phénomènes engendrant un débit liquidien à travers le pylore.

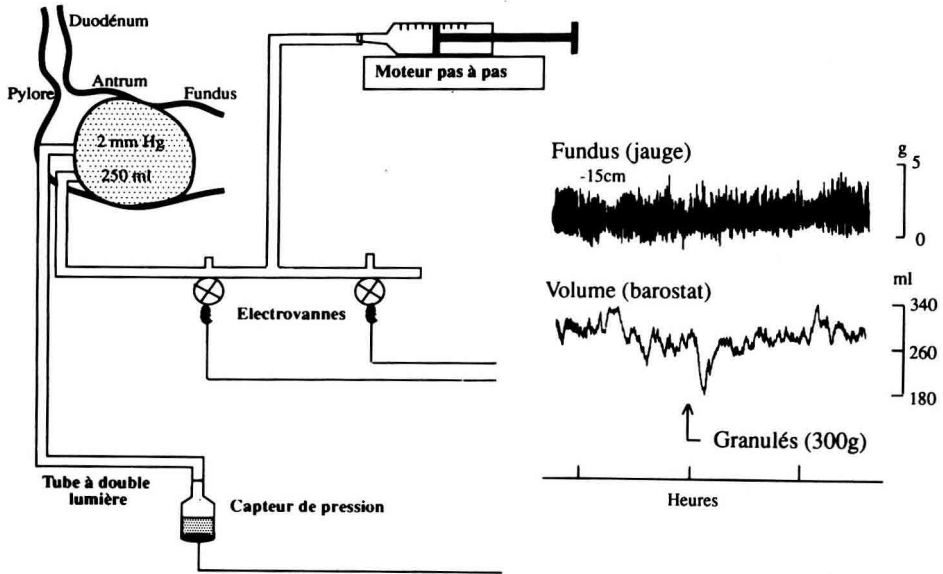
### *Activité unitaire des segments*

#### **Tonus de la caillette**

Chez les espèces monogastriques comme le chien, la partie proximale de l'estomac ou fundus est le siège d'une relaxation réceptive au cours d'un repas dont la durée est de quelques min. Cette adaptation de la capacité du réservoir gastrique au volume des aliments ingérés correspond à une réduction du tonus de la paroi du fundus (Cannon, 1906). L'augmentation du volume de l'estomac du chien, contemporaine du repas, qui tend à réduire l'éléva-

tion de la pression due à l'arrivée rapide et massive des aliments (Lind *et al*, 1961; Strunz et Grossman, 1978), a été récemment mesurée à l'aide d'un barostat pneumatique par Aspiroz et Malagelada (1984). Le tonus pariétal, défini par la loi de Hooke, correspond au rapport de la variation de pression au sein d'un organe et des modifications concomitantes de la longueur de la paroi, c'est-à-dire du volume du viscère (Stubbs, 1977). L'évaluation du tonus est basée sur l'identité des variations du volume du fundus et de celles d'une poche remplie d'air dont la pression est maintenue artificiellement constante (Aspiroz et Malagelada, 1985). Dans le cas de l'évacuation gastrique d'un repas liquide, le tonus de la paroi du fundus exerce un rôle déterminant, en ce sens que toute variation de pression engendrée par une contraction est proportionnelle à la tension et inversement proportionnelle à la diminution du rayon du viscère (Nelsen et Kohatsu, 1971). L'efficacité propulsive de la contraction de la paroi fundique est ainsi d'autant plus grande que son tonus est élevé.

Chez la brebis, le tonus pariétal mesuré avec un barostat reprenant le modèle défini par Aspiroz, mais adapté aux particularités de la caillette (Malbert et Ruckebusch, 1989c), augmente durant environ 20 min à la suite d'un repas friandise (granulés 300 g) (fig 4). L'ingestion lente d'un repas de foin ne s'accompagne pas, par contre, de variation significative du tonus. Tout au long de la journée, le tonus de l'abomasum montre des variations cycliques. De faibles variations du volume de la poche abomasale (< 40 ml, soit 16% du volume total) sont contemporaines d'une période de quiescence sur le duodénum. On observe ensuite une brutale augmentation du volume à la fin de la période d'activité maximale du duodénum correspondant à la phase III du CMM. Cette relation ne



**Fig 4.** La mesure du tonus de la partie fundique de l'abomasum nécessite l'utilisation d'un barostat pneumatique à régulation électronique. Le tonus du viscère est proportionnel à la quantité d'air nécessaire pour maintenir une pression de 2 cm d'eau au sein d'une poche fixée à demeure dans l'abomasum. L'augmentation du tonus pariétal représenté par une diminution du volume d'air contenu dans la poche, est contemporaine de l'ingestion d'un repas friandise de 300 g de granulés.

concerne pas la motricité phasique du fundus, qui à l'inverse de celle de l'autre, n'est pas altérée par l'apparition des diverses phases du CMM sur l'intestin grêle. La chute du tonus fundique après une phase d'activité régulière permet de comprendre l'importance de l'arrêt du transit transpylorique du chyme au cours des périodes d'activité régulière et de quiescence développées sur le duodénum (Malbert et Ruckebusch, 1988).

### Systoles antrales

L'activité myoélectrique de la partie antrale de l'abomasum au repos correspond uniquement à la présence d'ondes lentes ap-

paraissant à intervalle de  $10,2 \pm 0,3$  s. Cette activité est associée à des contractions de très faible amplitude sans débit concomitant. L'activité phasique correspond à une superposition de potentiels de pointe sur les ondes lentes. Elle est associée à des contractions  $2,3 \pm 1,1$  g d'amplitude toutes les  $44,5 \pm 10$  s. Ces contractions peuvent être réparties selon 3 classes repérées par leur amplitude ( $\text{ampl} < 3$  g,  $3 \text{ g} \leq \text{ampl} \leq 5$  g,  $\text{ampl} > 5$  g). Lorsque le chyme gastrique possède une faible viscosité (cas d'une ration de foin de luzerne), le nombre de contractions antrales de faible et de moyenne amplitude est accru. En revanche, le nombre de contractions de forte amplitude, propagées jusqu'au duodénum, demeure inchangé.

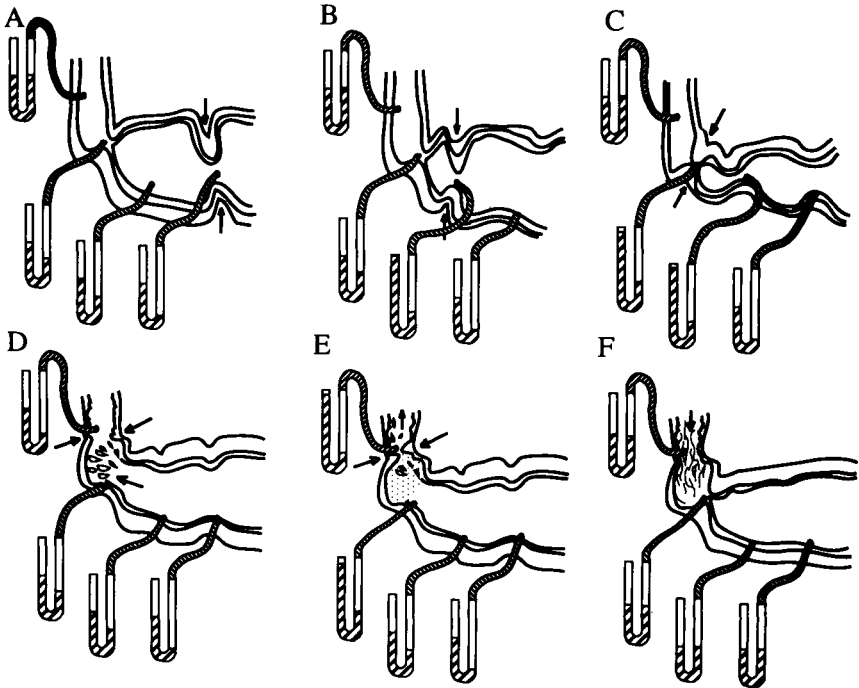
Presque toutes les contractions antrales de faible ou de moyenne amplitude sont alors associées à un débit aboral dont le volume est toujours  $< 1$  ml. Une telle situation n'est pas reconstruite dans le cas de foin de dactyle où les débits unitaires n'existent qu'à la suite d'une contraction antrale de forte amplitude propagée jusqu'au duodénum.

