



HAL
open science

ÉTUDES DES MOUVEMENTS HYDRIQUES AU NIVEAU DU FEUILLET CHEZ LE MOUTON

Lionel Bueno

► **To cite this version:**

Lionel Bueno. ÉTUDES DES MOUVEMENTS HYDRIQUES AU NIVEAU DU FEUILLET CHEZ LE MOUTON. Annales de Recherches Vétérinaires, 1972, 3 (4), pp.651-663. hal-00900737

HAL Id: hal-00900737

<https://hal.science/hal-00900737>

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.

ÉTUDES DES MOUVEMENTS HYDRIQUES AU NIVEAU DU FEUILLET CHEZ LE MOUTON

L. BUENO

Laboratoire de Physiologie, Thérapeutique et Pharmacodynamie, I. N. R. A.,
École nationale vétérinaire,
23, chemin des Capelles
31076 Toulouse Cedex

RÉSUMÉ

L'influence de la pression osmotique, facteur prédominant des échanges hydriques, sur les vitesses de diffusion et de résorption de l'eau ainsi que sur leur résultante ou flux net, au niveau de l'omasum, a été étudiée *in vitro* et *in situ* grâce à l'emploi simultané d'un traceur inerte (polyéthylène glycol 4000 ou PEG) et d'un traceur radio-actif (eau tritiée ou HTO).

In vitro, l'utilisation d'agents osmotiques différents tels que le NaCl et le D-mannitol n'entraîne pas de différences significatives pour des valeurs comprises entre 200 et 400 mOsm/l. Le flux net possède une valeur nulle pour 390 mOsm/l avec le NaCl : la présence d'ions Na⁺ favorisant la diffusion d'eau à partir du contenu omasal. Il est également nul pour une osmolarité égale à 360 mOsm/l avec le D-mannitol.

In situ, dans le cas de jus de rumen d'osmolarité égale à 270 mOsm/l, le flux net correspond à un mouvement d'absorption d'eau par le feuillet de $39,2 \pm 10,1$ ml/h. Le flux net s'accroît considérablement pour une baisse de la pression osmotique ($133,6 \pm 36,2$ ml/h pour 50 mOsm/l). La résorption d'eau varie peu avec la pression osmotique (seulement 6 à 8 ml/h pour une élévation de 100 mOsm/l avec une valeur moyenne de 45 ml/h pour 270 mOsm/l). Par contre, la diffusion d'eau vers la circulation passe de $94,6 \pm 12,7$ à $177,2 \pm 35,5$ ml/h pour une chute de 270 à 50 mOsm/l de l'osmolarité.

INTRODUCTION

La pression osmotique, par le gradient qu'elle oppose entre deux milieux, possède sur les mouvements d'eau une influence considérable pressentie de longue date (REID, 1892) et analysée en particulier pour l'absorption intestinale (CURRAN, 1960 ; WILSON, 1962). Chez les ruminants, la surface d'absorption du tube digestif est en grande partie celle des préestomacs : réticulo-rumen et feuillet. L'influence de la pression osmotique sur les échanges hydriques du réticulo-rumen a été étudiée par PARTHASARATHY et PHILLIPSON, (1953), ENGELHARDT, (1963) qui ont décrit *in vivo* l'existence d'une absorption d'eau à partir de solutions isotoniques ; ce mouvement accompagne

celui des électrolytes et des acides gras volatils (TERNOUTH, 1967 ; KEYNES, 1969, BUENO, 1972). Au niveau du feuillet, la teneur en eau diminue considérablement par rapport au contenu du rumen, qui possède plusieurs heures après un repas un potentiel négatif d'environ 30 mV par rapport au sang (DOBSON et PHILLIPSON, 1958) et une pression osmotique voisine de 270 mOsm/l (ENGELHARDT, 1969).

Le gradient osmotique, qui existe entre le contenu du rumen ou du feuillet et le sang afférent, est compris entre 50 et 20 mOsm/l chez les petits ruminants. Il n'est pas respecté dans les études quantitatives des mouvements d'eau au niveau de l'épithélium omasal qui font appel, en expérimentation aiguë, à une perfusion d'eau distillée chez le Mouton (RAYNAUD *et al.*, 1957) ou d'eau purifiée chez la Chèvre (BRUGERE, 1969). Or, *in vitro*, les expériences de LIKER (1970) montrent que le flux net est lié de façon certaine à l'osmolarité des solutions introduites ; il en est de même, *in vivo*, où l'addition d'eau au jus de rumen traversant l'omasum entraîne, selon OYAERT et BOUCKAERT (1961), une augmentation de son absorption.

Dans un premier temps, sur des feuillets isolés et immergés dans un milieu nutritif adéquat (RUCKEBUSCH *et al.*, 1971), nous avons évalué *in vitro* les modifications du flux net liées à la concentration en NaCl ou en D-mannitol du contenu et aux gradients osmotiques créés. Dans un second temps, nous avons comparé chez le mouton *in situ*, parallèlement aux valeurs du flux net de l'omasum, les mouvements de diffusion et de résorption d'eau à partir de solutions introduites ou perfusées lentement dans l'organe fonctionnellement isolé.

MÉTHODOLOGIE

Les expériences *in vitro* ont été réalisées sur 60 feuillets, d'un poids moyen de 400 g, remplis d'ingesta, prélevés à l'abattoir dès la saignée de l'animal et transportés au laboratoire après immersion dans du liquide de Ringer-Locke froid. Les expériences d'isolement du feuillet ont été réalisées chez 21 moutons légèrement anesthésiés au début seulement des essais. Deux d'entre eux ont été utilisés à trois reprises, à 8 jours d'intervalle, afin d'être leurs propres témoins.

A. — Études *in vitro*

Dans l'heure qui suit le prélèvement, chaque feuillet est lavé puis ligaturé (*i*) en amont, autour d'un bouchon traversé par un cathéter (Ø 3 mm) à multiples trous (*ii*), en aval, par une série de points en X ; enfin, l'étanchéité est vérifiée par gonflage. Les artères gastriques et gastro-épiploïques gauches ligaturées en aval sont cathétérisées en amont en vue d'être perfusées.

