REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

LE TRANSIT DIGESTIF CHEZ LES MONOGASTRIQUES

II. — PHÉNOMÈNES MOTEURS ET MOUVEMENTS DES DIGESTA

J. P. LAPLACE

*Laboratoire de Physiologie de la Nutrition,
Centre national de Recherches zootechniques, I. N. R. A.,
78350 Jouy en Josas*

PLAN

INTRODUCTION.

1. Sur une définition de la digestion.
2. Le transit digestif chez l'animal entier : le problème des interrelations.

LE TRANSIT DIGESTIF CHEZ QUELQUES ESPÈCES MONOGASTRIQUES.

1. — *Homme*.

1. 1. Les phénomènes moteurs.

1. 11. Activité gastrique normale.
1. 12. Activité duodénale normale.
1. 13. Activités gastroduodénales et actes chirurgicaux.
1. 14. Activités gastroduodénales et hormones gastro-intestinales.
1. 15. Intestin grêle.
1. 16. Gros intestin.

1. 2. Les mouvements des contenus digestifs.

1. 21. Description du transit digestif.
1. 22. Les facteurs de variation d'ordre physique.
1. 23. Les facteurs d'ordre chimique ou biologique.

1. 3. Évacuation gastrique et fonction pylorique.

2. — *Chien* (et chat).

2. 1. Activités électriques gastro-intestinales.

2. 11. Activité normale.
2. 12. Modifications d'origine nerveuse et humorale.

2. 2. Activités mécaniques et transit gastro-intestinal.

2. 3. Effets des hormones gastro-intestinales.
2. 4. Effets de la vagotomie, de la pyloroplastie et de l'antrectomie.

3. — *Porc*.

3. 1. Les phénomènes moteurs.

3. 11. Description des phénomènes électriques et mécaniques.
3. 12. Facteurs de variation de l'activité électrique.
3. 13. Contrôle de la motricité gastroduodénale.

3. 2. Les mouvements des contenus digestifs.
 3. 21. Temps de rétention.
 3. 22. Évolution qualitative et quantitative des contenus au long du tractus digestif.
 3. 23. Description et mécanismes de l'évacuation gastroduodénale.
3. 3. Transit gastro-intestinal chez le Porcelet.
4. — *Rat* (et souris).
 4. 1. Activité électrique gastro-intestinale.
 4. 2. Vitesse de passage des contenus digestifs.
 4. 3. Variations liées à l'alimentation (rythme et composition).
 4. 4. Autres facteurs de variation.
5. — *Lapin*.
 5. 1. Activités électriques gastro-intestinales.
 5. 2. La motricité cæcale.
 5. 3. Dualité et rythmicité de l'excrétion fécale.
 5. 4. Les mouvements des contenus digestifs.
 5. 5. Transit digestif et particularités de l'excrétion fécale.
6. — *Cheval* (et poney).
 6. 1. Motricité digestive.
 6. 2. Transit digestif.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS.

INTRODUCTION

L'examen de la littérature dans le champ d'investigations de la nutrition animale conduit à constater que le transit digestif est un des processus de la digestion, fréquemment mis en cause comme facteur de variation, mais assurément des plus négligés. De fait le physiologiste s'intéresse plus spécialement aux phénomènes moteurs de l'activité gastro-intestinale ou aux mécanismes de l'absorption ; le nutritionniste s'attache plus particulièrement au bilan de l'absorption en pratiquant couramment des études de digestibilité. Mais ces études restent trop fréquemment étrangères les unes aux autres. Aussi essaierons-nous dans ce travail de rassembler côte à côte pour chaque espèce de monogastriques envisagée, les informations relatives à l'activité motrice gastro-intestinale — cause première du transit des digesta — et celles relatives aux mouvements des contenus digestifs. Ces derniers sont à la fois la résultante des phénomènes moteurs et de diverses influences intercurrentes, et le point de départ de la digestion enzymatique et de l'absorption dans la mesure où le déplacement des digesta conditionne en temps et en quantités leur présentation aux sécrétions digestives et aux sites d'absorption. Ainsi, nous dresserons un inventaire des caractéristiques du transit digestif chez quelques monogastriques, sans revenir sur les techniques d'étude utilisables qui ont fait l'objet d'une précédente revue (LAPLACE, 1972 a). De même, nous ne reviendrons pas sur l'acquit de travaux anciens, mais tenterons surtout de faire la synthèse des apports de la dernière décennie.

Toutefois, il nous paraît utile auparavant d'esquisser très brièvement le tableau des interrelations d'ordre physiologique et nutritionnel, susceptibles d'être mises en jeu au cours de la digestion. Nous prendrons comme exemple la digestion protéique. Les aspects nutritionnels et métaboliques de celle-ci ont fait l'objet d'importantes revues (ROGERS et HARPER, 1966 ; SNOOK, 1973). Ces documents sacrifient en fait beaucoup à la définition restrictive de la digestion que devait proposer UGOLEV en 1968. Selon cet auteur, la digestion est l'ensemble des processus concourant au clivage enzymatique de molécules complexes en leurs composants primaires. Mais

cette définition, qui convient bien à une digestion *in vitro*, ne permet guère de rendre compte des divers groupes de phénomènes, étroitement interdépendants dont l'intégration concourt à assurer la nutrition protéique de l'animal entier. Les phénomènes susceptibles d'affecter directement ou indirectement la nutrition protéique sont particulièrement nombreux. Or maints documents relatifs à tel ou tel aspect du métabolisme et de la nutrition protéiques (RÉRAT et LOUGNON, 1966 et 1968 ; Agricultural Research Council, 1967 ; BRAUDE, 1967 ; FAUCONNEAU et MICHEL, 1970 ; RÉRAT, 1972) font appel aux processus digestifs. Il n'est donc pas inutile de repartir d'une définition de la digestion chez l'animal entier.

1. — Sur une définition de la digestion

On peut admettre, schématiquement, que la construction matérielle d'un organisme implique deux étapes. L'une, de prélèvement dans le milieu extérieur et de transformation en matériaux de construction utilisables (acides aminés) constitue l'étape digestive du processus de nutrition. L'autre, de structuration de ces matériaux, correspond à l'étape métabolique. La frontière entre les deux se situe au niveau de la paroi intestinale. L'étape digestive qui nous intéresse ici, peut être considérée comme un système fonctionnel soumis à divers contrôles et, dans le cadre de l'organisme entier, à la fois à régulation interne et à régulation externe. Ce système a une double entrée : les apports alimentaires et les apports endogènes ; il a également une double sortie : excrétion et absorption. A l'intérieur du système lui-même, qui constitue en fait la digestion au sens fonctionnel le plus large, se trouvent divers sous ensembles dont la coordination est essentielle : les phénomènes moteurs assurant le transit digestif, les sécrétions du tube digestif et de ses glandes annexes, la flore digestive, et les processus d'absorption. Tous ces groupes de phénomènes, qui font l'objet de sciences séparées, tant par leurs approches méthodologiques que par leur complexité propre, sont si indissolublement liés que la digestion peut être définie, *in vivo*, de la façon suivante : elle est l'ensemble des mécanismes grâce auxquels peuvent en définitive être déversés dans le sang portal (et la lymphe) les nutriments directement utilisables, par quelque voie métabolique que ce soit, pour la croissance, l'entretien et les productions d'un organisme vivant. Dès lors, comment se situe dans ce cadre le transit digestif ?

2. — Le transit digestif chez l'animal entier : le problème des interrelations

Les principales sources de variation d'un processus digestif sont liées à l'ingéré, aux apports endogènes, et à l'état physiologique de l'individu.

Les caractéristiques quantitatives et qualitatives de l'ingéré protéique (dans le cadre de l'exemple choisi) constituent le plus évident des facteurs de variations. Mais celui-ci recouvre nombre d'aspects distincts : sur le plan quantitatif, l'utilisation des protéines de la ration peut être modifiée, pour un même apport quotidien, par le mode de distribution de l'aliment (farine, granulé, alimentation liquide), ou par ses caractéristiques physiques (granulométrie, pH ou coagulabilité) avec d'importantes répercussions sur la rapidité de l'évacuation gastrique, et par réaction en chaîne sur l'ensemble du transit, sur la digestion enzymatique et par conséquent sur l'apparition des nutriments azotés dans la veine porte. Ces répercussions immédiates en appellent d'autres plus éloignées, concernant les activités motrices et sécrétoires du tube digestif, voire l'appétit de l'animal. Toujours sur le plan quantitatif, les variations du niveau des apports résultant d'une restriction alimentaire (jeûne total occasionnel, restriction modérée continue, sous nutrition protéique) ou de modifications imposées du rythme alimentaire (jeûne intermittent) sont à l'origine d'effets immédiats sur l'intensité des phénomènes moteurs et la rapidité du transit digestif, sur le volume des sécrétions digestives et sur la quantité de nutriments absorbés. Mais il en résulte aussi des modifications morphologiques et fonctionnelles de l'épithélium intestinal. Ces modifications ont fait l'objet de nombreux travaux dans des conditions de dilution alimentaire (DOWLING, 1967 ; DOWLING *et al.*, 1967 ; HENRY et ÉTIENNE, 1969), de jeûne partiel

ou total (HINDMARSH *et al.*, 1967 ; ALTMANN, 1972), de jeûne intermittent (FABRY et KUJALOVA, 1960) ou de restriction protéique (KERN, PROSPER et MURRAY, 1966 ; HOPPER, WANNEMACHER et MCGOVERN, 1968 ; HIRSCHFIELD et KERN, 1969 ; MADI *et al.*, 1970 ; ROSE, HOPPER et WANNEMACHER, 1971). Au niveau métabolique, apparaissent des changements importants (même si la masse corporelle est maintenue) de la composition tissulaire et en particulier de l'importance des réserves adipeuses. De tels remaniements conduisent en définitive, par diverses voies neuro-humorales, à une modification profonde de l'appétit de l'animal et de l'état fonctionnel de son tube digestif, aspects que nous avons développés par ailleurs dans le cadre plus général des processus d'adaptation du tube digestif (LAPLACE, 1975).

Les aspects qualitatifs sont également nombreux, soit propres aux *protéines alimentaires* elles-mêmes (valeur biologique, acides aminés indispensables et non indispensables compte tenu des besoins de l'espèce considérée dans une situation donnée, etc.), soit liés à l'influence intercurrente de la nature des *autres constituants* de la ration. La plupart de ceux-ci peut en effet conduire à des modifications de la digestion protéique par diverses voies. Globalement l'importance quantitative de l'*apport énergétique, concomitant ou séparé*, peut constituer un facteur limitant de l'utilisation de l'apport protéique. Par ailleurs, la nature et la quantité des *glucides* présents dans la ration, comme celles des *lipides*, ont des effets multiples. Les premiers se manifestent encore au niveau de l'évacuation gastrique et du transit intestinal, s'étendent aux sécrétions digestives par l'intermédiaire des hormones gastro-intestinales, et de là aux populations cellulaires de l'épithélium intestinal (STANLEY *et al.*, 1972) et aux processus d'absorption au niveau même de l'entérocyte. Ils peuvent enfin concerner directement la morphologie digestive (et secondairement la flore microbienne), comme c'est le cas lors d'incorporation de lactose dans l'alimentation du Rat (FISCHER, 1957 ; FÉVRIER et RÉRAT, 1964 ; FÉVRIER, 1969) ou du Porc (SHEARER et DUNKIN, 1968 *a* et *b* ; FÉVRIER et AUMAITRE, 1971), ou encore lors d'ingestion de régimes hyperlipidiques (FORRESTER, 1972). Les minéraux et les *vitamines* enfin ont leur importance, même très indirecte comme c'est le cas de la vitamine A par rapport au renouvellement cellulaire de l'épithélium intestinal (DE LUCA, SCHUMACHER et WOLF, 1970).

Toutes les modifications de la desquamation du tube digestif, comme les variations quantitatives ou qualitatives des sécrétions digestives liées par exemple au niveau d'ingestion ou à la teneur en protéines du régime (AUMAITRE, 1971 ; CORRING et SAUCIER, 1972) ont des répercussions sur le niveau des apports endogènes. Par commodité, on peut adjoindre à ceux-ci l'apport constitué par la *microflore digestive* dont les corps microbiens peuvent être utilisés au bénéfice de l'hôte indépendamment des sous-produits de digestion microbienne. Toute prolifération de la flore conduit, quelle qu'en soit la cause (taux de cellulose élevé, amidon peu digestible...) à un remaniement des éléments azotés proposés à l'organisme (SALTER, 1973 ; DRASAR *et al.*, 1973) et éventuellement à la perte de certains d'entre eux. A cela il faut adjoindre l'effet non négligeable de la flore sur le transit digestif (ABRAMS et BISHOP, 1967) et sur les caractéristiques de la muqueuse (LESHER, WALBURG, SACHER, 1964 ; KENWORTHY et ALLEN, 1966) ou encore l'influence des sécrétions digestives sur le renouvellement cellulaire (ALTMANN et LEBLOND, 1970 ; ALTMANN, 1971). Toutes ces données soulignent encore une fois le fait que chaque élément du système interagit avec tous les autres.

Dans le domaine des variations dues à un état physiologique de l'individu sont impliqués tous les changements liés à l'âge des individus. A ce titre doivent être pris en considération le développement progressif de telle ou telle sécrétion digestive chez le jeune animal (HARTMAN *et al.*, 1961 chez le Porcelet, KOLDOVSKY, 1966 et CORRING et AUMAITRE, 1970 chez le Rat ; CORRING, LEBAS et COURTOT, 1972 chez le Lapin), l'évolution de l'organisation de la motricité au niveau de l'ensemble du tube digestif, l'accroissement relatif de certaines facultés d'absorption, et ce à l'exclusion de tout phénomène d'adaptation relevant des facteurs exogènes (apports) ou encore l'évolution de la production de cellules épithéliales (ALTMANN et ENESCO, 1967). De même interviennent les troubles ou l'affaiblissement de ces diverses fonctions au cours de la sénescence.

Parallèlement à ces aspects physiologiques, rappelons pour mémoire le rôle capital des carac-

téristiques métaboliques de l'individu ou de l'influence de ses besoins sur les fonctions digestives dans leur ensemble comme sur la régulation de l'ingestion alimentaire, tant dans le cadre de l'entretien ou de la croissance, que dans le domaine des besoins liés aux productions (gestation, lactation : FELL, 1972 ; LEBAS et LAPLACE, 1974 *a*) ou dans le cas plus particulier d'un processus d'adaptation à une perturbation de l'alimentation ou à une perturbation de la capacité digestive fonctionnelle (entérectomie, par exemple). Ces problèmes ont fait par ailleurs l'objet d'une analyse extensive (LAPLACE, 1975). La plupart d'entre eux mettent en jeu divers équilibres endocriniens dont les influences sur les fonctions digestives ont été passées en revue par LEVIN (1969).

Au terme de ce rapide inventaire des interrelations mises en jeu dans l'accomplissement d'un processus digestif, il faut souligner que cette notion de système complexe ne doit en aucun cas être oubliée quel que soit l'objet précis de l'étude, ou dans le cas présent lors de la description des caractéristiques générales du transit digestif dans telle ou telle espèce.

LE TRANSIT DIGESTIF CHEZ QUELQUES ESPÈCES MONOGASTRIQUES

Il est *a priori* bien difficile de choisir un mode de présentation des nombreuses données accumulées relativement au transit digestif. Celles-ci peuvent être regroupées en fonction de la méthodologie mise en œuvre, selon une base anatomique envisageant successivement les divers compartiments digestifs ou par ordres de facteurs de variation des phénomènes observés. Un quatrième mode de classement consiste en un tri des informations disponibles pour chaque espèce animale, ce qui conduit à l'élaboration de tableaux successifs nécessairement incomplets. Nous adopterons cependant cette présentation qui peut fournir des bases intéressantes à une étude de physiologie comparée de la digestion.

I. — *Homme*

Chez l'Homme, comme chez le Chien, et plus que chez le Rat ou le Porc, les travaux concernant la motricité gastro-intestinale en elle-même sont beaucoup plus abondants que ceux qui s'attachent directement au résultat de l'activité propulsive. Tous ces problèmes ont fait l'objet de synthèses remarquables : activité motrice ou électrique de l'estomac (CODE et CARLSON, 1968 ; DANIEL et IRWIN, 1968) et ses voies et mécanismes de régulation (THOMAS et BALDWIN, 1968), régulation de l'évacuation gastrique (HUNT et KNOX, 1968) et physiologie de la jonction gastro-duodénale (EDWARDS et ROWLANDS, 1968), activité motrice de l'intestin grêle (HIGHTOWER, 1968) et son activité électrique *in vivo* (BASS, 1968) activité motrice du gros intestin (CONNELL, 1968) et activité électrique du côlon (GILLESPIE, 1968) ; récemment enfin, activité électrique de la musculature lisse gastro-intestinale dans son ensemble (DUTHIE, 1974).

D'une manière générale pour les espèces envisagées dans ce travail, nous décrirons la motricité gastro-intestinale au travers des phénomènes électriques représentatifs de l'activité de la musculature gastro-intestinale. L'Homme n'échappera pas à ce choix. Il faut cependant rappeler qu'avant le développement de l'électromyographie digestive, les techniques radiographiques ou d'enregistrements mécaniques ont apporté de multiples informations. Ainsi CANNON (1898) fit usage des premiers appareils de radiographie pour étudier l'activité motrice gastrique ; KASTLE, RIEDER et ROSENTHAL (1909) furent ensuite les premiers à pratiquer la cinéradiographie chez l'Homme. Jusqu'à une date récente, ces techniques ont constitué un apport descriptif (SMITH, CODE et SCHLEGEL, 1957) de qualité.

1. 1. *Les phénomènes moteurs.*

Si l'on se limite donc à l'examen de la motricité gastro-intestinale au travers des phénomènes électriques, déjà largement analysés aux côtés des données anciennes dans les travaux de synthèse précédemment cités, on constatera que ces phénomènes sont de 2 types distincts faisant l'objet de multiples dénominations (tabl. 1).

TABLEAU I

*Termes analogues couramment utilisés
pour décrire les 2 formes d'activité électrique gastro-intestinale*

Activité lente (A. L.)	Activité rapide (A. R.)
Potentiel pacesetter ⁽¹⁾	Potentiel de pointe
Onde lente	Potentiel d'action
Activité de contrôle	Activité de réponse
Rythme électrique de base	Bouffée de pointes

⁽¹⁾ Terme anglo-saxon utilisé sans transposition par les auteurs français.
Littéralement : marquant la cadence.

L'activité électrique lente périodique, qui correspond à l'état pur à une dépolarisation rythmique, ne s'accompagne d'aucun phénomène moteur. A l'inverse, les activités rapides (ou potentiels de pointe) sont contemporaines d'une activité mécanique. L'importance de l'activité lente vis-à-vis des activités motrices propulsives ne doit cependant pas être négligée. En effet, ce potentiel pacesetter, de fréquence uniforme pour tout l'estomac, et de fréquence décroissante tout au long de l'intestin grêle, présente aussi une vitesse de propagation croissante dans le sens oral-aboral au niveau gastrique et décroissante dans le même sens au long de l'intestin grêle. Ainsi la longueur du cycle (vitesse/fréquence) augmente jusqu'au pylore et décroît tout au long de l'intestin grêle. L'activité rapide ne survenant qu'au cours d'une portion limitée de la durée du cycle du potentiel pacesetter, celui-ci exerce donc un certain contrôle de l'activité motrice digestive. On peut ainsi considérer avec CODE, SZURSZEWSKI et KELLY (1971) que le potentiel pacesetter, détermine la fréquence maximum de contraction et, au cours de sa migration en direction aborale, synchronise et coordonne les contractions en déterminant leur fréquence, leur vitesse de propagation et l'étendue de fibres musculaires mises en jeu.

1. 11. *Activité gastrique normale.*

Quelques descriptions de l'activité électromyographique de l'estomac ont été récemment apportées chez l'Homme normal. MONGES, SALDUCCI et ROMAN, (1969) ont ainsi précisé qu'au niveau antral, la durée des complexes électriques représentant l'activité lente est de 12 à 13 secondes ; la fréquence moyenne du rythme électrique de base est de 3 par minute et la vitesse de propagation de 2 cm par seconde. Ces mêmes auteurs notent que l'activité rapide, constituée par des bouffées de potentiels de pointe, apparaît 3 à 4 secondes après le début du complexe initial triphasique du rythme électrique de base. De telles activités rapides ne sont obtenues que dans l'antrum, mais les tracés montrent l'étroit rapport entre la présence d'activités rapides et l'apparition des contractions gastriques. La proportionnalité existant entre la force de cette contraction, et

l'amplitude et la durée de la bouffée de potentiels de pointe est réaffirmée. Il est également confirmé que les contractions péristaltiques ne peuvent survenir à une fréquence supérieure à celle du rythme électrique de base et que leur vitesse de propagation est celle du potentiel *pacemaker*. COUTURIER *et al.* (1970) dans leur étude des variations topologiques de l'activité électrique gastrique, retrouvent un rythme électrique de base de 3 par minute et soulignent le fait que les variations cycliques de potentiel existent à l'état permanent en tout point de la paroi gastrique séreuse, à l'exception de la grosse tubérosité où leur existence reste incertaine. Cependant, la morphologie et l'amplitude des complexes électriques varient sensiblement selon le site d'enregistrement, une morphologie moyenne du signal pour un site et un sujet donnés pouvant être obtenue par l'analyse par itération (ROZE *et al.*, 1970). Une description complète des caractéristiques de l'électromyogramme gastrique humain normal par la même équipe (COUTURIER *et al.*, 1971) confirme encore que l'amplitude et la vitesse de propagation des complexes électriques parcourant les deux tiers aboraux de l'estomac croissent du corps gastrique jusqu'au pylore. Au niveau de l'antrum, les potentiels d'action surviennent électivement 2 à 4 secondes après le début du complexe; ils surchargent 9 p. 100 en moyenne des complexes électriques (0 à 45 p. 100 selon les cas) chez des sujets à jeun en cours d'examen laparoscopique.

L'étude des phénomènes mécaniques au cours de périodes de 24 heures au niveau gastro-duodénal (BLOOM *et al.*, 1970) a également apporté quelques observations intéressantes. D'une part il est noté que la motricité gastrique ou duodénale et leur importance sont sans influence aucune sur la prise de nourriture. La sensation de faim peut très bien survenir en l'absence de toute motricité quoi qu'elle soit usuellement accrue au cours des périodes d'activité gastro-duodénale. D'autre part, une observation importante concerne la présence d'une activité motrice gastrique et duodénale au cours du sommeil nocturne. Au cours de ce sommeil naturel prolongé les périodes d'activité motrice gastro-duodénale s'avèrent même plus fréquentes qu'au cours de la journée, ou que lors de brèves périodes de sommeil diurne.

1. 12. *Activité duodénale normale.*

L'étude électromyographique de la motricité duodénale chez le sujet normal (MONGES et SALDUCCI, 1970) apporte la description de la morphologie des ondes lentes dont la fréquence de répétition est en moyenne de 11,7 par minute. Là encore, cette activité lente à l'état pur ne s'accompagne pas de modifications de la pression endoluminale. Les activités rapides (potentiels de pointe) apparaissent 1 à 2 secondes après le début de l'onde lente. Elles sont généralement contemporaines d'une onde de pression dont l'importance est proportionnelle à l'intensité de la bouffée de potentiels de pointe. Chez le sujet à jeun, les activités rapides ne surviennent que de façon irrégulière, mais leur fréquence de répétition maximum reste celle du rythme électrique de base. Enfin, la vitesse de propagation des contractions de caractère péristaltique est d'environ 3 cm par seconde.

Une étude des corrélations de l'activité motrice du duodénum avec la contraction antrale et l'activité électrique duodénale (COUTURIER, ROZE, DEBRAY, 1970) tend à préciser le rôle respectif des ondes électriques lentes et de l'activité mécanique de l'antrum gastrique dans le déclenchement des contractions duodénales. Sur ce point l'opinion selon laquelle la contraction du duodénum proximal suit ou accompagne la fin des fortes contractions antrales (CARLSON, CODE et NELSON, 1966) s'oppose en effet à l'idée d'une indépendance des activités de ces 2 territoires sur la base, de travaux électrophysiologiques (BASS, CODE et LAMBERT, 1961 *a et b*). Selon COUTURIER ROZE et DEBRAY (1970) les contractions antrales décelées manométriquement déclenchent l'activité contractile du duodénum et celle-ci s'étend progressivement jusqu'à plus de 14 cm du pylore (chez des sujets à jeun). L'existence d'un tel couplage est confirmée par les observations de JOHNSON (1973) qui montrent le renforcement de cette synchronisation lorsque croît l'activité motrice gastro-duodénale. Il est possible que le mécanisme de ce couplage réside dans la propagation, au niveau des 2 cm proximaux du duodénum, des ondes électriques gastriques (BORTOFF et WEG, 1965; BORTOFF et DAVIS, 1968). En ce qui concerne le rôle de l'activité électrique duodé-

nale vis-à-vis de l'activité motrice de ce territoire, les données de MONGES et SALDUCCI (1970) sont confirmées. Toutefois, COUTURIER, ROZE et DEBRAY (1970) émettent l'hypothèse d'un couplage variable dans le temps entre les 2 couches musculaires duodénales. Dans cette hypothèse, les phases d'activité segmentaire pourraient correspondre aux périodes d'étroite dépendance de la couche circulaire vis-à-vis de la couche longitudinale. En 1972, COUTURIER, ROZE et DEBRAY précisent encore que le nombre et l'amplitude moyenne des contractions duodénales sont accrus durant 40 secondes après le début d'une onde de pression antrale. La vitesse de propagation de ces ondes contractiles est estimée à 0,6-1 cm/s au niveau de l'antra prépylorique, et à 1,5-2,5 cm/s au niveau duodénal.

DUTHIE *et al.* (1972) enregistrent encore au niveau duodénal une fréquence du rythme électrique de base de 11,7 cycles/mn en moyenne, mais indiquent l'existence pour le duodénum d'un plateau de fréquence. Enfin, CHRISTENSEN *et al.* (1971) apportent des informations statistiques sur les contractions duodénales, montrant la prédominance de groupes de 1 à 3 contractions séquentielles et de groupes de 1 à 13 cycles séquentiels de repos. Les distributions de fréquence des nombres de cycles de contraction ou de repos ne présentent pas de corrélation croisée.

1. 13. *Activités gastro-duodénales et actes chirurgicaux.*

Parmi les actes chirurgicaux fréquemment mis en œuvre, les gastrectomies et les diverses vagotomies qui peuvent être pratiquées conduisent à des troubles relativement importants du fonctionnement gastro-intestinal. Depuis l'important travail de ROWE *et al.* (1952), les études cliniques relatives aux conséquences de ces interventions sont excessivement nombreuses, tout autant que les divergences. Ainsi ROWE *et al.* (1952) signalent la persistance des effets de la vagotomie sur la motricité et l'acidité gastriques pendant plus de 6 ans, tandis que MAURER et RANDAU (1971) n'observent aucune modification du péristaltisme gastrique après section uni ou bilatérale des nerfs vagues, sympathiques et splanchniques. Quant aux effets, si diversement appréciés, des nombreuses procédures chirurgicales de gastrectomie, illustrées et comparées dans les travaux de FRANKEL (1968 *a* et *b*) il faut conclure avec cet auteur que les syndromes postgastrectomies, souvent décrits comme des entités cliniques, ne correspondent qu'à des variations individuelles. L'étude approfondie de tous ces phénomènes conduit alors à une interprétation du fonctionnement gastrique comme un mécanisme de pompe. Cette idée de pompe musculaire a été reprise par NELSEN et KOHATSU (1971) en considérant séparément une composante statique (loi de Poiseuille) et une composante dynamique de l'évacuation gastrique (péristaltisme). Toutefois ce mode d'expression très physique peut conduire à une fausse compréhension du mode d'« écoulement » au niveau gastro-duodénal. Sur la base des altérations postvagotomie connues au niveau de la fonction motrice gastrique (fonction pacemaker, conduction des ondes péristaltiques et fonction pylorique), ces auteurs parviennent à établir quelques prescriptions pour une chirurgie gastrique aussi peu perturbatrice que possible. Dans ce domaine particulier des effets liés à la chirurgie pour ulcère peptique, il convient encore de signaler le travail descriptif très complet de MÖBERG (1974).

Le travail de STODDARD *et al.* (1973) fournit des précisions quant à la modification de l'activité électrique gastrique en fonction de l'étendue de la dénervation vagale. Alors que l'antra gastrique présente normalement pendant 96 p. 100 du temps une activité myoélectrique régulière, celle-ci n'est plus enregistrée que pendant 74 p. 100 du temps après une vagotomie très sélective, 38 p. 100 pour une vagotomie moins sélective, et 30 p. 100 seulement après vagotomie tronculaire. L'amplitude moyenne des potentiels pacesetter décroît parallèlement (2,21 à 0,86 mV). Enfin la forme de ces potentiels évolue du complexe triphasique normal à une forme simplement sinusoïdale.

Nous avons antérieurement passé en revue (LAPLACE, 1975) les effets des entérectomies sur l'évacuation gastrique et le transit au niveau de l'intestin grêle. L'accélération notable du transit digestif, qui résulte du raccourcissement lié à la résection, indépendamment des phénomènes diarrhéiques relevant d'autres causes (maldigestion-malabsorption), est susceptible d'amende-

ment par ralentissement de l'évacuation gastrique et du transit dans l'intestin grêle résiduel. Toutefois, si les informations cliniques sont innombrables, il n'y a guère d'étude des phénomènes moteurs chez l'Homme en de telles circonstances.

1. 14. *Activités gastro-duodénales et hormones gastro-intestinales.*

Les travaux relatifs à l'influence des hormones gastro-intestinales sur la motricité ou le transit digestifs de diverses espèces sont relativement nombreux. Nous ne rappellerons dans ce travail qu'un nombre limité de données en renvoyant le lecteur aux revues de VAGNE (1970 *a* et *b*), puis GRÉGORY (1974).

En 1966, JOHNSON, BROWN et MAGEE ont observé des effets variables de préparations de sécrétine sur la motricité gastrique de l'Homme, et une inhibition rapide, complète et prolongée dans tous les cas après injection de préparations de cholécystokinine-pancréozymine (CCK-PZ), qui reproduisent les effets moteurs et sécrétoires au niveau gastrique de l'action des graisses dans le duodénum. Ces mêmes substances ont été testées également par DUFFAUT, TOURNUT et RIBET (1971). L'action de la pentagastrine, libérée sous l'influence de réflexes nerveux vago-vagal ou local intramural, a été étudiée par KWONG *et al.* (1971). Elle consiste (utilisée à la dose de 0,6 µg/kg/h par voie endoveineuse) en une augmentation des activités électrique et motrice de l'estomac. L'accroissement de l'activité antrale induit par la gastrine est considéré comme physiologique par SUGAWARA, ISAZA et WOODWARD (1969). L'augmentation maximale de la fréquence du rythme électrique de base est en moyenne de 20 p. 100. Le nombre et l'amplitude des ondes de pression sont accrus. Le couplage des activités électriques et motrices serait renforcé. Ces mêmes auteurs (KWONG *et al.*, 1972) observent encore un effet constant d'accélération de la fréquence de l'activité électrique avec la gastrine 1 à la dose de 1,0 µg/kg/h et une réduction de cette fréquence par la CCK-PZ chez certains sujets. De courtes périodes d'inhibition des ondes électriques gastriques sont observées avec la sécrétine et parfois avec la CCK-PZ. MONGES et SALDUCCI (1972) confirment l'augmentation de fréquence des potentiels pacesetter (qu'ils évaluent à 35 p. 100) après pentagastrine et notent une augmentation de l'incidence des bouffées de potentiels de pointe. Par comparaison on peut noter que selon ces auteurs et selon COUTURIER *et al.* (1972), l'instillation dans l'estomac de 350 ml d'eau ou d'un liquide nutritif réduit de 15 p. 100 la fréquence des ondes lentes. Dans un travail récent enfin, COUTURIER *et al.* (1973) observent au niveau gastrique une augmentation de la période des ondes lentes (réduction de la fréquence) de 11 p. 100 lors de l'instillation intragastrique de 350 ml de solution saline, et de 40 p. 100 lors d'instillation du même volume d'une solution chlorhydrique (75 mEq/l). Cette augmentation de la période des ondes lentes est concomitante d'une réduction significative de la gastrinémie. La perfusion intra-duodénale de la solution acide induit encore une augmentation de période des ondes lentes gastriques, qui atteint 43 p. 100 pour un débit de perfusion de 4 ml/mn. Enfin l'injection endoveineuse unique de sécrétine (0,5 U/kg) entraîne également une augmentation de période (au maximum de 35 p. 100). Ces résultats conduisent les auteurs à concevoir l'activité électrique gastrique comme soumise à une régulation hormonale dans laquelle la sécrétine et la gastrine endogènes induiraient des réponses opposées. L'influence excitomotrice de la pentagastrine (6 µg/kg/h) et celle, inhibitrice, de la sécrétine (1 U/kg/h) sont encore confirmées par WATERFALL, DUTHIE et BROWN (1973) vis-à-vis des activités rapides, cependant que la fréquence de l'activité lente reste inchangée. Toutefois, il faut noter que l'augmentation graduelle du volume gastrique, qui entraîne une augmentation de l'activité motrice de l'estomac, n'est accompagnée d'aucune variation de la gastrinémie (SCHRUMPF et STADAAS, 1974). Une perfusion de sécrétine abolit cette motricité provoquée. Il semble donc que la distension de l'estomac humain normal à jeun n'induit aucune élévation de la gastrinémie, et que dans ce cas particulier l'effet inhibiteur de la sécrétine soit indépendant du taux plasmatique de gastrine. Le récent travail de HAYES *et al.* (1974) apporte une possibilité d'interprétation des données qui précèdent. En effet après un repas d'épreuve à base de viande, l'élévation de la gastrinémie est plus précoce lorsque le stimulus est placé directement

dans le duodénum que lorsqu'il parvient d'abord à l'estomac. La question d'un rôle du duodénum dans la libération de gastrine se trouve donc posée.

Une étude de la régulation hormonale de la fonction pylorique a été réalisée par FISHER, LIPSHUTZ et COHEN (1973). A ce niveau particulier, il s'avère que la sécrétine et la cholécystokinine augmentent toutes deux la pression dans l'anneau pylorique (sans potentiation par association de leurs doses maximales) et que la gastrine 1 se comporte comme leur antagoniste en inhibant leurs effets.

I. 15. *Intestin grêle.*

Les études concernant la motricité intestinale dans son ensemble sont relativement rares chez l'Homme par rapport à celles concernant le territoire gastro-duodénal, ou par rapport aux données disponibles dans d'autres espèces. Il convient de rappeler, en ce qui concerne les activités motrices, les descriptions de DELLER et WANGEL (1965), et par ailleurs de signaler sur le plan des activités électriques, que le couplage possible entre absorption et motricité intestinale (THOUVENOT et ROUGEREAU, 1966), c'est-à-dire le retentissement de l'activité métabolique de la muqueuse sur l'activité des couches musculaires, étudié sur l'animal anesthésié, reste inexploré chez l'Homme. Selon ces auteurs, divers changements métaboliques liés à l'absorption perturbent de façon caractéristique l'activité électrique rythmique fondamentale. Une exploration plus complète de ce domaine pourrait être particulièrement intéressante chez l'Homme pour la compréhension des perturbations élémentaires à l'origine de troubles nutritionnels survenant dans diverses circonstances (syndromes de malabsorption, maladie cœliaque).