Le débit duodéнал cumulé sur 10 min est proportionnel à l'index de motricité de l'antra représentant l'aire sous-tendue par chaque contraction. Cette corrélation approche 0,8, si l'on tient compte des événe-

ments survenant durant 1 h. À l'inverse, le volume du chyme présent dans chaque débit unitaire est faiblement relié à l'amplitude de l'activité électrique ou mécanique de l'antra (Malbert et Ruckebusch, 1988).

### Motricité pylorique

Chez les ruminants, le sphincter pylorique est moins musculéux que chez les monogastriques. La raison en est une partie proximale du sphincter peu développée, à la limite de la visibilité à l'œil nu (Lauwers *et al*, 1979). La motricité du sphincter pylori-



**Fig 5.** Représentation schématique des variations de la pression développée dans la lumière antroduodénale au cours des contractions de la paroi capables d'expulser des jets de chyme de la caillette vers le duodénum. La propagation d'une contraction de la partie proximale de la caillette (A) vers l'antra (B) provoque une augmentation importante de la pression liquidienne au voisinage du pylore (C). Le relâchement rapide du sphincter pylorique permet le passage dans le duodénum d'un volume restreint de chyme (D), lequel est propulsé vers l'aval par une contraction duodénale (E). La relaxation des diverses parties de la zone antroduodénale autorise un reflux partiel de chyme duodéнал vers la caillette (F). La durée totale de la séquence (A-F) est d'environ 10 s (d'après Malbert et Ruckebusch, 1988; Malbert et Baumont, 1989).

que, appréciée par les variations de l'intensité lumineuse (fibre optique) ou de la pression endoluminale à l'extrémité d'un cathéter perfusé, consiste en des contractions phasiques ayant le même caractère cyclique que celui observé sur l'estomac. Elles se superposent à une activité tonique plus faible chez le mouton que chez le chien. En effet, chez un mouton adulte, il est aisé de franchir le pylore avec une sonde de près de 10 mm de diamètre, ce qui suppose la large ouverture du sphincter. Or, *in vitro*, le pylore est capable de s'opposer à une pression exercée par une colonne d'eau de 100 cm de hauteur remplie d'eau. La réponse à cette observation, apparemment paradoxale, est apportée par la mesure simultanée de la motricité du sphincter et du passage transpylorique des digesta. La majorité des fermetures du pylore s'observent à la suite d'une contraction antrale, de telle sorte que la modalité contractile la plus courante du pylore est englobée dans une succession de contractions antrale, pylorique et duodénale. Le passage du chyme s'observe immédiatement après la contraction pylorique qui termine la propagation aborale de la contraction de la paroi de la caillette (Ruckebusch et Malbert, 1986) (fig 5).

À ce contrôle du débit duodénal par l'activité phasique du pylore, s'ajoute celui lié aux variations de tonus. Le rôle du tonus pylorique s'opposant à l'activité propulsive des systoles antrales est démontré par l'utilisation d'une substance qui augmente de façon identique le tonus de la caillette et celui du pylore, telle le 5-hydroxytryptophane (5-HTP). Ce précurseur de la sérotonine, malgré une très forte potentialité des contractions antrales et duodénales, réduit le flux transpylorique; il en est de même pour l'augmentation de l'activité propulsive antrale obtenue par des substances cholinomimétiques, comme la pilocarpine. Chez le sujet intact,

l'augmentation en fréquence et en amplitude de l'activité antrale est inopérante en raison d'un accroissement du frein pylorique. L'efficacité propulsive n'est évidente qu'après exérèse du pylore. Ainsi, la pilocarpine accroît-elle le débit d'évacuation de l'estomac à la suite de l'ablation chirurgicale de l'anneau pylorique (Malbert, 1987).

La meilleure preuve d'une résistance à l'évacuation de la caillette exercée par le sphincter pylorique est représentée par les effets de sa suppression (Malbert et Ruckebusch, 1987b). L'ablation du pylore (pylorectomie) ou la section de la couche de fibres musculaires circulaires (pyloroplastie) est suivie d'une augmentation du débit duodénal chez la brebis. L'importance du volume horaire évacué (40–45% supérieur au sujet témoin) provient d'une efficacité propulsive accrue des contractions antrales et non d'une augmentation de leur fréquence.

### Motricité duodénale

La première partie du duodénum (bulbe duodénal) possède un diamètre plus large que les segments situés en aval. Il se comporte comme un réservoir dont l'évacuation est assurée par des contractions isolées ou en séries propagées en quelques secondes vers l'intestin grêle. L'absence d'une relation constante entre de telles contractions et la motricité de l'antra ne permet pas de parler de coordination antroduodénale au même titre que chez les monogastriques.

Seulement 5–8% (6,2% en moyenne) des débits unitaires apparaissent alors que l'activité électrique et mécanique du duodénum est nulle ou non propagée vers l'aval. Dans le cas où le contenu abomasal est aussi homogène que possible (alimentation entérale), les débits unitaires ( $8,9 \pm$

6 ml) non associés à une contraction duodénale sont analogues à ceux concomitants à une contraction. Pour la moitié des sujets étudiés,  $46 \pm 12\%$  des contractions duodénales surviennent quelques secondes ( $2 \pm 0,5$  s pour l'équivalent électromyographique et  $3,7 \pm 1,1$  s pour l'activité mécanique associée) après le début de la mise en mouvement de la colonne de liquide. La proportion élevée de contractions duodénales détectées après l'apparition de débits unitaires conduit à reconsidérer le rôle propulsif d'une contraction duodénale comme celle d'un anneau de striction poussant devant lui le contenu digestif. Il est probable que près d' $1/3$  des débits unitaires ont pour origine la distension duodénale et sa contraction réflexe, laquelle est provoquée par l'éjection antro-pylorique de chyme. Cette hypothèse se trouve renforcée par l'absence de contraction duodénale lorsque les débits sont de faible volume, comme dans le cas d'un foin de luzerne ou dans le cas d'une alimentation liquide.

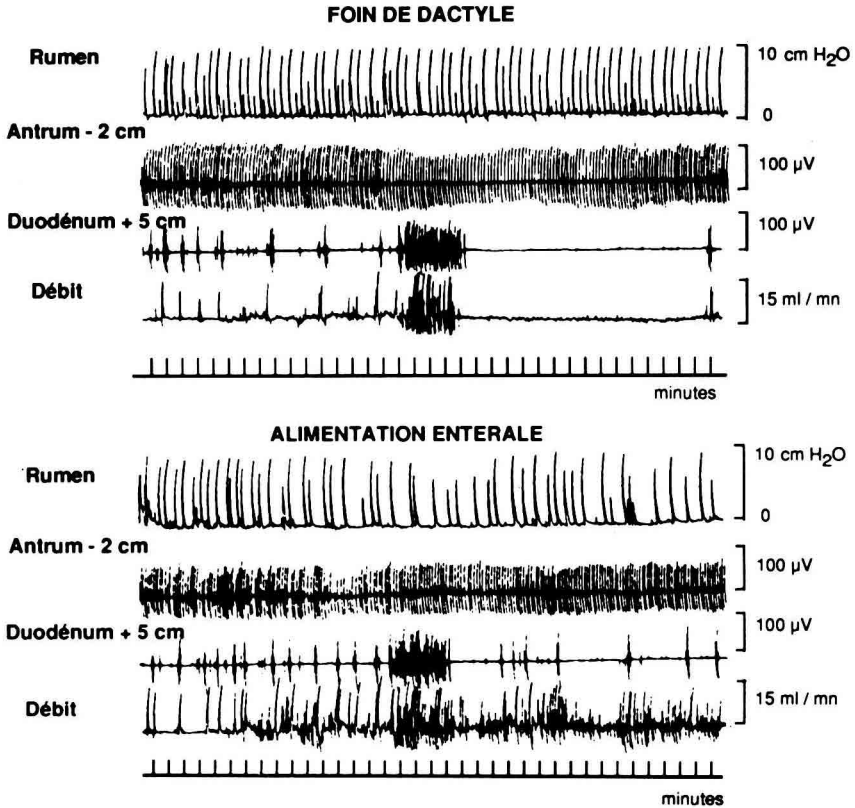
Chez les bovins, la propagation de l'activité motrice du duodénum peut être de nature rétrograde. Le pacemaker de cette activité semble se situer au voisinage de la *flexura portalis* (Ooms et Oyaert, 1987). Ce type de motricité favorise les reflux biliaires.