L'ensemble est alors immergé dans un bain de Ringer-Locke, modifié par addition d'acétate de sodium, à 38°C et de pression osmotique égale à 323 mOsm/l. La même solution (KCl = 0,42 g/l ; CaCl₂ = 0,24 g/l ; NaHCO₃ = 0,5 g/l ; glucose = 0,5 g/l et CH₃CO₂Na = 0,5 g/l) sert à la perfusion des artères à la vitesse de 520 ml/h. Au bout d'une heure environ, les solutions à étudier contenant des traceurs sont introduites sous un volume de 100 ml ; des prélèvements de 1 ml en vue du dosage des traceurs sont réalisés à 30 mn, 1 h, 1 h 30' et 4 h.

B. — Isolement du feuillet *in situ*

Une légère anesthésie au penthiobarbital sodique (Nesdonal N. D.), à la dose unique de 5 mg/kg/I. V., permet chez les animaux placés à jeun depuis 48 h et en décubitus dorsal les interventions suivantes :

1° Incision cutanéomusculaire, sur 20 cm, le long du cercle de l'hypochondre en partant de l'appendice xyphoïde. Extériorisation, ouverture et vidange du réseau par aspiration en vue de repérer la gouttière œsophagienne et l'orifice réticulo-omasal. Introduction d'un cathéter de

gros calibre (diamètre : 0,8 cm) et fixation par une double suture en bourse (fig. 1). L'étanchéité est obtenue d'emblée dans la majorité des cas (18 cas sur 20 opérés) si la suture est renforcée par un surjet partiel de la partie inférieure des lèvres de la gouttière œsophagienne. Le réseau est alors refermé par pose d'agrafes de part et d'autre de l'extrémité libre du cathéter.

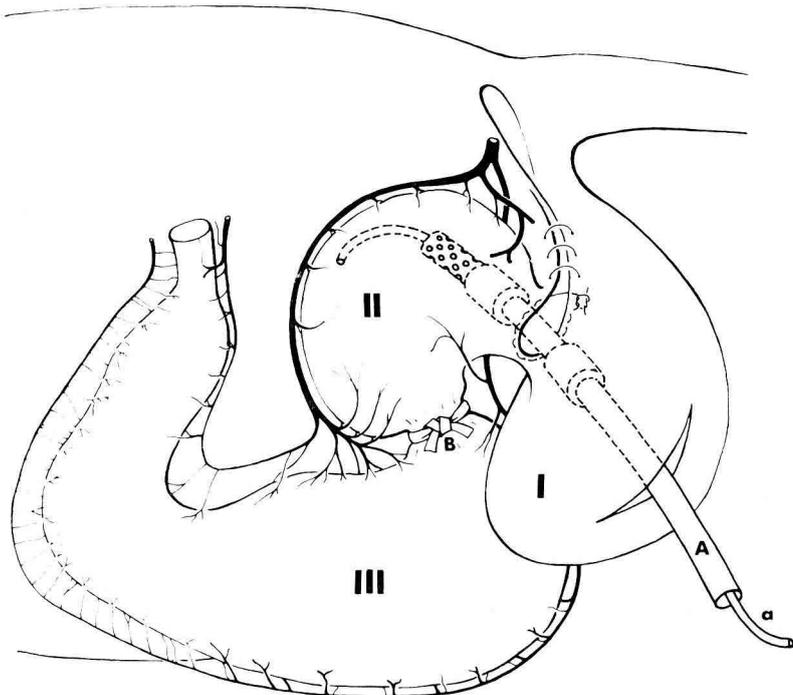


FIG. 1. — Isolement temporaire du feuillet in vivo chez le Mouton

Sont représentés respectivement en (I), (II) et (III) le réseau, l'omasaal et l'abomasaal. Un gros cathéter (A) (diam. int. = 8 mm) engagé dans l'orifice réticulo-omasaal permet l'introduction des solutions et d'un cathéter de prélèvement (a) de fin calibre (diam. int. = 3 mm). Un lacet (B) passant sous les artères gastrique et gastroépiloïque gauches assure la fermeture de l'orifice omaso-abomasaal.

2° Incision de la caillette permettant l'écoulement de 8 à 10 litres de soluté isotonique de NaCl (9 p. 1 000) perfusés en 30 mn à 38°C à travers le feuillet en vue de le débarrasser des ingesta ; puis séparation à la jonction omaso-abomasaal des veines et artères gastriques gastro-épiloïques gauches et des faisceaux nerveux adjacents, de manière à placer directement sur la jonction une ligature isolant fonctionnellement le feuillet.

C. — Nature des solutions utilisées

1° *In vitro*, le bain dans lequel le feuillet est immergé et le liquide de perfusion artérielle sont maintenus à 38°C et oxygénés par barbotage. Les solutions de Ringer-Locke modifiées contiennent soit 0,1, 0,3, 0,6, 0,9, 1,2 g/l de ClNa correspondant respectivement aux pressions osmotiques 146,5, 216,5, 323 et 536 mOsm/l, soit 5,77, 17,30, 34,61, 51,91, 69,20 g/l de D-mannitol ; l'emploi d'une solution à 6,4 p. 100 de polyéthylène glycol 4000 (PEG) (SPERBER, 1953) et d'eau tritiée (HTO) permet de préciser le flux net d'eau et de détecter les éventuelles fuites vers le réticulo-rumen ou la caillette.

Ont été aussi utilisées les solutions suivantes :

Solution A (pO = 53 milliOsm/l), HTO 1 ml soit 561 µCi, NaCl 149 µg, PEG 10 ml, soit 160 mg, Eau distillée : q.s.p. 100 ml, sans D-mannitol.

Solution B (pO = 200 milliOsm/l), même composition et 2 352 g de D-mannitol

Solution C (pO = 270 milliOsm/l), même composition et 3 513 g de D-mannitol

Solution D (pO = 300 milliOsm/l), même composition et 4 001 g de D-mannitol

Solution E (pO = 350 milliOsm/l), même composition et 4 890 g de D-mannitol

Le calcul des osmolarités ou des quantités de NaCl ou de D-mannitol ajoutées a été réalisé d'après la relation :

$$pO \text{ (en mOsm/l)} = K \times \frac{C \times n}{M} \times 100 \times 6,06 \text{ (à } 37^{\circ}\text{C)}$$

où K = constante cryométrique de l'eau (1,85) M = masse molaire du soluté ;

n = nombre de particules lorsque le soluté est entièrement ionisé en solution aqueuse ;

C = concentration du soluté en g/l.