En ce qui concerne le décours du rythme électrique de base, décroissant du duodénum (plateau) à la valvule iléo-colique, on ne dispose guère d'informations descriptives. Toutefois, l'activité électrique lente de l'intestin peut être reproduite par simulation (SARNA, DANIEL et KINGMA, 1971; RESHODKO, ILLIN et BOGACH, 1973) de même que celle de l'estomac (SARNA, DANIEL et KINGMA, 1972.) L'activité propulsive de l'intestin grêle fait également l'objet de modèles mathématiques pour l'analyse du péristaltisme (LEW, FUNG et LOWENSTEIN, 1971).

Les effets de la vagotomie sur l'intestin grêle humain (BEJAR, BROITMAN et ZAMCHECK, 1968) ne semblent pas très importants. La diarrhée post-vagotomie s'efface d'elle-même en l'espace de 6 semaines, sans modifications de la morphologie intestinale ni du renouvellement cellulaire de l'épithélium. Les effets très variables de la gastrine vis-à-vis des divers territoires intestinaux (SMITH et MOGG, 1966; CONNELL et LOGAN, 1967; MISIEWICZ, HOEDSTOCK et WALLER, 1967) paraissent relever largement de la pharmacologie, tandis que la sécrétine et la CCK-PZ sont susceptibles d'inhiber la motricité duodénale (CHEY *et al.*, 1967; VAGNE, 1970 *b*).

I. 16. *Gros intestin.*

Les connaissances acquises relativement à l'activité motrice de ce territoire (TRUELOVE, 1966), quoique d'un usage diagnostique limité, ont permis d'éclairer l'étiologie de divers troubles de la fonction colique (PARKS, 1973). Aussi la majorité des travaux consacrés à ce territoire digestif concerne les phénomènes moteurs dans des circonstances pathologiques telles que diarrhée ou constipation (CONNELL, 1962; MISIEWICZ, CONNELL et PONTES, 1966; WALLER et MISIEWICZ, 1972). On note ainsi que l'activité au cours du jeûne est significativement plus faible chez un sujet diarrhéique que lors de constipation. Dans ce dernier cas, il n'y a pas de réponse significative de la motricité colique à la prise de nourriture, alors que le repas induit une forte hypermotilité chez le sujet diarrhéique.

La perfusion intraduodénale de solutions d'acides aminés essentiels (isoleucine-leucine-méthionine-phénylalanine-thréonine-tryptophane-valine-lysine) ou d'oléate de sodium à 5 p. 100, induit une forte augmentation de l'activité motrice colique (MESHKINPOUR, DINOSO et LORBER, 1974). Par contre la perfusion endoveineuse de pentagastrine (0,6 µg/kg/h) n'affecte pas signifi-

cativement l'activité du côlon sigmoïde. Il paraît ainsi probable que l'hypermotilité colique induite par la perfusion duodénale d'acides aminés et d'oléate de sodium, résulte d'une libération endogène de cholécystokinine.

1. 2. *Les mouvements des contenus digestifs.*

L'essentiel des travaux concernant le transit digestif dans l'espèce humaine est relatif à l'évacuation gastrique (HUNT et SPURRELL, 1951) et à sa régulation (THOMAS, 1957 ; HUNT, 1963 ; HUNT et KNOX, 1968 a). Aussi nous bornerons-nous à rappeler rapidement les principales données acquises. Par ailleurs, on peut souligner au sujet de l'évacuation gastro-duodénale, et sur un plan méthodologique, que chez l'Homme une telle étude repose sur la mesure des volumes résiduels et non, comme c'est le cas très souvent pour diverses espèces animales, sur celle des volumes évacués par l'estomac. Aussi le travail de MEEROFF, GO et PHILLIPS (1973) qui prônent la mesure de l'évacuation gastrique par récupération duodénale du marqueur, en soulignant les multiples avantages de cette méthode, constitue-t-il une innovation.

1. 21. *Description du transit digestif.*

L'évacuation gastrique, qui contrôle très largement l'aspect général du transit digestif, a été décrite par HUNT et SPURRELL (1951) comme un phénomène exponentiel, selon lequel le logarithme du volume gastrique résiduel décroît linéairement en fonction du temps. Cependant, cette expression ne convient pas parfaitement pour la totalité du processus d'évacuation. Selon HOPKINS (1966) une décroissance linéaire de la racine carrée du volume résiduel dans l'estomac, en fonction du temps, décrirait mieux le phénomène. Les données de ces auteurs, obtenues par la technique des repas d'épreuve en série, conduisent à relever des temps de 80 à 140 mn pour l'évacuation complète de repas d'épreuve liquides d'un volume de 400 à 1000 ml. Avec les repas « steak et baryum » STORDY, GREIG et BOGOCH (1969) observent des temps de rétention gastrique de 2 à 5 heures chez des sujets normaux (les valeurs plus élevées traduisant une stase gastrique). Par comptages externes (indium), COATES *et al.* (1973) obtiennent des valeurs de 42 à 95 mn pour l'évacuation de 50 p. 100 du repas chez le sujet normal tandis que par une technique similaire (¹³¹I-HSA et ¹³¹I-PVP) BROMSTER, CARLBERGER et LUNDH (1968) retrouvent 40 p. 100 de la radioactivité dans l'estomac 2 heures après le repas. Ces auteurs précisent que le processus d'évacuation n'est exponentiel qu'au cours des 2 premières heures. Au-delà, une simple fonction linéaire ou une expression des résultats selon HOPKINS (1966) correspond mieux au phénomène observé.

Utilisant un repas d'épreuve complexe (sucres, graisses, protéines et polyéthylène glycol), JOHANSSON *et al.* (1972) apportent des résultats plus complets. Les quantités résiduelles de polyéthylène-glycol dans l'estomac décroissent d'abord lentement puis plus rapidement au-delà de 3 h. Le volume gastrique résiduel décroît à peu près linéairement au cours des 2 premières heures, les volumes évacués variant entre 40 et 82 ml par 20 mn. Il est à noter que, dans ce travail, les volumes évacués par l'estomac ne diminuent pas au-delà des 3 premières heures (169 à 193 ml/h). Alors que 50 p. 100 des sucres sont évacués en 52 mn, et 50 p. 100 des graisses en 154 mn (leur évacuation étant sensiblement retardée), l'évacuation des protéines s'effectue de façon très régulière à raison d'environ 1000 mg par 20 mn. La quantité de protéines évacuée par l'estomac excède de 3,5 g la quantité présente dans le repas d'épreuve.

Ces mêmes auteurs apportent des données relatives au transit dans l'intestin grêle. Le débit au niveau jéjunale est très régulier (72 à 224 ml/h au cours des 4 premières heures). Le temps de transit moyen de la bouche au jéjunum varie de 10 à 30 mn. On peut noter que les concentrations jéjunales des sucres, graisses et protéines sont beaucoup plus faibles qu'au niveau gastrique (3 à 4 fois pour les protéines). Quelques données sont disponibles quant au temps de transit total dans l'intestin grêle. Pour KIM (1968) utilisant des repas barytés, ce temps varie entre 15 mn et 5 h avec une moyenne de 84 mn sur une population de 315 adultes. Dans 83 p. 100 des cas ce temps de transit est inférieur à 2 h. De même ANDRYSEK *et al.* (1967) obtiennent sur 25 sujets une valeur moyenne de 120 mn (bouche à valvule iléo-cæcale) avec de l'or colloïdal (¹⁹⁸Au).

Les interrelations entre temps de transit moyen, volume intestinal et débit ont été précisées par DILLARD, EASTMAN et FORDTRAN (1965). Le mouvement d'un fluide constitue en effet une donnée d'importance clinique et physiologique qu'il est souvent fort difficile d'appréhender par des mesures physiques pour en décrire la dynamique. Le travail de ces auteurs apporte des données quantitatives dans des conditions assez artificielles de perfusion constante d'une solution isotonique dans un segment jéjunal ou iléal de 100 cm. Le temps de passage est déterminé à l'aide d'un marqueur coloré, et le débit mesuré de façon directe à l'extrémité du segment étudié. La figure 1 montre que pour les 2 sites intestinaux concernés, le temps nécessaire au transit du colorant est très différent alors que le débit de sortie est le même (identité des aires situées au-dessous des courbes de concentration selon l'index ⁽¹⁾ de ZIERLER, 1958). Cette différence de temps de passage implique donc que le volume (débit $\times$ temps) du segment jéjunal est plus important que celui du segment iléal de même longueur. Il convient cependant de ne pas étendre abusivement ce raisonnement logique au transit des digesta qui ne ressemble en rien à une perfusion constante et pour lequel ne peut guère être envisagée la diffusion du marqueur dans le volume considéré telle qu'elle est observée dans une solution isotonique. L'analyse mathématique de ces diverses interactions (temps de transit, débit...) a été apportée et testée sur un modèle par LAGERLOF, EKELOUND et JOHANSSON (1972).

FIG. 1. — Passage d'un indicateur coloré dans un segment d'intestin grêle (jéjunum ou iléon) de 100 cm de longueur, soumis à une perfusion à débit constant par une solution isotonique (d'après DILLARD, EASTMAN et FORDTRAN, 1965)

1. 22. Les facteurs de variation d'ordre physique.

Les divers facteurs de variation d'ordre physique intervenant dans le contrôle de l'évacuation gastrique (de très loin le plus étudié des phénomènes de transit digestif) et par voie de conséquence dans le déroulement du transit au niveau d'une large part de l'intestin grêle, sont pour la plupart

⁽¹⁾ L'index de ZIERLER (1958) rend compte d'un débit et ne doit en aucun cas être confondu avec un temps de rétention du type du coefficient « R » de CASTLE et CASTLE (1956).

devenus classiques. Aussi nous limiterons-nous à une énumération rapide assortie du minimum de commentaires.

L'influence du *volume du repas* testée de manière précise par HUNT et McDONALD (1954) se traduit en 2 termes simples : la vitesse initiale d'évacuation est d'autant plus grande que le repas est plus important ; le rapport du volume gastrique résiduel au volume déjà évacué vers le duodénum conditionne la rapidité de l'évacuation. Ces principes simples ont pour conséquence l'observation du fait que la vitesse d'évacuation d'un second repas d'épreuve est supérieure à celle du premier. Dans ce schéma, la distension gastrique joue un rôle excito-moteur de l'activité évacuatrice de l'estomac, tandis que la réplétion duodénale exerce par l'intermédiaire de mécano-récepteurs un effet inhibiteur. L'activité suscitée par la distension gastrique apparaît comme l'élément moteur de l'évacuation. Mais indépendamment du contrôle inhibiteur d'origine intestinale, WILBUR, KELLY et CODE (1974) ont montré que la partie fundique de l'estomac joue un rôle de réservoir à volume ajustable ce qui lui confère un pouvoir de régulation de la pression intragastrique.

La *viscosité du repas* d'épreuve serait sans effet selon HUNT (1954) lorsqu'on utilise des pectines ou des gommes. Cette donnée concorde mal avec l'opinion exprimée par NELSEN et KOHATSU (1971) qui conçoivent, ainsi que nous l'avons rappelé antérieurement, l'intervention d'une composante statique. Mais comment transposer à l'estomac et son contenu les principes physiques établis pour un écoulement laminaire et un fluide newtonien. Il paraît assez vraisemblable que le tube digestif soit sensible à la consistance du matériel qu'il reçoit et qu'il adapte son activité motrice pour maintenir un transfert indépendant d'un tel facteur.

La *densité* des composants du repas peut conduire par interférence de phénomènes de décanation à des transits extrêmement différents selon la position corporelle (CHANG, McKENNA et BECK, 1968). Cet aspect particulier lié à l'action de la *pesanteur* n'est pas négligeable. En effet l'évacuation gastrique des liquides est toujours soumise à l'influence de la posture chez l'Homme (debout-couché) cet effet étant accru après vagotomie et pyloroplastie ; il en est de même pour les repas solides quoiqu'il n'y ait plus dans ce cas de renforcement de l'effet après intervention chirurgicale (HULME *et al.*, 1973). Une intéressante hypothèse a été formulée par HUNT, KNOX et OGLINSKI (1965) : celle-ci suppose que la réduction du remplissage duodénal par suite d'une interférence mécanique avec l'activité gastrique propulsive est susceptible d'être partiellement ou totalement compensée par l'abaissement de l'activité inhibitrice des récepteurs duodénaux. De fait, dans une expérimentation mettant en jeu les osmorécepteurs, il apparaît que la stabilisation du débit gastrique soumis à une interférence gravifique, n'est nullement un principe général : l'évacuation gastrique, chez le sujet placé la tête en bas, est inchangée pour une solution test de glucose à 100 g/l (forte stimulation des récepteurs) ; elle est réduite de 23 p. 100 seulement pour une solution test d'HCl 35 mN, mais de 64 p. 100 pour une solution de citrate de sodium 50 mN (faible stimulation des récepteurs).

L'influence de la *pression osmotique*, à laquelle il vient d'être fait allusion, a déjà fait l'objet de multiples travaux (HUNT, 1961 ; HUNT et PATHAK, 1960 ; BARKER *et al.*, 1974) et sa complexité a été largement développée par HUNT et KNOX (1968a). D'une manière simple, cette influence s'exprime par le fait que l'évacuation gastrique des liquides est ralentie lorsque la solution test est hypo ou hypertonique par rapport au liquide extra cellulaire ; elle est la plus rapide pour un contenu duodénal isotonique. Les signaux qui assurent ce contrôle de l'évacuation sont supposés provenir de récepteurs sensibles à travers leur paroi à une différence de pression osmotique, exclusivement localisés dans le duodénum et dont le mécanisme d'action ne met en jeu ni CCK-PZ ni gastrine (MEEROFF, Go et PHILLIPS, 1974). Les données expérimentales ont amené à la conception d'un modèle vésiculaire d'osmorécepteur dont le volume décroît en présence de solutés incapables d'y pénétrer (glucose, sels de potassium) et qui de ce fait conduisent à une contraction vésiculaire (influx réduit, efflux inchangé) à l'origine des influx nerveux inhibiteurs. A l'inverse, toute augmentation du rythme d'évacuation gastrique correspond à une augmentation du volume de la vésicule et donc à une réduction des signaux inhibiteurs, comme c'est le cas lors de transport actif d'un

soluté vers l'intérieur de la vésicule avec accroissement de sa concentration, appel d'eau et gonflement.

Un autre facteur de variation tient à l'influence des *acides endogènes ou exogènes* (HUNT, 1971) dont la présence dans le duodénum s'avère également inhibitrice de l'évacuation gastrique. Expérimentant avec de l'acide citrique, et en faisant varier séparément acidité titrable et pH du contenu gastrique (HUNT et KNOX, 1962), il semble que les récepteurs soient organisés de manière à réguler le débit d'acidité titrable sans tenir compte de la concentration de l'acide. Tout paraît se passer comme si les récepteurs faisaient le titrage, peut-être par addition de bicarbonate (sécrétion pancréatique). Mais si l'on compare différents acides, il ressort en fait des travaux de HUNT et KNOX (1965) que l'efficacité d'inhibition de l'évacuation gastrique par les acides dépend de la nature de l'anion. La concentration d'acide nécessaire pour obtenir une même évacuation dans le même temps croît selon une relation linéaire en fonction de la racine carrée du poids moléculaire. Mais il est remarquable que l'efficacité inhibitrice des acides ne dépende nullement de leur force. Ainsi l'acide acétique (acide faible) est le plus efficace après l'acide chlorhydrique (acide fort).

En ce qui concerne le *pH des contenus digestifs*, BORGSTRÖM *et al.* (1957) observent que le pH du contenu gastrique évolue d'environ 4 à 5 après un repas d'épreuve de 500 g, à des valeurs de l'ordre de 2 au bout de 4 heures. Le pH duodéno-jéjunal reste relativement constant (environ 6) durant toute la digestion. Les protéines du repas d'épreuve exerceraient un rôle effectif de tampon vis-à-vis de la sécrétion acide de l'estomac. Toutefois le pH marque d'importantes oscillations au niveau de la jonction gastro-duodénale (RUNE, 1968). Selon RHODES, GOODALL et APSIMON (1966) les abaissements du pH dans le bulbe duodénal sont généralement accompagnés d'une augmentation de la pression antrale. Ce phénomène est cependant absent durant les 2 premières heures après le repas. Mais des évacuations de chyme gastrique peuvent survenir en l'absence d'augmentation de pression antrale décelable, surtout à partir d'un estomac très plein. Des phénomènes de reflux de contenus alcalins en provenance de portions plus distales du duodénum sont aussi partiellement responsables des fluctuations du pH. Ce type de phénomène peut prendre une ampleur particulière lors d'ulcère gastrique. On observe en effet dans ce cas une incoordination des mouvements de l'antré et du duodénum avec des reflux très importants de contenus duodénaux dans l'estomac lui-même (CLÉMENTON, 1973). Par ailleurs, le duodénum proximal présente un gradient très net de pH dont les perturbations, en particulier lors d'ulcère duodénal (RUNE, 1973 *a*) revêtent une très grande importance physiopathologique. En effet, le pH du contenu duodénal est nettement plus bas chez des sujets souffrant d'ulcère duodénal que chez des sujets normaux, tant à jeun que sous stimulation gastrique histaminique (ROVELSTAD, 1956). L'acidification et la dilution excessives des contenus du grêle lors d'hypersécrétion gastrique sont à l'origine de graves désordres de la digestion enzymatique (Go *et al.*, 1970). Toutefois, l'équilibre acide-base dans le duodénum serait plus important à considérer que le pH seul tant dans des cas pathologiques (RUNE, 1972) qu'au cours de la digestion normale. Dans ce dernier cas par exemple, le pH duodénal est significativement plus bas après un repas très riche en protéines qu'après un repas pauvre en protéines. Cette particularité peut être reliée plus à la différence d'acidité titrable des contenus gastriques évacués qu'au pH de ces contenus (RUNE, 1973 *b*).

1. 23. *Les facteurs d'ordre chimique ou biologique.*

Au premier rang de ces divers facteurs interviennent les particularités de la composition chimique de la ration. L'influence des *hydrates de carbone* est classique, en particulier depuis le travail de HUNT (1960) qui démontre un ralentissement analogue de l'évacuation gastrique par le glucose et par l'amidon. Les temps de rétention 50 p.100 sont en effet les mêmes pour ces 2 sources glucidiques bien que l'évacuation de l'amidon soit initialement un peu plus rapide. L'effet inhibiteur de l'amidon peut être relié à la stimulation d'osmorécepteurs situés en aval du site d'hydrolyse. Ce phénomène permet donc d'affirmer que les osmorécepteurs réagissant en présence de glucose sont duodénaux et non pas gastriques. On peut noter par contre que, chez le nouveau-né, l'amidon est évacué beaucoup plus rapidement que le glucose en raison des faibles capacités

d'amylolyse enzymatique chez le très jeune sujet (HUSBAND, HUSBAND et MALLINSON, 1970).

Ce travail a été largement complété par l'étude comparée des effets inhibiteurs respectifs des mono et disaccharides (ELIAS *et al.*, 1968) montrant que, dans le cas du lactose ou du maltose, le mélange de leurs monosaccharides constitutifs ralentit un peu plus l'évacuation gastrique que ces disaccharides eux-mêmes, alors que dans le cas du saccharose les effets sont analogues. Le ralentissement de l'évacuation obtenu par le glucose est légèrement plus important que par le galactose. Ces 2 monosaccharides sont beaucoup plus efficaces que le fructose. Par rapport à ces 3 monosaccharides, les disaccharides se situent ainsi : action du saccharose légèrement supérieure à celle du fructose ; action du lactose un peu plus faible que celle du galactose ; action du maltose intermédiaire entre celles du glucose et du galactose. Une étude analogue de MEHNERT et FORSTER (1968) montre que l'addition de 50 g de glucose à un repas baryté augmente de 77 p. 100 la quantité résiduelle de celui-ci dans l'estomac 2 heures après ingestion. L'augmentation atteint 370 p. 100 pour une adjonction de 100 g de glucose. Cette influence du glucose a enfin été réexaminée dans des conditions plus proches de la réalité (repas composites : protéines de lait, graisses et lactose) par JOHANSSON (1973) et par LAGERLOF, JOHANSSON et EKLUND (1973). Tandis que l'évacuation de l'eau, des protéines et des graisses, est à peu près constante à la suite d'un repas sans glucose, l'addition de celui-ci conduit à une évacuation gastrique biphasique : une phase initiale caractérisée par un transfert constant de sucre mais de faibles quantités de protéines et graisses, puis une seconde phase très semblable à l'évacuation d'un repas sans glucose. Dans le cas particulier des protéines, la différence est très marquée au cours des 20 premières minutes après le repas, avec évacuation de 4,15 g de protéines (repas sans glucose) contre 1,38 g (avec glucose). Il est à noter par ailleurs que les reflux duodéno-gastriques sont plus fréquents et abondants dans le cas des repas avec glucose.

L'influence des *graisses* est également classique. L'importance du ralentissement de l'évacuation gastrique selon la longueur de chaîne des acides gras a été précisée par HUNT et KNOX (1968 b). Les acides gras comportant 12 à 18 atomes de carbone sont plus efficaces que ceux comportant jusqu'à 10 atomes de carbone. Le pouvoir inhibiteur des sels d'acides gras se trouve renforcé par l'addition d'un tampon (33 mM de citrate de sodium) au repas d'épreuve. L'effet des graisses sur l'évacuation gastrique et le transit intestinal de protéines d'origine animale ou végétale a été décrit par CANZLER et GLATZEL (1966 a et b). L'évacuation de repas comportant des protéines végétales est jusqu'à la 90^e mn plus lente que celle de repas contenant des protéines animales. Cet effet est totalement effacé après 120 mn. L'évacuation se trouve ralentie par l'élévation du taux de graisses, quelle que soit la source protéique. Il en est pratiquement de même au niveau de l'intestin grêle où les graisses augmentent le temps de passage dans le jéjunum sans toutefois affecter le transit iléal. Mais quelle que soit la teneur en graisses, les protéines végétales franchissent plus rapidement le jéjunum et le côlon (mais pas l'iléon) que les protéines animales. Il y a donc manifestation très nette d'une influence de la *source protéique*. Indépendamment de cet aspect, les *acides aminés* eux-mêmes ont une influence sur l'évacuation gastrique (COOKE et MOULANG, 1972). Ainsi, la glycine, la β -alanine, la L-leucine, la L-lysine et la DL-méthionine retardent significativement l'évacuation gastrique à partir de la concentration 0,2 M dans le repas d'épreuve. L'inhibition croît avec la concentration molaire des acides aminés mais est sans relation avec leur poids moléculaire. Enfin, notamment au niveau intestinal, l'influence des *constituants fibreux* du régime paraît importante (CUMMINGS, 1973) mais n'a pas fait l'objet d'investigations très poussées, à l'exception du travail de HARVEY, POMARE et HEATON (1973) qui montre l'amélioration des diarrhées comme des constipations par l'augmentation du taux de constituants fibreux dans la ration.

Un certain nombre d'autres influences ont été étudiées : le *sexe* (BOOTH *et al.*, 1957) n'est à l'origine d'aucune variation de l'évacuation gastrique puisque le pouvoir propulsif de l'estomac et l'efficacité des mécanismes inhibiteurs duodénaux sont égaux dans les 2 sexes ; à noter cependant une légère accélération de l'évacuation gastrique au cours de la période d'ovulation. La *gestation* entraîne chez la femme une augmentation significative du temps de transit moyen dans l'intestin grêle (de 51,7 h à 57, 9 h selon PARRY, SHIELDS et TURNBULL 1970). L'addition de

salive à des repas d'épreuve liquides est à l'origine d'un retard significatif de l'évacuation gastrique (MALHOTRA, 1967). Un *exercice physique* important pendant 1 heure n'affecte pas l'évacuation gastrique d'une solution de glucose (13,3 p. 100) et NaCl (0,3 p. 100) et ralentit faiblement l'évacuation de l'eau pure (FORDTRAN et SALTIN, 1967). L'absorption intestinale (glucose, sodium, chlore, potassium, bicarbonate) n'est pas non plus modifiée dans ces conditions.

Enfin l'éventualité d'une influence de l'*hyperglycémie* sur l'évacuation gastrique d'un repas d'épreuve liquide est testée par MCGREGOR, WATTS et MEYER (1974) à titre d'hypothèse explicative de l'inhibition précédemment décrite sous l'influence du glucose ou de l'amidon. Il ressort de leur travail qu'effectivement une intense hyperglycémie (160-200 mg p. 100, environ 90 mn après le repas) est capable de ralentir l'évacuation gastrique de repas liquides comportant des graisses et des protéines. Le problème reste évidemment celui de l'analogie entre l'hyperglycémie induite par voie endoveineuse et celle qui peut résulter d'une ingestion de glucose. Quoi qu'il en soit ces auteurs retiennent comme possible l'intervention d'un tel mécanisme dans une régulation de la glycémie postprandiale après un repas composite.

En ce qui concerne les *hormones gastro-intestinales*, la gastrine serait capable de ralentir l'évacuation d'un repas d'épreuve (HUNT, 1967). De même, la sécrétine (en perfusion endoveineuse) provoque un ralentissement de l'évacuation gastrique de l'eau (VAGNE et ANDRÉ, 1971) ou de repas d'épreuve au citrate de sodium (RAMSBOTTOM et HUNT, 1973) normalement évacués rapidement. Mais les derniers auteurs soulignent que la perfusion de quantités analogues de sécrétine ne ralentit pas l'évacuation de solutions normalement inhibitrices de l'évacuation gastrique (glucose-HCl). De ce fait, la sécrétine (même à forte dose) n'est qu'un faible inhibiteur de l'évacuation gastrique et ne saurait être le médiateur de l'effet inhibiteur du glucose ou de HCl (RAMSBOTTOM et HUNT, 1973). Par ailleurs, LEVANT *et al.* (1974) décrivent l'accélération du transit dans l'intestin grêle de l'homme sous l'influence de l'octapeptide terminal de la CCK. Par rapport à un temps de référence de 130 mn, des doses de 5, 10 et 20 ng/kg induisent des temps de passage de 81, 65 et 19 mn respectivement.

Enfin l'influence d'*actes chirurgicaux* tels que l'association vagotomie et pyloroplastie fait l'objet de multiples études. En pareil cas, l'évacuation gastrique de repas solides est largement retardée (COWLEY *et al.*, 1972) tandis que l'évacuation d'un repas liquide hypertonique est considérablement perturbée (phase initiale très rapide) avec, semble-t-il, perte du mécanisme de régulation de l'évacuation (CLARKE et ALEXANDER, 1973). Cette évacuation accélérée de solutions de glucose hypertoniques est attribuée par HALL et READ (1970) à la suppression par la vagotomie du mécanisme de contrôle lié à l'osmoréception duodénale. Les variations liées à l'étendue de la vagotomie sont décrites par WILKINSON et JOHNSTON (1973) : l'évacuation totale de l'estomac est plus précoce après vagotomie tronculaire et sélective avec pyloroplastie, qu'après une vagotomie très sélective. Le transit dans l'intestin est considérablement accéléré par la vagotomie tronculaire par rapport à l'état préopératoire (ulcère duodénal). Après vagotomie très sélective, le transit intestinal reste beaucoup moins rapide qu'après vagotomie tronculaire ou sélective avec pyloroplastie. Ces données indiquent que c'est après vagotomie très sélective que l'évacuation et le transit intestinal sont les plus proches de la normale.

1. 3. *Évacuation gastrique et fonction pylorique.*

Les diverses connaissances rassemblées jusqu'ici, relatives aux activités gastro-duodénales, aux mouvements de contenu dans ce territoire et aux divers contrôles exercés à partir du tube digestif lui-même, laissent bien apparaître que dans ce système, l'estomac fournit essentiellement l'élément actif, et le duodénum l'élément de contrôle. Toutefois, le fonctionnement physique de la jonction gastro-duodénale présente encore des obscurités, celui du pylore rassemblant un maximum de controverses. Nous tenterons donc d'en décrire les grandes lignes, au besoin en anticipant sur des connaissances acquises dans d'autres espèces, tant il est exclu à ce jour d'affirmer l'identité du fonctionnement dans diverses espèces comme de décrire des particularités spécifiques de ce mécanisme. On peut admettre généralement que la musculature « pylorique » fonctionne comme

une partie intégrante de la musculature gastrique, et que l'évacuation du chyme gastrique survient sur un mode rythmique imposé par les ondes péristaltiques. Dans le cas particulier de l'Homme, QUIGLEY et LOUCKES (1962) décrivent une pression antrale de repos qui n'excède que de 1 à 2 mm Hg la pression régnant dans le bulbe duodénal. L'approche d'une onde contractile sur l'antrum crée un gradient de pression proximodistal qui n'excède pas 2 à 4 mm Hg (le pylore étant normalement ouvert) mais suffit à faire débiter l'évacuation du chyme. La contraction parvenant à la zone antropylorique elle-même, il y a fermeture progressive de l'anneau pylorique (portion terminale du muscle antral) donc augmentation de la résistance à l'écoulement parallèle de l'élévation de la pression antrale terminale. Cette conjonction conduit à l'accroissement du gradient de pression culminant à un bref paroxysme (20-30 mm Hg) marqué par l'occlusion totale de la lumière pylorique, terme de la contraction et de l'écoulement du chyme. Aussitôt après l'éventuel déclenchement séquentiel d'une contraction duodénale, la musculature pylorique se relâche. Cette description est très proche de celle fournie pour le Chien (CARLSON, 1962 ; CARLSON, CODE et NELSON, 1966) chez lequel l'occlusion pylorique totale serait limitée à 5 p. 100 du temps avec un paroxysme de pression à 10-25 mm Hg. Ces données conduisent donc à retenir que l'état normal du « pylore » est l'état de relâchement avec perméabilité de la lumière et que dans cette situation l'absence d'écoulement n'est le fait que de l'absence d'un gradient de pression. Tout cela ne permet guère d'envisager l'existence d'un véritable sphincter, que l'examen anatomique de la structure pariétale ne peut montrer.

Et pourtant des données contradictoires relatives à la nature du pylore sont régulièrement apportées. Pour BERGER, KOCK et ROSENGREN (1968) le pylore ne paraît pas être un sphincter, puisqu'il réagit par une inhibition à l'injection intraduodénale de glucose, tout comme le font l'antrum et le duodénum. TANAKA (1968) conclut que l'anneau pylorique n'a ni musculature particulière, ni activité électrique propre et qu'il lui est bien difficile de se contracter ou de se dilater. Aussi ne le considère-t-il que comme un rétrécissement canaliculaire du tube digestif. Par contre, BRINK (1960) observe chez le Chien l'existence d'une zone pylorique de 1,1 à 1,6 cm de longueur dans laquelle la pression dépasse d'environ 3 cm H₂O celle qui peut être enregistrée de part (antrum) et d'autre (duodénum). Le canal pylorique paraît être ainsi le siège de ce que plus récemment FISHER et COHEN (1973) appellent une zone de haute pression constituant un véritable sphincter physiologique. Ces derniers auteurs constatent en effet chez l'Homme l'existence d'un segment pylorique de 1,5 cm dans lequel règne une pression moyenne de 5,3 mm Hg. L'acidification duodénale (HCl-0,1 N) accroît la pression pylorique jusqu'à une valeur de l'ordre de 15 mm Hg, avec réduction concomitante du reflux duodéno-gastrique (2 p. 100) par rapport à celui qui existe lors de perfusion saline du duodénum (34 p. 100 du perfusé). Semblables augmentations de la pression pylorique ont été obtenues par FISHER et COHEN (1973) après introduction dans le duodénum d'huile d'olive (augmentation de 269 p. 100), d'acides aminés en solution hypertonique (+ 255 p. 100) ou isotonique (+ 104 p. 100). Par conséquent, face à la conception d'un pylore qui ne serait que le muscle antral terminal, nous trouvons la possibilité d'un sphincter fonctionnel résultant de l'existence d'une zone de haute pression susceptible de relâchement à l'approche du péristaltisme antral et de contraction en réponse à des stimuli endogènes d'origine duodénale. Cette description est encore confirmée chez le Chien par ISENBERG et CSENDES (1972) qui notent sur 1,8 cm de long l'existence d'une zone de haute pression liée à l'existence d'une activité tonique et montrent que ce tonus de base est accru par perfusion endoveineuse de l'octapeptide terminal de la CCK.

Si convaincants que soient les travaux de ces auteurs, ceux de MEHTA, KAYE et SHOWALTER (1974) ne le sont pas moins qui concluent à l'inexistence d'un sphincter défini comme zone de pression élevée par activité tonique. En effet, aucun enregistrement, tant chez l'Homme sain au repos que dans des conditions de libération endogène de sécrétine et cholécystokinine (perfusion duodénale), ne permet à ces auteurs de conclure à l'existence d'un sphincter, en l'absence de toute variation tonique. Face à ces contradictions, ANURAS, COOKE et CHRISTENSEN (1974) apportent des informations d'une nature très différente (relatives à plusieurs espèces) selon lesquelles la musculature pylorique posséderait une innervation adrénergique inhibitrice particulière qui serait absente ou

silencieuse dans les territoires gastriques et duodénaux adjacents. Une telle caractéristique suggère l'existence au niveau du pylore d'une fonction sphinctérienne. Enfin, si l'on revient aux données de FISHER, LIPSHUTZ et COHEN (1973) on peut remarquer que la gastrine accroît l'activité gastrique mais abaisse la pression dans l'anneau pylorique, et à l'inverse que sécrétine et CCK-PZ réduisent l'activité gastrique, mais augmentent la pression dans l'anneau pylorique. Ces effets opposés, mais fonctionnellement synergiques sont également révélateurs d'une fonction sphinctérienne. En définitive, s'il est certain que le pylore est un lieu-dit du tube digestif au niveau duquel s'exerce l'ajustement volumétrique des émissions gastriques en fonction du gradient de pression gastro-duodénale, il n'est pas exclu que les fibres musculaires constituant les 2 derniers cm de la musculature antrale possèdent des aptitudes fonctionnelles particulières (innervation, réaction aux influences humorales).

2. — *Chien* (et Chat)

Le Chien, et à un moindre degré le Chat, ont constitué un matériel expérimental abondamment utilisé durant de nombreuses années pour l'exploration des aspects fonctionnels les plus fondamentaux de l'activité gastro-intestinale, ainsi qu'il ressort des divers articles de synthèse (1968) auxquels nous avons antérieurement fait allusion dans notre introduction relative à l'Homme. Comme pour ce dernier, il n'est pas superflu de mentionner l'important apport de techniques telles que la radiographie, depuis GIANTURCO (1931) jusqu'à CARLSON (1962). Toutefois, l'affinement des techniques ayant permis l'intensification des recherches effectuées sur l'homme, les informations relativement récentes sur la fonction motrice gastro-intestinale du Chien sont peu nombreuses. L'absence de motivations économiques d'élevage, comme c'est le cas pour le Porc, explique qu'en définitive les données relatives au transit digestif chez les carnivores soient pratiquement inexistantes, à l'exception du travail de BOGATCH, GUBKIN et GROISMAN (1973).

2. 1. *Activités électriques gastro-intestinales.*

Nous ne reviendrons pas ici sur les nombreux travaux fondamentaux relatifs à l'activité électrique respective de chacune des deux couches musculaires pariétales, à la configuration des ondes lentes...etc. (MILTON, SMITH et ARMSTRONG, 1956 ; BASS, CODE et LAMBERT, 1961 *a* et *b* ; BORTOFF, 1965 et 1967 ; KOBAYASHI, PROSSER et NAGAI, 1967).