### Activité coordonnée gastro-duodénale

L'activité cyclique du duodénum proximal se répartit selon 3 phases successives bien définies (Rayner et Castello Branco, 1984). La phase I (quiescence) se caractérise par une absence ou tout au moins une réduction de l'activité et dure 3–5 min. L'apparition aléatoire de contractions d'amplitude irrégulière définit la phase II ou phase d'activité irrégulière. La phase III (phase d'activité régulière) correspond à

l'activité la plus importante en fréquence et en amplitude enregistrée sur l'intestin grêle. À distance de la jonction gastroduodénale, la fin de la phase II et le début de la phase III correspondent à la période de propulsion maximale (Buéno *et al*, 1975). Au niveau de la jonction gastroduodénale, une telle relation disparaît du fait des variations de l'activité phasique de l'estomac et des résistances pyloroduodénales. En effet, chez les herbivores ruminants, à la différence des monogastriques, le complexe myoélectrique migrant débute au niveau du duodénum et non de l'estomac. Ainsi, la motricité de l'antré est-elle quasiment nulle au cours d'une phase d'activité régulière duodénale (Ruckebusch, 1976). Le tonus plus que l'activité phasique du pyllore dépend de la motricité cyclique du duodénum. Ainsi augmente-t-il au cours de la phase III et est-il minimal durant la phase de repos consécutive. Les variations du tonus pylorique sont invisibles sur le tracé manométrique et n'apparaissent que sur l'enregistrement de la lumière transmise.

La réduction de l'activité propulsive associée à l'accroissement des résistances périphériques pyloro-duodénales concourt à annuler le débit d'évacuation de la caillette au cours de la phase III du complexe myoélectrique migrant. L'arrêt de l'évacuation de la caillette au cours des phases III et I du CMM ne procède pas d'un mécanisme identique. Au cours de la phase d'activité régulière, le rapport débit antérograde sur débit rétrograde pour un seul passage de liquide (environ égal à 3 au cours de la phase d'activité irrégulière) devient proche de l'unité avec, pour conséquence, une absence totale de propulsion aborale du chyme. L'absence d'évacuation provient probablement d'une augmentation de la résistance pylorique et duodénale qui ne peut être vaincue par les systoles antrales dont l'amplitude décroît au cours de



**Fig 6.** Motricité antro-duodénale et débit transpylorique chez une brebis en alimentation conventionnelle ou en alimentation entérale. Pour un régime constitué de foin, chaque débit unitaire correspond à une contraction antroduodénale. De très nombreux passages de chyme surnuméraires non associés à des contractions duodénales apparaissent chez la brebis en alimentation entérale. La diminution de la viscosité du chyme dans ce cas explique pourquoi presque chaque contraction antrale possède une capacité propulsive.

la phase III. À l'inverse, au cours de la phase de quiescence, le débit est nul du fait de l'absence de contractions sur la jonction (fig 6).

L'arrêt périodique de l'apport dans le duodénum de quantités importantes de chyme à pH acide (environ 2) explique les épisodes d'alcalinité mesurés durant les périodes d'activité régulière et de quiescence. La sécrétion alcaline des glandes de Brunner situées dans la paroi interne

du duodénum tend à neutraliser le chyme acide évacué par l'estomac. Cette neutralisation sera d'autant plus complète que la quantité d'ions  $H^+$ , et donc le débit, sera faible. Ainsi, le pH du chyme duodénal reflète-t-il le débit d'évacuation de l'estomac chez la brebis. Un biais à l'évaluation du débit par cette mesure serait la présence, comme chez l'homme, d'une composante sécrétoire bilio-pancréatique du CMM qui tendrait à accroître périodiquement la libé-

ration de substances alcalines. L'exclusion des sécrétions pancréato-biliaires au moyen d'une canule située dans le canal cholédoque commun au niveau de la flexure hépatique conduit à une élévation du pH du contenu duodénal de 0,3 unité. Cependant, malgré l'impossibilité matérielle d'un reflux alcalin, les périodes de repos repérées au niveau du duodénum sont associées à une élévation du pH de 4 unités; un effet à tous égards identique à celui observé sur les animaux témoins (Malbert et Ruckebusch, 1987a).

### Facteurs physiques

L'augmentation de l'évacuation d'un marqueur de la phase liquide après l'ablation ou la suppression fonctionnelle du pylore est en accord avec son rôle modérateur vis-à-vis du transit digestif. Comme la pyloroplastie est aussi efficace que l'exérèse du pylore, on peut en conclure que le rôle de frein du pylore vient surtout de la structure de l'anneau pylorique. Selon la loi de Poiseuille, le débit est inversement proportionnel à la résistance induite par la striction pylorique. La résistance est elle-même proportionnelle à la viscosité dynamique du chyme et inversement proportionnelle au rayon de la lumière du pylore élevé à la puissance 4. Ainsi, de très faibles variations du rayon de l'orifice pylorique doivent entraîner des changements importants du débit liquidien. Sous réserve du maintien de la différence de pression, diminuer de moitié le diamètre équivalra à réduire le débit au 1/16 de sa valeur initiale. Le corollaire de ce qui précède est la mise en évidence du paramètre viscosité dans le contrôle de l'évacuation de l'estomac. En effet, le contenu de l'estomac s'échappe d'autant plus vite qu'il est moins visqueux, comme le montre l'augmentation du débit de  $312 \pm 58$  ml à  $520 \pm 58$  ml chez le mouton, lorsque un foin de luzerne (1 500–1 800 g/j) remplace un foin de dactyle

(1 000 – 1 100 g/j). Comme la motricité antroduodénale demeure inchangé dans cette situation, c'est la moindre viscosité du contenu de la caillette (45 cP pour le foin de dactyle, 25 cP pour le foin de luzerne) qui explique l'accroissement du débit transpylorique (Malbert et Baumont, 1989). La diminution de la résistance pylorique à l'écoulement est telle que toutes les contractions antrales propagées vers le duodénum ou non s'accompagnent d'un passage de chyme. Au demeurant, lorsque la viscosité du contenu gastrique est très faible, (inférieure à 10 cP), comme c'est le cas chez le mouton alimenté exclusivement par la perfusion intraruminale d'acides gras volatils (8 l/j) et la perfusion dans la caillette de protéines sous la forme de caséine (50 g/j) (MacLeod *et al*, 1982), le débit transpylorique correspond exactement à l'évacuation du volume de liquide perfusé dans la caillette. Il est de 213 ml/h pour un débit de perfusion de 166 ml/h et de 320 ml/h pour un débit de perfusion de 332 ml/h (fig 6).