D. — Prélèvements et dosages

1^o La prise d'échantillons témoins (jus de rumen, de caillette, de sang) est suivie soit de l'introduction de 100 ml des solutions A, B, C, D ou E dans le feuillet avec 7 prélèvements de 2 ml, 5, 10, 20, 40, 60, 90 et 120 mn plus tard, soit de l'addition de 10 ml d'une solution contenant 6,4 g de PEG et 561 μ Ci d'HTO suivie d'une perfusion à des vitesses aussi proches que possible de celles de l'absorption vérifiée par un manomètre situé en parallèle sur le dispositif de perfusion (pompe Braun). Le feuillet est rempli des solutions A ou C, ou par du jus de rumen parfaitement filtré. Six prélèvements étalés sur 60 mn sont effectués pour chacun des débits de la pompe.

2^o Dosages. Les prélèvements (1 ml *in vitro*, 2 ml *in situ*) sont centrifugés à + 5°C (10 mn-4 000 tr/mn). Après déprotéinisation des surnageants, le dosage du PEG est réalisé par turbidimétrie (HYDEN, 1955). Le comptage de la radioactivité totale (est obtenu à l'aide d'un spectrophotomètre à scintillation liquide Tricarb-Packard (3003) après distillation sous vide pour les échantillons de sang (BOLING, 1963 ; RICO *et al.*, 1967). Les mesures d'osmolarité sont effectuées par cryométrie sur un osmomètre à lecture directe (Advanced Inst., modèle 3L, Needham Heights, Mass.).

E. — Calculs de la diffusion, de la résorption d'eau et du flux net

La diffusion d'HTO ou de PEG ne peut être considérée comme linéaire par rapport au temps que dans le cas d'une solution d'osmolarité équivalente à celle du sang artériel (ENGELHARDT *et al.*, 1968). Cette diffusion va évoluer au fur et à mesure que l'osmolarité des solutions A, B ou E s'équilibrera avec celle du sang. Ainsi, les phénomènes seront différents selon que la solution est introduite au début de l'expérience : cas d'une *infusion in vitro* ou *in situ*, ou continuellement renouvelée : cas d'une *perfusion in situ*.

1. Flux net et diffusion dans le cas d'une infusion.

La valeur du flux net (VE) est déterminée pour le feuillet isolé ou *in situ*, en début d'expérience dans l'intervalle de temps ($t + dt$) pour lequel $t = 0$. La vitesse est exprimée par la tangente à l'origine de la courbe $C = f(t)$ où C exprime la concentration en HTO ou en PEG et sa valeur correspond à la pente (a) de la tangente au point $t = 0$

$$a = \frac{\Delta V}{\Delta t} = \frac{C_0 V_0 - V_0}{t_0 - t_1} \quad (1)$$

C_0 = concentration initiale en HTO en cpm/ml ou PEG en g/ml,

C_1 = concentration au temps t_1 , déterminée graphiquement sur la tangente correspondante,

t = temps écoulé entre l'instant t_0 et t_1 exprimé en heures.

La résorption d'eau est calculée simplement par différence entre la vitesse de diffusion d'HTO (V_D) et le flux net résultant des mouvements d'eau (V_E). Dans le cas où la résultante correspond en fait à un mouvement d'eau de la circulation vers l'intérieur du feuillet, le signe (—) est donné à la valeur de VE dans le calcul.

2. Flux net dans le cas d'une perfusion.

L'apport continu de solution à une vitesse de perfusion annulant la résultante des mouvements d'eau (dans le cas où celle-ci correspond à une absorption) permet de considérer comme constante au cours du temps l'osmolarité et partant les mouvements de diffusion et de résorption. Ce proto-

cole autorise l'utilisation des formules d'ENGELHARDT dans le calcul de la diffusion d'HTO sous réserve que la concentration sanguine n'excède pas le 1/100 de celle du contenu omasal.

$$Q_{\text{cpm/h}} = \frac{60}{t} (\text{Vol}_a \times C_a - \text{Vol}_b \times C_b - \text{SC}_M) \quad (2)$$

où $Q_{\text{cpm/h}}$ = quantité d'HTO quittant le feuillet par heure exprimée en cpm,

C_a = concentration en HTO en début de perfusion en cpm/ml,

C_b = concentration en HTO en fin de perfusion en cpm/ml,

Vol = volume liquide du feuillet en ml, calculé à partir de la concentration en PEG indice (a) en début et (b) en fin de perfusion. (Sont uniquement prises en considération les vitesses de perfusion pour lesquelles les variations de volume sont inférieures à 15 p. 100 sur un temps de 40 minutes.)

S = volume total exprimé en ml des prises d'échantillons pendant l'expérience,

$C_M = \frac{C_a + C_b}{2}$ = concentration moyenne en HTO pendant la période expérimentale.

La vitesse de perfusion est considérée comme égale au flux net lorsque le volume liquide de l'organe est identique en début et en fin d'expérience. Lorsque, expérimentalement, cet ajustement n'est pas obtenu, la correction est effectuée selon la relation :

$$V_E (\text{Flux net}) = V_0 - \frac{\text{Vol}_a - \text{Vol}_b}{t} \quad (3)$$

V_0 = vitesse de perfusion en ml/h,

t = durée de la perfusion en heures.

La perfusion d'eau est calculée comme précédemment par différence entre la valeur de diffusion et de flux net.

RÉSULTATS

A. — *Mouvements hydriques au niveau du feuillet isolé*

Les variations expérimentales de l'osmolarité des solutions infusées, comprise entre 146,5 et 536 mOsm/l, provoquent d'importantes modifications de la valeur du flux net calculé selon la formule 1. Quel que soit l'agent osmotique utilisé, NaCl ou D-mannitol, le flux net n'est pas une fonction linéaire de la tonicité des solutions (fig. 2). Pour les osmolarités extérieures à l'intervalle 200-400 mOsm/l, les différences entre les deux substances sont toujours significatives. A la pression osmotique de 146,5 mOsm/l, le flux net pour la solution contenant NaCl ($13,3 \pm 2,9$ ml/h) dépasse de 44,6 p. 100 celui du D-mannitol ($9,1 \pm 1,4$ ml/h). Le flux net devient nul pour une concentration en ClNa correspondant à 390 mOsm/l, *i. e.* une osmolarité supérieure de 11,4 p. 100 et de 20,7 p. 100 à celle (323 mOsm/l) du bain d'immersion et du liquide de perfusion artérielle. Si la solution est très hypertonique (536 mOsm/l), le flux net correspond dans tous les cas, à un passage d'eau de l'extérieur vers la lumière de l'organe ; cette résorption est significativement plus faible ($P < 0,05$) pour le NaCl que pour le D-mannitol.