2. 11. *Activité normale.*

Au niveau de *l'estomac*, le rythme des ondes lentes est de 4,55/mn chez le Chat et 4,99 chez le Chien selon ROCHE et SANTINI (1970). Aucune activité électrique ne peut être dérivée au niveau du pôle supérieur de l'estomac du Chat. Chez le Chien, la région cardiaque et la majorité du fundus ne seraient le siège d'aucune activité électromyographique organisée, selon ces mêmes auteurs. La propagation, non seulement en direction aborale, mais aussi circonférentielle de potentiels générés par une stimulation de la paroi gastrique chez le Chien éveillé (abolissant les potentiels *pacesetter* spontanés) a permis à KELLY et LA FORCE (1972) de montrer que la tunique musculaire gastrique distale se comporte fonctionnellement comme un syncytium. Par ailleurs, les caractéristiques particulières des potentiels *pacesetter* gastriques, qui sont expérimentalement « manipulables » (induction locale par acétylcholine intra-artérielle — suppression locale par catécholamines intra-artérielles) ont été précisées par DANIEL et IRWIN (1971).

Anatomiquement remarquable par la valeur très élevée du rapport épaisseur pariétale/longueur du viscère (chez le Chat plus encore que chez le Chien) et par l'importance relative très grande de la couche musculaire longitudinale, *l'intestin grêle* du Chien présente un gradient du rythme électrique de base qui évolue de 20,5/mn au niveau duodénal à 17 environ au niveau jénunal et 12 pour l'iléon distal selon RUCKEBUSCH, GRIVEL et SANTINI (1969). Le gradient décrit par SZURZEWSKI, ELVEBACK et CODE (1970) est moins important avec des valeurs de 18,2 à 19,9/mn pour le duodénum et 13,3 à 14,8 pour l'iléon distal. De surcroît ces derniers auteurs décrivent

l'existence d'un plateau de fréquence duodéno-jéjunal d'une longueur variable selon les chiens (les plateaux les plus courts étant associés aux fréquences duodénales les plus élevées). Dans le cas du Chat, WEISBRODT (1974) observe également la présence d'ondes lentes survenant à la fréquence de 18/mn au niveau duodénal et 13/mn au niveau de l'iléon terminal. Il signale l'existence comme chez le Chien, d'un plateau de fréquence. Toutefois cette zone de couplage des ondes lentes peut atteindre chez le Chat une étendue considérable (40 à 60 p. 100 de l'intestin grêle). C'est précisément chez le Chat que JOB, GRIFFING et RODDA (1974) identifient comme origine possible des divers gradients intestinaux la proximité des mitochondries par rapport à la membrane plasmique dans les fibres musculaires longitudinales (génératrices de l'activité électrique lente), ainsi que la densité de ces mitochondries par unité de périmètre cellulaire.

L'activité rapide de l'intestin grêle du Chien à jeun varie de façon rapide et imprévisible avec le temps, alors que la prise de nourriture est suivie d'une organisation relativement stable pour un type de repas donné (Mc COY et BAKER, 1968). L'activité rapide est en général inhibée au début du repas, puis se développe rapidement jusqu'à un maximum atteint en moins de 10 mn. Elle décroît ensuite progressivement en l'espace de 2 heures. Pour un repas liquide (à base de lait) l'activité est beaucoup plus prévisible que chez le Chien à jeun ; la décroissance au-delà du pic précoce est aussi plus rapide que lors d'ingestion d'aliment standard pour chien. On peut noter l'existence d'un gradient d'augmentation de l'activité rapide moyenne dans le sens proximo-distal. Dans le cas du Chat, l'activité rapide de l'intestin grêle présente une caractéristique apparemment unique (WEISBRODT, 1974) de l'organisation spatio-temporelle des potentiels de pointe : la plupart des potentiels de pointe surviennent au cours de la phase de dépolarisation de l'onde lente, accompagnés de contractions phasiques mais indépendamment de ce schéma très classique, on observe aussi chez le Chat à jeun l'existence de bouffées prolongées (4 à 16 secondes) de potentiels de pointe. De telles bouffées sont accompagnées d'une forte contraction tonique ; elles prennent origine au niveau proximal et se propagent en direction aborale à une vitesse croissante (0,08 cm/s au niveau des 2 premiers tiers, et 0,33 cm/s au niveau du tiers distal de l'intestin grêle). De surcroît ces bouffées de potentiels très prolongées offrent la particularité de provoquer au-devant d'elles un ralentissement de la fréquence des ondes lentes, avec altération, voire abolition, du plateau de fréquence.

2. 12. Modifications d'origine nerveuse et humorale.

L'influence de la stimulation des nerfs extrinsèques sur l'électromyogramme gastrique a été précisée par quelques auteurs. AKAGI *et al.* (1972) notent que la stimulation répétitive du *nerf pneumogastrique* chez le Chien entraîne une augmentation de l'amplitude des potentiels lents et une prolongation de l'intervalle entre les pointes. Cependant MIOLAN et ROMAN (1971) distinguent 2 types de fibres vagues : les unes excitatrices dont la stimulation produit une augmentation de l'onde du complexe électrique avec augmentation corrélative de la pression intracavitaire, et des fibres inhibitrices à seuil plus élevé dont l'action (mise en évidence sous atropine) consiste en une diminution importante de l'onde lente et une abolition de tout mouvement au niveau de la couche longitudinale. Ces 2 équipes s'accordent partiellement quant à leurs conclusions sur la *stimulation splanchnique*. Selon MIOLAN et ROMAN (1971) la stimulation du grand splanchnique provoque une augmentation de fréquence du rythme électrique de base avec inhibition simultanée du péristaltisme et diminution d'amplitude de l'onde lente des complexes électriques ; pour AKAGI *et al.* (1972) la stimulation splanchnique entraîne une disparition complète de l'activité électrique durant la stimulation, et dans les secondes qui suivent une activité électrique irrégulière avec réduction de l'amplitude des ondes lentes.

Au niveau de l'intestin grêle, l'importance de la zone pace maker (identifiée comme la zone de plus grande fréquence des potentiels pacesetter), localisée à 5-6 mm en aval du pylore, est mise en évidence par TAYLOR (1971). La suppression de son influence conduit à une désorganisation de la motricité, en particulier de la constance de la conduction distale des potentiels pacesetter et de la propagation associée de ces potentiels et des potentiels d'action correspondant aux ondes

péristaltiques. Par ailleurs, l'interprétation des effets du repas sur l'activité électrique intestinale conduit Mc COY et BAKER (1968) à concevoir l'intervention probable, dans le contrôle de l'activité motrice, de phénomènes nerveux (inhibition initiale) puis d'un ensemble de facteurs : hormones, réflexes locaux, plexus intrinsèques, sécrétions. En tout cas, il y a d'évidence un système de contrôle coordonné mis en œuvre après ingestion de nourriture, qui détermine le nombre de contractions intestinales par unité de temps. La présence de bouffées de potentiels de pointe au cours de chaque cycle du rythme électrique de base, lorsqu'elle est entretenue sur un segment intestinal complet, peut être considérée comme traduisant un état d'hypermotilité (HIATT, GOODMAN et OVERWEG, 1971 *b*).

Parmi les facteurs susceptibles d'affecter l'activité électrique intestinale, il convient de citer la *cohérine*, peptide isolé de la neurohypophyse bovine et testé chez le Chien, qui pourrait être impliquée dans la régulation physiologique normale de la motricité intestinale chez les mammifères (HIATT, GOODMAN et OVERWEG, 1971 *a*; GOODMAN et HIATT, 1972). L'injection endoveineuse de 1 µg/kg de cohérine inhibe dans un premier temps (après 5 s et durant 20 mn) les contractions jéjunales. Puis elle induit environ 1 heure après l'injection et durant près de 5 heures, des contractions rythmiques du jéjunum. L'activité électrique passe alors, chez le Chien à jeun, d'un type relativement aléatoire à un type organisé et cohérent, c'est-à-dire avec propagation des contractions péristaltiques en séquence ininterrompue tout au long d'un segment jéjunal. Chez le Chien sous cohérine, l'instillation de sérotonine dans la lumière digestive induit une simultanéité des potentiels pacesetter au niveau d'un segment donné de l'intestin grêle.

Enfin, l'étude de GARRETT, SCHLEGEL et CODE (1966), concernant l'effet de la quinidine sur la motricité de l'intestin grêle du Chien, est ici intéressante dans la mesure où sont simultanément observés les phénomènes électriques, mécaniques et le transit des contenus digestifs. La quinidine (4 mg/kg) ne modifie pas les rythmes électriques de base de l'intestin grêle, mais accroît en moins d'une minute, et durant 12 à 20 mn selon le site intestinal étudié, l'incidence (de 41 à 96 p. 100) des bouffées de potentiels de pointe qui surchargent la plupart des cycles électriques. Cette augmentation de l'activité rapide coïncide avec l'augmentation du nombre de contractions et avec le raccourcissement du temps de transit dans l'intestin grêle (de 128 à 44 mn en moyenne).

On ne peut guère omettre de citer pour finir l'existence de nombreux et très importants travaux, tels que ceux de ROSTAD (1973 *a* et *b*) ou de CHRISTENSEN, ANURAS et HAUSER (1974) concernant la motricité colique chez le Chat. Mais, obtenues *in vitro* ou chez l'animal anesthésié, ces données n'ont pas véritablement leur place ici.

2. 2. *Activités mécaniques et transit gastro-intestinal.*

Les connaissances relatives à l'activité mécanique gastro-intestinale chez le Chien reposent sur les travaux de REINKE, ROSENBAUM et BENNETT (1967) et ROSENBAUM, REINKE et BENNETT (1967) utilisant des jauges de contrainte. Ces auteurs identifient 3 schémas principaux d'organisation de l'activité contractile au niveau de l'estomac ou de l'intestin grêle : ces activités dites basale, intermédiaire, et intense paraissent correspondre aux activités de type I, II et III classiquement définies chez l'Homme. En période interdigestive, l'activité basale prédomine (60 p. 100), les 2 autres types d'activité étant représentés également dans le reste du temps. L'activité dite intense correspond principalement à une activité propulsive. La période digestive est caractérisée par l'absence virtuelle de cette activité intense. Au cours de la digestion l'activité intermédiaire représente 80 p. 100 du temps et l'activité basale 20 p. 100. Cette importante activité intermédiaire correspond surtout à une fonction de brassage, supposée faciliter la digestion et l'absorption. Si la répartition de ces activités varie considérablement d'un animal à l'autre, la reproductibilité de l'organisation spatio-temporelle de la motricité chez un animal d'un jour à l'autre est remarquable. Par ailleurs, les aptitudes contractiles des couches musculaires ont été définies par les mêmes auteurs lorsque augmente l'amplitude de la contraction : les vitesses de contraction des couches musculaires sont plus faibles au niveau du corps gastrique qu'au niveau de l'antré ; à ces 2 niveaux, la vitesse de contraction de la musculature longitudinale est plus grande que celle du

muscle circulaire ; il en est de même pour le jéjunum et l'iléon, mais l'inverse est observé pour la musculature duodénale. C'est encore avec des jauges de contrainte que RINECKER, CHAUSSY et BRENDÉL (1969) ont étudié la propagation des ondes contractiles du duodénum au jéjunum. Le couplage des activités rythmiques de ces deux territoires est extrêmement étroit, en l'absence de tout pacemaker indépendant au niveau de la jonction duodéno-jéjunale. Les ondes contractiles péristaltiques se propagent sans interruption du duodénum au jéjunum proximal. Cette activité propulsive semble reposer sur la mise en jeu de réflexes muqueux intrinsèques (par l'intermédiaire des plexus intrapariétaux) en réponse à divers stimuli physiologiques (BALDWIN et THOMAS, 1970 ; LENZ, BLOMER et DUX, 1971).

Les relations entre l'activité de la musculature gastro-duodénale et l'évacuation gastrique chez le Chien ont été examinées par WEISBRODT *et al.* (1969). L'évacuation d'un repas d'épreuve liquide à 200 m-osm. de citrate trisodique est beaucoup plus rapide que celle de repas liquides de même osmolarité contenant du glucose ou du citrate trisodique et de l'acide oléique. L'activité contractile la plus élevée de l'estomac, et la plus faible du duodénum, sont observées pour le premier de ces repas, c'est-à-dire celui qui est le plus rapidement évacué. On peut noter au passage la coïncidence des effets du glucose ou d'un acide gras chez le Chien avec les observations faites chez l'Homme. Il résulte de ces données que l'évacuation gastrique semble survenir schématiquement quand l'antré se contracte alors que le duodénum est au repos. De plus il y a une relation directe entre le rythme exponentiel de l'évacuation gastrique et les contractions de la musculature antrale. Par contre le corps de l'estomac ne réagit pas spécialement à aucun des repas d'épreuve et semble se comporter comme un simple réservoir.

Sur ce dernier point, ABRAHAMSSON et JANSSON (1973), puis ABRAHAMSSON (1973) apportent des informations intéressantes quoique obtenues chez le Chat anesthésié. Des tensorécepteurs, localisés dans la paroi antrale, et stimulés lors d'ingestion d'aliment, entraîneraient par voie réflexe vago-vagale une relaxation réceptive du corps gastrique. Par ailleurs, en ce qui concerne l'évacuation gastrique, GROISMAN et BEGEKA (1974) confirment chez le Chien l'importance des effets stimulants de la distension gastrique et de ceux inhibiteurs liés au réflexe entéro-gastrique. Selon ces auteurs, la vitesse d'évacuation gastrique est en relation directe de la valeur de la surface du volume physique constitué par le contenu intragastrique (en application de la loi de LAPLACE). Par un calcul théorique, fondé sur l'assimilation de l'estomac en cours d'évacuation à un cylindre dont le diamètre décroît, ils parviennent à démontrer qu'en l'absence de réflexe entéro-gastrique la vitesse d'évacuation gastrique ne peut que croître, en accord avec les résultats expérimentaux. Enfin, il est à remarquer que la suppression expérimentale du réflexe entéro-gastrique entraîne non seulement l'accélération de l'évacuation, mais aussi une augmentation de la densité du chyme évacué.

Au niveau de l'intestin grêle, SUMMERS et HELM (1974) ont mis en évidence chez des chiens porteurs d'une anse iléale de BIEBL les relations d'étroite dépendance qui lient le flot des digesta à l'activité électromyographique de l'intestin grêle, et à travers celle-ci à la prise alimentaire.

2. 3. *Effets des hormones gastro-intestinales.*

La pentagastrine comme la gastrine 1 humaine (2,5 µg/kg/SC) augmentent la fréquence moyenne des potentiels pacesetter gastriques. Elles augmentent également l'incidence moyenne des bouffées de potentiels de pointe. Mais elles n'affectent pas la vitesse de propagation des potentiels pacesetter au niveau du corps (0,3 cm/s) ou de l'antré (1,7 cm/s) gastriques (KELLY, 1970). En cas de perfusion endoveineuse (0,1 µg/kg/mn) leur action apparaît en 2 mn, et persiste 3 à 5 mn après l'arrêt de la perfusion. Parallèlement, les conséquences au plan du transit sont inattendues : la pentagastrine (0,1 µg/kg/mn, IV) ralentit très largement l'évacuation gastrique d'une solution saline à 365 mOsm/l. (427 ml résiduels au lieu de 280, 15 mn après administration intragastrique d'un volume de 500 ml) selon DOZOIS et KELLY (1971). Parallèlement, la pentagastrine abolit ou réduit l'effet de cette instillation saline sur le rythme électrique de base antral et duodénal (diminution de la fréquence). On constate ainsi chez le Chien, sous l'influence de la

pentagastrine, à la fois une augmentation de l'activité motrice gastrique et un ralentissement de l'évacuation gastrique. Ce dernier point s'accorde mal par ailleurs avec la baisse de pression dans l'anneau pylorique accompagnant l'accroissement de motricité sous l'influence de la gastrine (FISHER, LIPSHUTZ et COHEN, 1973). Il s'agit donc là une fois de plus d'apparentes contradictions entre les résultats expérimentaux. Notons, pour en terminer avec la gastrine, que l'antré n'est pas le seul tissu gastro-intestinal qui contienne et libère cette hormone (WATSON *et al.*, 1974) chez le Chien.

Récemment, LEE, HENDRICKS et CHEY (1974) ont décrit (pour des doses de 0,25 à 2 $\mu\text{g/kg/h}$ pendant 30 mn) des effets excito-moteurs (enregistrement par jauge de contrainte) de la pentagastrine, de l'octapeptide de la CCK, et de la motiline, à la fois sur l'antré gastrique et la seconde portion du duodénum. D'autre part, utilisées à raison de 1 $\mu\text{g/kg/h}$, ces 3 hormones augmentent l'amplitude des ondes lentes et le nombre moyen des potentiels de pointe, également dans ces deux territoires. On peut noter que la motiline se révèle la plus puissante de ces 3 hormones gastro-intestinales. Mais, par une apparente contradiction à nouveau, l'octapeptide de la CCK dont on vient de signaler les effets excito-moteurs serait capable, tout comme la CCK elle-même (3 U/kg/h), d'inhiber l'évacuation gastrique d'une solution saline (DEBAS, FAROOQ et GROSSMAN, 1974). Cet effet est considéré par les auteurs comme physiologique. Du reste, le tryptophane qui induit la libération endogène de CCK, inhibe également l'évacuation gastrique.

En ce qui concerne enfin la sécrétine, celle-ci inhibe simultanément les activités motrices antrales et duodénales déclenchées par la prise de nourriture, l'inhibition étant surtout importante au niveau de l'antré (WALKER, STEWART et BASS, 1972). Pour LEE, HENDRICKS et CHEY (1974) la sécrétine utilisée seule est sans influence sur une motricité basale. Elle peut par contre réduire de 50 p. 100 une activité motrice stimulée par la gastrine ou la motiline par exemple.

2. 4. Effets de la vagotomie, de la pyloroplastie et de l'antrectomie.

Parmi les nombreux travaux consacrés aux effets de divers actes chirurgicaux sur l'évacuation gastroduodénale, certains d'entre eux sont plus particulièrement significatifs quant aux mécanismes qui contrôlent cette évacuation. Selon NAGAOKA (1968), la *vagotomie* est à l'origine d'une hypomotilité ou d'une hypotonie gastrique, en l'absence de pylorospasme primaire. Cette hypomotilité conduit à une stase gastrique. La rétention peut alors avoir comme conséquence secondaire le pylorospasme, qui correspond à une excitation anormale de la région pylorique par suite de l'élévation de la pression intragastrique. L'existence d'une hypotonie gastrique reste controversée puisque BRAND *et al.* (1972) nient son existence après vagotomie tronculaire bilatérale. Pour KILBY et GRIFFITH (1971) la transection gastrique, à quelque niveau que ce soit, ne modifie nullement le rythme de l'évacuation gastrique, si les fibres vagues sont préservées. Par contre si les fibres vagues sont également sectionnées à mi-hauteur de l'estomac, une stase gastrique importante se développe. Si la section vagale est pratiquée à la jonction de l'antré et du corps gastrique la stase est faible ou absente. Enfin, pour WILBUR et KELLY (1973), comme pour GLEYSTEEN et HALLENBECK (1974), la vagotomie gastrique proximale perturbe moins la motricité et l'évacuation gastriques que ne le font la vagotomie gastrique complète ou la vagotomie tronculaire. Selon WILBUR et KELLY (1973) le rôle clé d'une portion proximale de l'estomac possédant son innervation vagale est de réguler l'évacuation gastrique des liquides en contrôlant la pression gastrique transmurale; celui de l'antré vagalement innervé est de réguler l'évacuation des solides par le contrôle de la contraction antrale terminale.

L'influence de l'antrectomie sur l'évacuation gastrique (DOZOIS, KELLY et CODE 1971) diffère très nettement selon la nature des contenus gastriques. L'évacuation des liquides est faiblement accélérée (19 mn au lieu de 25 mn pour l'évacuation de 50 p. 100 des 500 ml de NaCl-154 mM administrés). Par contre, l'évacuation des solides (sphères de plastique) est fortement accélérée (1 h au lieu de 4 pour l'évacuation de 50 p. 100) et toute rétropulsion est abolie.

Au cours des périodes interdigestives, la *pyloroplastie* réalisée seule, abolit l'inhibition réflexe du duodénum en réponse à la contraction antrale, et ces 2 territoires se contractent simulta-

nément. L'association de la vagotomie ne modifie pas ces effets de la pyloroplastie. Au cours des phases de digestion la même contraction simultanée de l'antré et du duodénum, non influencée par la vagotomie, apparaît. Mais la prolongation de l'évacuation par l'adjonction de graisse au repas, constatée lors de pyloroplastie isolée, disparaît lorsqu'il y a vagotomie associée. En fait la pyloroplastie conduit à une suppression de la pression différentielle entre l'antré et le duodénum qui ne constituent plus dès lors qu'un seul compartiment.

Enfin dans le cas de gastro-jéjunostomie, KELLY, MORLEY et WILBUR (1973) observent que l'évacuation gastrique de solutions salines (154 mM-NaCl) ou glucosée (500mM glucose) est ralentie après gastro-jéjunostomie antrale alors que seule est freinée celle de la solution saline dans le cas de gastro-jéjunostomie concernant le corps gastrique. D'autre part l'évacuation nette des solides n'est pas modifiée en dépit du large stoma-gastrojéjunal, tandis que celle des liquides est ralentie en raison de la véritable recirculation qui s'établit.

3. — *Porc*

A l'opposé des carnivores, le Porc est un animal pour lequel les données concernant les phénomènes moteurs sont relativement peu nombreuses alors que de très nombreux travaux concernent directement leur résultante, le transit digestif, et associativement la digestion à divers étages du tube digestif.

3. 1. *Les phénomènes moteurs.*

3. 11. *Description des phénomènes électriques et mécaniques.*

Les activités électriques gastro-intestinales chez le Porc ont été décrites par LAPLACE (1972 b). Comme chez l'Homme ou le Chien, l'activité rythmique (rythme électrique de base) et l'activité rapide (potentiels de pointe) sont identifiables sur l'estomac et l'intestin grêle. Au niveau gastrique, toutefois, toute la région du cul de sac gauche et une partie du corps de l'estomac sont dépourvues d'activité électromyographique organisée à l'exception de la région du « capuchon » où peut être dérivée dans les 30 à 60 mn consécutives au repas une activité très particulière (4 à 6 bouffées d'une durée de 10 à 30 s, constituées par des ondes rapides et macrovoltées). Sur la partie distale du corps et l'antré gastrique, les potentiels pacesetter, d'amplitude croissante en direction du pylore, surviennent avec une fréquence moyenne de 3,8 par mn. Les fluctuations de ce rythme chez un même animal sont relativement limitées par rapport aux différences observées d'un porc à l'autre (3,4 à 4,5 par mn).

Le rythme électrique de base dérivé tout au long de l'intestin grêle constitue un gradient continu, décroissant dans le sens proximo-distal, en l'absence de tout plateau duodéal de fréquence. Les valeurs observées au niveau du duodénum proximal sont en moyenne de l'ordre de 17,1 cycles/mn ; elles ne sont que de 11,2 cycles/mn en moyenne au niveau de l'iléon distal, ce qui représente une diminution de 34,3 p. 100 par rapport à la fréquence duodéale. Par rapport à ces données recueillies chez des porcs de 70 à 90 kg (race *Large White*) le gradient observé chez des porcelets sevrés pesant 24 à 29 kg est significativement différent (décroissance de 38,6 p. 100). L'origine de cette différence selon l'âge des animaux réside dans une fréquence du rythme électrique duodéal plus élevée (18,3 cycles/mn) chez les jeunes porcelets. Ces rythmes électriques dérivés quotidiennement en 6 ou 7 points de l'intestin grêle sont sujets à fluctuation d'un jour à l'autre. La plage de variation est cependant d'une étendue variable d'un porc à l'autre.

L'activité rapide, caractérisée par des bouffées de potentiels de pointe se succédant à la fréquence maximum imposée par les potentiels pacesetter, est au niveau de l'estomac, et de l'antré en particulier, surtout importante au cours des 2 premières heures après le repas. L'organisation de l'activité rapide de l'intestin grêle se présente sous trois formes distinctes : un premier type se caractérise par l'occurrence irrégulière de brèves bouffées de potentiels de pointe de faible intensité ; le second type correspond à un phénomène mécanique de segmentation rythmique

avec des bouffées de potentiels de pointe très fournies accompagnant chaque onde lente. Enfin une troisième organisation est représentée par une décharge prolongée de potentiels de pointe, susceptible de couvrir 3 à 4 cycles électriques, et à la suite de laquelle survient une phase de silence de 30 à 60 s.

Les phénomènes mécaniques associés à ces divers types d'activité électrique ont également été observés soit par inclusion dans les couches musculaires de microballonnets (AUFFRAY, 1965; AUFFRAY, MARTINET et RÉRAT, 1967) soit à l'aide de cathéters ouverts dans la lumière digestive (LAPLACE, 1972 *b*). Dans tous les cas, les fluctuations de pression au niveau de l'estomac, se succèdent à la fréquence maximum de 3 à 4 par mn. Au niveau jéjunal, l'activité mécanique régulière de segmentation est enregistrée à un rythme voisin de 13 par mn. L'activité propulsive, contrôlée par écoulement au niveau d'une fistule, survient de façon irrégulière dans le temps sous forme d'ondes de pression de grande amplitude mono ou plus souvent biphasiques. Dans certains cas, ces ondes surchargent des augmentations de tonus, et correspondent alors à la propulsion de contenus à haute teneur en matière sèche. Ce dernier phénomène paraît correspondre au 3^e type d'organisation de l'activité électrique rapide décrit précédemment.

3. 12. *Facteurs de variation de l'activité électrique.*

Hors de la variabilité entre porcs où d'un jour à l'autre chez le même animal, les seules variations des rythmes électriques décrites chez le Porc concernent le *rythme électrique de base* de l'estomac au cours du repas ou sous l'influence d'hormones gastro-intestinales. Chez le Porc recevant des repas naturels, une augmentation significative de la fréquence des potentiels pacesetter n'existe qu'au cours de la durée du repas lui-même (LAPLACE, 1974 *a*). Hors de ces étroites limites de temps, les modifications post-prandiales occasionnellement observées relèvent strictement de caractéristiques individuelles. A l'instar de l'effet de l'ingestion d'un repas naturel sous forme diluée, l'instillation intragastrique de 50 ml de solution saline (9 g/l) ou de 50 ml de suc pancréatique de porc induit une augmentation significative de la fréquence des complexes électriques dérivés au niveau de l'antra chez le Porc en période interprandiale. Par contre dans ces mêmes conditions, l'instillation intra-duodénale de 50 ml de solution salée (9 g/l) ou glucosée (100 g/l) est sans influence significative sur cette même fréquence. Nous avons déjà souligné dans la discussion de ces résultats (LAPLACE, 1974 *a*) l'opposition des effets obtenus chez le Porc et de ceux décrits chez l'Homme (COUTURIER *et al.*, 1972; MONGES et SALDUCCI, 1972) pour les instillations intra-gastriques. Indépendamment de la différence d'espèce (Homme, Porc) et d'état fonctionnel digestif (Homme à jeun, Porc en phase interprandiale) cette totale divergence conduit à remettre en question la validité de « repas d'épreuve liquides » pour l'étude chez l'Homme de l'effet du repas sur la motricité gastrique.

L'influence de certaines hormones gastro-intestinales sur le rythme électrique de base gastrique du Porc a également été étudiée. Toutefois là encore l'interprétation des effets de l'injection d'hormones exogènes, par rapport à la gastrinémie ou à la libération de sécrétine endogène, reste délicate. En effet, peut-on admettre que la sensibilité du tissu-cible (en l'occurrence la couche longitudinale génératrice de l'activité électrique lente) soit la même lors d'injection d'hormone exogène chez un sujet à jeun, ou lors de libération endogène chez un sujet dont les couches musculaires subissent la tension résultant de l'ingestion du repas qui a déclenché cette sécrétion.

La sécrétine, administrée par voie endoveineuse à raison de 0,125 à 1,0 U/kg diminue la fréquence moyenne des complexes électriques gastriques du Porc selon une relation dose-effet très étroite. L'effet de l'injection unique, maximal à la 4^e mn, dure au total de 6 à 9 mn selon la dose. La dose la plus forte est au plus susceptible de suspendre totalement l'électrogenèse durant plusieurs minutes (ROZE *et al.*, 1972). La vitesse de conduction des complexes électriques (de l'ordre de 6 mm/s chez le Porc à jeun) est également réduite de manière significative par ces injections.

L'action de la pentagastrine (ROZE *et al.*, 1973) est plus complexe. Chez l'animal à jeun, la fréquence des potentiels pacesetter est accrue, et leur vitesse de propagation réduite. Alors que

les bouffées de potentiels d'action ne sont pas sensiblement augmentées au niveau de l'antré, une activité rapide rythmée est provoquée au niveau du corps gastrique. Chez le Porc alimenté par contre, l'activité rapide spontanée de l'antré prépylorique est totalement inhibée durant 2 à 5 mn après une injection rapide (0,062 5 à 0,5 $\mu\text{g/kg IV}$) tandis qu'une activité rapide rythmée est dérivée au niveau du corps gastrique. L'augmentation de fréquence après l'injection est conservée chez l'animal alimenté. Il est particulièrement intéressant de rapprocher ces résultats des données récentes de STADAAS, SCHRUMPF et HAFNER (1974). En effet ces auteurs constatent que l'antré gastrique d'une part, et la région du corps-fundus d'autre part répondent différemment à la distension. L'adaptation plus rapide, avec moindre élévation de la pression basale au niveau du corps et du fundus montre que c'est cette portion de l'estomac qui assume principalement la fonction de stockage. Or la distension gastrique provoque parallèlement à l'hypermotilité gastrique une forte augmentation de la gastrinémie chez tous les porcs, sous réserve d'une innervation vagale intacte. On peut noter l'opposition entre cette donnée et l'absence de variation de la gastrinémie lors de distension gastrique chez l'Homme (SCHRUMPF et STADAAS 1974).

La confrontation des données disponibles chez le Porc conduirait donc à interpréter l'élévation de la gastrinémie comme responsable plus particulièrement d'une augmentation de l'activité de brassage de l'estomac lors de sa distension. Cette possibilité demande cependant confirmation dans les conditions physiologiques de distension de l'estomac liée à l'ingestion d'un repas naturel. Mais il n'est pas exclu par ailleurs que les multiples contradictions déjà relevées dans la littérature, par exemple au sujet des effets de la gastrine, résultent d'une recherche des effets moteurs sur des portions différentes de l'estomac selon les auteurs.

L'importance respective des divers types d'*activité électrique rapide* est différente selon les territoires intestinaux considérés et selon l'âge (donc par voie de conséquence l'alimentation) des porcs (LAPLACE, 1972 b). Chez les jeunes animaux, l'activité dispersée est la plus fréquemment observée pour tout l'intestin grêle, suivie par l'activité rythmique. Chez les porcs de 80 kg l'activité dispersée n'est qu'exceptionnellement importante et reste surtout le fait des portions proximales de l'intestin grêle. Par contre, l'activité rythmique et l'activité typiquement péristaltique se partagent l'essentiel de la motricité jéuno-iléale. Par rapport à la répartition observée chez le Porc de 80 kg pour un aliment de croissance (orge : 35 ; blé : 15, maïs : 15 p. 100) la distribution d'un aliment de finition (orge : 66,5 p. 100) entraîne une augmentation relative de l'activité typiquement propulsive. Par ailleurs l'activité rapide, globalement réduite lors de vacuité digestive, s'avère très sensible à l'influence de la quantité ingérée. L'activité rythmique paraît la plus indépendante de ce facteur puisqu'elle se manifeste toujours sous la forme de périodes d'une durée de 5 à 8 mn et au nombre de 4 à 5 par heure chez le Porc alimenté, ou au nombre de 1 à 2 par heure chez le Porc à jeun.

3. 13. *Contrôle de la motricité gastro-duodénale.*

L'exploration des mécanismes de contrôle de l'activité gastro-duodénale est particulièrement intéressante. Sur la base des phénomènes mécaniques, AUFRAY, MARTINET et RÉRAT (1967) observent un relâchement temporaire de l'anneau pylorique au cours du repas lui-même, ce qui autorise une évacuation gastrique très précoce de l'aliment ingéré. Une activité motrice rythmée de la région antro-pylorique dans son ensemble correspondant à l'activité électrique rapide présente au cours de la quasi totalité des cycles électriques (LAPLACE, 1972 b), est observée durant les 2 premières heures après le repas. Par la suite apparaissent en alternance périodes de repos et périodes d'activité rapide. Ces périodes de repos de la région antrale ont été identifiées, par enregistrement de la motricité sur animal porteur d'une fistule duodénale, comme correspondant au passage et au séjour dans le duodénum de contenus digestifs à forte prédominance de matériaux solides. Ces phénomènes, identiques pour l'antré et la région pylorique, et témoignant de leur fonctionnement unitaire, sont la manifestation du réflexe inhibiteur, d'origine duodénale, de la motricité antro-pylorique. Au demeurant ces phases de repos par inhi-

bition peuvent être reproduites, chez le Porc fistulé, par introduction directe dans le duodénum de contenus digestifs à forte teneur en matière sèche. La durée et l'intensité de l'inhibition apparaissent ainsi fonction du volume et de la nature des matériaux digestifs présents dans le duodénum, comme du degré de réplétion de l'estomac qui exerce à l'inverse un effet excitomoteur sur la région antro-pylorique. La démonstration corollaire de l'importance de ce réflexe inhibiteur d'origine duodénale est apportée par l'entretien d'une motricité antro-pylorique active dans le cas de dérivation des contenus au niveau d'une fistule duodénale haute (AUFFRAY, MARTINET, RÉRAT, 1967).

Une autre approche de ces mécanismes est constituée par la comparaison des activités électriques rapides antrales et duodénales lors de l'ingestion d'un même aliment proposé sous des dilutions très différentes (proportions 1/1 ou 1 pour 3 parties d'eau), conditions qui affectent donc le volume total de l'ingéré et la consistance des contenus évacués vers le duodénum (LAPLACE, 1971 a). La mise en jeu simultanée de ces 2 facteurs antagonistes fait que, au niveau de l'antra proximal, l'activité rapide est très importante pendant une période plus prolongée pour l'aliment le plus épais. Mais au niveau juxta-pylorique, le phénomène d'inhibition masque la stimulation mécanique antrale, et explique la diminution particulièrement précoce de l'indice de motricité pour l'aliment le plus épais. Parallèlement on observe au niveau duodéal une intensité très supérieure des activités rapides par rapport à celle observée avec l'aliment dilué.

À côté de ces phénomènes témoignant de l'intervention de mécano-récepteurs, la composition de l'aliment est susceptible de modifier les activités électriques rapides (LAPLACE, 1971 a). La distribution d'un aliment comportant en particulier du maïs dont l'amidon est particulièrement bien hydrolysé *in vivo* comme *in vitro* (FEVRIER, RÉRAT, AUMAITRE, 1971 ; DERRIEN-GALLANT, AUMAITRE, 1971) conduit, par rapport à un aliment dépourvu de cette céréale, à une réduction globale de l'activité antrale, avec intense activité duodénale simultanée, durant les 2 premières heures après le repas. En pareil cas, l'origine de l'inhibition antrale doit être recherchée dans la rapidité d'hydrolyse de l'amidon de maïs dans le duodénum proximal, et reliée à l'intervention consécutive de la stimulation des osmorécepteurs par le glucose libéré. Cette inhibition antrale est à l'origine d'une certaine lenteur de l'évacuation gastrique, d'où résulte la lenteur relative de l'absorption du glucose après ingestion de cet amidon (RÉRAT, AUMAITRE, 1971) par rapport à d'autres amidons pourtant moins rapidement hydrolysés.