### CONTRÔLE NEURO-HUMORAL

L'homéostasie du contenu duodénal, tant dans la quantité que dans la composition du chyme évacué, est assurée par des influences inhibitrices sur la motricité antrale, pylorique et duodénale. L'évacuation de la caillette est contrôlée par une hiérarchie de mécanismes extrinsèques (nerfs vagues et splanchniques), intrinsèques en provenance du système nerveux myentérique et humoraux. Les relations entretenues par ces divers éléments, mais également leur plasticité importante, fournissent à ce système la capacité de s'adapter aux variations de l'environnement et de compenser la perte d'un élément. Le caractère redondant de cette structure rend délicate l'estimation de la part réelle affectée à chaque élément.



### **Contrôle nerveux**

Les stimulus en provenance du système nerveux central peuvent réduire la vitesse de vidange de l'estomac. A côté de ces influences à distance, l'évacuation gastrique est en permanence ralentie localement.

### **Nature des relations duodéno-pyloriques**

Chez le veau préruminant, la vidange de la caillette dépend des informations provenant de récepteurs sensibles à la composition des digesta situés dans la duodénum et le jéjunum. Chez le ruminant adulte, la perfusion intra-abomasale d'acides gras volatils (Bolton *et al*, 1976) ou de protéines (Van Bruchem *et al*, 1984) ralentit l'évacuation de l'abomasum. Comme chez le veau préruminant (Cottrel et Iggo, 1984), la motricité de l'abomasum diminue après l'administration intraduodénale d'acide chlorhydrique ou d'acides gras volatils (Singleton, 1961; Ehrlein et Hill, 1970). Cependant, la signification physiologique de tels phénomènes reste à déterminer. En effet, le contrôle de la vidange gastrique ne semble pas rigoureux chez le ruminant puisque le débit duodénal varie proportionnellement au niveau d'ingestion alimentaire (Gregory *et al*, 1985; Van Vuuren *et al*, 1989) et également présente des modifications intradiennes et circadiennes (Hogan, 1964; Poncet *et al*, 1977).

### **Récepteurs duodénaux**

À l'abondance de stimulus capables de réduire la vidange de l'estomac et de diminuer le diamètre du pylore, s'ajoute une grande variété de récepteurs duodénaux. Ces récepteurs sont classés, selon la nature du signal déclenchant leur décharge, en mécanorécepteurs à adaptation lente

ou rapide, en chémorécepteurs de haute spécificité moléculaire et en récepteurs polymodaux répondant indifféremment à plusieurs types de stimulation chimique et osmotique (Mei, 1986). Les caractéristiques fonctionnelles de tels récepteurs ont fait l'objet de multiples revues bibliographiques (Iggo, 1955; Mei, 1986).

Chez le mouton, les chémorécepteurs duodénaux ne sont pas sensibles au pH *per se* mais plutôt à la concentration en ions hydrogène. La stimulation de ces récepteurs par l'acide chlorhydrique entraîne en quelques secondes, la fermeture du pylore et déclenche une série de contractions sur le bulbe duodénal et le duodénum en tous points identiques à des phases III (Grégory *et al*, 1984). Un tel réflexe semble faire intervenir un médiateur enképhalinergique (Hara *et al*, 1989) et conduit à une augmentation de la résistance pyloro-duodénale. Cette dernière explique l'inhibition de la vidange gastrique observée chez le mouton. Le débit duodénal est réduit par une perfusion intraduodénale de 15 mmol d'HCl/h *ie* environ le double de la sécrétion acide basale du fundus (Gregory *et al*, 1984; Ruckebusch et Malbert, 1986). Il semble donc peu vraisemblable que la sécrétion acide, dans des circonstances normales, puisse constituer un frein permanent à l'évacuation de l'estomac. De plus, il n'apparaît pas que les récepteurs duodénaux à l'acide présentent une décharge tonique (Cottrel et Iggo, 1984).

La perfusion lente de lipides émulsifiés ou d'acide oléique inhibe fortement la motricité de l'abomasum, de même que celle du réticulo-rumen (Tichen *et al*, 1966; Ehrlein et Hill, 1970). La dose seuil inhibant motricité et évacuation correspond à 2,4 g/H d'acide oléique. La plupart des rations supplémentées pour les ruminants contiennent environ 3-5% de lipides *ie* 28 g de lipides par kg de foin (McLeod *et al*, 1972). Chez un mouton, dont l'ingestion

spontanée est de 1 500 g/j, une telle complémentarité correspond à un apport horaire de 2–3 g de lipides principalement sous la forme d'acides gras et de triglycérides. La motricité de l'abomasum est inhibée pour un débit horaire d'environ 5 g, des niveaux jamais atteints pour des rations normales mais susceptibles d'être dépassés si la supplémentation est de l'ordre de 9–10%.

L'administration intra-duodénale ou intra-abomasale (Bolton *et al.*, 1976) d'acides gras volatils à courte chaîne supprime tout transit duodénal (Bell et Watson, 1976) principalement en déprimant la motricité abomasale (Ehrlein et Hill, 1970; Bell et Grivel, 1975; Yamazaki *et al.*, 1989). Une concentration de 35 mmol/l en acides gras volatils *ie* une valeur proche du seuil de décharge des récepteurs duodénaux (Cottrell et Iggo, 1984) supprime les contractions abomasales. Les concentrations dans le rumen d'acides gras volatils, 4 h après un repas de foin de luzerne, atteignent environ 255 mmol/l. La concentration duodénale en acides gras volatils est environ 7–20 fois inférieure aux concentrations ruminales soit 37 à 120 mmol/l, une valeur capable de réduire la vidange abomasale.

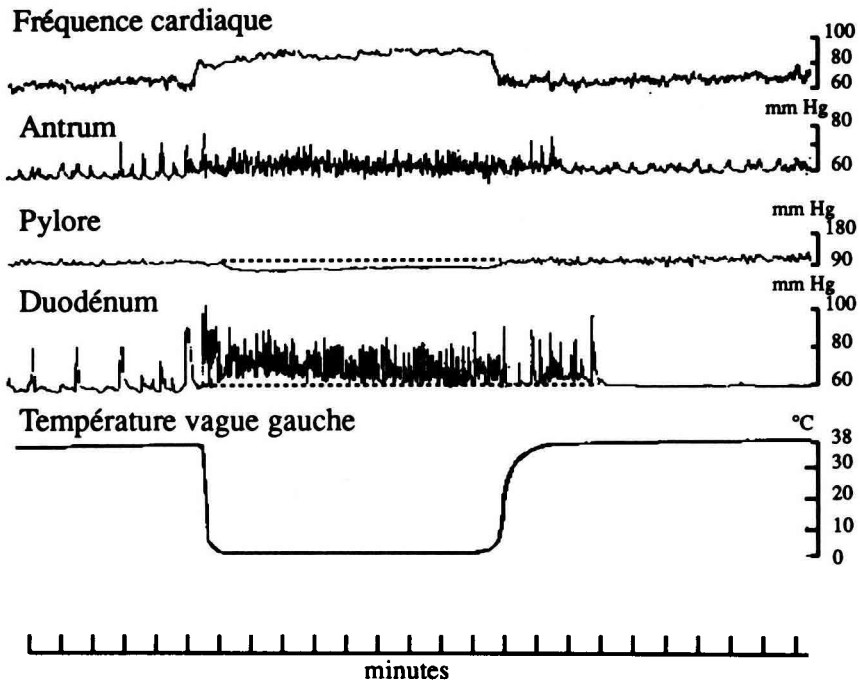
### Influences vago-sympathiques

Le contrôle nerveux extrinsèque de la jonction gastroduodénale dépend d'une innervation parasymphatique d'origine vagale et sympathique. Le nerf long pylorique, visible au niveau du petit omentum chez l'agneau provient d'une branche hépatique du tronc vagal antérieur (Habel, 1956). L'administration de la peroxydase de Rairfort au niveau du duodénum proximal, une molécule subissant un transport rétroaxonal marquant ainsi les afférences, conduit en 3 j environ à une fluorescence typique au niveau des segments thoraciques de la

moelle épinière et du bulbe rachidien (Cottrell et Greenhorn, 1987). Un double contingent nerveux est en accord avec les observations électro-microscopiques réalisées par Cottrell (1984) mettant en évidence 2 catégories de fibres non myélinisées dont la vitesse de conduction diffère. Une partie de ces neurones correspond à des afférences splanchniques dont le rôle reste actuellement à préciser.