Entre 270 et 290 mOsm/l, osmolarités correspondant à celles trouvées pour le jus de rumen quelques heures après un repas, le flux net est toujours positif, *i. e.* qu'il correspond à un passage d'eau de l'intérieur de l'organe vers le bain. Sa valeur est plus faible pour le D-mannitol que pour le NaCl (3,2 à 3,4 ml/h contre 3,8 à 4,2 ml/h).

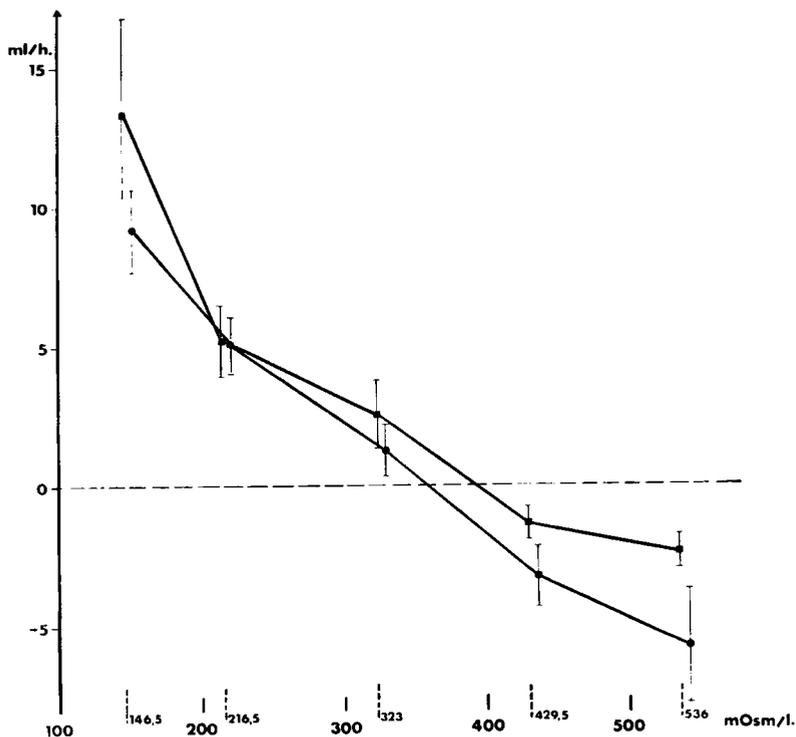


FIG. 2. — Influence de l'osmolarité des solutions et de la nature des agents osmotiques utilisés sur la valeur du flux net d'eau à travers la paroi du feuillet *in vitro*

(■) et (●) correspondent aux valeurs moyennes du flux net pour les deux agents osmotiques (NaCl et D-mannitol), les traits verticaux de part et d'autre de ces valeurs, à l'écart-type.

B. — Mouvements hydriques au niveau du feuillet *in situ*

Pour les 18 expériences réussies *in situ* (absence de fuite au niveau du sphincter réticulo-omasal), nous avons tracé respectivement les cinétiques d'évolution de la concentration omasale et sanguine en HTO en fonction du temps ainsi que celle de la quantité d'eau présente dans l'organe isolé déterminée par la concentration en PEG. La figure 3 fournit un exemple dans le cas d'une solution fortement hypotonique. Les résultats pour des osmolarités de 50, 200, 300 et 350 mOsm/l sont groupés dans le tableau 1.

Pour une pression osmotique de 50 mOsm/l, la quantité d'eau diffusant de l'omasum vers la circulation peut être très grande $176,9 \pm 50,6$ ml/h. Une valeur de 251,6 ml/h a été trouvée chez une brebis de grand format. Le flux net est également important : $133,6 \pm 36,2$ ml/h de sorte que la résorption d'eau reste faible : $45,8 \pm 19,5$ ml/h. Lorsque la pression osmotique croît, la diffusion et le flux net diminuent simultanément, la résorption d'eau étant relativement stable ; ainsi un accroissement de l'osmolarité (ΔpO) de 100 unités, entre 100 et 200 mOsm/l, entraîne respectivement des diminutions de 39,2 et 46,6 ml/h des valeurs de diffusion et flux net et seulement une augmentation de 8 ml/h de la résorption. A 200 mOsm/l, le flux net

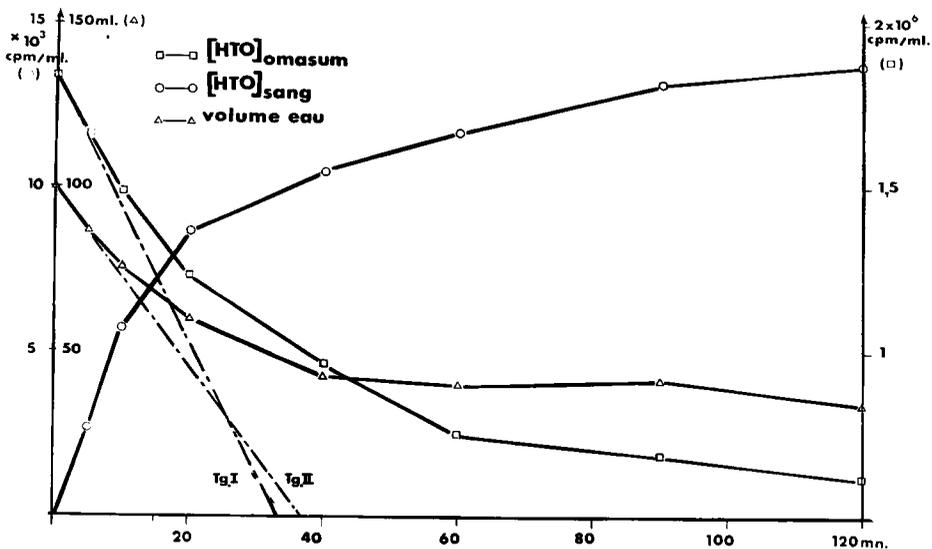


FIG. 3. — Mouvements d'eau au niveau de l'épithélium omasal

Variations des concentrations omasale (\square — \square) et sanguine (\circ — \circ) en HTO et du volume liquide (Δ — Δ) de l'omasum chez une brebis au cours de l'infusion d'une solution hypotonique (50 mOsm/l) de D-mannitol.