3. 2. *Les mouvements des contenus digestifs.*

Les travaux réalisés dans ce domaine sur le Porc sont de plusieurs ordres, selon les techniques ou associations de techniques mises en œuvre : temps de rétention dans tout ou partie du tube digestif, évolution qualitative et quantitative des contenus digestifs à divers niveaux du tractus gastro-intestinal (avec ou sans étude de digestibilité), étude des mécanismes de contrôle du transit et en particulier de l'évacuation gastrique.

3. 21. *Temps de rétention.*

CASTLE et CASTLE (1956), utilisant un régime à 85,3 p. 100 de matière sèche, 16,5 p. 100 de protéines brutes et 6,5 p. 100 de cellulose brute, ont défini chez le Porc en croissance les temps nécessaires à l'excrétion de 5 p. 100 du marqueur associé au repas (20,3 h pour le repas du matin et 21,5 h pour le repas du soir) et de 95 p. 100 du marqueur (52,2 h ou 53,5 h). Ces temps 5 et 95 p. 100 ne sont pas significativement plus faibles pour les repas du matin. Les variations entre les porcs sont plus nettes pour le stade 5 p. 100 que pour le stade 95 p. 100. Les temps moyens de rétention (coefficient R), selon l'heure du repas, diffèrent cependant significativement : 33, 1 h pour le repas du matin, et 35,2 h pour le repas du soir. Des données sont également apportées dans le cas de truies (20 mois, environ 250 kg) pour le repas du matin : 38 h pour 5 p. 100, 68 h pour 95 p. 100 et temps moyen de rétention (coefficient R) de 51,1 h. Dans une seconde série de travaux (CASTLE et CASTLE, 1957) il est montré chez le Porc en croissance que le temps de rétention moyen (R) décroît de 32,3 h à 25,8 h quand, pour une même dilution du poids d'aliment sec,

la quantité ingérée de celui-ci croît de 0,5 à 1,5 fois la ration normale. Dans ces limites, il n'y a pas de variation significative associée de la digestibilité de la matière sèche ni de celle des protéines brutes. Il est également démontré que l'augmentation de 1,5 à 3,75 fois de la dilution d'une même quantité d'aliment sec conduit aussi à une réduction de 32,5 h à 27,1 h du temps de rétention moyen (R) en l'absence de variation de la digestibilité de la matière sèche et des protéines brutes. Enfin, la distribution d'un repas comportant une quantité d'eau constante mais une quantité croissante d'aliment sec (faisant varier le poids de la ration de 0,6 à 1,5 fois le poids normal) conduit à une très forte réduction (35,0 à 23,2 h) du temps de rétention (R) avec augmentation de la digestibilité de la matière sèche mais sans modification significative de la digestibilité des protéines. Par conséquent, toute augmentation de l'ingéré, au moins dans les limites indiquées, entraîne une accélération globale du transit digestif sans la moindre modification de la digestibilité des protéines. Il est enfin à noter que pour 2 aliments comportant 5,6 ou 10,9 p. 100 de cellulose brute et pour lesquels la digestibilité de la matière sèche est significativement différente, le temps moyen de rétention reste analogue (31,9 et 30,2 h respectivement). Au demeurant, KEYS (1972) note que 92 p. 100 des protéines brutes sont digérées avant d'atteindre l'iléon, quelles que soient les proportions de cellulose, hémicellulose et amidon de la ration, et la vitesse de transit pour chaque type d'aliment utilisé.

D'autres informations sont apportées par ENTRINGER (1971) pour des régimes à 16 ou 18 p. 100 de protéines contenant de l'amidon, du lactose ou du glucose. D'une manière générale, cet auteur considère que la digestibilité tend à croître quand le rythme de passage moyen dans le tube digestif ralentit. Pour des régimes à 18 p. 100 de protéines, la digestibilité de l'azote la plus élevée est obtenue avec incorporation de 20 p. 100 d'amidon (temps de passage moyen 24,56 h). Elle est plus élevée avec 20 p. 100 de lactose (temps de passage 22,56 h) qu'avec 20 p. 100 de glucose (temps de passage 20,06 h). Mais pour des régimes à 16 p. 100 de protéines et 50 p. 100 d'amidon ou de lactose, des vitesses moyennes de transit analogues sont observées alors que la digestibilité apparente moyenne de l'azote est beaucoup plus élevée lors d'incorporation d'amidon. L'utilisation dans l'alimentation du Porc de mélasses riches en sucre (sirop de canne inverti) et de levures « torula » a également fait l'objet de quelques observations (CARRILLO et BENAVIDES, 1971). Le temps de rétention moyen d'un régime à 68,2 p. 100 de mélasses et 29,3 p. 100 de levures est de 47,7 h contre 42,8 h pour un régime à 78,2 p. 100 de maïs et 19,5 p. 100 de levures. Les coefficients de digestibilité apparente sont analogues mais la teneur en matière sèche des fèces est nettement plus faible lors d'ingestion de mélasses. Enfin, on peut noter que la gastrectomie totale chez le Porc recevant un régime à 16 p. 100 de protéines, entraîne une réduction de 14 p. 100 de la digestibilité des protéines sans affecter considérablement le transit digestif puisque le temps de passage moyen, de 24 h chez le témoin, est de 26,8 h chez le gastrectomisé (CUNNINGHAM, 1967). Mais l'addition de 15 p. 100 d'huile au régime conduit à une légère accélération du transit chez le Porc gastrectomisé (22,3 h) au lieu de la forte augmentation du temps de rétention observée chez le Porc normal (46,7 h).

3. 22. *Évolution qualitative et quantitative des contenus au long du tractus digestif.*

Au niveau de l'estomac, l'influence de la taille des particules alimentaires sur certaines caractéristiques physiques du contenu a été décrite par MAXWELL *et al.* (1972). Utilisant l'eau tritiée, chez des porcs de 165 kg porteurs d'une fistule gastrique ou des porcs de 95 kg sacrifiés 4 h après le repas, ces auteurs mettent en évidence la distribution uniforme de l'eau dans les contenus gastriques lorsque le maïs de la ration est finement moulu. À l'inverse est observé, pour un broyage grossier, un gradient marqué de l'activité spécifique de l'eau gastrique avec les valeurs les plus faibles dans la région œsophagienne et la région fundique adjacente. À ce gradient de l'eau est associé un gradient de pH. D'une façon générale le pourcentage d'humidité, dans toutes les régions gastriques, est plus élevé pour le régime le plus finement broyé, ce qui implique une plus grande fluidité des contenus. Cette influence de la taille des particules s'étend au-delà de ce seul phénomène de distribution de l'eau. Les séjours gastrique et colique des particules alimentaires sont

d'autant plus longs que les particules sont plus grossières et ce temps de séjour élevé dans le côlon ne fait que favoriser la production d'acides gras volatils (CLEMENS et STEVENS, 1974). Mais les caractéristiques du flot des digesta influencent les quantités et non les concentrations respectives des acides organiques.

L'étude de la répartition de la matière sèche et de l'azote dans les contenus gastro-intestinaux de porcs sacrifiés 0 à 18 h après l'ingestion d'un repas à 10 p. 100 de protéines ou d'un repas protéoprive (RÉRAT et LOUGNON, 1963) montre que la quantité totale de matière sèche retrouvée dans le tube digestif, décroît rapidement (1 207 à 553 g pour le régime azoté, 1 147 à 646 g pour le régime protéoprive) dans les 8 h qui suivent le repas, tandis que sa répartition dans les divers segments se modifie. Le pourcentage de la matière sèche totale retrouvé au niveau gastrique, aux stades 1 et 8 h après le repas passe de 59 à 14 p. 100 (régime azoté) ou de 53 à 39 p. 100 (régime protéoprive). Une différence analogue des quantités résiduelles à 8 h (253 contre 76 g) témoigne d'une évacuation gastrique globalement moins rapide en régime protéoprive bien qu'elle soit accélérée au cours des 2 à 3 premières heures. On ne retrouve dans la totalité de l'intestin grêle, en général, que 10 à 15 p. 100 de la matière sèche totale, les quantités correspondantes étant de plus en plus faibles lorsqu'augmente le temps écoulé depuis le repas. Enfin au niveau du gros intestin, une quantité relativement constante de la matière sèche (représentant un pourcentage croissant après le repas) est retrouvée. Elle peut être estimée équivalente à l'indigestible (300 à 400 g) de 4 à 5 repas de 880 g de matière sèche. Les mêmes remarques générales peuvent être faites en ce qui concerne l'azote dans les contenus digestifs. Toutefois, les quantités d'azote retrouvées dans l'intestin grêle constituent une fraction plus importante de l'ensemble (20 à 30 p. 100) que pour la matière sèche. L'examen de la cinétique de disparition de la matière sèche et de l'azote contenus dans l'estomac, conduit à constater que 45 p. 100 de la matière sèche sont évacués dans les 2 h qui suivent le repas azoté. Au-delà est observée une phase de faible évacuation, puis entre 5 et 8 h à nouveau une évacuation rapide qui ne laisse subsister dans l'estomac que 10 p. 100 de la matière sèche. Dans le cas du régime protéoprive l'évacuation initialement un peu plus rapide, devient presque nulle 5 h après le repas, laissant encore 30 p. 100 de la matière sèche dans l'estomac 8 h après ingestion. L'évacuation de l'azote, plus rapide que celle de la matière sèche est aussi plus continue. Quoi qu'il en soit, la description de l'évacuation gastrique (de la matière sèche ou de l'azote) ainsi obtenue est compatible avec l'hypothèse exponentielle dans le cas du régime azoté. Elle ne l'est pas dans le cas du régime protéoprive. Le niveau de l'azote endogène est relativement important au niveau de l'estomac. Dans l'intestin grêle, où la matière sèche est très riche en azote, 60 p. 100 au moins de celui-ci pourrait être d'origine endogène. Ces données sont confirmées par HORSZCZARUK (1971 *b*) qui note que dans les portions médianes et distales de l'intestin grêle la teneur en azote de la matière sèche excède celle de l'aliment et est indépendante de celle-ci (pour des régimes à 19,2, 13,8 et 3,3 p. 100 de protéines brutes). Une grande partie des protéines est du reste absorbée dans le tiers médian de l'intestin grêle, la captation totale de protéines brutes par celui-ci excédant l'ingestion.

A côté de ces résultats obtenus par la technique des abattages, d'autres informations sont apportées par la mise en œuvre simultanée de fistules à divers niveaux de l'intestin grêle. Utilisant 4 régimes à base de proportions variables de poudre de lait écrémé et d'amidon de blé, ZEBROWSKA (1971) observe que la vitesse de passage des ingesta de l'estomac à l'intestin grêle est la plus rapide pour le régime protéoprive (92 p. 100 amidon de blé ; 5 p. 100 cellulose) au cours des premières heures d'évacuation, ce qui confirme les observations de RÉRAT et LOUGNON (1963) ; elle est la plus lente pour le régime contenant à parties égales poudre de lait et amidon de blé. L'azote total dans les contenus d'intestin grêle, de l'ordre de 0,621 à 0,667 g en régime protéoprive et 0,747 à 0,893 pour les autres aliments, est sans relation avec la teneur en protéines de ces derniers, mais tend à augmenter dans les portions distales de l'intestin grêle. La fraction azote soluble dans l'estomac de porcs abattus, pour les régimes poudre de lait seule et poudre de lait-amidon de blé à parties égales, contient 38 à 53 p. 100 de protéines, 20 à 25 p. 100 d'acides aminés libres et environ 30 p. 100 de peptides. Pour les régimes à proportion élevée ou exclusive

d'amidon, il y a 44 p. 100 de peptides et 20 à 30 p. 100 de protéines. Les mesures effectuées sur les digesta prélevés au niveau de canules proximales (1 m à 1,75 m du pylore) fournissent les valeurs suivantes : 14,4 à 17,6 p. 100 de protéines, 38,8 à 43,6 p. 100 de peptides et 37 à 46,6 p. 100 d'acides aminés, indépendamment de la teneur en protéines du régime et de l'heure du prélèvement après le repas. Pour des fistules plus distales, les peptides diminuent à 20-23 p. 100, les acides aminés augmentent jusqu'à 60 p. 100 (à 4,25 m du pylore) puis diminuent tandis que les protéines réaugmentent (à 13 m).

Le débit des digesta en 24 h (HORSZCZARUK, 1971 *c*) au niveau de canules simples proximales représente 2,7 fois l'ingestion alimentaire dans le cas d'un régime à 17 p. 100 de protéines brutes, 4,4 fois pour un régime à 8 p. 100 de protéines, et 2,2 fois pour un régime protéoprive (0,2 p. 100). Par rapport à l'ingéré, il passe dans l'intestin grêle proximal 140 à 325 g de matière sèche supplémentaire et 30 à 80 g de protéines brutes. Les protéines endogènes équivalent à 20 p. 100 des protéines ingérées pour un régime à 17 p. 100, et à 30 p. 100 pour un régime à 8 p. 100 de protéines. Il est à remarquer que la sécrétion de protéines endogènes est nettement plus faible qu'il n'apparaît par la technique des abattages. Enfin, on peut préciser qu'à 11 m du pylore, 52 à 64 p. 100 de la matière sèche et 45 à 61 p. 100 de l'azote ont disparu. Ce type d'études, utilisant plusieurs fistulations simultanées du tube digestif peut être multiplié en fonction de toutes les sources alimentaires (protéiques, cellulosiques ou hydrocarbonées), dont on souhaite étudier la vitesse de passage et la digestibilité dans les divers étages du tube digestif (BRAUDE, LOW et PORTER, 1972 ; BRAUDE *et al.*, 1973 ; KEYS et DE BARTHE, 1974 *a* et *b*).

Quelques travaux enfin ne mettent en œuvre que des fistules de l'iléon, permettant d'apprécier le résultat de la digestion (BAYLEY, CHO, et HOLMES, 1974) et le transit dans l'intestin grêle sans suivre l'évolution qualitative des contenus au long de celui-ci. C'est ainsi que CUNNINGHAM, FRIEND et NICHOLSON (1963) évaluent à 88 p. 100 la quantité de matière sèche digestible et à 91 p. 100 celle des protéines digestibles qui ont été effectivement digérées après avoir traversé l'estomac et l'intestin grêle, dans le cas d'un régime à 20 p. 100 de protéines. Il n'y a que peu de changements dans la composition des digesta passant au niveau de la fistule iléale au cours de la journée. La teneur en matière sèche de ces digesta est beaucoup plus élevée avec le régime concentré que lors d'ingestion de poudre de lait ou de divers hydrates de carbone. L'addition au régime d'huile de maïs réduit la vitesse de passage tout au plus de 6 heures. Selon TKACHEV (1969) chez le Porc de 40 à 50 kg, il passe environ 4,1 l de digesta en 24 h au niveau d'une canule iléale. Ce même débit par 24 h, à 25 cm de la jonction iléo-cœcale est estimé en moyenne à 2 840 ml par HOLMES, BAYLEY et HORNEY (1973) pour des régimes maïs-soja. Selon le maïs utilisé (séché, conservé par l'acide acétique et/ou propionique, ou ensilé) la digestibilité de la matière sèche à ce niveau iléal évolue entre 0,658 (séché) ; 0,706 (ensilé) et 0,717 à 0,728 (conservation par les acides), valeurs qui peuvent être comparées à la digestibilité totale : 0,829 ; 0,861 et 0,877 à 0,881 respectivement. La digestibilité de l'azote, avant l'arrivée des contenus au cæcum, est analogue à celle de la matière sèche : 0,707 (séché) ; 0,757 (ensilé) ; 0,765 à 0,783 (conservation acide). Dans le cas des régimes à base de levure torula et maïs ou mélasses, CARRILLO et BENAVIDES (1971) observent, toujours au niveau de l'iléon distal, un débit de digesta plus important lors d'ingestion de mélasses (1 624 ml) que lors d'ingestion de maïs (688 ml), mais ces débits sont très faibles même compte tenu de la digestibilité élevée enregistrée par ces auteurs (de l'ordre de 85 p. 100 dans l'iléon et 98 p. 100 dans les fèces). Les temps de rétention moyens bouche-iléon pour ces régimes sont compris entre 10,5 et 11,5 h. L'utilisation de canules cœcales fournit à HORSZCZARUK (1971 *a*) pour des porcs de 155-170 kg une digestibilité, mesurée sur les contenus du cæcum, de 72 p. 100 pour la matière sèche, 76 p. 100 pour la matière organique, et 71,7 p. 100 pour l'azote contre respectivement 80,5 ; 83,5 et 75,8 p. 100 dans les fèces. La sécrétion de protéines endogènes dans le territoire cœco-colique est estimée par cet auteur à environ 450 g.

ZEBROWSKA (1973) a tenté enfin de préciser la part du gros intestin dans la digestion et l'absorption des substances azotées lorsque pour certains régimes 30 p. 100 de l'azote franchit

la valvule iléo-cæcale. Il ressort de ce travail qu'une caséine ingérée ou une caséine hydrolysée perfusée dans le duodénum sont également absorbées et utilisées par le Porc ; par contre si la même caséine hydrolysée est perfusée dans l'iléon, elle est dégradée et absorbée par le gros intestin, mais l'azote correspondant est aussitôt excrété par voie urinaire au lieu d'être utilisé par l'animal. La dégradation dans le gros intestin des protéines y parvenant semble donc conduire à des produits inutilisables par l'animal, et la disparition d'azote au cours du transit colique n'est pas nécessairement un profit pour l'organisme.

3. 23. *Description et mécanismes de l'évacuation gastro-duodénale.*

Le rôle essentiel de l'évacuation gastro-duodénale vis-à-vis du transit dans l'intestin grêle et des processus digestifs qui s'y déroulent a suscité l'étude directe de ce phénomène, complémentaire des études de la motricité de ces secteurs digestifs. Ces travaux sont fondés non pas sur les volumes gastriques résiduels comme c'est le cas chez l'Homme (le Porc ne tolérant guère l'aspiration des contenus solides qui sédimentent en région fundique, AUFFRAY, 1965) mais sur les volumes évacués par l'estomac et recueillis au niveau de fistules duodénales proximales (AUFFRAY, MARTINET, RÉRAT, 1967 ; LAPLACE, TOMASSONE, 1970).

Utilisant des fistules réentrantes du type de celles utilisées chez le Mouton par ASH (1962) et des régimes semi-synthétiques (65 p. 100 d'amidon, 17 p. 100 de caséine, 8 p. 100 d'huile d'arachide, 5 p. 100 de cellulose), AUFFRAY, MARTINET et RÉRAT (1967) décrivent une évacuation gastrique biphasique : une phase initiale très rapide débutant avant la fin du repas conduit à l'évacuation dans les 15 premières minutes de 30 à 40 p. 100 du volume ingéré ; puis une seconde phase consiste en une évacuation irrégulière avec émission discontinue de chyme. Ceci revient à constater que 10 à 15 p. 100 de la matière sèche du repas sont évacués très précocement sans subir l'action de la sécrétion gastrique. Cette description ne peut en aucun cas être assimilée à une courbe de type exponentiel, et diffère assez largement des observations faites après abattage des animaux (RÉRAT et LOUGNON, 1963). Cependant, l'interférence de la technique de fistulation paraît probable, du fait de la traction exercée sur un duodénum très bref pour la mise en place des canules par voie abdominale. L'utilisation d'une technique particulièrement adaptée au Porc (fistulation transthoracique et canules spécialement réalisées) conduit à retrouver un processus plus régulier et en première approximation d'allure exponentielle chez des porcs consommant un aliment standard de croissance (LAPLACE et TOMASSONE, 1970). Si l'évacuation gastrique reste très précoce, elle se présente constamment sous la forme discontinue de jets successifs (4 à 5 par fraction de 2 mn au cours des 2 premières heures). Le volume de chacune de ces émissions oscille entre 0 et 40 ml et peut atteindre exceptionnellement 120 ml immédiatement après le repas. Cette discontinuité n'est jamais en défaut, hors le cas d'abreuvement puisque l'ingestion rapide de 500 ml d'eau est suivie de l'émission continue en 5 mn de 370 ml de liquide au niveau de la fistule duodénale. Ce phénomène de « séparation gastrique » des phases solide et liquide est du reste constamment observé. En effet, les émissions de chyme au cours des heures qui suivent le repas consistent en matériaux de consistance extrêmement variable. Ce phénomène, observé quelle que soit la technique de fistulation, peut être expérimentalement influencé. Les liquides précèdent le plus souvent les solides au niveau de la fistule duodénale ; la réintroduction dans le duodénum distal de digesta très épais ralentit ou inhibe l'évacuation, d'autant plus que la vacuité gastrique est plus grande. A l'inverse si l'on ne réintroduit, après filtration, que la phase liquide des contenus, on assiste à l'évacuation de chyme très riche en solides. Enfin, quelle que soit encore la technique de fistulation, les volumes recueillis en 6 à 7 h après le repas représentent 2 à 3 fois le volume des ingesta selon qu'il s'agit de régimes synthétiques ou naturels.

Le cumul en fonction du temps du volume évacué par l'estomac fournit une courbe approximativement symétrique des courbes obtenues chez l'Homme, exprimant la décroissance du volume gastrique résiduel. L'analyse mathématique des résultats ainsi exprimés conduit LAPLACE et TOMASSONE (1970) à décrire ces courbes par une équation polynomiale du 3^e degré du type : $y = b_0 + b_1x + b_2x^2 + b_3x^3$. Les coefficients b_0 et b_2 sont en fait négatifs, les coeffi-

cients b_1 et b_3 positifs. L'interprétation physiologique de ces coefficients peut être la suivante : b_0 rend compte de l'état préalable du système, avec forte propension à une évacuation rapide (b_0 les moins négatifs) en cas de vacuité intestinale ou faible tendance (b_0 les plus négatifs) si la réplétion intestinale préalable au repas est importante. Le coefficient b_1 rend compte de l'intensité initiale du phénomène, en fonction du degré de réplétion de l'estomac lors du repas c'est-à-dire que b_1 est d'autant plus positif et l'évacuation d'autant plus rapide que la réplétion gastrique est plus grande. Le coefficient b_2 traduit l'intervention secondaire des facteurs de contrôle (inhibitions réflexes d'origine intestinale), et exprime donc l'intensité de la décélération de l'évacuation gastrique (b_2 d'autant plus négatif que la décélération est plus forte). Enfin le coefficient cubique b_3 rend compte globalement de l'asymétrie de la courbe de part et d'autre du point d'inflexion. Cette interprétation des coefficients est à l'évidence en accord avec les phénomènes moteurs et leur contrôle au niveau gastro-duodénal tels qu'ils ont été décrits plus hauts. Mais elle est également étayée par l'exploration directe des mécanismes de contrôle de l'évacuation gastro-duodénale.

L'influence de la réplétion gastrique (donc du volume du repas) est aisément observable : le volume évacué pendant les 30 premières minutes est d'autant plus élevé que l'ingéré est plus important, ce qui confirme chez le Porc le fait d'observation ancienne (1898) selon lequel la rapidité d'évacuation des aliments est proportionnelle à la distension de l'estomac. Cette influence se manifeste dans les différences relatives d'évacuation de repas successifs en fonction de l'intervalle qui les sépare ; le volume évacué dans les 30 premières minutes augmente en effet lorsque diminue l'intervalle séparant le repas étudié du précédent. L'influence des facteurs de contrôle d'origine intestinale, anciennement connus eux aussi (1935), est également retrouvée chez le Porc. La non-réinjection, en aval de la fistule, des contenus gastriques dérivés entraîne, par la vacuité intestinale soutenue, une évacuation de l'estomac beaucoup plus rapide que la normale. Cette importance du degré de réplétion intestinale ne se limite pas au seul duodénum. En effet la dérivation des contenus à divers niveaux du jéjunum, sans réintroduction distale, permet de montrer que le degré d'inhibition induite par réplétion duodéno-jéjunale croît avec l'étendue d'intestin proximale au site de dérivation, jusqu'à une distance au pylore de l'ordre de 8 m (AUFFRAY, 1965). Ceci revient à attribuer à ces 8 premiers mètres, et non au seul duodénum, un rôle dans l'inhibition réflexe de l'évacuation gastrique. La présence d'une anse intestinale isolée de 4 m de jéjunum distal (fistule de Thiry Vella), réduisant la longueur de jéjunum fonctionnel, entraîne dans les 15 premiers jours postopératoires une nette accélération de l'évacuation gastrique (LAPLACE, 1971 b). Cette évacuation accélérée qui porte principalement sur la première heure après le repas, disparaît par la suite au-delà de 15 jours. La perfusion de cette anse isolée par une solution d'électrolytes et saccharose provoque un ralentissement considérable de l'évacuation gastrique, dans des conditions où ni l'osmolarité, ni la température du liquide de perfusion ne sont en cause.

La composition de l'aliment affecte très largement l'évacuation gastrique, toujours en accord avec les études de la motricité de ces territoires digestifs. La substitution dans les régimes semi-synthétiques de saccharose ou de glucose à l'amidon (AUFFRAY, MARTINET, et RÉRAT, 1967) ou encore de zéïne à la caséine (AUFFRAY, 1965), permet d'observer des courbes dont l'aspect est toujours caractéristique de l'aliment étudié. Le ralentissement de l'évacuation gastrique lors d'incorporation de glucose est particulièrement important, et supprime même la première phase d'évacuation ultra rapide observée lors de fistulation avec des canules d'ASH (1962) par voie abdominale.

Enfin l'exploration des effets liés aux variations de pH révèle quelques particularités. La substitution d'une solution tampon citrate (pH 2,6) à l'eau de dilution de la ration, abaissant le pH des ingesta à 4, n'induit qu'une légère accélération du transit. Mais un chyme très acide, ou une solution HCl $\frac{N}{20}$ de pH 3,5 introduits dans le duodénum n'inhibent nullement l'évacuation gastrique. Ceci conduit à admettre que chez le Porc, le pH des émissions gas-

triques n'a qu'un rôle mineur (AUFFRAY, MARTINET et RÉRAT, 1967). L'enregistrement continu du pH intra-gastrique (LAPLACE, 1974 b) pour divers types d'aliments (standards ou incorporant des lactosérums secs doux ou acides) tend à confirmer cette conception. En effet, la seule variation importante de la courbe de pH au cours de la journée survient à l'occasion du premier repas du matin. Le nombre des repas, leur importance quantitative et la vitesse de leur ingestion restent sans aucune influence sur les enregistrements obtenus. Seule la composition de l'aliment fournit aux courbes de pH une configuration caractéristique de chacune des formulations utilisées, mais limitée précisément à la variation associée au premier repas. La distribution d'un aliment de finition incorporant 40 p. 100 de lactosérum séché naturellement acide (57° Dornic, 10,5 p. 100 de matières minérales) par exemple, conduit à une image très proche de celle obtenue avec un aliment de croissance standard (céréales-soja) pendant la durée du repas lui-même (LAPLACE et FÉVRIER, 1973 ; LAPLACE, 1974 b).

3. 3. *Transit gastro-intestinal chez le porcelet.*

Chez le porcelet, le temps de passage des matériaux alimentaires dans le tube digestif, analogue à 6 et 17 jours d'âge, n'est pas influencé par le type d'allaitement, naturel ou artificiel (KIDDER, MANNERS et MCCREA, 1961). Cependant le passage dans l'intestin grêle est un peu plus lent en allaitement artificiel, et le temps de séjour dans le côlon un peu plus prolongé. Globalement le temps de transit jusqu'à l'anus (24 à 30 h) est relativement long (KIDDER et MANNERS, 1968) par rapport à des porcs plus âgés et compte tenu de la longueur totale du tractus digestif. Par ailleurs, dans cette même étude cinéradiographique, il est noté une évacuation gastrique très précoce et complète en 90 à 120 mn pour un repas d'épreuve lait et baryum. L'étude récente de la vitesse de passage des composants solubles du régime (avec⁵¹Cr EDTA), chez des porcelets de 15 à 20 kg (CUPERLOVIC, HRISTIC et CMILJANIC, 1972) montre qu'il en reste 78 p. 100 dans l'estomac 1 h après ingestion et seulement 0,1 p. 100 après 4 h (contre 40 p. 100 de la matière sèche à 4 h). Le marqueur de la phase liquide, uniformément réparti dans les 8 premiers mètres de l'intestin grêle au cours des 2 premières heures, tend ensuite à s'accumuler au niveau de l'iléon dont l'activité propulsive est plus lente. La radioactivité présente dans le cæcum 4 h après le repas est notablement plus grande que l'activité totale présente dans les contenus coliques. Pour les porcelets un peu plus jeunes (10 kg), et en utilisant le polyéthylèneglycol (PEG) comme marqueur de la phase liquide d'un repas constitué de 150 ml de lait de vache, BRAUDE, NEWPORT et PORTER (1970) constatent une évacuation pratiquement totale du PEG 3 h après le repas.

Ce point mérite une attention particulière en relation avec le phénomène de coagulation du lait ou de ses substituts dans l'estomac du jeune animal. En effet, après ingestion de lait de truie, transformé dans l'estomac en un coagulum de texture très fine et relativement mou, les principaux nutriments quittent l'estomac très rapidement, la composition du contenu duodénal étant alors très proche de celle du lait de truie (HILL, NOAKES et LOWE, 1969). A l'inverse, le lait de vache donne dans l'estomac du porcelet un coagulum dense et ferme. De ce fait seule la fraction « lactosérum » et en particulier le lactose, quitte rapidement l'estomac, alors que l'évacuation gastrique des protéines et des graisses se trouve retardée. A l'inverse, l'utilisation dans des régimes de sevrage précoce de substituts du lait maternel peut conduire à une évacuation gastrique accélérée des protéines. Ainsi 1 h après le début du repas 30 p. 100 seulement de l'azote ingéré sont retrouvés dans la phase solide des contenus gastriques pour un aliment dont 48 p. 100 des protéines sont apportés par un concentré de protéines solubles de poisson, alors que pour un aliment à base de lait de vache, 70 p. 100 de l'azote ingéré sont encore, au bout d'une heure, dans la phase solide du contenu gastrique (SEVE et LAPLACE, 1975). Le phénomène de coagulation en lui-même est indépendant de la nature de l'acidité, puisque le coagulum est analogue chez des porcelets en milieu conventionnel dont la sécrétion d'acide chlorhydrique n'apparaît guère avant l'âge de 30 jours, mais qui présentent une forte concentration d'acide lactique dans l'estomac, et chez des porcelets élevés en milieu protégé qui sécrètent de l'acide chlorhydrique dès leur première semaine (CRANWELL, NOAKES et HILL, 1968).

Le déroulement de la digestion de la matière sèche et de l'azote chez le porcelet de 28 jours, après ingestion de 150 ml de lait de vache (18,3 g de matières sèches, 765 mg d'azote total et 596 mg d'azote sous forme de caséine) a été décrit par BRAUDE, NEWPORT et PORTER (1970). La formation d'un coagulum est complète en 30 mn. La quantité d'azote et celle de matière sèche dans la fraction soluble décroissent très rapidement entre 15 et 30 mn (4,69 à 0,89 g de matière sèche, 135 à 33 mg d'azote). Une décroissance importante de ces quantités dans la fraction insoluble ne se manifeste qu'après 30 mn. La caséine se trouve initialement presque totalement retenue dans le coagulum. L'évacuation gastrique est cependant pratiquement complète en 2 h. Au niveau de l'intestin grêle, il n'apparaît que très peu de différences dans la distribution ou les quantités totales de digesta présentes à quelque temps que ce soit après le repas. Il n'y a pas non plus d'augmentation significative de la quantité totale d'azote soluble ce qui traduit la digestion et l'absorption rapides des protéines du lait. Du reste, il y a une augmentation considérable des acides aminés libres en région médiane de l'intestin grêle, alors qu'il ne survient dans l'estomac qu'une protéolyse relativement faible.

La rapidité de l'évacuation gastrique paraît soumise à une certaine évolution dans les premières semaines de la vie du porcelet. Ainsi PADALIKOVA (1966), chez des animaux de 5 à 26 jours recevant un régime semi-synthétique riche en énergie, observe une disparition rapide des hydrates de carbone (87,4 p. 100 du lactose ingéré disparaissent en 2 h) cependant que le pourcentage des protéines ingérées, évacuées en 2 h, évolue de 66,7 p. 100 à 6 jours, à 69,1 (11 jours) 74,7 (16 jours), 63,3 (21 jours) et 63,7 p. 100 à 26 jours. L'influence de quelques glucides sur l'évacuation gastrique a également été précisée (REED et KIDDER, 1972) avec des solutions de glucose, galactose, sorbitol ou NaCl (500 ml + 30 mg/ml de PEG après un jeûne de 22 h). Dans le cas de solutions glucosées, l'évacuation la plus rapide est toujours observée pour les plus faibles concentrations. Par ailleurs, le glucose et le galactose sont évacués sensiblement à la même vitesse. Mais, à la différence des résultats observés chez l'Homme par HUNT (1963), le sorbitol est évacué chez le Porcelet plus rapidement que le glucose. Le récent travail de OCHIA (1973) ne fait que confirmer, dans le cas de repas d'épreuve liquides en série, l'existence d'une relation directe entre le volume ingéré et la vitesse de l'évacuation gastrique. Parmi les facteurs de variation qui peuvent être envisagés, l'influence du pH paraît chez le Porcelet aussi discrète que chez le Porc en croissance-finition. Comme nous l'avons par ailleurs souligné (SEVE et LAPLACE, 1975), le pH intragastrique fait l'objet d'observations très diverses, voire contradictoires. L'origine de ces contradictions peut être attribuée à la technique d'étude, à la composition du régime et à son mode de présentation, ou encore au sevrage (SCHULMAN, 1973). Le pH intragastrique de porcelets non sevrés est en général plus élevé après le repas qu'il ne l'est chez des porcelets sevrés. De fait, le pH intragastrique paraît plus dépendant de l'évacuation gastrique que celle-ci du pH, puisqu'une élévation rapide du pH, analogue à celle observée au premier repas du matin, n'est retrouvée pour les autres repas de la journée que pour l'aliment le plus rapidement évacué en raison de sa forte solubilité (SEVE et LAPLACE, 1975).

4. — Rat (et Souris)

4. 1. *Activité électrique gastro-intestinale.*

Les données concernant une étude directe de la motricité gastro-intestinale sont particulièrement rares chez le Rat, une appréciation indirecte par les mouvements des contenus ou d'un marqueur étant beaucoup plus courante. Les caractéristiques de l'activité électrique gastrique sont liées d'une part à l'absence d'activité organisée dans la zone dite du « rumen » (cardia excepté) et à la non-existence d'une différenciation permanente de l'activité à ondes lentes, d'autre part à une double structuration de l'activité électrique au niveau du fundus et de l'antrum (ROCHE et SANTINI, 1970). Un rythme de l'ordre de 5,28/mn provient de la zone pacemaker, et se propage vers le pylore, mais les ondes isolées et de grande amplitude sont exceptionnelles. Un second rythme plus lent (1,56/mn) est issu du cardia ; les bouffées d'ondes rapides qui l'accompagnent,

se propagent jusqu'au pylore puis le long du bulbe duodénal. Le rythme électrique de base de l'intestin grêle est très remarquable par sa rapidité, des valeurs supérieures à 40/mn pour le duodénum et 30/mn pour l'iléon ayant été observées par RUCKEBUSCH, GRIVEL et SANTINI (1969).