L'utilisation de l'alimentation entérale assurant une survie de la brebis vagotomisée pendant plusieurs mois (Gregory *et al.*, 1984) et du blocage temporaire des influx nerveux par l'action du froid (Malbert et Ruckebusch, 1989c), nous ont permis réemment d'évaluer le contrôle vagal de la motricité de la caillette. Celle-ci ne se comporte pas de façon identique à l'estomac monoloculaire à la suite de la vagotomie *ie* elle ne présente ni irrégularité d'apparition des ondes lentes, ni réduction globale de l'index de motricité.

La vagotomie bilatérale comme le refroidissement à 3 °C des nerfs vagues ne modifie pas la fréquence des ondes lentes mais déclenche une hyperactivité paroxysmique au niveau de l'abomasum. Chaque onde lente est surchargée de potentiels de pointe; l'abomasum se contractant environ 4 fois/min. Cette augmentation de la fréquence des contractions abomasales est la conséquence directe de la suppression de la continuité vagale et non pas d'une distension, puisqu'elle apparaît dès que la température du vague atteint 3 °C (fig 7). Le tonus de la partie fundique de l'abomasum est également affecté par le refroidissement du nerf vague. Le tonus augmente dès le début de l'abaissement de température et persiste 30 min pour un refroidissement de 10 min. Ainsi, pour le ruminant adulte, le nerf vague contrôle-t-il la motricité de l'abomasum par l'intermédiaire d'influx inhibiteurs. Inversement, la stimulation des nerfs vagues chez l'agneau anesthésié provoque, soit un accroissement, soit



**Fig 7.** Enregistrement manométrique de la motricité au niveau de la jonction gastroduodénale durant le refroidissement du nerf vague cervical gauche chez une brebis dont le nerf vague cervical droit est sectionné. Au cours de la période de blocage thermique, la motricité phasique de l'antré et du duodénum est accrue et celle du pylore abolie. Le tonus du pylore est diminué, alors que celui du duodénum augmente. L'efficacité du refroidissement est attestée par une fréquence cardiaque élevée dès que la température est inférieure à 5 °C.

une diminution de la motricité de l'abomasum (Reid *et al*, 1988). Ces effets semblent associés à une augmentation de la concentration locale en VIP, une substance ayant une affinité particulière pour l'abomasum et le pylore du mouton riches en récepteurs pour ce polypeptide (Bloom *et al*, 1979; Harrison et Wathuta, 1980).

### **Contrôle humoral**

L'existence d'une régulation hormonale duodéno-pylorique ou duodéno-gastrique permet de comprendre pourquoi l'adminis-

tration de lipides dans le duodénum est capable d'inhiber la motricité d'une poche fundique éternée. Cette rétroaction négative du duodénum sur l'estomac provient d'un groupe d'hormones (McLeay et Bell, 1981). La stimulation du duodénum proximal libère, en effet, plusieurs polypeptides : sécrétine lors de la stimulation acide, cholécystokinine (CCK) lors de la stimulation par les lipides, glucagon (Horn et Huber, 1975). Selon Barbezat et Grossman (1971), la CCK, identifiée par Nakajima et Magee (1979), est responsable de la fermeture du pylore. Celle-ci est au demeurant obtenue de façon dépendante de

la dose par l'administration de la séquence terminale (CCK<sub>8</sub>) (Isenberg et Csendes, 1972).

La transposition de ces résultats pharmacologiques en physiologie est délicate car la concentration sérique périphérique implique la connaissance du débit sanguin. La disponibilité au niveau des sites d'acceptation peut varier et la potentialisation d'une combinaison d'hormones à doses subliminales ne constitue pas une exception. Néanmoins, sur la base de l'étude des concentrations sériques au niveau gastro-duodéal du glucagon, de la sécrétine et de la CCK, Phaosawasdk et Fisher (1982) concluent à l'absence d'un rôle physiologique de ces hormones sur le pylore de l'homme. La localisation particulière de récepteurs à la CCK sur les fibres musculaires circulaires du sphincter pylorique vient nuancer cette assertion, du moins pour le rat. De surcroît, la CCK perd ses effets moteurs après vagotomie chez le chien, ce qui suggère une action physiologique de la cholécystokinine sur le sphincter pylorique (Yamzaki et Debas, 1978).

Parmi les hormones modifiant l'évacuation de l'abomasum, la somatostatine se comporte comme un inhibiteur endogène de la sécrétion et des effets moteurs de la bombésine (Bell *et al*, 1981). Sa libération est probablement à l'origine du rétrocontrôle duodéal de l'évacuation de la caillette du veau (Bell et Grivel, 1975) et du mouton (McLeay *et al*, 1989). Chez le ruminant adulte, la somatostatine, perfusée à la dose de 2,5-5  $\mu\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$  durant 20 min engendre une série de phase III sur le bulbe duodéal avec une inhibition de la motricité antrale. À l'inverse, la gastrine exerce des effets stimulants sur l'antra et non sur le duodénum (Bell *et al*, 1977). Dans tous les cas, la vidange gastrique est ralentie, voire inhibée, soit par une diminution de la propulsion, soit par une augmentation de la résistance duodéale à l'écoulement.

La stimulation des récepteurs cholinergiques constitue un cas particulier dans les relations entretenues par la motricité antro-duodéale et le débit d'évacuation de la caillette. La perfusion de pilocarpine (10  $\mu\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ ) après pyloroplastie double le débit duodéal. Celui-ci passe de 250  $\pm$  30 ml/h à 380 ml/h pour atteindre à la fin de la perfusion un maximum de 670 ml/h. Inversement, chez la brebis intacte la perfusion de pilocarpine à la même dose ne modifie pas le volume de chyme évacué. Le transit n'est pas accéléré, malgré une augmentation significative de la motricité antrale. Comme la pilocarpine accroît fortement le tonus de base du pylore, il faut conclure que l'absence d'accélération du débit chez le témoin provient d'une résistance pylorique accrue que ne peut vaincre une motricité antrale exacerbée.

La relation fonctionnelle entre motricité antrale et tonus pylorique doit, en particulier, être prise en compte dans l'hypothèse d'une accélération thérapeutique du transit antro-duodéal. En effet, une dissociation entre une activité antrale importante et une chute du tonus du pylore s'est révélée extrêmement délicate à réaliser. Dès que l'activité antrale est exacerbée, le tonus du pylore est accru, annulant le «bénéfice» vis-à-vis du transit d'une activité propulsive antrale supérieure.