tg I = vitesse initiale de la diffusion d'eau tritiée

tg II = vitesse initiale du flux net vers la circulation

TABLEAU I

Mouvements d'eau observés sur le feuillet in situ à l'aide de traceurs inerte (PEG) et radioactif (HTO)

| Pression osmotique des solutions (en mOsm/l) | Poids des animaux (en kg) | Méthode utilisée I = Infusion P = Perfusion | Diffusion d'HTO (ml/h) | Résorption d'eau (ml/h) | Flux net corrigé ⁽¹⁾ (ml/h) |
|--|---------------------------|---|------------------------|-------------------------|--|
| 50 | 34 | I | 164,9 | 41,9 | + 123,0 |
| | 41 | I | 251,6 | 74,4 | + 187,2 |
| | 32 | P | 143,6 | 35,1 | + 108,5 |
| | 39 | I | 147,6 | 32,0 | + 115,6 |
| 200 | 31 | I | 104,2 | 45,4 | + 58,5 |
| | 43 | I | 141,5 | 84,6 | + 56,9 |
| | 45 | I | 109,8 | 42,0 | + 67,8 |
| 270 | 47 | P | 105,6 | 65,8 | + 39,8 |
| | 38 | P | 94,7 | 47,1 | + 47,6 |
| | 27 | P | 82,8 | 31,6 | + 51,2 |
| Jus de rumen | 32 | P | 97,7 | 68,1 | + 29,6 |
| | 35 | P | 105,5 | 55,7 | + 49,8 |
| | 36 | P | 80,6 | 42,4 | + 38,2 |
| 300 | 36 | I | 74,2 | 63,3 | + 10,9 |
| | 40 | I | 83,4 | 63,6 | + 19,8 |
| | 36 | I | 52,4 | 45,6 | + 6,8 |
| 350 | 33 | I | 53,9 | 76,6 | — 22,7 |
| | 29 | I | 42,5 | 55,1 | — 12,6 |

⁽¹⁾ Les signes + et — donnés au flux net signifient respectivement un passage de l'omasum vers la circulation et inversement.

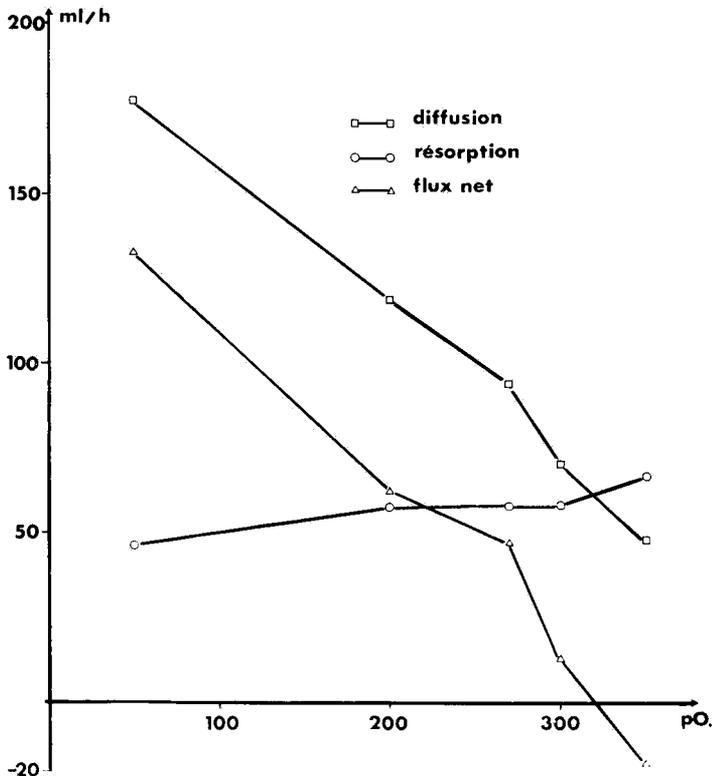


FIG. 4. — Influence de la valeur de l'osmolarité du contenu omasal sur les mouvements d'eau
Diffusion (□—□), résorption (○—○) et flux net (Δ—Δ)
à travers l'épithélium des feuillets isolés *in situ*

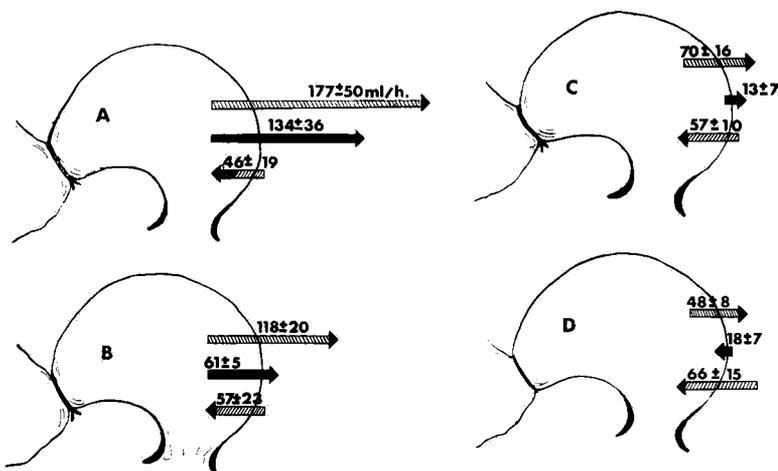


FIG. 5. — Influence de l'osmolarité du contenu omasal sur les échanges hydriques chez le Mouton
Sont représentées en bande fléchées les valeurs moyennes de diffusion (→), de résorption d'eau (←) et leur résultante ou flux net (→) à partir de solution d'HTO (5,61 mCi/l) contenant NaCl (1,49 g/l) et PEG (1,6 g/l) et dont la pression osmotique est ajustée à l'aide de D-mannitol, respectivement à 50 mOsm/l (A), 200 mOsm/l (B), 300 mOsm/l (C), et 350 mOsm/l (D).
A noter que le flux net change de sens lorsqu'on passe de (C) à (D) et que les valeurs de résorption sont très constantes pour (A), (B) et (C).

reste positif : l'absorption est encore de $61,6 \pm 5,9$ ml/h mais le rapport diffusion/résorption n'est plus que de 2,03 au lieu de 3,85 pour 50 mOsm/l.