4. 2. *Vitesse de passage des contenus digestifs.*

Nombre de travaux concernent les modifications d'ordre pharmacologique chez le Rat, tels que ceux récents de SETLER et SMITH (1969) ou de PURDON et BASS (1973) par exemple. Parmi les travaux de pure physiologie, nous ne retiendrons que quelques-uns. REYNELL et SPRAY (1956) observent au cours des 3 h qui suivent l'intubation de 4 ml d'une solution glucosée dans l'estomac que l'évacuation gastrique se déroule selon une fonction exponentielle du temps. Mais d'importantes variations entre animaux sont enregistrées. Dans l'intestin grêle, ils constatent la rapidité du transit au long de la moitié proximale et son ralentissement important dans la portion distale, avec apparition du marqueur dans le cæcum entre 2 et 3 h. L'utilisation par DERBLOM, JOHANSSON et NYLANDER (1966) d'un détecteur à scintillation déplacé sur l'estomac et l'intestin grêle permet de disposer de courbes de distribution du ^{51}Cr . Leur analyse planimétrique fournit une appréciation quantitative de l'activité propulsive de ces territoires digestifs vis-à-vis de la solution glucosée administrée par intubation. Dans ces conditions, on constate au cours des 5 premières minutes une évacuation gastrique très rapide d'environ 40 p. 100 de la radioactivité. Cette évacuation est ensuite plus lente puisqu'il faut 55 mn supplémentaires pour évacuer une seconde fraction de 40 p. 100 de la radioactivité totale. Globalement, le mode exponentiel de l'évacuation gastrique se trouve encore confirmé. En dépit d'importantes variations individuelles, le front d'avancée du marqueur radioactif franchit dans les 5 premières minutes 60 p. 100 de la longueur totale de l'intestin grêle. La vitesse de déplacement du front radioactif est ensuite beaucoup plus faible puisqu'il faut 60 mn pour qu'il franchisse la totalité de l'intestin grêle sans toutefois entrer à ce stade dans le cæcum. Par conséquent, le transit de ce front dans l'intestin grêle reflète étroitement le rythme d'évacuation gastrique. Le travail de FRANÇOIS, COMPERE et RONDIA (1968) apporte par rapport au précédent des informations plus complètes, puisque concernant le tube digestif entier (gros intestin compris) et obtenues chez des rats consommant un aliment complet (16,5 p. 100 de protéines, 32 p. 100 de sucre et amidon, 4 p. 100 de graisses et 5,5 p. 100 de cellulose brute). Lorsque le marqueur (^{144}Ce) est administré en solution (intubation entre 2 bols alimentaires), il apparaît dans les fèces au bout de 4 h, alors qu'il faut 5 h lorsqu'il s'agit de l'aliment marqué ingéré par des rats à jeun. Cet écart d'1 h est maintenu jusqu'à l'excrétion de 50 p. 100 de la dose initiale, et s'annule alentour d'une excrétion de 75 p. 100. La décroissance de la concentration en marqueur dans les fèces à partir de la valeur maximale est dans les 2 cas une fonction exponentielle. Compte tenu d'une longueur moyenne de 124 cm pour l'intestin grêle et de 35 cm pour le gros intestin, la vitesse globale de passage est estimée à 26,7 cm/h dans le cas de distribution de la solution marquée au ^{144}Ce et à 20,0 cm/h lors de distribution d'aliment marqué au ^{144}Ce . L'excrétion cesse après 48 heures. Au niveau des divers segments du tube digestif, les concentrations en marqueur fournissent des courbes semblables à celles observées pour les fèces (valeur maximale suivie d'une fonction exponentielle décroissante). Dans le cas de l'estomac, 40 p. 100 de la radioactivité totale sont évacués en 1 h (noter la différence par rapport aux 40 p. 100 en 5 mn dans le cas d'une solution intubée à un Rat à jeun), le phénomène se ralentissant ensuite. Au niveau de l'intestin grêle, on note un passage très rapide dans la moitié proximale ; dans le 3^e quart la concentration maximale de marqueur est obtenue en 30 mn (vitesse moyenne 186 cm/h). Dans le quart distal de l'intestin grêle, la vitesse de passage décroît rapidement : 130 puis 106 cm/h pour un aliment marqué, 62 puis 55 cm/h pour une solution marquée. Le mode d'administration du marqueur conserve une influence au niveau du cæcum et de la moitié proximale du côlon (écart d'1 h). Il est curieux d'observer que globalement la vitesse de passage est plus faible pour l'aliment marqué, alors qu'elle est nettement plus élevée au niveau de l'intestin grêle (en moyenne 105 cm/h contre 60 cm/h pour la solution). Cette parti-

cularité tient probablement à l'état de jeûne des rats recevant l'aliment marqué et de ce fait à la vacuité préalable de leur intestin grêle.

Dans le cas du travail de SIKOV, THOMAS et MAHLUM (1969) la comparaison des vitesses de passage chez le nouveau-né et l'adulte est effectuée chez des animaux non à jeun, recevant par intubation une solution de $^{106}\text{Ru-Rh}$. De plus ce travail vise non seulement la description de la vitesse maximum à laquelle les diverses portions du tube digestif sont capables de propulser les contenus (front de radioactivité) mais aussi la description du mouvement de la masse radioactive dans l'ensemble du tractus gastro-intestinal. Si l'on considère le front de radioactivité, on constate que le pourcentage de la longueur intestinale parcouru en fonction du temps ne diffère guère entre le nouveau-né et l'adulte : 50 à 57 p. 100 à 30 mn ; 85 p. 100 à 2 h et 100 p. 100 à 16 h. De fait, les courbes représentatives de la vitesse (dy/dt) ou p. 100 de la longueur franchie par heure en fonction du p. 100 d'intestin franchi, sont très semblables pour les 2 groupes de rats et reflètent la décroissance progressive de cette vitesse au fur et à mesure que la radioactivité atteint les portions plus distales de l'intestin. L'expression de la vitesse en cm/h en fonction de la longueur parcourue en cm, montre cette même décroissance. Mais en ce cas, les courbes représentatives des 2 populations sont très différentes. En effet la distance linéaire totale parcourue au même temps est 2 à 3 fois plus grande chez l'adulte que chez le nouveau-né. Par conséquent si nouveau-né et adulte présentent une vitesse relative analogue, la vitesse absolue, c'est-à-dire la vitesse maximum à laquelle le tube digestif peut propulser les contenus, est beaucoup plus élevée chez l'adulte. Si l'on considère la répartition de la masse radioactive dans les divers segments digestifs délimités pour l'analyse, d'importantes différences de distribution apparaissent entre nouveau-né et adulte. On constate notamment une plus grande rétention dans l'estomac chez le Rat nouveau-né. L'évacuation gastrique répond parfaitement dans les 2 cas à un modèle exponentiel, les 2 modèles étant cependant très différents. La distribution dans les divers compartiments consécutifs d'intestin grêle et de gros intestin est difficile à analyser par comparaison quantitative. L'expression graphique proposée par SIKOV, THOMAS et MAHLUM (1969), utilisant la régression linéaire à partir des valeurs de la quantité de radioactivité évacuée par chaque segment dans un intervalle de temps donné (exprimées en p. 100 de l'activité totale présentée à ce territoire) conduit à constater chez l'adulte un rythme de passage rapide dans la première moitié de l'intestin grêle, plus lent dans le 3^e quart, nettement ralenti dans l'iléon. Au niveau du gros intestin, le passage est un peu plus rapide pour le côlon que pour le cæcum. Chez le Rat nouveau-né la vitesse de passage analogue à celle de l'adulte dans la première moitié de l'intestin grêle est beaucoup plus lente pour la seconde moitié. Le cæcum est pratiquement infonctionnel, tandis que le passage dans le côlon est plus rapide que chez l'adulte. L'expression de ce type de données, relativement séduisante, peut être améliorée par l'utilisation des modèles à compartiments (TOMASSONE et LAPLACE, 1973). Divers travaux concernent au demeurant l'expression mathématique du transit gastro-intestinal, tels que ceux de GOODMAN *et al.* (1952) et de GREVSTEN *et al.* (1969). Enfin, on peut mentionner que chez la Souris, la première apparition du marqueur survient en 2,8 h (2 h chez les femelles et 3,6 h chez les mâles) et qu'en moyenne 50 p. 100 de la dose sont excrétés en 4,58 h (DAWSON, 1972). Dans le cas du Cobaye, BECCARI (1957) décrit une évacuation gastrique répondant encore à un modèle exponentiel.

4. 3. *Variations liées à l'alimentation* (rythme et composition).

Le transit d'un aliment coloré lors du 1^{er} ou du 2^e repas nocturne de rats à jeun depuis 2 h ou 24 h a été observé par WIEPKEMA, ALINGH-PRINS et STEFFENS (1972). Dans ces conditions, l'iléon serait atteint en 5 à 10 mn. Mais ce transfert est indépendant de la présence dans l'estomac d'un aliment provenant de repas antérieurs. Lors d'un second repas survenant alors que l'estomac est simplement rempli (rats soumis à 2 h de jeûne) ou véritablement plein (rats ayant antérieurement jeûné 24 h, donc beaucoup consommé lors du premier repas), l'évacuation rapide d'une partie de l'aliment ingéré à ce second repas survient immédiatement. Elle est suivie par l'évacuation d'aliment provenant du repas précédent. Selon POULAKOS et KENT (1973) l'évacuation

gastrique chez des rats normalement alimentés ou à jeun depuis 24 h est exponentielle dans les deux cas. Elle est cependant beaucoup plus rapide chez les rats à jeun. Il y a par ailleurs des différences considérables dans la distribution au long de l'intestin grêle d'un marqueur administré par voie intra-gastrique. Là encore la vitesse de passage est beaucoup plus grande chez les rats à jeun. Par contre, si le marqueur est administré par voie intraduodénale, la distribution dans l'intestin grêle est la même pour les 2 groupes de rats. La distribution du marqueur est donc fortement influencée par l'évacuation gastrique et par le degré de réplétion préalable du tube digestif. Mais il est à noter que le front d'avancée du marqueur reste peu influencé par l'évacuation gastrique.

L'incorporation dans un régime à 26 p. 100 de caséine de 5 à 20 p. 100 d'une cellulose microcristalline (particules de 40 μ) ne provoque aucune modification de l'évacuation gastrique du Rat (SHURPALEKAR, SUNDARAVALLI et NARAYANA-RAO, 1969). Par contre l'addition de graisses conduit à des effets variables selon la nature de celles-ci. Les graisses composées principalement d'acides gras à longue chaîne sont retenues plus longtemps que les graisses comportant des acides gras à courte chaîne. Parallèlement toutefois, l'évacuation du lactose et celle des protéines ne sont guère modifiées. Mais ces résultats de HARKINS, LONGENECKER et SARETT (1964) sont obtenus pour un régime liquide homogénéisé (lait écrémé, lactose, graisses) chez des rats à jeun depuis 48 h, conditions qui peuvent expliquer la dissociation de l'évacuation des constituants du régime. A noter cependant que la rétention globale du régime augmente, surtout du fait de la rétention des graisses, quand leur taux d'incorporation croît de 4 à 12 p. 100, quelle que soit leur nature. A l'opposé de ces résultats, PIRK et SKALA (1970) observent qu'un repas d'épreuve contenant des triglycérides à chaîne moyenne quitte l'estomac plus lentement qu'un repas d'épreuve contenant des triglycérides à chaîne longue. De plus, les triglycérides à chaîne moyenne impliquent un transit plus lent dans l'intestin grêle et un remplissage retardé du cæcum.

L'influence de diverses solutions sucrées, testée par MEHNERT et FORSTER (1968) conduit à retrouver encore dans tous les cas une évacuation gastrique ralentie lorsque la concentration de l'hydrate de carbone dans la solution-test augmente. A une concentration de 10 p. 100, toutes les solutions sont évacuées de façon sensiblement égale dans les 15 premières minutes. Les différences se manifestent à la 30^e ou 60^e mn, les substances déterminant la plus faible pression osmotique étant évacuées le plus rapidement. Toutefois, l'ordre complet d'évacuation (de la plus rapide à la plus lente) est le suivant : glucose, sorbitol, galactose, fructose, maltose, xylitol, lactose et saccharose, de sorte qu'il apparaît que la pression osmotique n'est pas le seul facteur de contrôle de leur évacuation de l'estomac. La vitesse d'absorption intervient très certainement dans le cas du glucose, du galactose et du fructose. Par conséquent, si le rythme d'absorption du glucose dépend en partie du rythme de son évacuation gastrique (REYNELL et SPRAY, 1956) la réciproque est également vraie puisque l'évacuation est en partie fonction de la vitesse d'absorption dans la mesure où celle-ci réduit rapidement la pression osmotique. Le phénomène de dilution dans l'estomac intervient également dans la mesure où les solutions les plus concentrées sont évacuées plus lentement à 15 mn qu'elles ne le sont à 60 mn.

L'interaction hydrates de carbone-protéines a été étudiée pour des régimes avec ou sans caséine, associés soit à de la banane fraîche soit à des dextrines (ROSENTHAL et NASSET, 1958). Dans ce travail les auteurs observent encore une fois une évacuation gastrique selon un modèle exponentiel, et une absorption des hydrates de carbone qui se présente comme une fonction linéaire de l'évacuation gastrique. Dans les régimes à base de banane ou de dextrine, la présence ou l'absence totale de caséine ne modifie pas significativement l'évacuation gastrique. Dans le cas de la banane, l'évacuation gastrique des hydrates de carbone et leur absorption par l'intestin sont pratiquement complètes en 6 h (93 p. 100 absorbés en présence de caséine et 91 p. 100 en l'absence de caséine). Dans le cas des dextrines, évacuation et absorption (99 à 100 p. 100) sont complètes en 5 h que le régime soit ou non protéoprive. A l'inverse, l'évacuation gastrique et l'absorption des protéines sont très différentes selon que le régime comporte de la banane, des dextrines ou est exempt d'hydrates de carbone. La quantité de protéines évacuées en 1 h en l'absence d'hydrates de carbone équivaut à celle évacuée en 2 à 3 h en présence de dextrines ou en

4 à 5 h en présence de banane fraîche. Le travail récent de BURACZEWSKI *et al.* (1971) ne fait que confirmer les données de ROSENTHAL et NASSET (1958), dans le cas de la caséine et de l' α -protéine avec ou sans addition de saccharose. La présence de ce dernier ralentit encore notablement l'évacuation gastrique. La comparaison de l'effet de divers hydrates de carbone (amidon ou dextrine de maïs, glucose, amidon soluble, saccharose, lactose) montre que la quantité d'azote retenue dans l'estomac, varie principalement au niveau de la fraction insoluble. L'efficacité croissante d'inhibition de l'évacuation est observée dans l'ordre d'énumération ci-dessus des sources hydrocarbonées. Les concentrations d'azote soluble dans l'estomac et l'intestin grêle sont par contre relativement peu affectées par la présence d'hydrates de carbone.

Le problème particulier de la présence et de la nature ou qualité des protéines, eu égard au rythme d'évacuation gastrique, a été plusieurs fois abordé, d'un point de vue plus nutritionnel que physiologique, dans le cadre de l'étude de la digestion protéique (ROGERS et HARPER, 1966 ; ERBERSDOBLER, 1973 ; SNOOK, 1973). Du reste cette approche conduit à une conception par trop passive du rôle de l'estomac, envisagé comme un simple compartiment de stockage. Pour un régime caséine et dextrine ou saccharose, PERAINO *et al.* (1959) observent un effet différent de celui obtenu par ROSENTHAL et NASSET (1958). Certes la présence de saccharose conduit à une évacuation ralentie de la caséine par rapport aux autres constituants du régime, comparativement à l'évacuation homogène en présence de dextrine ; l'élévation à 50 p. 100 de la proportion de graisses dans le régime entraîne un ralentissement de l'évacuation gastrique et abolit même l'effet des hydrates de carbone. Mais pour PERAINO *et al.* (1959) la présence de caséine dans le régime serait à l'origine d'un ralentissement de l'évacuation gastrique. Toutefois, cet effet observé pour une ingestion de 5 g d'aliment, n'apparaît pas pour une ingestion de 1,5 g seulement, ce qui était le cas dans le travail de ROSENTHAL et NASSET (1958). La quantité d'azote évacuée par l'estomac dans l'unité de temps augmente avec le niveau d'ingestion mais représente, par l'apparition de l'effet de la caséine, un pourcentage plus faible de l'azote ingéré.

La nature de la protéine paraît également intervenir de façon plus ou moins conjuguée à l'influence du niveau d'ingestion. Toutefois cet effet est observé chez des rats non accoutumés au régime testé (CHEN, ROGERS et HARPER, 1962) alors qu'il ne l'est pas chez des rats préalablement habitués à l'aliment (ROGERS *et al.*, 1960). L'évacuation gastrique d'un régime à 22 p. 100 de zéine est plus rapide que celle d'un régime à 22 p. 100 de caséine. Un régime à base de gélatine est évacué plus rapidement, et le régime ne comportant que des acides aminés plus lentement encore que le régime caséine, alors que tous ces régimes sont évacués de façon semblable chez le Rat adapté. La quantité d'azote présente dans les contenus digestifs est plus élevée avec la zéine ou la gélatine qu'avec la caséine ou les acides aminés, ce qui ne fait que refléter la digestibilité meilleure et l'absorption rapide de ce type d'apport azoté. En définitive, l'importance de ces résultats est minime dans la mesure où il ne s'agit que d'effets à court terme, s'effaçant rapidement avec l'accoutumance de l'animal au régime. L'interférence des qualités organoleptiques ne doit pas être oubliée, d'autant moins que l'ingestion spontanée est initialement réduite par certains régimes. Dans la même perspective, ZEBROWSKA (1968) a comparé des repas comportant du soja cru ou cuit, de la caséine ou une α -protéine (isolée des protéines de soja). L'évacuation gastrique de la matière sèche ou de l'azote est la plus rapide pour l' α -protéine. Elle est encore plus lente pour le soja cru ou cuit, le traitement technologique n'étant à l'origine d'aucune différence particulière. Eu égard à leur digestibilité ou à la répartition de l'azote dans les diverses fractions des contenus intestinaux, les 2 types de soja sont pourtant d'une qualité très différente. Par conséquent si la nature de la protéine a une certaine influence, sa qualité ne paraît pas intervenir vis-à-vis du contrôle de l'évacuation gastrique (PORTER et ROLLS, 1971). Cependant, certains résultats de ERBERSDOBLER (1973) vont à l'encontre de cette conception : contenus gastriques réduits pour des protéines de soja cuit par rapport aux mêmes protéines non soumises à la chaleur, évacuation gastrique plus rapide de protéines surchauffées par rapport aux mêmes protéines soumises à un traitement thermique plus modéré. Nombre de ces résultats restent d'une portée relativement limitée, par rapport à ceux obtenus par exemple chez le Porc, dans

la mesure où les régimes-tests sont très particuliers, où les animaux sont plus ou moins contraints dans un dispositif anti-coprophagie, et où certains groupes de rats sont entraînés à une ingestion rapide éloignée de leurs habitudes alimentaires.

En dépit de ces observations, un dernier travail mérite d'être mentionné par le fait qu'il considère l'influence éventuelle d'une supplémentation en acides aminés (ROLLS, PORTER et WESTGARTH, 1972). Les acides aminés de supplémentation sont, selon la protéine du régime, la méthionine (pour l' α -protéine), la lysine et le tryptophane (pour la zéine), la lysine et la thréonine (pour le gluten de blé). La supplémentation étant calculée pour obtenir un apport iso-azoté par rapport à la caséine, permet une comparaison telle que : caséine avec lysine et tryptophane incorporés dans les protéines-zéine avec lysine et tryptophane libres dans de bonnes conditions. Or il apparaît que l'évacuation gastrique, le passage des digesta, comme le cours de la digestion et de l'absorption ne sont guère affectés par la supplémentation en acides aminés. Ceci ne préjuge pas toutefois de l'effet expérimental d'une solution d'acides aminés libres sur l'évacuation gastrique qui est relativement lente (BURACZEWSKI, données non publiées). On peut cependant remarquer que les acides aminés de supplémentation sont absorbés plus rapidement que leurs homologues d'origine protéique ce qui traduit probablement leur évacuation gastrique précoce avec la phase aqueuse du contenu de l'estomac.

4. 4. *Autres facteurs de variation.*

Diverses autres sources de variation ont été explorées, les unes extérieures à l'animal (rayonnement ultraviolet ; température ambiante ; actes chirurgicaux), les autres internes (flore digestive ; hormones). Le rayonnement ultra-violet (2 500 et 1 850 Å) provoque un ralentissement de l'évacuation gastrique d'une solution isotonique de glucose (PERES et DUMAS, 1964 et 1966). Cet effet pourrait résulter de la formation d'une substance médiatrice (agent de type histaminique?). Le transfert de rats d'un habitat dont la température est de 22°C, à des ambiances froides (3°C) ou chaudes (37°C) immédiatement après un repas protéique conduit à un retard de l'évacuation gastrique (GEIGER et PINSKI, 1956), mais après accoutumance (5 jours) à la nouvelle température, l'évacuation redevient absolument normale.

La *vagotomie* est à l'origine d'un retard de l'évacuation gastrique, susceptible d'amendement en 3 semaines. Le transit dans l'intestin grêle se trouve soit ralenti (GUTIERREZ, KOCAK et COX, 1971) soit inchangé (NILSSON, 1973). Enfin, la pyloroplastie ou la pyloromyotomie, pratiquées seules, sont sans influence sur le processus d'évacuation gastrique, ce qui laisse peu de place à un éventuel rôle actif du pylore.

L'influence de la flore microbienne s'avère particulièrement importante au moins chez la souris (ABRAMS et BISHOP, 1967). La vitesse de passage du contenu intestinal est en effet beaucoup plus grande chez les animaux conventionnels que chez les animaux axéniques. Le mécanisme de cette action reste obscur, encore qu'il puisse être recherché dans les modifications de l'activité métabolique des neurones du plexus d'Auerbach, de celle des amines biogènes ou dans une variation de la quantité des substances excitomotrices présentes dans les contenus intestinaux. IWAI *et al.* (1973) confirment l'extrême lenteur du transit chez la souris axénique dont le cæcum est extrêmement développé, mais précisent que celui-ci s'effectue à un rythme normal chez la souris gnotobiotique dont le cæcum est d'une taille normale. Ces auteurs montrent l'existence d'une corrélation significative entre la taille du cæcum et la vitesse de transit des contenus intestinaux.

Parmi les influences hormonales, celle de l'insuline conduit à une augmentation du rythme de l'évacuation gastrique (CHARIOT *et al.*, 1971). L'hormone para-thyroïdienne accroit, chez le Rat normal, l'activité propulsive gastro-intestinale avec en particulier accélération de l'évacuation gastrique (SEGERSTROM, 1973) mais elle est dépourvue d'influence notable chez le Rat para-thyroïdectomisé : lors d'administration intraduodénale du marqueur, aucune différence significative de la distribution intestinale n'est décelée chez le parathyroïdectomisé par rapport à l'opéré fictif, pas plus que chez le Rat traité à la parathormone par rapport à un rat recevant

une solution saline (NILSSON et SEGERSTROM, 1973). L'influence parathyroïdienne ne se manifeste donc qu'au niveau gastrique. Enfin, le glucagon (SC) entraîne un retard de l'évacuation gastrique, totalement indépendant de la présence de la thyroïde ou des parathyroïdes (JOHANSSON et SEGERSTROM, 1972).

En ce qui concerne les *hormones gastro-intestinales*, un travail récemment réalisé chez le Rat mérite une attention toute particulière : SMITH, GIBBS et YOUNG (1974) ayant constaté l'existence d'une « satiété intestinale » capable d'interrompre un repas à la suite de la perfusion dans le duodénum d'un régime liquide, ont envisagé le rôle possible de la sécrétine et de la CCK dans le déterminisme de la satiété. Il apparaît que seule la cholécystokinine (comme son octapeptide synthétique terminal) est capable d'inhiber la prise d'aliment en déterminant la satiété chez le Rat normal ou à fistule gastrique ouverte. La réplétion intestinale, dont le rôle dans le contrôle de l'évacuation gastrique par l'intermédiaire de mécanorécepteurs est largement admis, serait donc susceptible de contrôler également de façon très indirecte la réplétion gastrique en influençant par voie humorale (CCK) la satiété.

5. — *Lapin*

En dépit de l'utilisation massive du Lapin dans un nombre considérable de laboratoires, la physiologie de cet animal comporte des zones d'ombre très importantes. Les données disponibles quant au fonctionnement de son tube digestif sont encore très incomplètes.

5. 1. *Activités électriques gastro-intestinales.*

L'activité électrique de l'estomac du Lapin présente selon ROCHE et SANTINI (1970) trois caractéristiques essentielles : activité réduite au niveau de la tubérosité et d'une grande partie du fundus, absence de toute activité fondamentale lente, et irrégularité de la fréquence de l'activité rapide. En effet, au niveau de l'antrum pylorique et de la petite courbure, les ondes rapides se présentent sous la forme de bouffées de 4 à 6 s, isolées ou groupées, dont l'amplitude et la durée sont liées à l'intensité des contractions de la paroi gastrique. La fréquence de ce type d'activité au niveau antral est de l'ordre de 1,7/mn.

L'activité électrique lente de l'intestin, à l'instar des autres espèces, parcourt un gradient de fréquence décroissante dans le sens oral-aboral au long de l'intestin grêle, avec des valeurs de l'ordre de 23/mn (RUCKEBUSCH, GRIVEL, SANTINI, 1969) ou 20/mn (RUCKEBUSCH, GRIVEL, FARGEAS, 1971) au niveau duodénal, et de 16,6/mn selon ces mêmes auteurs (1971) ou 15,9 selon COUTURIER *et al.* (1969), au niveau iléal. Ces derniers auteurs observent par ailleurs une fréquence des ondes lentes de 14,4/mn au niveau du côlon distal. L'activité rapide se présente aux niveaux pylorique et cæcal sous la forme de salves irrégulières dans leur durée (3 à 5 s) leur intensité et leur fréquence d'apparition (0,7 à 1,6/mn pour le pylore et 0,4 à 1,1/mn pour le cæcum en phase interprandiale). Au niveau duodénal, le pourcentage d'activité rapide chez le Lapin au repos est compris entre 15 et 24 p. 100 (RUCKEBUSCH, GRIVEL et FARGEAS, 1971).

Les effets excito-moteurs liés à la prise de nourriture (conditionnelle⁽¹⁾) sont également décrits par ces auteurs. Ces effets sont pour une part d'origine psychique puisque la fréquence des salves au niveau du pylore est doublée chez le Lapin en attente du repas, tandis qu'elle est presque triplée pour le duodénum. Par contre, l'intestin grêle distal et le cæcum ne présentent à ce stade aucune modification. La prise de nourriture effective augmente la fréquence et l'intensité des salves de potentiels pyloriques et cæcaux. Elle accroît également l'activité segmentaire aux niveaux duodénal et iléal. Ces effets excito-moteurs se prolongent pendant 2 h après la fin du repas pour la zone iléo-cæcale et pendant 5 h pour la zone gastro-duodénale. Ils seraient directement proportionnels à la quantité ingérée. Simultanément le rythme électrique de base de l'in-

⁽¹⁾ C'est-à-dire impliquant par entraînement l'ingestion d'une quantité importante dans un temps limité.

testin se trouve significativement accéléré (de 5 à 8 p. 100 pour le duodénum et de 20 p. 100 pour l'iléon). Il est à noter que l'hyperactivité gastro-duodénale comme l'accélération du rythme iléal sont supprimées par la vagotomie.

Cette apparente labilité de la constance du rythme électrique de base chez le Lapin peut être retrouvée dans le travail de COUTURIER *et al.* (1969). La réduction de la consommation d'oxygène induite par la destruction thyroïdienne à l'iode-131 ou par la thyroïdectomie est fort variable selon la technique mise en œuvre. Bien que la fréquence moyenne des ondes lentes iléales ou coliques ne soit pas significativement plus faible, dans ces conditions, qu'elle n'est chez les lapins témoins, une relation existe entre consommation d'oxygène et rythme électrique de base iléal ($r = 0,727$). Il est donc probable que cette relation existe sur l'ensemble de l'intestin grêle puis-que'elle est observée sur l'iléon, à distance du pacemaker duodénal.

On peut enfin rappeler que c'est sur le duodénum de lapin qu'ont été étudiées les activités électriques respectives des couches musculaires circulaire et longitudinale et les mécanismes de couplage de ces activités, par lesquels est assurée une activité coordonnée (GONELLA, 1967; GONELLA et VIENOT, 1972).

5. 2. La motricité cœcale.

L'importance relative du développement du cæcum par rapport aux autres compartiments digestifs incite à une étude plus particulière de la motricité de cet organe, récemment réalisée par FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1974 a) : il apparaît ainsi au niveau cœcal, toutes les 0,5 à 2 mn, des ondes de pression de 30 à 40 mm Hg, d'une durée de 2 à 5 s. La fréquence de ces contractions est plus élevée (de 25 p. 100) au niveau de la base qu'au niveau de la pointe cœcale en raison de l'existence de contractions nées à la base et ne se propageant qu'incomplètement au long de l'organe. Indépendamment de cette caractéristique, la propagation des contractions est remarquable par l'alternance de son sens, péristaltique (base-pointe, 25 mm/s) puis antipéristaltique (pointe-base, 20 mm/s), ce qu'avaient déjà observé par d'autres techniques RUHLAND et EHRLIN (1972).

Ces ondes contractiles concernent semble-t-il à la fois l'enveloppe externe au niveau des anneaux d'haustation et la lame spirale interne au niveau de laquelle la vitesse de propagation est plus élevée. Enfin, les auteurs notent quelques relations plus particulièrement remarquables avec les activités iléale et colique : 75 p. 100 environ des ondes péristaltiques cœcales seraient précédées d'une activité de l'iléon terminal ; en présence d'activité segmentaire iléale aboutissant à la valvule iléo-cæco-colique, la motricité cœcale est inhibée durant une dizaine de minutes ; une onde antipéristaltique cœcale se propage toutes les 10 à 15 mn sur le côlon proximal (40 à 70 mm/s) puis jusqu'au côlon distal (7-13 mm/s) ; des contractions antipéristaltiques coliques (6-10 mm/s) se propagent pour la moitié d'entre elles sur toute la longueur du cæcum sous la forme d'ondes cœcales directes.

Toutefois, cette description est apportée hors de toute relation avec le rythme nycthémeral de l'excrétion fécale ou de l'ingestion alimentaire, aspect particulier que nous développerons plus avant. Pourtant RUHLAND et EHRLIN (1972) précisent dans leur brève communication que le nombre de contractions par heure varie au cours des 24 h, évoluant d'un minimum de 50 à 80/h lors des premières heures de la matinée à un maximum (2 à 3 fois supérieur) alentour de minuit. De plus, ce rythme concerne également dans une certaine mesure l'amplitude des contractions, qui est la plus faible lors du maximum de fréquence et la plus élevée lors du minimum de fréquence. On constate enfin, selon ces auteurs, que la proportion des ondes péristaltiques et antipéristaltiques, de l'ordre de 1/1 dans la phase de fréquence minimum, évolue jusqu'à prédominance des ondes propagées de la base à la pointe cœcale (qualifiées par eux, en opposition avec FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1974), d'antipéristaltiques) dans la phase de fréquence maximum.

L'interférence du rythme, vis-à-vis de la fréquence des contractions, est confirmée par FIORAMONTI et RUCKEBUSCH dans un second travail (1974 b). Mais alors que cette répartition des fréquences de contractions au cours des 24 h est indifférente à la forme physique de l'aliment

(granulés-foin), dans le cas d'une distribution *ad libitum*, elle est totalement modifiée par la distribution de 2 repas à horaires fixes dans le cadre d'un rationnement à 80 g/j.

Le rythme observé en alimentation *ad libitum* cède alors la place à 2 périodes d'hyperactivité consécutives aux 2 repas, d'une durée de 3 h chacune et au cours desquelles la fréquence des contractions est triplée. On peut encore relever dans les observations de FIORAMONTI et RUCKE-BUSCH (1974 *b*) le fait que l'interdiction de la cæcotrophie par le port du carcan n'entraîne aucune modification de la motricité. Ceci n'est pas pour surprendre puisque la non ingestion n'implique nullement la non émission normale des cæcotrophes dans la mesure où le « stress » ne semble pas affecter directement les phénomènes moteurs. Il est par contre plus intéressant de remarquer qu'un jeûne alimentaire de 48 h ne modifie ni le nombre ni la durée des périodes de cæcotrophie. Par ailleurs, l'effet dynamogène manifeste de l'ingestion d'aliment vis-à-vis de la motricité cæcale, effet qui peut être assimilé au réflexe gastro-colique, n'est pas observé au cours de l'ingestion des cæcotrophes.

5. 3. Dualité et rythmicité de l'excrétion fécale.

Le transit digestif d'un aliment chez le Lapin constitue un phénomène complexe en raison de l'existence dans cette espèce de 2 types de fèces dont l'un (crottes dures) est normalement excrété et l'autre (cæcotrophes) réingéré par l'animal à l'occasion d'un comportement particulier dit de cæcotrophie (récupération des cæcotrophes à l'anus). Cette dualité d'excrétion, observée de très longue date, conduit par ce transit répétitif à une prolongation du temps de rétention d'un marqueur par exemple. A la suite d'observations anciennes (BINET, CROSNIER et MARGUERITE, 1947 ; MANGOLD, 1951), le travail de PIEKARZ (1963) fournit sur ce point des données précises ; l'excrétion d'un aliment ingéré le matin débute après 5, 6 h et se termine après 48, 6 h (ou 5 h et 28 h seulement si l'on empêche la cæcotrophie) ; l'excrétion de l'aliment ingéré le soir débute après 3, 6 h et se termine après 59, 9 h (ou 4 et 38, 4 h en l'absence de cæcotrophie). Le temps de rétention total est donc largement prolongé par ce comportement de cæcotrophie.

Un second phénomène est décelé dans le travail de PIEKARZ (1963) qui concerne la périodicité possible de ce comportement. Le temps de rétention est plus élevé lors d'ingestion au début de la période nocturne et correspond à une activité de cæcotrophie intense la nuit. Cette association n'est cependant pas de règle, la cæcotrophie étant observée en période diurne (BONNAFOUS et RAYNAUD, 1967 ; BEZILLE, GALLOUIN et LE BARS, 1973 ; LAPLACE, LEBAS et RIOPEREZ, 1974). Le comportement de cæcotrophie survient semble-t-il à la faveur de la tranquillité absolue de l'animal (à toute période favorable pour le Lapin domestique, et au terrier, de jour, pour le Lapin de garenne). Ainsi sur un groupe de 10 lapins de 8 semaines, alimentés *ad libitum* et totalement libres de leur comportement, LEBAS et LAPLACE (1974 *b*) observent un rythme très net d'excrétion fécale de matière sèche : excrétion très faible entre 9 h et 17 h, puis période d'émission la plus importante de 17 h à 1 h ; un arrêt est ensuite observé chez la moitié des animaux, et dans ce cas une reprise d'excrétion est enregistrée entre 5 et 9 h. En moyenne, l'excrétion de matière sèche dans les crottes dures s'annule vers 12 h et passe par un maximum à 20 h, résultat opposé à celui de PROTO (1965). Toutefois, cette périodicité est largement confirmée sur une population de 40 lapins (LAPLACE et LEBAS, 1975). Il apparaît à l'évidence dans ce dernier travail que l'excrétion fécale de crottes dures est pratiquement négligeable entre 9 h 30 et 16 h 30, ce qui conduit selon toute vraisemblance à localiser entre ces limites horaires la période principale de cæcotrophie. Ces résultats obtenus chez des lapins non contraints sont confirmés par JILGE (1974) chez des lapins porteurs d'un carcan et dont on peut donc collecter les cæcotrophes précisément au cours de la période diurne et surtout durant la matinée. Ces observations totalement concordantes sont également cohérentes avec le fait que c'est dans le même intervalle horaire que la courbe d'ingestion alimentaire passe par un minimum, en accord avec les données de PRUD'HON *et al.* (1972) confirmées et complétées en 1973 (PRUD'HON) et 1974 (PRUD'HON *et al.*) avec celles de JILGE (1974) et celles de LAPLACE et LEBAS (1975).