### **Manipulations de la vidange de la caillette**

Chez le mouton, le sphincter pylorique contrôle le temps de renouvellement du contenu de la caillette et partant, celui d'un secteur plus antérieur, le réticulo-rumen. Sachant que la régulation rapide de l'ingestion s'effectue en partie par le biais de la réplétion du réservoir ruminal (Grovm et Phillips, 1978; Dulphy et Faverdin, 1987), il était vraisemblable qu'un élément

du contrôle de la prise de nourriture fasse intervenir la modulation pylorique des flux digestifs (Malbert, 1989). La façon la plus directe pour étayer cette hypothèse consiste à supprimer le frein pylorique. La capacité d'ingestion accrue après l'ablation du pylore ou sa neutralisation par pyloroplastie chez le sujet recevant un fourrage appétent et de digestibilité élevée est telle que la consommation d'un foin de luzerne de 2<sup>e</sup> coupe est majorée de près de 50% au-delà du 8<sup>e</sup> jour après l'intervention chirurgicale. Des brebis (43 kg environ) ingérant environ 1 kg de foin/j en consomment jusqu'à 1,5 kg parallèlement à une augmentation de 40–45% de la vitesse de transit abomasal (Malbert et Ruckebusch, 1989a), d'où l'absence d'un état de réplétion exagéré de la caillette (fig 8). Il semble donc possible de contrôler la capacité d'ingestion des ruminants, en modulant artificiellement le débit transpylorique. Cependant, la question de l'efficacité digestive de cette manipulation reste posée. Le contrôle de la séquence : potentialisation des phénomènes propulsifs, augmentation du débit, accroissement du niveau d'ingestion, doit pouvoir être atteint par l'administration de gastrokinétiques.

Ces substances peuvent augmenter la vitesse d'évacuation de l'estomac chez un sujet sain ou rétablir une vidange déficiente chez un sujet malade. L'utilisation de ces composés est bien codifiée chez l'homme mais très mal connue chez les ruminants. Cette lacune est compréhensible si l'on se réfère à leur mode d'action commun. Le Métoproclamide, la Domperidone ou le Cisapride, les 3 substances les plus actives, agissent :

- en réduisant la résistance du pylore,
- en amplifiant la force des contractions antrales,
- en augmentant le tonus du fundus et enfin,

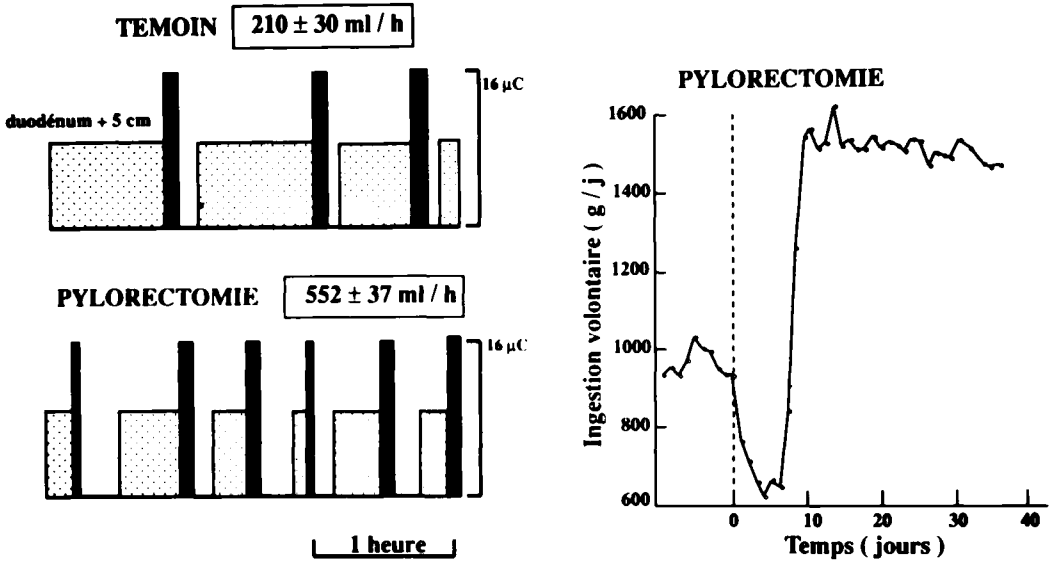
– en améliorant la coordination antroduodénale. Les 3 derniers paramètres ne sont quantifiés chez le ruminants que depuis moins de 2 ans.

Chez le mouton, le métoclopramide (0,5 mg/kg), un dérivé polysubstitué du benzène possédant des propriétés cholinergiques et antidopaminergiques, stimule de manière équivalente la motricité de l'antré et du duodénum (Ruckebusch et Merrit, 1985). Il est capable de prévenir les effets de la dopamine ou de son précurseur structural la L-Dopa sur l'antré. Cette substance, sans effet chez l'animal sain, s'est révélée efficace dans le traitement des parésies gastriques chez le jeune bovin en engraissement (Zedlar *et al*, 1979).

La cisapride (10  $\mu\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ ), une molécule facilitant la libération de l'acétylcholine endogène au niveau du plexus myentérique provoque une augmentation de l'amplitude des contractions de l'antré sans altérer le tonus sphinctérien. Elle correspond à la seule substance susceptible d'accroître l'évacuation de la caillette du mouton sain. Cependant, l'accélération du transit est temporaire et ne subsiste jamais au-delà de 2 h malgré la persistance de la perfusion.

## CONCLUSIONS

L'évacuation du contenu de la caillette correspond à un processus discontinu dépendant de la motricité phasique de l'abomasum et du duodénum, de la motricité tonique du pylore et des caractéristiques physiques du chyme. L'activité motrice de la jonction gastroduodénale est elle-même contrôlée par des influences neurohumorales inhibitrices en provenance du duodénum proximal et de l'abomasum. À cette régulation locale vient s'ajouter une régula-



**Fig 8.** Motricité duodénale et débit d'évacuation de la caillette avant et après neutralisation du sphincter pylorique. La section de la couche des fibres musculaires circulaires (pyloroplastie) comme l'ablation de l'anneau pylorique (pylorectomie) s'accompagnent d'une accélération de la fréquence de réapparition des complexes myoélectriques migrants. La distension permanente du bulbe duodénal entretenue par l'augmentation continue du débit pourrait être un des éléments de l'origine de ce profil moteur. La moindre distension de la caillette s'accompagne d'une capacité d'ingestion plus élevée. L'ingestion spontanée est doublée (1 500 g/j vs 900 g/j) durant les 3 mois qui suivent la pylorectomie.

tion à distance correspondant aux variations du débit d'évacuation du réticulo-rumen. Ainsi, l'augmentation du débit réticulo-omasal due à une ingestion accrue élève-t-elle d'autant le débit duodénal. Réciproquement, l'accroissement du débit duodénal obtenu par la suppression du frein pylorique s'accompagne d'une réduction du temps de séjour des aliments dans le réticulo-rumen et d'une augmentation de la quantité ingérée. La possibilité de contrôler la quantité ingérée au travers d'une modulation du flux duodénal laisse espérer une manipulation de l'ingestion au moyen de substances gastrokinétiques.

## RÉFÉRENCES

- Al Abd (1986) Comparaison des méthodes de mesure du flux des contenus digestifs chez le ruminant; application à l'étude de la digestion de 3 types de ration. Thèse Doct Univ Clermont II
- Ash RW (1961) Acid secretion by the abomasum and its relation to the flow of food material in the sheep. *J Physiol (Lond)* 156, 93-111
- Ash RW (1962) Gastro-intestinal re-entrant canulae for studies of digestion in sheep. *Anim Prod* 4, 309-312
- Aspiroz F, Malagelada JR (1984) Pressure activity patterns in the canine proximal stomach:

- response to distension. *Am J Physiol* 247, G265-G272
- Aspiroz F, Malagelada JR (1985) Physiological variations in canine gastric tone measured by an electronic barostat. *Am J Physiol* 248, G229-G237
- Barbezat GO, Grossman MI (1971) Cholecystokinin released by duodenal acidification. *Gastroenterology* 60, 761
- Bell FR, Grivel ML (1975) The effect of duodenal infusion on the electromyogram of gastric muscle during activation and inhibition of gastric emptying. *J Physiol (Lond)* 248, 377-391
- Bell FR, Watson DJ (1976) The influence of gastric distension and the duodenal infusate on the pattern of stomach (abomasal) emptying in the preruminant calf. *J Physiol (Lond)* 239, 445-456
- Bell FR, Titchen DA, Watson DJ (1977) The effects of the gastrin analogue, pentagastrin, on the gastric electromyogram and abomasal emptying in the calf. *Res Vet Sci* 23, 165-170
- Bell FR, Webber DE, Wass JAH, Rees LH, Evans J, Morgan LM, Marks V, Lewis J (1981) Correlation of endogenous somatostatin, gastric inhibitory polypeptide, glucagon and insulin with gastric function in the conscious calf. *J Endocrinol* 89, 451-456
- Bloom SR, Edwards AV, Mitchell SJ (1979) Release of vasoactive intestinal peptide from the gastrointestinal tract in response to autonomic stimulation in the calf. *J Physiol (Lond)* 289, 47 p
- Bolton JR, Merritt AM, Carlson GM, Donawick (1976) Normal abomasal electromyography and emptying in sheep and the effects of intraabomasal volatile fatty acid infusion. *Am J Vet Res* 37, 1387-1392
- Buño L, Fioramont J, Ruckebusch Y (1975) Rate of flow of digesta and electrical activity of the small intestine in dogs and sheep. *J Physiol (Lond)* 249, 69-85
- Cannon WB (1906) The motor events of the stomach and small intestine after splanchnic and vagus section. *Am J Physiol* 17, 429-442
- Cottrell DF (1984) Conduction velocity and axonal diameter of alimentary C fibres. *Q J Exp Physiol* 69, 355-364
- Cottrell DF, Iggo A (1984) Mucosal enteroreceptors with vagal afferent fibres in the proximal duodenum of sheep. *J Physiol (Lond)* 354, 497-522
- Cottrell DF, Greenhorn JG (1987) The vagal and spinal innervation of the gastro-duodenal junction of sheep. *Q J Exp Physiol* 72, 513-524
- Dardillat C (1977) Analyse électromyographique et débitmétrique du transit alimentaire chez le veau nouveau-né. *J Physiol* 73, 925-944
- Deb Ohvell FD, Ørskov ER, Kyle DJ, MacLeod NA (1987) Undernutrition in sheep. Nitrogen repletion by N-depleted sheep. *Br J Nutr* 57, 77-88
- Dove H, Milne JA, Sibbald AM, Lam CS, McCormack HA (1988) Circadian variation in abomasal digesta flow in grazing ewes during lactation. *Br J Nutr* 60, 653-668
- Dulphy JP, Faverdin P (1987) L'ingestion alimentaire chez les ruminants : modalités et phénomènes associés. *Reprod Nutr Dév* 27, 129-155
- Ehrlein HJ, Hill H (1970) Einfluß des Labmagens und Duodenalinhaltes auf die Motorik des Wienderkauermagens. *Zentralbl Veterinaer-med* 17, 489-516
- Ellis WC, Lascano C (1980) Solute and particulate flow markers. *Protein Symposium*, Oklahoma State Univ, 37-55
- Faichney GJ (1975) The use of markers to partition digestion within the gastrointestinal tract of ruminants. In: *Digestion and Metabolism in the Ruminant* (McDonald IW, Warner ACI, eds) Univ New Engl Publ Unit, Armidale, NSW, Australia, 277-291
- Goodall ED, Kay RNB (1965) Digestion and absorption in the large intestine of the sheep. *J Physiol (Lond)* 176, 12-23
- Gregory PC, Rayner DV, Wengham G (1984) Initiation of migrating myoelectric complex in sheep by duodenal acidification and hyperosmolarity: role of vagus nerves. *J Physiol (Lond)* 355, 509-521
- Gregory PC, Miller SJ, Brewer AC (1985) The relation between food intake and abomasal emptying and small intestinal transit time in sheep. *Br J Nutr* 53, 373-380
- Grovum WL, Hecker JF (1973) Rate of passage of digesta in sheep. 2. The effect of level of food intake on digesta retention times and on

- water and electrolyte absorption in the large intestine. *Br J Nutr* 30, 221-230
- Grovum WL, Williams VJ (1973) Rate of passage of digesta in sheep. 3. Differential rates of passage of water and dry matter from the reticulo-rumen, abomasum and caecum and proximal colon. *Br J Nutr* 30, 231-240
- Grovum WL, Phillips GD (1978) Factors affecting the voluntary intake of food by sheep. 1. The role of distension, flow-rate of digesta and propulsive motility in the intestines. *Br J Nutr* 40, 323-336
- Habel RE (1956) A study of the innervation of the ruminant stomach. *Cornell Vet* 46, 555-627
- Hara S, Ikuta K, Itoh Z (1989) Inhibitory and excitatory effects of catecholamine and synthetic opiate on gastrointestinal contractions in cattle. *Asian Aust J Anim Sci* 2, 167-168
- Harrison FA, Hill KJ (1962) Digestive secretions and the flow of digesta along the duodenum of the sheep. *J Physiol (Lond)* 162, 225-243
- Harrison FA, Wathuta EM (1980) The presence of VIP-reactive fibres in the ovine digest tract. *Physiol Soc* 113
- Hill KJ (1960) Abomasal secretion in the sheep. *J Physiol (Lond)* 154, 115-132
- Hogan JP (1964) The digestion of food by the grazing sheep. 1. The rate of flow of digesta. *Aust J Agric Res* 15, 384-396
- Hogan JP, Phillipson AT (1960) The rate of flow of digesta and their removal along the digestive tract of the sheep. *Br J Nutr* 14, 147-155
- Horn GW, Huber TL (1975) Duodenal acidification: stimulus for the release of intestinal hormones in sheep. *J Anim Sci* 41, 1199-1205
- Iggo A (1955) Tension receptors in the stomach and urinary bladder. *J Physiol (Lond)* 128, 593-607
- Isenberg JI, Csendes A (1972) Effect of octapeptide of cholecystokinin on canine pyloric pressure. *Am J Physiol* 222, 428-431
- Kaemmerer H (1984) Die sonographische Untersuchung des Abdomens bei Kleintieren. *Dtsch Tierarztl Wochenschr* 19, 267-273
- Lauwers H, Ooms L, Simoens P, De Vos NR (1979) The functional structure of the pylorus in the ox. *Zentralbl Veterinaermed* 8, 56-71
- Leibholz J, Hartmann PE (1972) Nitrogen metabolism in sheep. 1. The effect of protein and energy intake on the flow of digesta into the duodenum and on the digestion and absorption of nutrients. *Aust J Agric Res* 23, 1059-1071
- Leveille M, Poncet C, Dardillat C (1979) Characteristics of an electromagnetic flow meter specially built to measure intestinal flow in sheep. *Ann Rech Vét* 10, 497-499
- Lind JF, Duthie HL, Schlegel J, Code CF (1961) Motility of the gastric fundus. *Am J Physiol* 201, 197-202
- Lindberg JE (1988) Retention times of small feed particles and of water in the gut of dairy goats fed at different levels of intake. *J Anim Physiol Anim Nutr* 59, 173-181
- Malbert CH (1987) Rôle du pylore dans le transit gastro-intestinal. Thèse Doc Univ Toulouse, 210 p
- Malbert CH (1989) Le rôle du pylore dans le contrôle de l'ingestion alimentaire chez les ruminants. *INRA Prod Anim* 2, 23-29
- Malbert CH, Ruckebusch Y (1985) Exploration fonctionnelle de l'antré pylorique chez les bovins par échotomographie. *Rev Méd Vét (Toulouse)* 136, 103-108
- Malbert CH, Ruckebusch Y (1987a) Origin of the low pH values along the proximal duodenum in sheep. *J Vet Med A* 34, 428-438
- Malbert CH, Ruckebusch Y (1987b) Pyloric control of the MMC in sheep. *Dig Dis Sci* 32, 920 A
- Malbert CH, Ruckebusch Y (1988) Gastroduodenal motor activity associated with gastric emptying rate in sheep. *J Physiol (Lond)* 401, 227-239
- Malbert CH, Baumont R (1989) The effects of intake of lucerne (*Medicago sativa* L) and orchard grass (*Dactylis glomerata* L) hay on the motility of the forestomach and digesta flow at the abomaso-duodenal junction of the sheep. *Br J Nutr* 61, 699-714
- Malbert CH, Ruckebusch Y (1989a) Hyperphagia induced by pylorotomy in sheep. *Physiol & Behav* 45, 495-499
- Malbert CH, Ruckebusch Y (1989b) Vagal influences on the phasic and tonic components of the motility of the ovine stomach and gastroduodenal area. *J Digest Motility* 1, 15-20
- Malbert CH, Ruckebusch Y (1989c) Mesure des variations du tonus pariétal de l'abomasum