La méthode de perfusion — d'autant plus précise qu'elle a pu être réitérée chez un même sujet, donc à surface d'absorption constante — met en évidence pour 270 mOsm/l, un flux positif de $46,2 \pm 5,8$ ml/h contre $39,2 \pm 10,1$ ml/h pour le jus de rumen. Le tableau 2 relatif à trois essais pour chacune des deux brebis utilisées, montre l'absence de toute différence significative ($P > 0,05$) entre une solution à 270 mOsm/l et du jus de rumen d'un sujet à jeun depuis 48 h. Les rapports diffusion/résorption sont alors respectivement de 1,84 et 1,77. Il est à noter que, pour trois sujets de poids voisin (32 - 35 et 36 kg), dans les mêmes conditions expérimentales, les différences inter-individuelles du flux net présentent un coefficient de variation de plus de 25 p. 100.

TABLEAU 2

Mouvements d'eau obtenus par une perfusion de solutions à 270 mOsm/l et de jus de rumen dans l'omasum, isolé *in situ*, chez deux brebis

| | Diffusion d'HTO (ml/h) | Résorption d'H ₂ O (ml/h) | Flux net |
|-----------------------|--|--|--|
| Solution à 270 mOsm/l | $94,4 \pm 11,4$ | $48,2 \pm 17,1$ | $46,2 \pm 5,8$ |
| Jus de rumen | $94,6 \pm 12,7$ | $55,4 \pm 12,8$ | $39,2 \pm 10,1$ |
| Comparaison | $t = 0,021$ (NS) pour $P \leq 0,05$ | $t = 0,582$ (NS) pour $P \leq 0,05$ | $t = 1,037$ (NS) pour $P \leq 0,05$ |

L'annulation du flux net pour des valeurs comprises statistiquement entre 310 et 330 mOsm/l correspond à un équilibre osmotique, pour lequel il existe néanmoins des échanges voisins de 60 ml/h de part et d'autre entre le contenu omasal et le sang (fig. 4). Pour des solutions hypertoniques (350 mOsm/l), le flux net change de sens ; la rétention d'eau à l'intérieur de l'organe atteint $17,7 \pm 7,1$ ml/h ; l'acroissement de la résorption voisin de 8 ml/h pour 100 et 200 mOsm/l est pratiquement doublée pour 300 et 350 mOsm/l. Pour cette dernière valeur, diffusion et résorption varient de façon inverse et prennent respectivement les valeurs $48,2 \pm 8,1$ et $65,9 \pm 15,2$ ml/h. La figure 5 résume ces influences *in situ*.

DISCUSSION

Dans les expériences effectuées *in situ*, les variations de la surface interne du feuillet, d'autant plus grandes que la population d'animaux utilisés n'était pas très homogène, expliquent probablement l'importance des coefficients de variations, voisins de 40 p. 100 dans certains cas. Bien que les animaux aient reçu foin et eau *ad lib.*, ces variations interviennent aussi dans l'absence de toute corrélation signi-

ficative entre le poids de l'animal et l'importance des mouvements d'eau. Il est à signaler aussi que les variations individuelles de la pression osmotique du sang chez le mouton atteignent 20 p. 100 avec une valeur moyenne de 340 mOsm/l. Les conditions expérimentales idéales dans lesquelles la surface omasale est constante sont représentées par les essais effectués chez un même sujet (tabl. 2).

Les valeurs du flux net observées *in vitro* sont dix fois plus faibles qu'*in situ*. Les principales causes de ce phénomène sont connues : survie partielle de l'organe, rétention tissulaire d'eau. Par contre, dans les deux cas, des variations significatives liées aux agents osmotiques employés (NaCl et D-mannitol) sont démontrées. Le rôle actif des ions Na^+ sur le transit hydrique, en particulier sur le passage d'eau vers la circulation (KEYNES, 1969 ; HARRISON, 1971), se retrouve aux faibles et aux fortes osmolarités. Le flux net est significativement plus important ($P < 0,05$) pour le NaCl à 146,5 mOsm/l ; il devient significativement plus faible ($P < 0,01$) pour une osmolarité supérieure à 400 mOsm/l. Cet effet favorable du Na^+ sur la diffusion explique que l'équilibre osmotique se situe à 390 mOsm/l pour le NaCl au lieu de 360 mOsm/l pour le D-mannitol.

In situ, cet équilibre osmotique du feuillet est nettement différent de celui du rumen et de la caillette. Les valeurs de diffusion d'HTO varient en fonction de l'osmolarité du contenu omasal (10 à 15 p. 100 pour un ΔpO de 20 mOsm/l), alors que pour l'épithélium ruminal, un ΔpO de 100 mOsm/l ne provoque, selon ENGELHARDT (1970), aucune modification significative de la quantité d'HTO diffusée. L'adaptation du flux net aux exigences osmotiques se fait essentiellement pour le feuillet par variation de la quantité d'eau diffusant vers la circulation avec une résorption quasiment constante jusqu'à 300 mOsm/l ; au-delà, un ΔpO de 20 mOsm/l modifie de 5 p. 100 seulement les valeurs de résorption (1). Une telle différence entre le feuillet et le réticulo-rumen pour le mode de régulation osmotique des mouvements d'eau suppose un passage actif intense d'ions Na^+ à partir du contenu omasal (BUENO *et al.*, 1972) et un transport concomitant inverse d'ions K^+ , d'où l'importance de la nature de l'agent osmotique.