Ces résultats conduisent à une constatation particulièrement intéressante : le Lapin domes-

tique, hors de la présence humaine et alimenté *ad libitum*, donc sans la contrainte d'horaires de repas imposés, associe schématiquement tout comme le Lapin de garenne : période de nuit, ingestion alimentaire maximum et excrétion fécale importante de crottes dures. Cette observation conduit à attribuer à l'influence des heures de repas induites par une distribution limitée, un rôle capital dans l'alternance : émission de cœcotrophes-excrétion de crottes dures. Il paraît ainsi douteux que la tranquillité de l'animal soit déterminante de l'heure à laquelle s'effectue la cœcotrophie. On sait au demeurant que si les corticos éroïdes y jouent un rôle, la médullo surrénale ne paraît pas impliquée dans le déterminisme de ce rythme (BONNAFOUS et RAYNAUD, 1963).

5. 4. *Les mouvements des contenus digestifs.*

Les observations radioscopiques de PICKARD et STEVENS (1972), obtenues après injection de sulfate de baryum dans l'iléon fistulé, montrent la rapidité des mouvements du contenu cœcal qui parcourt l'organe dans les 2 sens de façon quasi continue. Il n'y a jamais de reflux du territoire cœco-colique vers l'iléon. Le baryum provenant de l'iléon se dirige en général vers le cæcum, parfois vers le côlon. Un reflux de contenu colique vers le cæcum a également été observé. Ces mêmes auteurs, utilisant des marqueurs dans le repas du matin, notent que les marqueurs de la phase liquide quittent l'estomac plus rapidement que ceux de la phase solide, et tendent à s'accumuler dans le cæcum. Par contre les marqueurs de la phase solide quittent le cæcum à un rythme significativement plus élevé que les marqueurs de la phase liquide. Après 24 h, la quasi-totalité des marqueurs de la phase solide est apparue dans les fèces, alors que ce n'est le cas que pour moins de 30 p. 100 des marqueurs de la phase liquide.

Très récemment, LAPLACE, LEBAS et RIOPEREZ (1974) ont apporté des informations sur la chronologie de déplacement du front d'un marqueur radioactif administré sous forme liquide le matin au cours d'une période diurne de cœcotrophie probable, ainsi que des informations quantitatives sur les transferts de contenus d'un compartiment digestif à l'autre. Le transit dans l'intestin grêle, qui se présente sous la forme de vagues successives, est d'une extrême rapidité puisque 30 mn après administration orale du marqueur, 3,6 p. 100 de la radioactivité totale sont déjà retrouvés à la base du cæcum. Ce dernier paraît faire l'objet d'un remplissage préférentiel, retardant relativement l'apparition de la radioactivité dans le côlon. Il est curieusement observé une répartition particulière de la radioactivité à l'intérieur du cæcum puisque son tiers médian en contient approximativement 3 fois plus que sa base ou sa pointe. Cette information contraste avec l'homogénéité du matériel cœcal affirmée par YOSHIHARA et KANDATSU (1960) sur la base de la distribution uniforme de la radioactivité d'un sulfate de baryum-³⁵S. Ce dernier résultat nous semble cependant peu crédible compte tenu de la nature d'un marqueur dégradable et utilisable par les bactéries.

Au stade 120 mn la radioactivité a envahi tout le cæcum et atteint la base de l'appendice. Au-delà de la 120^e mn la radioactivité envahit progressivement le côlon dont elle atteint l'extrémité distale alentour de 240 mn. Il est à noter que 14 animaux sur 20, sacrifiés entre 0 et 120 mn présentaient des cœcotrophes dans le côlon, tandis que 12 des 20 lapins sacrifiés entre 120 et 240 mn présentaient des crottes dures. Les données quantitatives apportent des informations nouvelles particulièrement importantes : 30 mn après l'administration, il ne reste dans l'estomac que 60,6 p. 100 de la radioactivité totale. L'intestin grêle ne contient pratiquement jamais plus de 10 à 20 p. 100 de la radioactivité totale. Enfin, il est remarquable que la somme de la radioactivité de l'estomac et du cæcum représente une proportion pratiquement constante (76 à 82 p. 100) de la radioactivité totale. Cette constance est maintenue en dépit d'importants mouvements de masse (représentant le déplacement de 14 à 20 p. 100 de la radioactivité totale) du cæcum vers l'estomac. Ces mouvements ne peuvent être interprétés que comme la conséquence de la cœcotrophie. L'ensemble des résultats conduit donc à constater que le front de la radioactivité administrée par voie orale est susceptible au cours d'une période d'élaboration et réingestion de cœcotrophes, de franchir la totalité du tube digestif en quelques 120 mn ; il ne franchit apparemment cette même longueur qu'en 240 mn lorsqu'il franchit le gros intestin dans les crottes dures.

Un second travail analogue de LAPLACE, LEBAS et RIOPEREZ (1975), mais pour un mode d'administration différent du même marqueur (granulé contaminé) confirme la rapidité du transit dans l'intestin grêle, en notant une certaine accumulation de radioactivité au niveau iléal. L'évacuation gastrique apparaît plus lente puisque après 30 mn, il reste près de 80 p. 100 (au lieu de 60) de la radioactivité dans l'estomac. De plus, le cæcum n'est pas atteint à ce stade par le marqueur alors qu'il en contenait près de 4 p. 100 lors d'administration du marqueur sous forme liquide. Mais par la suite, le remplissage cæcal paraît accru puisqu'il contient 61 p. 100 de la radioactivité contre 49 après 240 mn. Le front de la radioactivité atteint le côlon distal dès 120 mn, soit plus précocement que pour le mode d'administration liquide du marqueur. La constance relative de la somme de la radioactivité présente dans l'estomac et le cæcum est encore confirmée.

Globalement, le marqueur radioactif peut donc réapparaître dans les fèces 2 à 4 h après son ingestion dans l'aliment, valeur qui diffère peu des 4 à 5 h observées par JILGE (1974) avec de l'oxyde de chrome.

L'interprétation générale des divers résultats obtenus est fournie par LAPLACE, LEBAS et RIOPEREZ (1975) en relation avec la production de cæcotrophes, l'hypothèse de leur stockage temporaire dans le côlon avant le début du comportement de cæcotrophie, et surtout avec l'hypothèse d'un marquage de particules de taille très différente selon le mode d'administration du radioélément.

L'exploitation des résultats recueillis dans ces deux expérimentations pour une étude de modélisation du transit digestif du lapin (systèmes compartimentés) conduit entre autres acquisitions (JOLIVET, LAPLACE, LEBAS, 1975) aux chiffres suivants : le matériel iléal fait l'objet pour 95 à 97 p. 100 d'un transfert iléo-cæcal et pour 3 à 5 p. 100 seulement d'un transfert direct iléo-colique, ce qui implique que l'essentiel du contenu colique provient du cæcum. Par ailleurs, 82 à 83 p. 100 du contenu du côlon proximal sont évacués vers le côlon distal, cependant que 16 à 18 p. 100 de ce contenu de côlon proximal sont refoulés vers le cæcum par antipéristaltisme.

5. 5. *Transit digestif et particularités de l'excrétion fécale.*

La question reste néanmoins posée de la provenance et du mode de séparation des 2 types de fèces. Si BEZILLE, GALLOUIN et LE BARS (1973) concluent à une vidange complète des fèces dures contenues dans le côlon et le rectum avant le passage des cæcotrophes, la vacuité colique n'a jamais été observée sur 265 lapins (LAPLACE, LEBAS et RIOPEREZ, (1974). La transition entre les 2 types de crottes s'effectue sur une vingtaine de cm (MYERS, 1955) ou sur 4 à 5 cm (BONNAFOUS et RAYNAUD, 1967). Le contenu colique est essentiellement de provenance cæcale (BONNAFOUS et RAYNAUD, 1968). Par ailleurs la provenance cæcale des cæcotrophes est admise par YOSHIHARA et KANDATSU (1960) et par YOSHIDA et KANDATSU (1964). Alors que les premiers mettent en cause une différence de vitesse d'écoulement du contenu cæcal au travers du côlon (régulier lors de production de crottes dures, rapide lors de l'élaboration de cæcotrophes) les seconds expliquent (1967) par des rythmes d'absorption différents au niveau du côlon la production des 2 types de fèces. Le travail de BJÖRNHAG (1972) chez des lapins en phase de production de fèces dures conduit à une toute autre hypothèse. Au cours de la traversée du côlon bosselé, la proportion de particules grossières ($> 300 \mu$) dans le contenu colique croît de 23 à 52 p. 100, tandis que celle de particules fines ($< 100 \mu$) et de substances solubles décroît de 62 à 14 p. 100. Ce phénomène est interprété comme le résultat d'une séparation des contenus au niveau colique lors de l'élaboration de crottes dures. Les particules fines et substances solubles, de transit retardé, seraient refoulées vers le cæcum par une activité antipéristaltique, tandis que les particules grossières iraient constituer les crottes dures.

Cependant, les caractéristiques physiques des particules et leur transit différentiel ne sont pas seuls en cause. BONNAFOUS et RAYNAUD (1963) observent une teneur en azote de 46 mg par g de matière sèche pour les cæcotrophes, et de 18 mg/g pour les crottes dures. Dans leur travail de 1967, ces mêmes auteurs décrivent l'évolution de la teneur en azote du contenu du côlon tout au long de ce viscère selon le type de fèces élaborées. Cette teneur en azote tend à croître légèrement

dans le cas de cæcotrophes, probablement par apport endogène (mucus) au cours d'un transit qui serait alors rapide selon HUANG, ULRICH et Mc CAY (1954). Lors de la formation de crottes dures, une chute brutale de la teneur en azote est par contre observée approximativement au milieu du côlon proximal, cependant que la teneur en eau ne diminue que très progressivement. L'ablation du segment colique où survient la chute de la teneur en azote conduit à la production d'un seul type de fèces dont la teneur en azote est intermédiaire entre celle des fèces dures et celle des cæcotrophes (BONNAFOUS et RAYNAUD, 1967). La dualité d'excrétion réapparaît cependant au bout de 15 jours à la faveur d'un développement compensateur des portions contiguës à la zone d'excrèse. Ces travaux montrent donc l'existence d'un important phénomène de disparition d'azote lors de formation des crottes dures. On sait par ailleurs que selon PROTO (1965) le coefficient de digestibilité des protéines, calculé sur la base de l'excrétion des crottes dures et cæcotrophes chez le Lapin porteur d'un carcan, est de l'ordre de 46,6 ; la pratique de la cæcotrophie, conduisant à la seule excrétion de fait des crottes dures améliore ce coefficient d'une manière importante (68,3). Cette amélioration est également très sensible pour la matière organique (40,4 à 46,1) et pour la matière sèche (42,3 à 48,9).

Face à ces 2 types de données constatant pour l'un la disparition d'azote indubitable lors d'élaboration de crottes dures, pour l'autre le reflux des particules fines du côlon proximal au cæcum dans les mêmes circonstances, il n'est pas possible de choisir l'une des 2 hypothèses : s'agit-il d'une absorption comme le supposent BONNAFOUS et RAYNAUD (1963) ou simplement par l'intermédiaire de l'antipéristaltisme appliqué aux particules fines (dont les corps microbiens) d'un reflux de l'azote vers le cæcum ? La question reste donc de savoir s'il y a absorption colique de l'azote ou s'il est mis en réserve en vue d'absorption par l'intestin grêle après recyclage par cæcotrophie. Cependant, le travail de LAPLACE et LEBAS (1975) confirme, en développement de l'hypothèse d'un marquage de particules de taille différente selon le mode d'administration du radioélément, que le temps moyen de rétention des petites particules est supérieur de 3 à 4 heures à celui des particules grossières.

TABLEAU 2

Fonction digestive chez le Lapin : coïncidences remarquables

Contractions cæcales	Heures	Fèces	Ingestion d'aliment	Transit cæco-colique
- Fréquence minimum - Amplitude maximum - Péristaltisme (pointe-base) égal à antipéristaltisme	Matinée	Cæcotrophes	Minimum	Direct des fines particules
- Fréquence maximum - Amplitude minimum - Antipéristaltisme (base-pointe) prédominant	Soirée et nuit	Crottes dures	Maximum	Rétrograde des fines particules

- 75 p. 100 des ondes propulsives cæcales (base-pointe) sont précédées d'activité iléale } $\longleftrightarrow$ { 95 à 97 p. 100 du matériel iléal transite directement vers le cæcum

- 50 p. 100 des ondes antipéristaltiques coliques donnent naissance à des ondes cæcales directes atteignant la pointe du cæcum } $\longleftrightarrow$ { 16 à 18 p. 100 du contenu quittant le côlon proximal font l'objet de reflux vers le cæcum

Ce même travail montre que selon les circonstances expérimentales le temps moyen de rétention de l'aliment est compris entre 14 et 21 heures. Il apporte également la démonstration de l'importance précédemment pressentie du rythme d'excrétion au cours des 24 heures. En effet, il apparaît qu'un aliment ingéré le matin séjourne 3 à 4 heures de plus dans le tube digestif que celui ingéré l'après-midi.

Compte tenu des recoupements existants entre les nombreuses informations récentes rassemblées quant à la motricité et au transit digestif chez le Lapin, une meilleure compréhension du fonctionnement très particulier du tube digestif de cet animal paraît désormais possible (tabl. 2).

6. — *Cheval* (et Poney)

Les équidés constituent évidemment un matériel expérimental beaucoup moins répandu que les espèces animales jusqu'ici envisagées. Aussi les données sont-elles beaucoup moins nombreuses. Et pourtant les équidés représentent un type fonctionnel digestif extrême particulièrement intéressant. Les herbivores sont amenés à ingérer une alimentation végétale volumineuse ; dans ce sens les polygastriques tels que les bovins qui disposent d'énormes réservoirs gastriques, sont remarquablement adaptés. Le Cheval à l'opposé ne dispose que d'un estomac de capacité très réduite mais possède un très important volume cæco-colique. La localisation postérieure de ces réservoirs pose sur le plan physiologique plusieurs problèmes relatifs en particulier à l'ingestion alimentaire et à la vitesse d'évacuation gastrique d'une part, au fonctionnement du gros intestin d'autre part. L'analogie avec le Lapin est évidemment tentante ainsi que le remarquent ARGENZIO *et al.* (1974), toutefois elle ne peut être développée compte tenu des particularités du Lapin.

6. 1. *Motricité digestive.*

Les données relatives à la motricité digestive chez les équidés sont relativement anciennes. Dès 1921, SCHALK et AMADON (d'après BRUNAUD et DUSSARDIER 1952) notent que, chez l'animal à jeun, la prise de nourriture s'accompagne de l'apparition de contractions puissantes et rapides, se succédant pratiquement sans arrêt jusqu'à la fin du repas. Il survient alors fréquemment une période de repos presque absolu susceptible de se prolonger durant plusieurs heures et au-delà de laquelle se rétablit progressivement une activité régulière. Enfin, la période de digestion s'accompagnerait de variations rythmiques du tonus. Les observations réalisées sur 11 sujets (chevaux, ânes ou mulets) anesthésiés au chloralose, par BRUNAUD et DUSSARDIER (1952 *a*) montrent environ 6 heures après un repas l'existence sur l'estomac de contractions d'amplitude variable, durant 10 à 40 s et survenant à intervalle de 3 à 5 mn. Dans certains cas ont été observées des variations périodiques de tonus avec de petites contractions surimposées et un automatisme synchrone du duodénum.

En ce qui concerne l'intestin, on peut également remonter aux observations de DUKES et SAMPSON (1936) sur des chevaux anesthésiés, relatives à la motricité de l'intestin grêle et du cæcum. HOWELL et CUPPS (1950) ont décrit chez un percheron fistulé l'organisation de la motricité cæcale, avec alternance de contractions péristaltiques et antipéristaltiques dont quelques-unes seulement ne parcourent pas toute la longueur du cæcum. La fréquence des contractions serait accrue de 19 à 23 p. 100 à la suite du repas. L'abreuvement exerce un effet excito-moteur intense. Ces mêmes auteurs décrivent encore au niveau cæcal des variations relativement importantes du tonus de base et des petites contractions locales dont la fréquence croît lors du remplissage du cæcum. Ces diverses données ont été complétées par les observations de BRUNAUD et DUSSARDIER (1952 *b*) qui notent au niveau duodénal, sous anesthésie au chloralose, le passage d'ondes péristaltiques provenant de l'estomac après franchissement du pyllore, ainsi que des mouvements pendulaires isolés et des variations de tonus ; dans les mêmes conditions sont enregistrées au niveau du cæcum de puissantes contractions correspondant probablement à des mouvements d'évacuation de ce viscère ainsi que des augmentations temporaires du tonus avec contractions surimposées.

Les particularités motrices du jéuno-iléon ont été étudiées chez le Cheval et le Poney par RUCKEBUSCH (1973). La valeur du rythme électrique de base et sa régression duodéno-iléale sont faibles : la fréquence des ondes lentes, de l'ordre de 15,5/mn au niveau du jéjunum proximal, est de l'ordre de 11,9/mn au niveau de l'iléon. Ce rythme à ondes lentes s'avère très sensible à la présence ou absence d'une activité rapide associée et serait significativement accéléré (période plus brève) en présence de celle-ci. L'élévation de la température centrale de l'animal entraîne également une augmentation de la fréquence des ondes lentes. Toutefois ces deux effets semblent plus particulièrement importants au niveau distal de l'intestin grêle. Une activité rapide plus ou moins erratique (activité dispersée) surcharge environ 25 p. 100 des ondes lentes chez le sujet au repos. L'activité rapide correspondant aux ondes péristaltiques (propagées à la vitesse de 5 cm/s) se présente sous la forme de bouffées de potentiels d'une durée de 6 à 8 s. Enfin la présence d'une activité rapide rythmée correspond aux phénomènes de segmentation qui durent 3 à 9 mn et se propagent lentement à la vitesse de 20 à 30 cm/mn. Il est à noter que 80 p. 100 des phases d'activité segmentaire observées au niveau du jéjunum proximal se retrouvent 60 à 110 mn plus tard au niveau de l'iléon. La prise de nourriture réduit durant 1 à 2 heures l'activité segmentaire jéjunale. Au cours du jeûne, le pourcentage global de l'activité rapide diminue d'environ 50 p. 100 au bout de 36 heures.

6. 2. *Transit digestif.*

La faible capacité gastrique du Cheval, l'encombrement de sa ration alimentaire et l'importance de la sécrétion salivaire dans cette espèce (24 à 30 l de salive pour 6 kg de foin) impliquent que la plus grande partie de la nourriture passe immédiatement dans l'intestin. Il ne reste guère dans l'estomac au terme du repas que le quart ou le tiers des ingesta déglutis. Cette évacuation gastrique ultra-rapide correspond aux puissantes contractions précédemment mentionnées. BRUNAUD et DUSSARDIER (1952 a) rappellent par ailleurs, sur la base d'anciennes observations, que le pylore du cheval est pratiquement constamment ouvert et qu'il y a dans l'estomac de cette espèce une stratification durable des ingesta témoignant de la faiblesse de l'activité dite de brassage. Enfin, l'évacuation gastrique ultra-rapide durant le repas fait place à une lenteur remarquable puisqu'il faut 24 à 48 heures pour atteindre la vacuité totale de ce viscère.

Le débit de digesta dans le duodénum serait de 90 à 140 litres par 24 heures pour une jument de 500 kg (KUZNETSOVA, 1950) et la vitesse de passage serait telle que, selon les observations radiologiques d'ALEXANDER et BENZIE (1951), un mélange d'avoine aplatie et de sulfate de baryum atteindrait l'iléon en 30 mn chez le Poulain. Par rapport à d'anciennes observations estimant la durée totale du transit de 47 à 72 heures, HAENLEIN, SMITH et YOON (1966) constatent l'excrétion totale en 48 heures chez le Poney du foin de luzerne long, broyé ou aggloméré. Selon HINTZ et LOY (1966) une excrétion totale du marqueur est obtenue en 84 heures que l'aliment soit moulu ou granulé. Toutefois en 27 heures, 61 p. 100 du marqueur est excrété dans le cas d'aliment granulé contre 29 p. 100 dans le cas d'une farine. Pour VANDERNOOT *et al.* (1967) lors d'ingestion de foin, l'excrétion fécale est maximale en 36 à 48 heures mais ne s'annule qu'après 96 heures. Enfin WOLTER, DURIX et LETOURNEAU (1974) mesurent un temps de rétention moyen d'un foin long de l'ordre de 37 heures chez le Poney rationné à 4 ou 5 kg/jour. Toutefois les variations individuelles sont importantes (de 20 à 45 heures). Le broyage du fourrage réduit le temps de rétention à 26 heures environ. Enfin, le broyage suivi de condensation l'abaisse à une valeur de l'ordre de 31 heures.

Le travail récent d'ARGENZIO *et al.* (1974) chez le Poney apporte de multiples informations relatives, par exemple, au pouvoir d'absorption de l'eau. Il montre ainsi que le volume total de liquide entrant quotidiennement dans le gros intestin (contenu d'intestin grêle et insorption dans le gros intestin) équivaut au volume total de liquide extra-cellulaire, mais 95 p. 100 de ce volume est absorbé. Cette information paraît révélatrice d'un pouvoir d'absorption assez exceptionnel. Parallèlement les auteurs décrivent un transit très rapide de l'estomac au cæcum, puis du cæcum au côlon ventral. Le temps de séjour des digesta dans le côlon est très important. L'accumulation

des marqueurs est encore plus lente dans le côlon dorsal que dans le côlon ventral. Mais il n'y a jamais de reflux du côlon dorsal vers le côlon ventral, alors qu'il y a mélange très homogène des contenus des portions droite et gauche du côlon dorsal. Les inflexions coliques entre les portions ventrale et dorsale et entre côlon dorsal-côlon terminal paraissent agir comme les obstacles les plus importants à l'écoulement des digesta.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Au terme de notre précédente revue (LAPLACE, 1972 *a*) nous avons tenté de dégager des critères de choix d'une technique d'étude du transit digestif en fonction de l'espèce étudiée, des caractéristiques morphologiques de son tube digestif, et de l'objectif de l'étude, en soulignant qu'il n'existait pas de technique uniformément idéale. Il apparaît cependant à l'évidence l'immense intérêt que présente l'association chez une même espèce de diverses approches expérimentales, ou le rapprochement bibliographique des conclusions relatives aux mécanismes digestifs, tirées d'expérimentations distinctes, et aux objectifs très différents. Par ailleurs, il nous faut constater qu'au-delà des critères de choix précédemment envisagés, d'autres facteurs sont intervenus dans la délimitation des champs d'investigation reconnus pour l'une ou l'autre espèce. Tel est l'effet de la puissante motivation économique qui a favorisé l'extension des recherches conduites sur le Porc, à la fois au plan de la stricte physiologie et au plan de la physiologie nutritionnelle, alors qu'à l'inverse chez le Chien les études du transit digestif proprement dit font pratiquement défaut.

Ceci conduit, très globalement à porter sur l'ensemble des travaux inventoriés, un jugement théorique de valeur au plan de la méthodologie générale. Si l'on met à part des espèces telles que le Lapin et le Cheval, pour lesquelles les données sont encore fragmentaires, ou le Chien qui fait essentiellement l'objet d'études de stricte physiologie, on peut remarquer dans le cas de l'Homme ou du Rat que, dans leur majorité, les travaux relatifs au transit mettent en œuvre des repas d'épreuve liquides ou des régimes synthétiques très éloignés d'une alimentation normale, et ce chez des sujets à jeun ou éventuellement en contrainte. Cette dernière situation implique pour les rats, en plus du stress, la suppression d'un comportement naturel de coprophagie. L'importance des effets du jeûne sur le transit digestif ou la motricité gastro-intestinale a été soulignée. Quant aux divers repas d'épreuve proposés dans la littérature, il est *a priori* difficile d'admettre leur identité de comportement dans le tube digestif avec celui d'un aliment complet naturel. Pour ces raisons essentielles, nombre de descriptions ne peuvent être considérées comme traduisant la normalité digestive de l'individu recevant son alimentation habituelle. Ces descriptions constituent en fait une approche des mécanismes pris un par un et susceptibles d'intervenir conjointement face à un aliment naturel. A l'opposé, on peut souligner qu'un nombre non négligeable de travaux a été réalisé chez le Porc recevant des aliments standards de croissance ou de finition, et qu'en ce cas les descriptions apportées peuvent constituer à la fois une étude de mécanisme et un tableau du transit dans cette espèce.

A la différence des études du transit proprement dit, celles qui concernent la motricité intestinale sont par leur nature même moins exposées aux aléas techniques. Elles apportent ainsi, quelle que soit l'espèce, à la fois une description de l'organisation spatio-temporelle de la motricité digestive et une approche très précise des mécanismes par lesquels est réalisé le transit digestif observé par ailleurs. Par conséquent, dans le rapprochement d'informations que nous avons ici tenté, c'est bien l'aspect d'étude de mécanismes qui reste le plus intéressant, dans la mesure où, sous les réserves précisées plus haut, la description du transit digestif de chaque espèce reste un constat. Le point le plus remarquable est alors, au travers des diverses espèces de monogastriques envisagées, l'unité des mécanismes de contrôle des phénomènes moteurs et de leur

résultante, le transit des digesta, quelle que soit la technique d'étude mise en œuvre. Quelques éléments de cette unité peuvent être soulignés.

Ainsi au niveau de la musculature viscérale, l'existence tout au long de l'intestin grêle d'un gradient décroissant de la fréquence des ondes lentes contrôlant l'organisation des activités rapides, se retrouve dans toutes les espèces étudiées (tabl. 3). On peut toutefois noter que le plateau duodénal de fréquence décrit chez l'Homme, le Chien et le Chat fait défaut chez le Porc, que ce rythme électrique de base est relativement labile chez le Lapin, et sensible chez le Cheval à des facteurs extra-digestifs (température centrale). A ce tableau, on doit ajouter le fait original d'une significative différence du gradient du rythme électrique de base intestinal en fonction de l'âge, observée chez le Porc (LAPLACE, 1972 *b*). L'activité électrique lente gastrique est également un phénomène commun à plusieurs espèces. Le Rat se singularise cependant par la non-différenciation permanente de ce rythme à ondes lentes, tandis que toute activité fondamentale lente fait défaut chez le Lapin. Dans l'ensemble, l'organisation des activités rapides intestinales est très uniforme dans les espèces considérées. Seul le Chat présente en plus une forme semble-t-il très particulière d'activité rapide (WEISBRODT, 1974).

TABLEAU 3

*Variations interspécifiques de la fréquence (n/mn)
de l'activité électrique lente gastro-intestinale*

Viscère	Espèce						
	Homme	Chien	Chat	Porc	Rat	Lapin	Cheval
Estomac	3,00	4,99	4,55	3,80	5,28	absence	?
Duodenum	11,7	⁽¹⁾ $\left\{ \begin{array}{l} 18,2 \\ 20,5 \end{array} \right.$	18,0	⁽²⁾ $\left\{ \begin{array}{l} 17,1 \\ 18,3 \end{array} \right.$	> 40	⁽¹⁾ $\left\{ \begin{array}{l} 20,0 \\ 23,0 \end{array} \right.$	?
Plateau de fréquence	oui	oui	oui	non	?	?	
Jéjunum	10,0	17,0	16,0	15,5	?	?	15,5
Iléon	8,0	⁽¹⁾ $\left\{ \begin{array}{l} 14,8 \\ 13,3 \\ 10,0 \end{array} \right.$	⁽¹⁾ $\left\{ \begin{array}{l} 12,0 \\ 13,0 \end{array} \right.$	11,2	> 30	⁽¹⁾ $\left\{ \begin{array}{l} 15,9 \\ 16,6 \end{array} \right.$	11,9

⁽¹⁾ Valeurs fournies par des auteurs différents.

⁽²⁾ 17,1 chez des porcs de 60 kg ; 18,3 chez des porcelets de moins de 30 kg.

Au plan du transit digestif proprement dit, si l'on excepte le Cheval par défaut d'information, et le Lapin en raison d'une originalité liée à la cécotrophie, on peut remarquer pour l'Homme, le Chien, le Porc et le Rat que le transit dans l'ensemble du tube digestif relève d'un même schéma. Le franchissement du gros intestin est un processus lent et relativement indépendant, alors que le franchissement de l'intestin grêle est rapide et soumis dans son décours (au moins pour les 3 premiers quarts de ce viscère) au déroulement de l'évacuation gastrique. De ce fait, ce dernier processus mérite l'intérêt qui lui est uniformément porté tant en lui-même que vis-à-vis des processus de digestion enzymatique et d'absorption, et il est bien évident que le rôle de l'estomac dépasse

FIG. 2. — Pompe antro-pylorique et carrefour duodénal
Schéma de synthèse des connaissances actuellement rassemblées pour diverses espèces de monogastriques.
L'expression « carrefour duodénal » est empruntée à Bonfils et Mignon (1973)

largement celui d'un compartiment de stockage (rôle limitatif qui lui a souvent été attribué). Compte tenu des éléments rassemblés, la fonction gastrique nous paraît en fait préserver une certaine « homéostasie » intestinale favorable aux processus de digestion enzymatique et d'absorption. Dans les diverses espèces pour lesquelles les mécanismes de contrôle de l'évacuation gastrique ont été explorés de façon approfondie (ce qui exclut encore le Lapin et le Cheval), les mêmes facteurs ont été identifiés : ils sont d'ordre mécanique (réplétion gastrique-réplétion intestinale), physique (densité des composants du régime, acidité, osmolarité), chimique (nature des graisses, des glucides, des protéines) biologique (vitesse d'absorption des produits libérés dans l'intestin, hormones gastro-intestinales, influences nerveuses et hormonales). Compte tenu de l'importance majeure de la fonction gastrique et du processus d'évacuation gastro-duodénale d'une part, de l'étendue des analogies entre espèces d'autre part, il nous a paru utile de synthétiser l'ensemble des connaissances disponibles sous la forme d'un schéma (fig. 2). Compte tenu de son caractère général, ce dernier ne saurait toutefois être considéré comme intégralement valable dans la totalité des cas. Par ailleurs, nous avons déjà souligné l'étendue des contradictions relatives à la « fonction pylorique ». Néanmoins, les particularités d'espèces restent mineures (ainsi le faible rôle apparent de l'acidité du milieu duodénal chez le Porc). Si l'on constate la très grande diversité d'approche expérimentale des facteurs identifiés, il devient nécessaire d'amender le jugement théorique de valeur précédemment formulé. En effet les mécanismes en cause se révèlent d'une permanence relativement peu sensible aux artifices techniques qui en ont permis l'étude. Cette unité de mécanismes n'a d'égale que l'accord quasi général sur l'allure exponentielle de l'évacuation gastrique dans toutes les espèces, au moins dans les premières heures qui suivent le repas. L'expression mathématique plus complexe que nous avons pu proposer chez le Porc (LAPLACE et TOMASSONE, 1970) présente cependant, sur l'hypothèse exponentielle également plausible dans cette espèce, l'avantage d'offrir un mode d'expression synthétique des facteurs de contrôle mis en jeu avec possibilité de comparaison expérimentale rigoureuse.

En conclusion, nous pouvons retenir qu'il existe chez divers monogastriques une unité fondamentale des mécanismes physiologiques prédisant à la motricité et au transit au niveau des compartiments proximaux du tube digestif (estomac, intestin grêle). Pour ces territoires, les particularités d'espèce restent relativement superficielles. En ce qui concerne le gros intestin, les processus de transit sont marqués d'un caractère d'originalité dans le cas du Lapin en raison de la dualité d'excrétion fécale et dans le cas du Cheval du fait du gigantisme cæco-colique propre à cette espèce herbivore affligée d'un estomac plus que réduit.

Reçu pour publication en février 1975.

SUMMARY

GASTRO-INTESTINAL TRANSIT IN MONOGASTRIC ANIMALS.

II. — MOTOR EVENTS AND DIGESTA MOVEMENTS

As an introduction, the gastro-intestinal transit has been considered relatively to the overall processes of digestion. The magnitude of the interactions between motility, digestive secretions, intestinal absorption, cellular renewal, microflora of the digestive tract, is emphasized. Furthermore, the interrelationships between dietary supplies, nutritional requirements and functional digestive capacity are recalled.

In the present review, an attempt was made to gather and compare the digestive works of physiologists on motor events and of nutritionists on digesta movements and associated digestibility investigations considering successively the following species : man, dog, cat, pig, rat, rabbit and horse. Ancient and now classical works are only cited in this review exceptionally. Thus, the gastro-intestinal motor events are described more particularly on the basis of electromyographic studies.

Two species exhibit particular characteristics : on the one hand the rabbit owing to duality in the faecal excretion and to caecotrophy and, on the other, the horse because of the excessively low gastric capacity. Only few experimental data are available about the horse, whereas many recent studies on the rabbit have supplied valuable information on the digestive physiology of this species.