- chez le mouton. *Reprod Nutr Dev* 29, 147-159
- Masson MJ, Phillipson AT (1952) The composition of the digesta leaving the abomasum of sheep. *J Physiol (Lond)* 116, 98-111
- McLeay LM, Bell FR (1981) Effect of cholecystokinin, secretin, glucagon and insulin on gastric emptying and acid secretion in the calf. *Am J Vet Res* 41, 1590-1594
- McLeay LM, Oliver MH, Thomas LW, Simpson HV, Reynolds GW, Carr DH (1989) Effects of bombesin on gastrin release and electromyographic activity of the gastrointestinal tract in sheep. *Asian Aust J Anim Sci* 2, 195-196
- McLeod GK, Wood AS, Yao YT (1972) Influence of dietary fat on rumen fatty acids, plasma lipid and milk fat composition in the cow. *J Dairy Sci* 55, 446-453
- MacLeod NA, Corrigan W, Stirling RA, Ørskov ER (1982) Intragastric infusion of nutrients in cattle. *Br J Nutr* 47, 547-552
- McRae JC, Armstrong DG (1969) Studies on intestinal digestion in the sheep. I. The use of chromic oxide as an indigestible marker. *Br J Nutr* 23, 15-23
- McRae JC, Wilson S (1977) The effects of various forms of gastrointestinal cannulation on digestive measurements in sheep. *Br J Nutr* 38, 65-71
- Mei N (1986) Rôle du système nerveux autonome dans la régulation du transit, de l'absorption et du stockage des nutriments. *Reprod Nutr Dév* 26, 1151-1162
- Nakajima S, Magee DF (1979) Influence of duodenal acidification on acid and pepsin secretion in the stomach in dogs. *Am J Physiol* 218, 545-549
- Nielsen TS, Kohatsu S (1971) The stomach as a pump. *Rend R Gastroenterology* 3, 65-71
- Oldham JD, Ling JR (1977) Measurement of the rate of flow of dry matter in digesta passing through the duodenum of sheep. *Br J Nutr* 37, 333-343
- Ooms L, Oyaert W (1987) Electromyographic study of the abomasal antrum and proximal duodenum in cattle. *Zentralbl Veterinaermed* 25, 464-473
- Phaosawasdkki K, Fisher RS (1982) Hormonal effects on the pylorus. *Am J Physiol* 243, G330-G335
- Phillipson AT (1952) The passage of digesta from the abomasum of sheep. *J Physiol (Lond)* 116, 84-97
- Poncet C, Ivan M (1984) Effect of duodenal cannulation in sheep on the pattern of gastroduodenal electrical activity and digestive flow. *Reprod Nutr Dev* 24, 887-902
- Poncet C, Al Abd (1987) Évaluation de la technique appliquée à la mesure du flux duodénal chez le mouton. *Reprod Nutr Dév* 27, 225-226
- Poncet C, Dimova E, Leveille M, Dardillat C (1977) Mise au point d'une méthode d'enregistrement chronique du débit duodénal chez le mouton : exemple d'application. *Ann Biol Anim Biochim Biophys* 17, 515-522
- Poncet C, Ivan M, Leveille M (1982) Electromagnetic measurements of duodenal digesta flow in cannulated sheep. *Reprod Nutr Dév* 22, 651-660
- Pond KR, Ellis WC (1988) Compartment models for estimating attributes of digesta flow in cattle. *Br J Nutr* 60, 571-595
- Rayner V, Castello Branco MB (1984) Duodenal bulb motor activity and the MMC in sheep. *Gut* 27, A1325-1326
- Reid AM, Shulkes A, Titchen DA (1988) Effects of the vagus nerves on gastric motility and release of vasoactive intestinal polypeptide in the anaesthetized lamb. *J Physiol (Lond)* 396, 11-24
- Rohr K, Brandt M, Lebzien P, Schafft H (1984) Measurement of duodenal flow in dairy cows by either total collection or spot sampling, using a special cannula. *J Anim Sci* 64, 116-117
- Ruckebusch Y (1976) Interaction of duodenal and antral contractile activity in sheep and dogs. *J Physiol (Lond)* 254, 79-80
- Ruckebusch Y, Buéno L (1977) Origin of the myoelectric complex in sheep. *Am J Physiol* 233, G483-G487
- Ruckebusch Y, Merrit AM (1985) Pharmacology of the gastroduodenal junction in sheep. *J Vet Pharmacol Ther* 8, 339-351
- Ruckebusch Y, Malbert CH (1986) Physiological characteristics of ovine pyloric sphincter. *Am J Physiol* 251, G804-G814
- Singleton AG (1961) The electromagnetic measurement of the flow of digesta through the

- duodenum of the goat and sheep. *J Physiol (Lond)* 155, 134-157
- Strunz UT, Grossman MI (1978) Effect of intragastric pressure on gastric emptying and secretion. *Am J Physiol* E552-E555
- Stubbs DF (1977) Models of gastric emptying. *Gut* 18, 202-207
- Tichen DA, Reid CSW, Whieg P (1966) Effect of intraduodenal infusion of fat on the food intake of sheep. *Proc N Z Soc Anim Prod* 26, 36-51
- Thompson F, Lamming GE (1972) The flow of digesta, dry matter and starch to the duodenum in sheep given rations containing straw of varying particle size. *Br J Nutr* 28, 391-403
- Van Bruchem J, Van der Lende T, De Swart JG, Bangma GA (1984) Abomasal emptying in sheep as related to the amount of protein entering abomasum. *Br J Nutr* 52, 123-129
- Van Vuuren AM, Krol-Kramer F, Eisses JT (1989) The duodenal flow of organic matter and nitrogen in dairy cows receiving fresh herbage fertilized at two levels of nitrogen. *Asian Aust J Anim Sci* 2, 361-363
- Van't Klooster A T, Kemp A, Geurink JH, Rogers PAM (1972) Studies on the amount and composition of digesta flowing through the duodenum of dairy cows. 1. Rate of flow of digesta measured direct and estimated indirect by the indicator dilution technique. *Neth J Agric Sci* 20, 314-324
- Wenham G, Wyburn RS (1980) A radiological investigation of the effects of cannulation on intestinal motility and digesta flow in sheep. *J Agric Sci Camb* 95, 539-645
- Weston RH, Hogan JP (1967) The digestion of chopped and ground roughages by sheep. I. The movement of digesta through the stomach. *Aust J Agric Res* 18, 789-801
- Yamzaki T, Debas HT (1978) Cholecystokinin inhibits gastric emptying by acting on both proximal stomach and pylorus. *Am J Physiol* 234, E375-E378
- Yamazaki A, Katoh K, Oda Y, Tsuda T (1989) Inhibition of abomasal outflow and feed intake by intra-duodenal infusion of acetic acid in sheep. *Asian Aust J Anim Sci* 2, 151-153
- Zedlar F, Hahn V, Martinic B, Dzekov R (1979) The effect of reglan on the digestive tract of fattening young cattle. *Vet Glas* 33, 761-766