En rapport avec la diète préalable, la perfusion de jus de rumen fournit le flux net maximal correspondant à de très faibles osmolarités physiologiques. Il existe en effet, 2 à 3 h après la fin du repas, un accroissement de l'osmolarité du jus de rumen de plus de 50 p. 100, qui dépasse alors d'environ 20 p. 100 celle du sang (TERNOUTH, 1967 ; ENGELHARDT, 1969) et modifie l'absorption d'électrolytes et de métabolites (WILLES, 1970). Chez le préruminant ou chez l'adulte soumis à une diète hydrique prolongée, la fermeture partielle de la gouttière œsophagienne assure le passage direct d'une certaine quantité d'eau dans le feuillet lors de l'abreuvement. La dilution du contenu omasal n'est pas négligeable et la chute de l'osmolarité favorise à la fois la diffusion d'eau et une absorption de sodium. Comme pour l'épithélium ruminal, le pH et la teneur en gaz dissous doit modifier les échanges hydriques (DOBSON *et coll.*, 1970) ; en outre, l'absorption d'acides gras volatils qui s'accompagne pour le rumen d'un passage d'eau (JOHNSTON *et coll.*, 1961), doit se retrouver pour le feuillet.

Par une technique utilisant des fragments d'épithélium, TIMET (1961), puis

(1) Cette stabilité de la résorption d'eau est probablement liée à l'absorption fixe de sodium observée par BRUGÈRE (1969), quelle que soit la composition ionique en autres sels de la solution infusée.

LIKER (1970) ajustent les osmolarités par addition de NaCl et obtiennent des résultats qualitativement comparables aux nôtres pour la totalité de l'épithélium pourvu des lames. Par contre, chez l'animal anesthésié, OYAERT et BOUCKAERT (1961) ont trouvé, après lavage, des valeurs de flux net nettement plus faibles, de l'ordre de 20 ml/h pour des solutions isotoniques, et de 50 à 60 ml/h pour une perfusion d'eau distillée. Lorsque le feuillet n'est pas débarrassé de son contenu, en expérimentation aiguë ou dans le cas d'une fistule omasale, le flux net est également plus faible ; on peut penser que, dans ces conditions, les éléments solides glissés entre les lames limitent la surface d'échange en ne permettant qu'une pénétration partielle du jus de rumen dans le corps du feuillet. A cela peuvent s'ajouter les effets de l'anesthésie et ceux d'un reflux non négligeable de contenu abomasal moins riche en ions Na⁺ (ERHLEIN *et al.*, 1969) que celui du feuillet.

CONCLUSIONS

L'utilisation simultanée d'eau tritiée (HTO) et d'un traceur inerte (PEG) permet de chiffrer *in situ* chez le mouton la valeur des deux éléments responsables des mouvements d'eau à travers l'épithélium omasal — diffusion et résorption — ainsi que la valeur de la résultante ou flux net. Elle confirme les données obtenues *in vitro* à partir de feuillets maintenus en survie par perfusion artérielle.

D'une manière générale, l'osmolarité du contenu omasal joue un rôle prépondérant sur les valeurs de diffusion et de flux net d'eau à travers la paroi du feuillet mais l'action est différente selon l'agent osmotique utilisé. Pour un même gradient osmotique, en dehors de la zone 200-300 mOsm/l, le D-mannitol modifie de façon significative ($P < 0,05$) la valeur du flux net. Le flux net est, par rapport au mannitol, renforcé par la présence d'ions Na⁺ pour 50 mOsm/l. Les valeurs comprises entre 300 et 330 mOsm/l réalisent un équilibre osmotique avec des échanges d'environ 60 ml/h de part et d'autre. Au-dessus de cet équilibre, le flux net change de sens et correspond à un passage d'eau de la circulation vers l'intérieur de l'organe de 17 ml/h pour une solution à 350 mOsm/l.

La valeur d'équilibre osmotique (330 mOsm/l) plus élevée pour le feuillet que pour le rumen (270 mOsm/l) ou la caillette (290 mOsm/l) implique un mode de régulation particulier des échanges hydriques dans lequel :

- la résorption d'eau semble peu sensible aux variations de la pression osmotique ;
- la diffusion rend compte de la quantité d'eau absorbée par l'omasum.

Reçu pour publication en octobre 1972.

REMERCIEMENTS

Nous remercions M. le Professeur RICO pour les mesures de radioactivité de l'eau tritiée effectuées dans le laboratoire de Physique et Chimie biologiques et médicales de l'École nationale vétérinaire de Toulouse.

SUMMARY

STUDIES ON THE MOVEMENTS OF WATER ACROSS
THE WALL OF THE OMASUM IN SHEEP

The simultaneous use of the unabsorbed reference substance polyethylene glycol 4000 with a radio-active substance (HTO) makes it possible to study *in vitro* and *in situ* the influence of osmotic pressure on the movements of water into and out of the omasum, isolated by ligatures.

In vitro, variation of osmotic pressure between 200 and 400 mOsm/l, using solutions of NaCl or D-mannitol, does not cause significant differences in net water flux. With NaCl, net flux is zero at a concentration of 390 mOsm/l, although tritiated water diffuses out of the omasal solution. The same is true with D-mannitol when the osmolality is 360 mOsm/l.

In situ, using rumen fluid having an osmolality of 270 mOsm/l, there is a net absorption of water from the omasum at a rate of 39.2 ± 10.1 ml/h. There is a great increase in net absorption when the osmotic pressure is reduced, values of 133.6 ± 36.2 ml/h being found at 50 mOsm/l. The diffusion of tritiated water from omasum to blood also increases from 94.6 ± 12.7 ml/h to 177.2 ± 35.5 ml/h when osmolality is decreased from 270 to 50 mOsm/l. However, the resorption of water is scarcely affected when the osmotic pressure is raised (only 6 to 8 ml/h for an increase of 100 mOsm/l), the mean rate of absorption being 45 ml/h at 270 mOsm/l.

РЕЗЮМЕ

Изучение водяных движений на уровне книжки барана.

Влияние осмотического давления, главного фактора водяного обмена, на быстроту диффузии и всасывания воды а также на их равнодействующую силу или чистое выделение, на уровне omasума, изучалось *in vitro* и *in situ* с помощью одновременного использования инертного показателя (полиэтилен гликоль 4 000 или ПЭГ) и радиоактивного индикатора (вода меченая тритием или ВТК).

In vitro, использование разных осмотических агентов, как соль или Д-маннитол, не вызывает значительных различий в значении включенных между 200 и 400 мОсм/л. Чистое выделение имеет нулевое значение для 360 мОсм/л. с солей: присутствие ионов Na^+ благоприятствует диффузии воды из содержимого omasаль. Оно также имеет нулевое значение для осмолярности равной 390 мОсм/л. с -маннитолом.