The processes controlling the motility and the digestive transit are very similar in the Man, the dog, the pig and the rat, in particular in the gastro-duodenal area and we therefore propose a general scheme (fig. 2). However, this simplified presentation does not exclude the existence of obscure points. The influences of various gastro-intestinal hormones have not been completely elucidated and controversies still remain about the pylorus function. As regards the many physico-chemical variation factors depending on the characteristics of digesta, numerous physiological and nutritional data are in accordance. Especially in trials on pigs, these two approaches have been developed simultaneously, whereas carnivorous animals are principally subjected to physiological studies and the rat to nutritional studies.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABRAHAMSSON H., 1973. Vagal relaxation of the stomach induced from the gastric antrum. *Acta Physiol. Scand.*, **89**, 406-414.
- ABRAHAMSSON H., JANSSON G., 1973. Vagovagal gastrogastic relaxation in the Cat. *Acta Physiol. Scand.*, **88**, 289-295.
- ABRAMS G. D., BISHOP J. E., 1967. Effect of the normal microbial flora on gastro intestinal motility. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, **126**, 301-304.
- AGRICULTURAL RESEARCH COUNCIL, 1967. Requirements for protein, p. 95-152. In : *The nutrient requirements of farm livestock*, n° 3 Pigs. A. R. C. Ed., Londres.
- AKAGI M., ABI H., SAKAMOTO S., HARUKI T., IWAKI J., KITANO K., GA S., NISHI K., 1972. Electrical activity in the stomach of the Dog recorded with suction electrodes in monopolar lead (Japonais). *Jap. J. Smooth Muscle Res.*, **8**, 162-171.
- ALEXANDER F., BENZIE D., 1951. A radiological study of the digestive tract of the foal. *Quart. J. Exp. Physiol.*, **36**, 213-217.
- ALTMANN G. G., 1971. Influence of bile and pancreatic secretions on the size of the intestinal villi in the Rat. *Amer. J. Anat.*, **132**, 167-178.
- ALTMANN G. G., 1972. Influence of starvation and refeeding on mucosal size and epithelial renewal in the Rat small intestine. *Am. J. Anat.*, **133**, 391-400.
- ALTMANN G. G., ENESCO M., 1967. Cell number as a measure of distribution and renewal of epithelial cells in the small intestine of growing and adult rats. *Amer. J. Anat.*, **121**, 319-336.
- ALTMANN G. G., LEBLOND C. P., 1970. Factors influencing villus size in the small intestine of adult rats as revealed by transposition of intestinal segments. *Amer. J. Anat.*, **127**, 15-36.
- ANDRYSEK O., SETKA J., GEORGI P., GUTZ H. J., ALTENBRUNN H. J., BERNDT H., 1967. Passage of ¹⁹⁸Au through the small intestine (Tchèque). *Câs. Lék. cês.*, **106**, 210-213.
- ANURAS S., COOKE A. R., CHRISTENSEN J., 1974. An inhibitory innervation at the gastro-duodenal junction. *J. Clin. Invest.*, **54**, 529-535.
- ARGENZIO R. A., LOWE J. E., PICKARD D. W., STEVENS C. E., 1974. Digesta passage and water exchange in the equine large intestine. *Am. J. Physiol.*, **226**, 1035-1042.
- ASH R. W., 1962. Gastro-intestinal re-entrant cannulae for studies of digestion in sheep. *Anim. Prod.*, **4**, 309-312.
- AUFFRAY P., 1965. Étude du transit gastro-intestinal chez le Porc. Conférence au comité scientifique de Pathologie porcine. I. N. R. A. Paris (Données non publiées).
- AUFFRAY P., MARTINET J., RÉRAT A., 1967. Quelques aspects du transit gastro-intestinal chez le Porc. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **7**, 261-279.
- AUMAITRE A., 1971. Le développement des enzymes dans le tube digestif du jeune porcelet : importance pour le sevrage et signification nutritionnelle. *Ann. Zootech.*, **20**, 551-575.
- BALDWIN M. V., THOMAS J. E., 1970. Role of the intrinsic plexuses in propulsive motility of the small intestine. *Gastroenterology*, **58**, 924.
- BARKER G. R., COCHRANE G. McL., CORBETT G. A., HUNT J. N., ROBERTS S. K., 1974. Actions of glucose and potassium chloride on osmoreceptors slowing gastric emptying; *J. Physiol.*, **237**, 183-186.
- BASS P., 1968. *In vivo* electrical activity of the small bowel, p. 2051-2074. In : *Handbook of Physiology*, section 6 Alimentary Canal, Vol. 4 Motility, American Physiological Society Ed., Washington.

- BASS P., CODE C. F. et LAMBERT E. H., 1961 a. Motor and electric activity of the duodenum. *Amer. J. Physiol.*, **201**, 287-291.
- BASS P., CODE C. F. et LAMBERT E. H., 1961 b. Electrical activity of gastro-duodenal junction. *Amer. J. Physiol.*, **201**, 587-592.
- BAYLEY H. S., CHO C. Y., HOLMES J. H. G., 1974. Examination of amino acids in ileal digesta as a measure of protein digestion. *Fed. Proc.*, **33**, 94-99.
- BECCARI E., 1957. La velocità di svuotamento dello stomaco nelle cavia. *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.*, **33**, 523-524.
- BEJAR J., BROITMAN S. A., ZAMCHECK N., 1968. Effect of vagotomy upon the small intestine. *Gut*, **9**, 87-90.
- BERGER T., KOCK N. G. et ROSENGREN B., 1968. Function of the pylorus in man studied with a photo electrical technique and pressure recordings. *Bull. Soc. Int. Chir.*, **27**, 569-573.
- BEZILLE P., GALLOUIN F., LE BARS H., 1973. Réalisation d'anus artificiels chez le Lapin : mise en évidence du déterminisme et étude du rythme nyctéméral de la cécotrophie. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **13**, 710-711.
- BINET L., CROSNIER R., MARGUERITE J., 1947. Le transit intestinal chez le Lapin en fonction de l'administration de farine simple, de farine calcique et de farine calcique et vitaminée (D₂). *C. R. Acad. Sci.*, **224**, 1459-1461.
- BJORNHAG G., 1972. Separation and delay of contents in the Rabbit colon. *Swedish J. agric. Res.*, **2**, 125-136.
- BLOOM P. B., FILLON R. D. L., STUNKARD A. J., FOX S., STELLAR E., 1970. Gastric and duodenal motility, food intake and hunger measured in Man during a 24-Hr period. *Amer. J. Digest. dis.*, **15**, 719-725.
- BOGATH P. G., GUBKIN V. A., GROISMAN S. D., 1973. On the speed of passage of the proximal small intestine contents in dogs (en russe). *Fiziol. Zh. SSSR*, **59**, 1081-1086.
- BONFILS S., MIGNON M., 1973. Aspects actuels des recherches sur la physiologie du carrefour duodénal. *Rev. Prat.*, **23**, 1879-1887.
- BONNAFOUS R., RAYNAUD P., 1963. Recherches sur le rythme nyctéméral de l'excrétion de l'azote fécal chez le Lapin domestique (*Oryctolagus cuniculus*) : influence des glandes surrénales. *Comp. Biochem. Physiol.*, **8**, 321-326.
- BONNAFOUS R., RAYNAUD P., 1967. Recherches sur le rôle du côlon dans la dualité de l'excrétion fécale du lapin. *Arch. Sci. Physiol.*, **21**, 261-270.
- BONNAFOUS R., RAYNAUD P., 1968. Mise en évidence d'une activité lysante du côlon proximal sur les micro-organismes du tube digestif du lapin. *Arch. Sci. Physiol.*, **22**, 57-64.
- BOOTH M., HUNT J. N., MILES J. M., MURRAY F. A., 1957. Comparison of gastric emptying and secretion in men and women with reference to prevalence of duodenal ulcer in each sex. *Lancet*, **272**, 657-659.
- BORGSTROM B., DAHLQUIST A., LUNDH G., SJOVALL J., 1957. Intestinal digestion and absorption in the human. *J. clin. Invest.*, **36**, 1521-1536.
- BORTOFF A., 1965. Electrical transmission of slow waves from longitudinal to circular intestinal muscle. *Am. J. Physiol.*, **209**, 1254-1260.
- BORTOFF A., 1967. Configuration of intestinal slow waves obtained by monopolar recording techniques. *Amer. J. Physiol.*, **213**, 157-162.
- BORTOFF A., DAVIS R. S., 1968. Myogenic transmission of antral slow waves across the gastro-duodenal junction *in situ*. *Amer. J. Physiol.*, **215**, 889-897.
- BORTOFF A., WEG N., 1965. Transmission of electrical activity through the gastro-duodenal junction. *Amer. J. Physiol.*, **208**, 531-536.
- BRAND G., ALBERT H., KOTHE W., WALTHER J., SPLITH G., 1972. Elektrische und motorische Aktivität des Magens nach Vagotomie und während elektrischer Vagusreizung beim narkotisierten Hund. *Z. Ges. inn. Med.*, **27**, 464-466.
- BRAUDE R., 1967. Variations in the composition of pig meat. *C. I. C. R. A. Conference*, review paper, Dublin, Republic of Ireland, 21.
- BRAUDE R., LOW A. G., PARTRIDGE I. G., SAMBROOK I. E., 1973. Observations on the digestive processes in the small intestine of growing pigs. *Proc. Brit. Soc. Anim. Prod.*, **2**, 85 (abstr. n° 44).
- BRAUDE R., LOW A. G., PORTER J. W. G., 1972. Digestion of proteins in the duodenum and the jejunum of growing pigs. *Proc. Nutr. Soc.*, **31**, 97 A.
- BRAUDE R., NEWPORT M. J., PORTER J. W. G., 1970. Artificial rearing of pigs. 2) The time course of milk protein digestion and proteolytic enzyme secretion in the 28 day-old pig. *Br. J. Nutr.*, **24**, 827-842.
- BRINK B. M., 1960. M. S. Thesis, University of Minnesota, in DAVENPORT H. W., *Physiologie de l'appareil digestif*. 1 Vol. Masson Ed., Paris, 1968.
- BROMSTER D., CARLBERGER G., LUNDH G., 1968. Measurement of gastric emptying rate using ¹³¹I-HSA. A methodological study in Man. *Scand. J. Gastroent.*, **3**, 641-653.
- BRUNAUD M., DUSSARDIER M., 1952 a. Recherches sur la motricité du tube digestif des équidés. 1) Motricité normale de l'estomac. *Rev. Med. Vet.*, **103**, 65-81.

- BRUNAUD M., DUSSARDIER M., 1952 b. Recherches sur la motricité du tube digestif des équidés. 2) Motricité normale du duodénum et du cæcum. *Rev. Med. Vet.*, **103**, 342-355.
- BURACZEWSKI S., PORTER J. W. G., ROLLS B. A., ZEBROWSKA T., 1971. The course of digestion of different food proteins in the Rat. 2) The effect of feeding carbohydrate with proteins. *Br. J. Nutr.*, **25**, 299-306.
- CANNON W. B., 1898. The movements of the stomach studied by means of the röntgen rays. *Am. J. Physiol.*, **1**, 359-382.
- CANZLER H., GLATZEL H., 1966 a. Untersuchungen über die Verdaulichkeit tierischer und pflanzlicher Proteinträger ohne und mit Fettzusatz. 1) Der Ablauf der Magenentleerung. *Nutritio et Dieta*, **8**, 49-60.
- CANZLER H., GLATZEL H., 1966 b. Untersuchungen über die Verdaulichkeit tierischer und pflanzlicher Proteinträger ohne und mit Fettzusatz. 2) Passage through small and large intestine. *Nutritio et Dieta*, **8**, 88-99.
- CARLSON H. C., 1962. Ph. D. Thesis. University of Minnesota, in DAVENPORT H. W., *Physiologie de l'appareil digestif*. 1 Vol. Masson Ed., Paris, 1968.
- CARLSON H. C., CODE C. F. et NELSON R. A., 1966. Motor action of the canine gastro-duodenal junction : a cineradiographic, pressure and electric study. *Amer. J. dig. Dis.*, **11**, 155-172.
- CARRILLO O., BENAVIDES M. C., 1971. Digestibility and rate of passage through the gastro-intestinal tract of torula/molasses in pig diets. *Rev. Cubana Cienc. agric. (Eng. Ed.)*, **5**, 331-339.
- CASTLE E. J., CASTLE M. E., 1956. The rate of passage of food through the alimentary tract of pigs. *J. agric. Sci.*, **47**, 196-203.
- CASTLE E. J., CASTLE M. E., 1957. Further studies of the rate of passage of food through the alimentary tract of pigs. *J. agr. Sci.*, **49**, 106-112.
- CHANG C. A., MCKENNA R. D., BECK I. T., 1968. Gastric emptying rate of the water and fat phases of a mixed test meal in man. *Gut*, **9**, 420-424.
- CHARIOT J., ROZE C., FRENAIS D., DEBRAY C., 1971. Étude de l'évacuation gastrique chez le Rat par une méthode radiologique. *Rev. Path. Comp. Med. Exp.*, **71**, 7-12.
- CHEN M. L., ROGERS Q. R., HARPER A. E., 1962. Observations on protein digestion *in vivo* : 4) Further observations on the gastro intestinal contents of rats fed different dietary proteins. *J. Nutr.*, **76**, 235-241.
- CHEY W. Y., LORBER S. H., KUSAKCIOGLU O., MENDRICKS J., 1967. Effect of secretin and pancreozymin-cholecystokinin on motor function of stomach and duodenum. *Fed. Proc.*, **26**, 383 (abstr.).
- CHRISTENSEN J., ANURAS S., HAUSER R. L., 1974. Migrating spike bursts and electrical slow waves in the Cat colon : effect of sectioning. *Gastroenterology*, **66**, 240-247.
- CHRISTENSEN J., GLOVER J. R., MACAGNO E. O., SINGERMAN R. B., WEISBRODT N. W., 1971. Statistics of contractions at a point in the human duodenum. *Amer. J. Physiol.*, **221**, 1818-1823.
- CLARKE R. J., ALEXANDER W. J., 1973. The effect of preserving antral innervation and of a pyloroplasty on gastric emptying after vagotomy in man. *Gut*, **14**, 300-307.
- CLEMENÇON G., 1973. Gestorte Antrummotorik. Eine gastrokinematographische Studie in super 8 Film. *Z. Gastroent.*, **11**, 97-102.
- CLEMENS E. T., STEVENS C. E., 1974. Digesta flow and organic acid production in the gastro-intestinal tract of the Pig. *Gastroenterology*, **66**, 677 (abstr.).
- COATES G., GILDAY D. L., CRADDOCK T. D., WOOD D. E., 1973. Measurement of the rate of stomach emptying using indium 113 and a 10 crystal rectilinear scanner. *Canad. Med. Ass. J.*, **108**, 180-183.
- CODE C. F., CARLSON H. C., 1968. Motor activity of the stomach p. 1903-1916, in *Handbook of Physiology*, Section 6 : *Alimentary Canal*, Vol. 4 : Motility, American Physiological Society Ed. Washington.
- CODE C. F., SZURSZEWSKI J. H., KELLY K. A., 1971. A concept of motor control by the pacesetter potential in the stomach and small bowel. *Am. J. Digest. Dis.*, **16**, 601.
- CONNELL A. M., 1962. The motility of the pelvic colon part 2 : Paradoxical motility in diarrhoea and constipation. *Gut*, **3**, 342-348.
- CONNELL A. M., 1968. Motor action of the large bowel, p. 2075-2091. In *Handbook of Physiology*, Section 6 : *Alimentary Canal*, Vol. 4 : Motility. American Physiological Society Ed., Washington.
- CONNELL A. M., LOGAN C. J. H., 1967. The role of gastrin in gastroileocolic responses. *Amer. J. dig Dis.*, **12**, 277-284.
- COOKE A. R., MOULANG J., 1972. Control of gastric emptying by amino acids. *Gastroenterology*, **62**, 528-532.
- CORRING T., AUMAITRE A., 1970. Mise en place et évolution de l'équipement enzymatique du pancréas exocrine du jeune rat pendant la période embryonnaire, l'allaitement et le sevrage. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **10**, 431-441.
- CORRING T., LEBAS F., COURTOT D., 1972. Contrôle de l'évolution de l'équipement enzymatique du pancréas exocrine du lapin de la naissance à 6 semaines. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **12**, 221-231.
- CORRING T., SAUCIER R., 1972. Sécrétion pancréatique sur porc fistulé : adaptation à la teneur en protéines du régime. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **12**, 233-241.

- COUTURIER D., ROZE C., COUTURIER-TURPIN M. H., DEBRAY C., 1969. Relation entre la consommation d'oxygène et la fréquence des ondes électriques lentes de l'iléon et du côlon distal, au cours de l'hypothyroïdie expérimentale du lapin. *J. Physiol., Paris*, **61**, 461-474.
- COUTURIER D., ROZE C., DEBRAY C., 1970. Activité motrice du duodénum chez l'Homme. Corrélation avec la contraction antrale et avec l'activité électrique. *J. Physiol., Paris*, **62**, 387-405.
- COUTURIER D., ROZE C., DEBRAY C., 1972. Motor activity of the duodenum in Man : Correlation with antral contraction. *Digestion*, **6**, 1-8.
- COUTURIER D., ROZE C., PAOLAGGI J., DEBRAY C., 1970. Activité électrique de l'estomac humain normal, variations topologiques. *C. R. Acad. Sci.*, **270** D, 2817-2820.
- COUTURIER D., ROZE C., PAOLAGGI J. A., DEBRAY C., 1971. Mesure des paramètres caractéristiques de l'électromyogramme gastrique humain normal. Variations suivant le lieu d'enregistrement. *Biologie Gastroentérologie*, **1**, 11-22.
- COUTURIER D., ROZE C., VASCONCELLOS D., ACCARY J. P., DEBRAY C., 1973. Effects of acid in stomach and duodenum upon the gastric myoelectrical activity in man. *Digestion*, **9**, 502-513.
- COUTURIER D., VASCONCELLOS D., ROZE C., ACCARY J. P., DEBRAY C., 1972. Activité électrique de l'estomac humain normal pendant l'évacuation de repas liquides. *Forum Soc. nat. franç. Gastroentérologie*, Bruxelles, p. 43-44.
- COWLEY D. J., VERNON P., JONES T., GLASS H. I., COX A. G., 1972. Gastric emptying of solid meals after truncal vagotomy and pyloroplasty in human subjects. *Gut*, **13**, 176-181.
- CRANWELL P. D., NOAKES D. E., HILL K. J., 1968. Observations on the stomach content of the suckling-pig. *Proc. Nutr. Soc.*, **27**, 26 A.
- CUMMINGS J. H., 1973. Dietary fibre. *Gut*, **14**, 69-81.
- CUNNINGHAM H. M., 1967. Digestibility, rate of passage and rate of gain in the gastrectomized pig. *J. anim. Sci.*, **26**, 500-503.
- CUNNINGHAM H. M., FRIEND D. W., NICHOLSON J. W. G., 1963. Observations on digestion in the Pig using a re-entrant intestinal fistula. *Canad. J. anim. Sci.*, **43**, 215-225.
- CUPERLOVIC M., HRISTIC V., CMILJANIC R., 1972. Rate of passage of soluble nutrients through the digestive tract of pigs. *Acta Vet. Beograd*, **22**, 111-116.
- DANIEL E. E., IRWIN J., 1968. Electrical activity of gastric musculature, p. 1969-1984, in *Handbook of Physiology*, Section 6 : Alimentary canal, Vol. 4 Motility. American Physiological Society Ed., Washington.
- DANIEL E. E., IRWIN J., 1971. Electrical activity of the stomach and upper intestine. *Amer. J. dig. Dis.*, **16**, 602-610.
- DAWSON N. J., 1972. Rate of passage of a non-absorbable marker through the gastro-intestinal tract of the mouse (*Mus musculus*). *Comp. Biochem. Physiol.* **41** A, 877-881.
- DEBAS H. T., FAROOQ O., GROSSMAN M. I., 1974. Inhibition of gastric emptying is a physiological action of cholecystokinin (CCK). *Gastroenterology*, **66**, 875 (abstr.).
- DELLER D. J., WANGEL A. G., 1965. Intestinal motility in man. I. A Study combining the use of intraluminal pressure recording and cineradiography. *Gastroenterology*, **48**, 45-57.
- DE LUCA L., SCHUMACHER M., WOLF G., 1970. Biosynthesis of a fucose containing glycopeptide from rat small intestine in normal and vitamin A deficient conditions. *J. Biol. Chem.*, **245**, 4551-4558.
- DERBLOM H., JOHANSSON H., NYLANDER G., 1966. A simple method of recording quantitatively certain gastro-intestinal motility functions in the Rat. *Acta chir. Scand.*, **132**, 154-165.
- DERRIEN A., GALLANT D., AUMAITRE A., 1971. Dégradation *in vitro* de différents amidons (maïs, manioc, pomme de terre) par le suc pancréatique du porcelet sevré à 5 semaines. Étude microscopique. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **11**, 326-330.
- DILLARD R. L., EASTMAN H., FORDTRAN J. S., 1965. Volume-flow relationship during the transport of fluid through the human small intestine. *Gastroenterology*, **49**, 58-66.
- DOWLING R. H., 1967. Compensatory changes in intestinal absorption. *Br. med. Bull.*, **23**, 275-278.
- DOWLING R. H., RIECKEN E. O., LAWS J. W., BOOTH C. C., 1967. The intestinal response to high bulk feeding in the Rat. *Clin. Sci.*, **32**, 1-9.
- DOZOIS R. R., KELLY K. A., 1971. Effect of a gastrin pentapeptide on canine gastric emptying of liquids. *Amer. J. Physiol.*, **221**, 113-117.
- DOZOIS R. R., KELLY K. A., CODE C. F., 1971. Effect of distal antrectomy on gastric emptying of liquids and solids. *Gastroenterology*, **61**, 675-681.
- DRASAR B. S., CROWTHER J. S., GODDARD P., HAWKSWORTH G., HILL M. J., PEACH S., WILLIAMS R. E. O., RENWICK A., 1973. The relation between diet and the gut microflora in man. *Proc. Nutr. Soc.*, **32**, 49-52.
- DUFAUT M., TOURNUT R., RIBET A., 1971. Effets de la sécrétine et de la cholecystokinine pancréo-zymine sur l'estomac. *Arch. Franç. Mal. App. dig.*, **3** (suppl.), 237-252.
- DUTHIE H. L., 1974. Electrical activity of gastro-intestinal smooth muscle. *Gut*, **15**, 669-681.
- DUTHIE H. L., BROWN B. H., ROBERTSON D. B., KWONG N. K., WHITTAKER G. E., WATERFALL W., 1972. Electrical activity in the gastro-duodenal area. Slow waves in the proximal duodenum. A comparison of man and dog. *Amer. J. dig. Dis.* **17**, 344-351.

- EDWARDS D. A. W., ROWLANDS E. N., 1968. Physiology of the gastro-duodenal junction p. 1985-2000, in *Handbook of Physiology*, Section 6 : *Alimentary canal*, Vol. 4 motility. American Physiological Society Ed., Washington.
- ELIAS E., GIBSON G. J., GREENWOOD L. F., HUNT J. N., TRIPP J. H., 1968. The slowing of gastric emptying by monosaccharides and disaccharides in test meals. *J. Physiol., Londres*, **194**, 317-326.
- ENTRINGER R. P., 1971. *Influence of diet on passage rate and apparent digestibility by growing swine*. PhD Thesis, Purdue University, 124 p.
- ERBERSDOBLER H., 1973. The normal course of digestion of food proteins, p. 453-467, in PORTER J. W. G. et ROLLS B. A., *Proteins in human nutrition*, 1 vol. Academic Press, London.
- FABRY P., KUJALOVA V., 1960. Enhanced growth of the small intestine in rats as a result of adaptation to intermittent starvation. *Acta anat.*, **43**, 264-271.
- FAUCONNEAU G., MICHEL M. C., 1970. The role of the gastro intestinal tract in the regulation of protein metabolism, in MUNRO H. N., *Mammalian protein metabolism*, **4**, Academic Press, New York, p. 481-522.
- FELL B. F., 1972. Adaptations of the digestive tract during reproduction in the mammal. *World Rev. Nutr. Diet.*, **14**, 181-256.
- FÉVRIER C., 1969. Influence du lactose sur la croissance et sur la composition corporelle du rat blanc. 3) Relation entre la vitesse de croissance et l'adiposité corporelle. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **9**, 589-600.
- FÉVRIER C., AUMAITRE A., 1971. Évolution de l'activité lactasique de l'intestin du porc en fonction du régime. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **11**, 330-332.
- FÉVRIER C., RÉRAT A., 1964. Influence du lactose sur la croissance et sur la composition corporelle du rat blanc. 1) Relations avec le taux protidique de la ration. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **4**, 423-439.
- FÉVRIER C., RÉRAT A., AUMAITRE A., 1971. Étude *in vivo* de l'absorption des glucides à l'aide d'une méthode en continu chez le Porc. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **11**, 352-353.
- FIORAMONTI J., RUCKEBUSCH Y., 1974 a. La motricité cœcale chez le Lapin. 1) Nature des contractions. *Ann. Rech. Vét.*, **5**, 1-13.
- FIORAMONTI J., RUCKEBUSCH Y., 1974 b. La motricité cœcale chez le Lapin. 2) Variations d'origine alimentaire. *Ann. Rech. Vét.*, **5**, 201-212.
- FISCHER J. E., 1957. Effects of feeding a diet containing lactose upon β -D galactosidase activity and organ development in the Rat digestive tract. *Amer. J. Physiol.*, **188**, 49-53.
- FISHER R., COHEN S., 1973. Physiological characteristics of the human pyloric sphincter. *Gastroenterology*, **64**, 67-75.
- FISHER R. S., LIPSHUTZ W., COHEN S., 1973. The hormonal regulation of pyloric sphincter function. *J. Clin. Invest.*, **52**, 1289-1296.
- FORDTRAN J. S., SALTIN B., 1967. Gastric emptying and intestinal absorption during prolonged severe exercise. *J. Appl. Physiol.*, **23**, 331-335.
- FORRESTER J. M., 1972. The number of villi in rat's jejunum and ileum : effect of normal growth, partial enterectomy and tube feeding. *J. Anat. Lond.*, **111**, 283-291.
- FRANÇOIS E., COMPÈRE R., RONDIA G., 1968. Étude comparée de la vitesse de passage des aliments et des résidus alimentaires non digérés dans le tractus digestif du rat et du mouton. *Bull. Rech. agron. Gembloux*, **3**, 655-688.
- FRANKEL L. A., 1968 a. The pump mechanism of the stomach and gastric evacuation. Part 1. *International Surgery*, **50**, 17-33.
- FRANKEL L. A., 1968 b. The pump mechanism of the stomach and gastric evacuation. Part 2. *International Surgery*, **50**, 155-163.
- GARRETT J. M., SCHLEGEL J. F., CODE C. F., 1966. Effect of quinidine on electrical and motor activity of canine small bowel. *Gut*, **7**, 562-565.
- GEIGER E., PINSKY J. J., 1956. Effect of changes in environmental temperature on stomach emptying in rats. *Proc. Soc. exp. Biol. Med.*, **91**, 107-110.
- GIANTURCO C., 1931. *Am. J. Roentgenol.*, **31**, 735-744. In DAVENPORT H. W., *Physiologie de l'appareil digestif*, 1 Vol., Masson Éd., Paris, 1968.
- GILLESPIE J. S., 1968. Electrical activity in the colon, p. 2093-2120, in *Handbook of Physiology*, Section 6 : *Alimentary Canal*, Vol. 4 : Motility. American Physiological society Ed., Washington.
- GLEYSTEEN J. J., HALLENBECK G. A., 1974. Gastric emptying of liquids after different vagotomies and pyloroplasty. *Gastroenterology*, **66**, 700 (abstr.).
- GO V. L. M., POLEY J. R., HOFMANN A. F., SUMMERSKILL W. H. J., 1970. Disturbances in fat digestion induced by acidic jejunal pH due to gastric hypersecretion in man. *Gastroenterology*, **58**, 638-646.
- GONELLA J., 1967. Étude de l'activité électrique des tuniques musculaires de l'intestin pendant les mouvements de segmentation et le péristaltisme. *J. Physiol.*, Paris, **59**, 416-417.
- GONELLA J., VIENOT J., 1972. Action des ganglioplégiques sur la propagation du péristaltisme duodénal. *J. Physiol.*, Paris, **64**, 623-630.

- GOODMAN I., HIATT R. B., 1972. Coherin : a new peptide of the bovine neurohypophysis with activity on gastro-intestinal motility. *Science*, **178**, 419-421.
- GOODMAN R. D., LEWIS A. E., SCHUCK E. A., GRENFIELD M. A., 1952. Gastro-intestinal transit. *Am. J. Physiol.*, **169**, 236-241.
- GRÉGORY R. A., 1974. The gastro-intestinal hormones : A review of recent advances. *J. Physiol., Londres*, **241**, 1-32.
- GREVSTEN S., JOHANSSON H., LINDQUIST B., NYLANDER G., 1969. Further analysis of a mathematical method of evaluating gastro-intestinal propulsive motility. *Acta chir. Scand.*, **135**, 237-240.
- GROISMAN S. D., BEGEKA A. D., 1974. Analysis of the stomach's evacuation mechanisms (en Russe). *Zool. Zh. S. S. S. R.*, **60**, 805-811.
- GUTIERREZ L. V., KOCAK N., COX A. G., 1971. Alimentary transit and supersensitivity after vagotomy in the rat. *Gut.*, **12**, 625-629.
- HAENLEIN G. F. W., SMITH R. C., YOON Y. M., 1966. Determination of the fecal excretion rate of horses with chromic oxide. *J. anim. Sci.*, **25**, 1091-1095.
- HALL W. H., READ R. C., 1970. Effect of vagotomy on gastric emptying. *Amer. J. dig. Dis.*, **15**, 1047-1052.
- HARKINS R. W., LONGENECKER J. B., SARETT H. P., The effect of the type and level of dietary fat on gastric retention in rats. *Gastroenterology*, **47**, 65-71.
- HARTMAN P. A., HAYS V. W., BAKER R. O., NEAGLE L. H., CATRON D. V., 1961. Digestive enzyme development in the young pig. *J. anim. Sci.*, **20**, 114-123.
- HARVEY R. F., POMARE E. W., HEATON K. W., 1973. Effects of increased dietary fibre on intestinal transit. *Lancet*, **7815**, 1278-1280.
- HAYES J. R., ARDILL J., KENNEDY T. L., BUCHANAN K. D., 1974. A duodenal role in gastrin release. *Gut*, **15**, 626-629.
- HENRY Y., ÉTIENNE M., 1969. Effets nutritionnels de l'incorporation de cellulose purifiée dans le régime du porc en croissance-finition. 1) Influence sur l'utilisation digestive des nutriments. *Ann. Zootech.*, **18**, 337-357.
- HIATT R. B., GOODMAN I., OVERWEG N. I. A., 1971 a. Intestinal motility. 1) Control mechanisms in the basic electric rhythm in the canine small intestine. *J. Surg. Res.*, **11**, 454-463.
- HIATT R. B., GOODMAN I., OVERWEG N. I. A., 1971 b. Intestinal motility. 2) Electromotor correlations in the canine small intestine. *J. Surg. Res.*, **11**, 464-470.
- HIGHTOWER N. C., 1968. Motor action of the small bowel, p. 2001-2024, in *Handbook of Physiology*, Section 6 : *Alimentary Canal*, Vol. 4 : Motility. American Physiological Society Ed., Washington.
- HILL K. J., NOAKES D. E., LOWE R. A., 1969. Gastric digestive physiology of the calf and piglet. In PHILLIPSON A. T. : *Physiology of digestion and metabolism in the ruminant. Proc. 3rd int. Symp., Cambridge*, 166-179, Oriel Press Ltd, Newcastle upon Tyne.
- HINDMARSH J. T., KILBY P., ROSS B., WISEMAN G., 1967. Further studies on intestinal active transport during semistarvation. *J. Physiol., Londres*, **188**, 207-218.
- HINTZ H. F., LOY R. G., 1966. Effects of pelleting on the nutritive value of horse rations. *J. anim. Sci.*, **25**, 1059-1063.
- HIRSHFIELD J. S., KERN F., 1969. Protein starvation and the small intestine. 3) Incorporation of orally and intraperitoneally administered L-leucine-4,5-³H into intestinal mucosal protein of protein deprived rats. *J. clin. Invest.*, **28**, 1224-1229.
- HOLMES J. H. G., BAYLEY H. S., HORNEY F. D., 1973. Digestion and absorption of dry high-moisture maize diets in the small and large intestine of the pig. *Br. J. Nutr.*, **30**, 401-410.
- HOPKINS A., 1966. The pattern of gastric emptying. A new view of old results. *J. Physiol., Londres*, **182**, 144-149.
- HOPPER A. F., WANNEMACHER R. W., MCGOVERN P. A., 1968. Cell population changes in the intestinal epithelium of the rat following starvation and protein depletion. *Proc. Soc. exp. Biol. Med.*, **128**, 695-698.
- HORSZCZARUK F., 1971 a. Digestion in pigs. 1) Studies with cannulae of the caecum and colon (Polonais). *Biuletyn Instytut Genetyki i Hodowli Zwierząt Polskiej Akademii Nauk*, n° 21, 101-115.
- HORSZCZARUK F., 1971 b. Digestion in pigs. 2) Digestion and absorption studied by the slaughter method. *Biuletyn Instytut Genetyki i Hodowli Zwierząt Polskiej Akademii Nauk*, n° 21, 117-136.
- HORSZCZARUK F., 1971 c. Digestion in pigs. 3) Digestion and absorption studied with simple reentrant cannulae of the small intestine (Polonais). *Biuletyn Instytut Genetyki i Hodowli Zwierząt Polskiej Akademii Nauk*, n° 21, 137-172.
- HOWELL C. E., CUPPS P. T., 1950. Motility patterns of the cecum of the Horse. *J. anim. Sci.*, **9 A**, 261-268.
- HUANG T. C., ULRICH H. E., MCCAY C. M., 1954. Antibiotics, growth, food utilization and the use of chromic oxide in studies with rabbits. *J. Nutr.*, **54**, 621-630.
- HULME M. I., DONNAN S. P. B., MCALISTER J., MCCOLL I., 1973. The effect of surgery and posture on the pattern and rate of gastric emptying. *Aust. N. Z. J. Surg.*, **43**, 80-84.