In situ, в случае когда сок жвачки имеет осмолярность равную 310 мОсм/л., чистое выделение соответствует движению адсорбции воды книжкой величиной в $39,2 \pm 10,1$ мл./ч. Чистое выделение увеличивается в значительной мере при понижении осмотического давления ($133,6 \pm 36,2$ мл/час для 50 мОсм/л.). Резорпция воды мало варьирует с осмотическим давлением (только от 6 до 8 мл/час при повышении на 100 мОсм/л. со средним значением в 45 мл/час для 310 мОсм/л.). За то, диффузия воды в направлении циркуляции происходит от $94,6 \pm 12,7$ до $177,2 \pm 35,5$ мл/час с падением осмолярной активности от 270 до 50 мОсм/л.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOLING E. A., 1963. Determination of K⁴², Na²⁴, Br⁸² and tritiated water concentration in man. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **110**, 246-254.
- BRUGÈRE H., 1969. *Contribution à l'étude de la physiologie du feuillet (omasum) des ruminants. Rôle dans l'absorption de l'eau et des électrolytes.* Thèse Doct. Vétér. Alfort, p. 000.
- BUENO L., 1972. Le rumen isolé *in situ*: absorption des acides gras volatils. *Rev. Méd. vétér.*, **723** (7), 943-953.
- BUENO L., GOODALL E. D., KAY R. N. B., RUCKEBUSCH Y., 1972. The function of the sheep's omasum. *J. Physiol.*, G. B., **228**, 13-14.
- CURRAN P. F., 1960. NaCl and water transport by rat ileum *in vitro*. *J. gen. Physiol.*, **43**, 1137-1148.
- DOBSON A., SELLERS A. F., SHAW G. T., 1970. Absorption of water isolated ventral sac of rumen of the cow. *J. appl. Physiol.*, **28** (1), 100-104.
- DOBSON A., PHILLIPSON A. T., 1958. The absorption of chloride ions from the reticulo-rumen sac. *J. Physiol.*, G. B., **140**, 94-104.
- ENGELHARDT W. V., 1963. Untersuchungen über die Regulierung des Wasserhaushaltes im Ziegenpansen. I. Pansenflüssigkeitsvolumen Flüssigkeitsausfluss in der Psalter, Nettoflüssigkeitzufluss in den Pansen und Flüssigkeit austausch durch die Pansenwand. *Pflügers Arch.*, **278**, 141-151.
- ENGELHARDT W. V., 1968. Absorption of volatile fatty acids, tritiated water and antipyrin from the abomasum of goats. *J. exper. Physiol.*, **53**, 282-295.
- ENGELHARDT W. V., 1969. Movement of water across the rumen mucosa : Osmotic, hydrostatic, hemodynamic and humoral influences. *Zbl. Veter.-Med.*, **16**, 597-625.
- ENGELHARDT W. V., 1970. Movements of water across rumen epithelium. In *Physiology of Digestion and Metabolism in the Ruminant*, 132-149, A. T. PHILLIPSON ed. Oriel Press, Newcastle-upon-Tyne.
- ERHLEIN H. J., HILL H., 1969. Motility and ingesta transport of the omasum of the goat. *Zbl. Veter.-Med.*, **16**, 573-596.
- HARRISON F. A., 1971. Ion transport across rumen and omasum epithelium. *Philos. Trans. r. Soc. London*, **262**, 301-305.
- HYDEN S., 1955. A turbidimetric method for the determination of higher polyethylene glycols in biological materials. *Ann. r. Agr. Coll. Sweden*, **22**, 139-145.
- JOHNSTON R. P., KESLER E. M., MCCARTHY R. D., 1961. Absorption of organic acid from the omasum. *J. Dairy Sci.*, **44**, 331-339.
- KEYNES R. D., 1969. From frog skin to sheep rumen ; a survey of transport of salts and water across multicellular structures. *Quart. Rev. Biophys.*, **2**, 177-281.
- LIKER B., 1970. The absorption of water from the omasum. *Veter. arch.*, Jugosl, **60** (9-10), 270-274.
- OYAERT W., BOUCKAERT J. H., 1961. A study of the passage of fluid through the sheep's omasum. *Res. veter. Sci.*, G. B., **2**, 41-52.
- PARTHASARATHY D., PHILLIPSON A. T., 1953. The movement of potassium, sodium, chloride and water across the rumen epithelium of sheep. *J. Physiol.* G. B., **121**, 452-469.
- RAYNAUD P., BOST J., 1957. Preuves directes de la résorption d'eau par l'omasum chez les petits ruminants. *Pflügers Archiv.*, **265**, 306-313.
- REID E. W., 1892. Preliminary report on experiments upon intestinal absorption without osmosis. *Brit. med. J.*, 1133-1134.
- RICO A. G., LORGUE G., KRITTLE J.-P., 1967. Détermination de l'eau totale chez le lapin par la méthode à l'eau tritiée. *Rev. Méd. vétér.*, **118**, 949-959.
- RUCKEBUSCH Y., BUENO L., TSIAMITAS C., 1971. Sur la motricité des lames du feuillet chez le mouton. *C. R. Acad. Sci.*, **272**, 614-617.
- SPERBER I., HYDEN S., EKMAN J., 1953. The use of polyethyleneglycol as a reference substance in the study of ruminant digestion. *Ann. r. Agr. Coll. Sweden*, **20**, 337-347.
- TERNOUTH J. H., 1967. Post-prandial ionic and water exchange in the rumen. *Res. Veter. Sci.*, G. B., **8**, 283-293.
- TIMET D., MITIN V., HERAK M., HERAK M., EMANOVIC D., 1970. A study on the absorption of potassium from the ruminant stomach. *Jugosl. Physiol. Pharmacol. acta*, **6**, 285-289.
- WILLES R. F., MENDEL V. E., ROBBLEE A. R., 1970. Water transfert from the reticulo-rumen in sheep. *J. Animal. Sci.*, **31** (1), 85-91.
- WILSON T. H., 1962. In *Intestinal Absorption*, 139-143, éd. W. B. Saunders Co, Philadelphia.