- HUNT J. N., 1954. The viscosity of a test-meal. Its influence on gastric secretion and emptying. *Lancet*, *i*, 17-18.
- HUNT J. N., 1957. Influence of hydrochloric acid on gastric secretion and emptying in patients with duodenal ulcer. *Brit. Med. J.*, *i*, 681-684.
- HUNT J. N., 1960. The site of receptors slowing gastric emptying in response to starch in test meals. *J. Physiol., Londres*, **154**, 270-276.
- HUNT J. N., 1961. The osmotic control of gastric emptying. *Gastroenterology*, **41**, 49-51.
- HUNT J. N., 1963. The duodenal regulation of gastric emptying. *Gastroenterology*, **45**, 149-156.
- HUNT J. N., 1967. Effect of gastrin II on gastric emptying and secretion during a test meal. *Brit. med. J.*, **4**, 386-387.
- HUNT J. N., 1971. The slowing of gastric emptying by four strong acids. A summary. *Amer. J. Dig. Dis.*, **16**, 641.
- HUNT J. N., KNOX M. T., 1962. The regulation of emptying of meals containing citric acid and the salts of citric acid. *J. Physiol., Londres* **163**, 34-35.
- HUNT J. N., KNOX M. T., 1965. The effect of acids on gastric emptying. *J. Physiol., Londres*, **181**, 63 p.
- HUNT J. N., KNOX M. T., 1968 *a*. Regulation of gastric emptying, 1917-1935, in *Handbook of Physiology*, Section 6: *Alimentary canal*, Vol. 4: Motility. American Physiological Society Ed., Washington.
- HUNT J. N., KNOX M. T., 1968 *b*. A relation between the chain length of fatty acids and the slowing of gastric emptying. *J. Physiol., Londres*, **194**, 327-336.
- HUNT J. N., KNOX M. T., OGLINSKI A., 1965. The effect of gravity on gastric emptying with various test meals. *J. Physiol. Londres*, **178**, 92-97.
- HUNT J. N., MAC DONALD I., 1954. The influence of volume on gastric emptying. *J. Physiol., Londres*, **126**, 459-474.
- HUNT J. N., PATHAK J. D., 1960. The osmotic effects of some simple molecules and ions on gastric emptying. *J. Physiol., Londres*, **154**, 254-269.
- HUNT J. N., SPURRELL W. R., 1951. The pattern of emptying of the human stomach. *J. Physiol., Londres*, **113**, 157-168.
- HUSBAND J., HUSBAND P., MALLINSON C. N., 1970. Gastric emptying of starch meals in the newborn. *Lancet*, *ii*, 290-292.
- ISENBERG J. I., CSENDES A., 1972. Effect of octapeptide of cholecystokinin on canine pyloric pressure. *Am. J. Physiol.*, **222**, 428-431.
- IWAI H., ISHIHARA Y., YAMANAKA J., ITO T., 1973. Effects of bacterial flora on cecal size and transit rate of intestinal contents in mice. *Jap. J. exp. Med.*, **43**, 297-305.
- JILGE B., 1974. Soft faeces excretion and passage time in the laboratory rabbit. *Lab. anim.*, **8**, 337-346.
- JOB D. D., GRIFFING W. J., RODDA B. E., 1974. A possible origin of intestinal gradients and their relation to motility. *Am. J. Physiol.*, **226**, 1510-1515.
- JOHANSON L. P., BROWN J. C., MAGEE D. F., 1966. Effect of secretion and cholecystokinin-pancreozymin extracts on gastric motility in man. *Gut*, **7**, 52-57.
- JOHANSSON C., 1973. Studies in Gastro-intestinal interactions. 4) Gastric emptying of a composite meal in Man. The influence of glucose. *Scand. J. Gastroent.*, **8**, 533-539.
- JOHANSSON C., LAGERLOF H. O., EKELUND K., KULSDOM N., LARSSON I., NYLIND B., 1972. Studies of gastro intestinal interactions. 3) Determination of gastric secretion and evaluation, biliary and pancreatic secretion, intestinal absorption, intestinal transit time and flow of water in man. *Scand. J. Gastroent.*, **7**, 489-499.
- JOHANSSON H., SEGERSTROM A., 1972. Glucagon and gastro intestinal motility in relation to thyroid parathyroid function. *Uppsala J. Med. Sci.*, **77**, 183-188.
- JOHNSON A. G., 1973. Gastro-duodenal motility and synchronization. *Postgrad. Med. J.*, **49**, 29-33.
- JOLIVET E., LAPLACE J. P., LEBAS F., 1975. Le transit digestif chez le lapin. IV. Essais de modélisation des transferts d'un marqueur radioactif entre les différents compartiments digestifs. *Ann. Zootech.*, **24**, 475-488.
- KASTLE C., RIEDER H., ROSENTHAL J., 1909. Über kinematographisch aufgenommene Röntgenogramme (Bio Röntgenographie) der inneren Organe des Menschen. *Muench. Med. Wochschr.*, **1**, 280-282.
- KELLY K. A., 1970. Effect of gastrin on gastric myoelectric activity. *Am. J. dig. Dis.*, **15**, 399-405.
- KELLY K. A., LA FORCE R. C., 1972. Circumferential propagation of the canine gastric pacesetter potential. *Amer. J. dig. Dis.*, **17**, 339-343.
- KELLY K. A., MORLEY K. D., WILBUR B. G., 1973. Effect of corporal and antral gastrojejunostomy on canine gastric emptying of solid spheres and liquids. *Br. J. Sur.*, **60**, 880-884.
- KENWORTHY R., ALLEN W. D., 1966. Influence of diet and bacteria on small intestinal morphology, with special reference to early weaning and *Escherichia coli*: Studies with germfree and gnotobiotic pigs. *J. comp. Path.*, **76**, 291-296.
- KERN F., PROSPER J., MURRAY R., 1966. Effect of protein deprivation of intestinal mucosa: disaccharidase activities and intestinal morphology. *Fed. Proc.*, **25**, 322 (abstr.).

- KEYS J. E., 1972. *Hemicellulose, cellulose and starch digestion in and the rate of passage of digesta through the stomach, small intestine, and large intestine of swine*. PhD thesis, University of Maryland, 79 p.
- KEYS J. E., DE BARTHE J. V., 1974 a. Cellulose and hemicellulose digestibility in the stomach, small intestine and large intestine of swine. *J. anim. Sci.*, **39**, 53-56.
- KEYS J. E., DE BARTHE J. V., 1974 b. Site and extent of carbohydrate, dry matter, energy and protein digestion and the rate of passage of grain diets in swine. *J. anim. Sci.*, **39**, 57-62.
- KIDDER D. E., MANNERS M. J., 1968. Passage of food in the young suckling pig (Abstract). *Proc. Nutr. Soc.*, **27**, 46 A.
- KIDDER D. E., MANNERS M. J., MCCREA M. R., 1961. The passage of food through the alimentary tract of the piglet. *Res. Vet. Sci.*, **2**, 227-231.
- KILBY J. O., GRIFFITH C. A., 1971. The relationships of gastric transection and vagotomy to gastric emptying. *Surgery*, **69**, 633-636.
- KIM S. K., 1968. Small intestine transit time in the normal small bowel study. *Amer. J. Roentgenol.*, **104**, 522-524.
- KOBAYASHI M., PROSSER C. L., NAGAI T., 1967. Electrical properties of intestinal muscle as measured intracellularly and extracellularly. *Amer. J. Physiol.*, **214**, 275-286.
- KOLDOVSKY O., 1966. The post-natal development of enzyme activities of the small intestine. In : *Development of metabolism as related to Nutrition.*, Karger Ed., Basel ; 177 p.
- KUZNETSOVA V. M., 1950. New experimental data on the physiology of digestion in the Horse. *Konevodstvo*, n° 4, 32-37, d'après *Nutr. Abstr. Rev.*, 1951-1952, **21**, 113.
- KWONG N. K., BROWN B. H., WHITTAKER G. E., DUTHIE H. L., 1971. Response of the electrical activity, motor activity and acid secretion of the human stomach to pentagastrin and histamine stimulation. *Scand. J. Gastroent.*, **6**, 145-153.
- KWONG N. K., BROWN B. H., WHITTAKER G. E., DUTHIE H. L., 1972. Effects of gastrin I, secretin and cholecystokinin pancreozymin on the electrical activity, motor activity and acid output of the stomach in man. *Scand. J. Gastroent.*, **7**, 161-170.
- LAGERLOF H. O., EKELOUND K., JOHANSSON C., 1972. Studies of gastro-intestinal interactions. 1) A mathematical analysis of jejunal indicator concentrations used to calculate jejunal flow and mean transit time. *Scand. J. Gastroent.*, **7**, 379-389.
- LAGERLOF H. O., JOHANSSON C., EKELOUND K., 1973. Studies of gastro-intestinal interactions. 5) Gastric secretion and duodenal reflux in man after a composite meal. The influence of glucose on gastric secretion, emptying and gastric volume. *Scand. J. Gastroent.*, **8**, 735-742.
- LAPLACE J. P., 1971 a. Premières observations sur la motricité gastro-duodénale en tant que facteur de contrôle de l'évacuation gastrique chez le Porc. **10^e Congr. int. Zootech.**, Versailles, 17-23 juillet.
- LAPLACE J. P., 1971 b. Influence de l'osmolarité et de la température du liquide de perfusion sur le volume circulant dans une anse jéjunale isolée chez le Porc, et effets secondaires sur l'évacuation gastroduodénale. *Path. Biol.*, **19**, 857-863.
- LAPLACE J. P., 1972 a. Revue : Le transit digestif chez les monogastriques. 1) Les techniques d'étude. *Ann. Zootech.*, **21**, 83-105.
- LAPLACE J. P., 1972 b. Motricité gastro-intestinale chez le Porc : étude descriptive par électromyographie et corrélations nutritionnelles. *Rec. Méd. Vét.*, **148**, 37-61.
- LAPLACE J. P., 1974 a. Activité électrique lente de l'antré pylorique et contrôle de l'évacuation gastrique chez le Porc. *Rec. Méd. Vét.*, **150**, 121-129.
- LAPLACE J. P., 1974 b. Enregistrement du pH intragastrique chez le Porc : Variations liées à la nature, à l'importance et à l'intervalle des repas chez l'animal en finition. *Ann. Zootech.*, **23**, 89-104.
- LAPLACE J. P., 1975. Physiological and nutritional consequences of small intestine resection or exclusion, and general interpretation of adaptation processes. *World Rev. Nutr. Diet.*, **23** (in press).
- LAPLACE J. P., FEVRIER C., 1973. Effets sur le pH intragastrique de l'incorporation de lactosérum sec dans la ration du porc en finition. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **13**, 765-766.
- LAPLACE J. P., LEBAS F., RIOPEREZ J., 1974. Le transit digestif chez le Lapin : 1) Utilisation du Cérium-141 ; étude méthodologique et descriptive. *Ann. Zootech.*, **23**, 555-576.
- LAPLACE J. P., LEBAS F., RIOPEREZ J., 1975. Le transit digestif chez le Lapin : 2) Répartition de la radioactivité après ingestion d'aliment marqué au Cérium-141. *Ann. Zootech.*, **24**, 59-68.
- LAPLACE J. P., LEBAS F., 1975. Le transit digestif chez le Lapin : 3) Influence de l'heure et du mode d'administration sur l'excrétion fécale du Cérium-141 chez le Lapin alimenté *ad libitum*. *Ann. Zootech.*, **24**, 255-265.
- LAPLACE J. P., TOMASSONE R., 1970. Évacuation gastro-duodénale chez le Porc : Fistulation chronique par voie thoracique extrapleurale ; recherche d'une technique d'analyse mathématique de l'évacuation. *Ann. Zootech.*, **19**, 303-332.
- LEBAS F., LAPLACE J. P., 1974 a. Mensurations viscérales chez le Lapin. 3) Variations chez la femelle au cours d'un cycle de reproduction en fonction du niveau d'alimentation durant la gestation. *Ann. Zootech.*, **23**, 267-292.
- LEBAS F., LAPLACE J. P., 1974 b. Sur l'excrétion fécale chez le Lapin., *Ann. Zootech.*, **23**, 577-581.

- LEE K. Y., HENDRICKS J., CHEY W. Y., 1974. Effects of gut hormones on motility of the antrum and duodenum in dogs. *Gastroenterology*, **66**, 729 (abstr.).
- LENZ H., BLOMER A., DUX A., 1971. Analysis of the propulsive movements of the small intestine. Cineradiographic and experimental studies. *Amer. J. dig. Dis.* **16**, 1107-1115.
- LESHER S., WALBURG H. E., SACHER G. A., 1964. Generation cycle in the duodenal crypt cells of germ free and conventional mice. *Nature, London*, **202**, 884-886.
- LEVANT J. A., KUN T. L., JACHNA J., STURDEVANT R. A. L., ISENBERG J. I., 1974. The effects of graded doses of C-terminal octapeptide of cholecystokinin on small intestinal transit in man. *Am. J. dig. Dis.*, **19**, 207-209.
- LEVIN R. J., 1969. Review : the effects of hormones on the absorptive metabolic and digestive functions of the small intestine. *J. Endocrin.*, **45**, 315-348.
- LEW H. S., FUNG Y. C., LOWENSTEIN C. B., 1971. Peristaltic carrying and mixing of chyme in the small intestine (an analysis of a mathematical model of peristalsis of the small intestine). *J. Biomech.*, **4**, 297-315.
- LUDWICK J. R., WILEY J. N., BASS P., 1970. Gastric emptying following Finney pyloroplasty and vagotomy. *Amer. J. dig. Dis.*, **15**, 347-352.
- MAC GREGOR I. L., WATTS H. D., MEYER J. H., 1974. Effect of hyperglycemia on gastric emptying in man. *Gastroenterology*, **66**, 854 (abstr.).
- MADI K., JERVIS H. R., ANDERSON P. R., ZIMMERMAN M. R., 1970. A protein deficient diet; effect on the liver, pancreas, stomach and small intestine of the Rat. *Arch. Path.*, **89**, 38-52.
- MALHOTRA S. L., 1967. Effect of saliva on gastric emptying. *Am. J. Physiol.*, **213**, 169-173.
- MANGOLD E., 1951. Die Futter-Durchgangszeiten beim Kaninchen. *Arch. Tierernährung*, **1**, 136-147.
- MAURER H. J., RANDAU W., 1971. Motilität und Peristaltik des Magens nach thorakaler vago sympathiko splanchnikotomy. *Bruns. Beitr. Klin. Chir.*, **218**, 687-697.
- MAXWELL C. V., REIMANN E. M., HOEKSTRA W. G., KOWALCZYK T., BENEVENGA N. J., GRUMMER R. H., 1972. Use of tritiated water to assess, *in vivo* the effect of dietary particle size on the mixing of stomach content of swine. *J. anim. Sci.* **34**, 212-216.
- Mc COY E. J., BAKER R. D., 1968. Effect of feeding on electrical activity of dog's small intestine. *Amer. J. Physiol.*, **214**, 1291-1295.
- MEEROFF J. C., GO V. L. W., PHILLIPS S. F., 1973. Gastric emptying of liquids in man. Quantification by duodenal recovery marker. *Mayo clin. Proc.*, **48**, 728-732.
- MEEROFF J. C., GO V. L. W., PHILLIPS S. F., 1974. Osmotic control of gastric emptying : perfusion studies in the human duodenum. *Gastroenterology*, **66**, 743 (abstr.).
- MEHNERT H., FORSTER H., 1968. Untersuchungen über den Mechanismus der Magenentleerung bei Mensch und Ratte nach oraler Applikation verschiedener Zucker. *Diabetologia*, **4**, 26-33.
- MEHTA S. J., KAYE M. D., SHOWALTER I. P., 1974. Is there a pyloric sphincter? *Gastroenterology* **66**, 746 (abstr.).
- MESHKINPOUR H., DINOSO V. P., LORBER S. H., 1974. Effect of intraduodenal administration of essential amino acids and sodium oleate on motor activity of the sigmoid colon. *Gastroenterology*, **66**, 373-377.
- MILTON G. W., SMITH A. W. M., ARMSTRONG M. I. O., 1956. The electropotential changes in the duodenum of the Dog. *Bull. Soc. Int. Chirurg.*, **15**, 29-35.
- MIOLAN J. P., ROMAN C., 1971. Modification de l'électromyogramme gastrique du chien par stimulation des nerfs extrinsèques. *J. Physiol.*, Paris, **63**, 561-576.
- MISIEWICZ J. J., CONNELL A. M., PONTES F. A., 1966. Comparison of the effect of meals and prostigmine on the proximal and distal colon in patients with and without diarrhoea. *Gut.*, **7**, 468-473.
- MISIEWICZ J. J., HOEDSTOCK D. J., WALLER S. L., 1967. Motor responses of human alimentary tract to near maximal infusions of pentagastrin. *Gut.*, **8**, 463-469.
- MOBERG S., 1974. Gastric emptying and duodenal digestion before and after partial gastrectomy and selective proximal vagotomy. *Scand. J. Gastroenterol.*, **9**, suppl. 24, 39 p.
- MONGES H., SALDUCCI J., 1970. Étude électromyographique de la motricité duodénale chez l'Homme normal. *Arch. franç. Mal. App. digest.*, **59**, 19-28.
- MONGES H., SALDUCCI J., 1972. Variations of the gastric electrical activity in man produced by administration of pentagastrin and by introduction of water or liquid nutritive substance into the stomach. *Amer. J. dig. Dis.*, **17**, 333-338.
- MONGES H., SALDUCCI J., ROMAN C., 1969. Étude électromyographique de la motricité gastrique chez l'Homme normal. *Arch. franç. Mal. App. digest.*, **58**, 517-530.
- MYERS K., 1955. Coprophagy in the european rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in Australia. *J. austr. Zool.*, **3**, 336-345.
- NAGAOKA K., 1968. Electromyographic study on the mechanism of delayed gastric emptying after vagotomy in dogs. *Tohoku J. exp. Med.*, **95**, 1-13.
- NELSEN T. S., KOHATSU S., 1971. The stomach as a pump. *R. C. Rom. Gastro-Ent.*, **3**, 65-71.
- NILSSON F., 1973. Effect of truncal vagotomy and pyloroplasty on gastric evacuation and small bowel propulsion in the Rat. *Acta chir. Scand.*, **139**, 731-734.

- NILSSON F., SEGERSTROM A., 1973. Influence of parathyroid function on the propulsive motility of the small intestine in the Rat. *Acta chir. Scand.*, **139**, 60-62.
- OCHIA B. A., 1973. Gastric emptying in young pigs. *J. Physiol., Londres*, **233**, 467-480.
- PADALIKOVA D., 1966. The speed of gastric emptying in piglets raised on a semi-synthetic highcaloric diet in the first month of life. *Sborn. Vys. Skoly Zeměděl. Brno*, **14** B, 421-426.
- PARKS T. G., 1973. Colonic motility in man. *Postgrad. Med. J.*, **49**, 90-99.
- PARRY E., SHIELDS R., TURNBULL A. C., 1970. Transit time in the small intestine in pregnancy. *J. Obstet. Gynaecol.*, **77**, 900-901.
- PERAINO C., ROGERS Q. R., YOSHIDA M., CHEN M. L., HARPER A. E., 1959. Observations on protein digestion *in vivo*. 2) Dietary factors affecting the rate of disappearance of casein from the gastrointestinal tract. *Canad. J. Biochem. Physiol.*, **37**, 1475-1491.
- PERES G., DUMAS J., 1964. Recherches préliminaires sur le transit gastrique du Rat soumis à un rayonnement ultraviolet. *C. R. Soc. Biol.*, **148**, 773-775.
- PERES G., DUMAS J., 1966. Nouvelles recherches concernant le transit gastrique chez le Rat soumis à des rayons ultraviolets. *J. Physiol. Paris*, **58**, 585-586.
- PICKARD D. W., STEVENS C. E., 1972. Digesta flow through the Rabbit large intestine. *Amer. J. Physiol.*, **222**, 1161-1166.
- PIEKARZ R., 1963. Effet de la coprophagie sur le temps de transit digestif chez le Lapin domestique (en Polonais). *Acta Physiol. Polon.*, **14**, 359-370.
- PIRK F., SKALA I., 1970. Motility of the digestive tract after administration of medium chain triglycerides (MCT) as compared with long chain triglycerides. (LCT). *Digestion*, **3**, 73-80.
- PORTER J. W. G., ROLLS B. A., 1971. Some aspects of the digestion of proteins. *Proc. Nutr. Soc.*, **30**, 17-25.
- POULAKOS L., KENT T. H., 1973. Gastric emptying and small intestinal propulsion in fed and fasted rats. *Gastroenterology*, **64**, 962-967.
- PROTO V., 1965. Esperienze di coprophagia nel coniglio. *Prod. Anim.*, **4**, 1-21.
- PRUD'HON M., 1973. Comportement alimentaire du Lapin en croissance. Mise au point d'une méthode d'étude et premières observations. 5^e Congr. Int. Cuniculture, Côme-Erba, 7-9 septembre.
- PRUD'HON M., CARLES Y., GOUSSOPOULOS J., KOEHL P. F., 1972. Enregistrement graphique des consommations d'aliments solide et liquide du Lapin domestique nourri *ad libitum*. *Ann. Zootech.*, **21**, 451-460.
- PRUD'HON M., CHERUBIN M., GOUSSOPOULOS J., CARLES Y., 1975. Évolution au cours de la croissance, des caractéristiques de la consommation d'aliments solide et liquide du Lapin domestique nourri *ad libitum*. *Ann. Zootech.*, **24**, 289-298.
- PURDON R. A., BASS P., 1973. Gastric and intestinal transit in rats measured by a radioactive test meal. *Gastroenterology*, **64**, 968-976.
- QUIGLEY J. P., LOUCKES H. S., 1962. Gastric emptying. *Am. J. digest. Dis.*, **7**, 672-676.
- RAMSBOTTOM N., HUNT J. N., 1973. The effect of secretin on gastric emptying and secretion in man. *R. C. Gastroent.*, **5**, 6-12.
- REED J. H., KIDDER D. E., 1972. The effect of glucose, galactose and sorbitol on gastric emptying in the young pig. *Quart. J. exp. Physiol.*, **57**, 30-36.
- REINKE D. A., ROSENBAUM A. H., BENNETT D. R., 1967. Patterns of dog gastro intestinal contractile activity monitored *in vivo* with extraluminal force transducers. *Amer. J. dig. Dis.*, **12**, 113-141.
- RÉRAT A., 1972. Protein nutrition and metabolism in the growing pig. *Nutr. Abstr. Rev.*, **42**, 13-39.
- RÉRAT A., AUMAITRE A., 1971. Mesure de l'absorption des glucides chez le Porc en croissance. 10^e Congr. int. Zootechnie, Versailles, 17-23 juillet.
- RÉRAT A., LOUGNON J., 1963. Études sur le transit digestif chez le Porc. *Ann. Zootech.*, **12**, (H. S.), 21-29.
- RÉRAT A., LOUGNON J., 1966. Les besoins en acides aminés du Porc en croissance. *Cah. A. E. C.*, n° 6, 341-422.
- RÉRAT A., LOUGNON J., 1968. Amino-acid requirements of growing pigs. *World Review of Animal Production*, **4** (17), 84-95.
- RESHODKO L. V., ILLIN N. N., BOGACH P. G., 1973. Analogous model of gradient of the small intestine activity (en russe). *Fiziol. Zh. Sechenov*, **59**, 808-813.
- REYNELL P. C., SPRAY G. H., 1956. The simultaneous measurement of absorption and transit in the gastro intestinal tract of the rat. *J. Physiol. Londres*, **131**, 452-462.
- RHODES J., GOODALL P., APSIMON H. T., 1966. Mechanics of gastroduodenal emptying. A study of gastric and duodenal emptying with miniature balloons and intestinal glass electrodes. *Gut.*, **7**, 515-520.
- RINECKER H., CHAUSSY C., BRENDEN W., 1969. The propagation of contractile waves from duodenum to jejunum. *Pflügers Arch.*, **305**, 210-218.
- ROCHE M., SANTINI R., 1970. Étude électrophysiologique de la motricité gastrique. 1) Électro-gastromyographie comparée. *C. R. Soc. Biol.*, **164**, 1528-1534.

- ROGERS Q. R., CHEN M. L., PERAINO C., HARPER A. E., 1960. Observations on protein digestion *in vivo*. 3) Recovery of nitrogen from the stomach and small intestine at intervals after feeding diets containing different proteins. *J. Nutr.*, **72**, 331-339.
- ROGERS Q. R., HARPER A. E., 1966. Protein digestion : Nutritional and Metabolic considerations. *World Rev. Nutr. Diet.*, **6**, 250-291.
- ROLLS B. A., PORTER J. W. G., WESTGARTH D. R., 1972. The course of digestion of different food proteins in the rat. 3) The absorption of proteins given alone and with supplements of their limiting amino acids. *Br. J. Nutr.*, **28**, 283-293.
- ROSE P. M., HOPPER A. F., WANNEMACHER R. W., 1971. Cell population changes in the intestinal mucosa of protein depleted or starved rats. 1) Changes in mitotic cycle time. *J. Cell. Biol.*, **50**, 887-892.
- ROSENBAUM A. H., REINKE D. A., BENNETT D. R., 1967. *In vivo* force, frequency and velocity of dog gastro-intestinal contractile activity. *Amer. J. dig. Dis.*, **12**, 142-153.
- ROSENTHAL S., NASSET E. S., 1958. Gastric emptying and intestinal absorption of carbohydrate and protein as influenced by the nature of the test meal. *J. Nutr.*, **66**, 91-103.
- ROSTAD H., 1973 a. Colonic motility in the cat. 1) Extraluminal Strain Gage technique ; Influence of anesthesia and temperature. *Acta Physiol. Scand.*, **89**, 79-90.
- ROSTAD H., 1973 b. Colonic motility in the cat. 2) Extrinsic nervous control. *Acta Physiol. Scand.*, **89**, 91-103.
- ROVELSTAD R. A., 1956. Continuously recorded *in situ* pH of gastric and duodenal contents in patients with and without duodenal ulcers. *Gastroenterology*, **31**, 530-537.
- ROWE C. R., GRIMSON K. S., FLOWE B. H., LYONS C. K., LONGINO F. H., TAYLOR H. M., 1952. Early and late effects of vagotomy on gastric secretions and motility. *Surgery*, **32**, 226-249.
- ROZE C., COUTURIER D., CHARLOT J., LAGNEAU P., GILLES M. R., DEBRAY C., 1973. Action de la pentagastrine sur la motricité gastrique : étude électromyographique chez le Porc à jeun et après alimentation. *Forum Soc. nat. franç. Gastroenterologie*, Strasbourg (8-9 décembre).
- ROZE C., COUTURIER D., LAGNEAU P., GILLES M. R., DEBRAY C., 1972. Action de la sécrétine sur l'activité électrique de l'estomac chez le Porc. *C. R. Acad. Sci.*, **275 D**, 1783-1786.
- ROZE C., COUTURIER D., PAOLAGGI J., DEBRAY C., 1970. Mesure des paramètres caractéristiques du complexe électrique de l'estomac normal, analyse par itération du signal. *C. R. Acad. Sci.*, **270 D**, 3107-3110.
- RUCKEBUSCH Y., 1973. Les particularités motrices du jéjuno-iléon chez le Cheval. *Cah. Méd. Vét.*, **42**, 128-143.
- RUCKEBUSCH Y., GRIVEL M. L., FARGEAS M. J., 1971. Activité électrique de l'intestin et prise de nourriture conditionnelle chez le Lapin. *Physiol. Behav.*, **6**, 359-365.
- RUCKEBUSCH Y., GRIVEL M. L., SANTINI R., 1969. Étude comparée des corrélations anatomo-fonctionnelles de l'activité électrique de la musculature intestinale. *Arch. Sci. Physiol.*, **23**, 319-333.
- RUHLAND M., EHRLEIN H. J., 1972-1973. Bewegungsvorgänge am Blinddarm des Kaninchens und ihre circadiane Rhythmik. *Z. Tierphysiol., Tierernähr, Futtermittelkde*, **30**, 122-123.
- RUNE S. J., 1968. An electrode for pH measurement in the gastro-intestinal tract. *Scand. J. Gastroent.*, **3**, 91-94.
- RUNE S. J., 1972. Acid-base parameters of duodenal contents in man. *Gastroenterology*, **62**, 533-539.
- RUNE S. J., 1973 a. pH in the human duodenum. Its physiological and pathophysiological significance. *Digestion*, **8**, 261-268.
- RUNE S. J., 1973 b. Influence of the protein content of a meal on postprandial pH and pCO₂ in the human duodenum. *Scand. J. Gastroent.*, **8**, 605-608.
- SALTER D. N., 1973. The influence of gut micro-organisms on utilization of dietary protein. *Proc. Nutr. Soc.*, **32**, 65-71.
- SARNA S. K., DANIEL E. E., KINGMA Y. J., 1971. Simulation of slow wave electrical activity of small intestine. *Amer. J. Physiol.*, **221**, 166-175.
- SARNA S. K., DANIEL E. E., KINGMA Y. J., 1972. Simulation of the electric control activity of the stomach by an array of relaxation oscillators. *Amer. J. dig. Dis.*, **17**, 299-310.
- SCHRUMPF E., STADAAS J., 1974. Effect of gastric distension on motility and plasma gastrin concentration before and after secretin administration. *Scand. J. Gastroent.*, **9**, 119-122.
- SCHULMAN A., 1973. Effect of weaning on the pH changes of the contents of the Piglet stomach and duodenum. *Nord. Vet. Med.*, **25**, 220-225.
- SEGERSTROM A., 1973. Effect of parathyroid hormone on the propulsive gastro-intestinal motility of the Rat. *Acta chir. Scand.*, **139**, 55-59.
- SEVE B., LAPLACE J. P., 1975. Influence de la composition des substituts du lait maternel sur quelques caractéristiques du contenu gastrique chez le Porcelet sevré à 12 jours. *Ann. Zootech.*, **24**, 43-57.
- SHEARER I. J., DUNKIN A. C., 1968 a. Lactose utilisation by the growing pig. *New. Zeald. J. Agric. Res.*, **11**, 465-476.
- SHEARER I. J., DUNKIN A. C., 1968 b. Caecum enlargement in the lactose fed pig. *New. Zeald. J. Agric. Res.*, **11**, 923-926.

- SHURPALEKAR K. S., SUNDARAVALLI O. E., NARAYANA RAO M., 1969. The effect of inclusion of extra-neous cellulose on the gastric emptying time in adult albino rats. *Can. Physiol. Pharmacol.*, **47**, 387-388.
- SIKOV M. R., THOMAS J. M., MAHLUM D. D., 1969. Comparison of passage of a tracer through the gastro-intestinal tract of neonatal and adult rats. *Growth*, **33**, 57-68.
- SMITH A. N., MOGG D., 1966. Effect of gastrin II on the motility of the gastro-intestinal tract. *Lancet*, *i*, 403-404.
- SMITH A. W. M., CODE C. F., SCHLEGEL J. F., 1957. Simultaneous cineradiographic and kymographic studies of human gastric antral motility. *J. appl. Physiol.*, **11**, 12-16.
- SMITH G. P., GIBBS J., YOUNG R. C., 1974. Cholecystokinin and intestinal satiety in the Rat. *Fed. Proc.*, **33**, 1146-1149.
- SNOOK J. T., 1973. Protein digestion : Nutritional and metabolic considerations. *World Rev. Nutr. Diet.*, **18**, 121-176.
- STADAAS J., SCHRUMPF E., HAFFNER J. F. W., 1974. The effect of gastric distention on gastric motility and serum gastrin in acutely vagotomized pigs. *Scand. J. Gastroent.*, **9**, 127-131.
- STANLEY M. D., COALSON R. E., GROSSMAN M. I., JOHNSON L. R., 1972. Influence of secretin and pentagastrin on acid secretion and parietal cell number in rats. *Gastroenterology*, **63**, 264-269.
- STODDARD C. J., WATERFALL W. E., BROWN B. H., DUTHIE H. L., 1973. The effects of varying the extent of the vagotomy on the myoelectrical and motor activity of the stomach. *Gut*, **14**, 657-664.
- STORDY S. N., GREIG J. H., BOGOCH A., 1969. The steak and barium meal. A method for evaluating gastric emptying after partial gastrectomy. *Am. J. dig. Dis.*, **14**, 463-469.
- SUGAWARA K., ISAZA J., WOODWARD E. R., 1969. The effect of gastrin on gastric motor activity. *Gastroenterology*, **57**, 649-658.
- SUMMERS R. W., HELM J., 1974. The effects of feeding and the myoelectric complex on transit in the canine small intestine. *Gastroenterology*, **66**, 786 (abstr.).
- SZURSZEWSKI J. H., ELVEBACK L. R., CODE C. F., 1970. Configuration and frequency gradient of electric slow wave over canine small bowel. *Amer. J. Physiol.*, **218**, 1468-1473.
- TANAKA Y., 1968. Pyloric function and significance of pyloromyotomy. *Bull. Soc. Int. chir.*, **27**, 563-567.
- TAYLOR H. J., 1971. The duodenal pacemaker and its role in the organisation of duodenal activity. *J. Roy. Coll. Surg. Edinb.*, **16**, 268-270.
- THOMAS J. E., 1957. Mechanics and regulation of gastric emptying. *Physiol. Rev.* **37**, 453-474.
- THOMAS J. E., BALDWIN M. V., 1968. Pathways and mechanisms of regulation of gastric motility, p. 1937-1968, in *Handbook of Physiology*, Section 6 : *Alimentary Canal*. Vol. 4 : Motility. American Physiological Society Ed., Washington.
- THOUVENOT J., ROUGEREAU A., 1966. L'activité électrique de l'intestin. Relations avec les transferts métaboliques liés à l'absorption et à la motricité. *Path. Biol.*, **14**, 682-691.
- TRACHEV E. Z., 1969. Modification of the technique of application of double intestinal anastomosis in pigs (Russe). *Fiziologit. Zh.*, **60**, 113-115.
- TOMASSONE R., LAPLACE J. P., 1973. Essai d'utilisation des systèmes compartimentés dans une étude sur la physiologie de la digestion. *Ann. Biol. anim. Bioch. biophys.*, **13**, 747-753.
- TRUELOVE S. C., 1966. Movements of the large intestine. *Physiol. Reviews*, **46**, 457-512.
- UGOLEV A. M., 1968. *Physiology and pathology of membrane digestion*. Plenum Press, New York. 226 p.
- VAGNE M., 1970 a. Les hormones gastro-intestinales. 1) La gastrine et la sécrétine. *Path. Biol.*, **18** (19-20) 887-904.
- VAGNE M., 1970 b. Les hormones gastro-intestinales. 2) La cholécystokinine-pancréozymine. Interactions. *Path. Biol.*, **18** (21-22), 997-1011.
- VAGNE M., ANDRÉ C., 1971. The effect of secretin on gastric emptying in man. *Gastroenterology*, **60**, 421-424.
- VANDER NOOT G. W., SYMONS L. D., LYDMAN R. K., FONNESBECK P. V., 1967. Rate of passage of various feedstuffs through the digestive tract of horses. *J. Anim. Sci.*, **26**, 1309-1311.
- WALKER G. D., STEWART J. J., BASS P., 1972. The effect of secretion on the fed pattern of gastric and duodenal contractile activity. *Surg. Gynec. Obstet.*, **134**, 807-809.
- WALLER S. L., MISIEWICZ J. J., 1972. Colonic motility in constipation or diarrhoea. *Scand. J. Gastroent.*, **7**, 93-96.
- WATERFALL W. E., DUTHIE H. L., BROWN B. H., 1973. The electrical and motor actions of gastro-intestinal hormones on the duodenum in man. *Gut*, **14**, 689-696.
- WATSON L. C., REEDER D. D., BECKER H. D., LAGRONE L., THOMPSON J. C., 1974. Gastrin concentrations in upper gastro-intestinal mucosa in dogs. *Surgery*, **76**, 419-422.
- WEISBRODT N. W., 1974. Electrical and contractile activities of the small intestine of the Cat. *Amer. J. digest. Dis.*, **19**, 93-99.
- WEISBRODT N. W., WILEY J. N., OVERHOLT B. F., BASS P., 1969. A relation between gastroduodenal muscle contractions and gastric emptying. *Gut*, **10**, 543-548.

- WIEPKEMA P. R., ALINGH-PRINS A. J., STEFFENS A. B., 1972. Gastro-intestinal food transport in relation to meal occurrence in rats. *Physiol. Behav.*, **9**, 759-763.
- WILBUR B. G., KELLY K. A., 1973. Effect of proximal gastric, complete gastric and truncal vagotomy on canine gastric electric activity, motility and emptying. *Ann. Surg.*, **178**, 295-303.
- WILBUR B. G., KELLY K. A., CODE C. F., 1974. Effect of gastric fundectomy on canine gastric electrical and motor activity. *Am. J. Physiol.*, **226**, 1445-1449.
- WILKINSON A. R., JOHNSTON D., 1973. Effect of truncal, selective and highly selective vagotomy on gastric emptying and intestinal transit of a food barium meal in man. *Ann. Surg.*, **178**, 190-193.
- WOLTER R., DURIX A., LETOURNEAU J. C., 1974. Influence du mode de présentation du fourrage sur la vitesse du transit digestif chez le Poney. *Ann. Zootech.*, **23**, 293-300.
- YOSHIDA T., KANDATSU M., 1964. Studies on caecum digestion. 6) Free amino acids in the caecal contents, hard feces and soft feces of the Rabbit. *Jap. J. Zootech. Sci.*, **35**, 64-69.
- YOSHIDA T., KANDATSU M., 1967. Studies on caecum digestion. 7) On the operation for caecum fistula in rabbit, and excretion of orally administrated Cr_2O_3 to hard and soft feces. *Jap. J. Zootech. Sci.*, **38**, 358-363.
- YOSHIHARA I., KANDATSU M., 1960. Studies on caecum digestion. 4) On the movement of caecal contents in the Rabbit. *Bull. Agr. Chem. Soc. Japan*, **24**, 543-547.
- ZEBROWSKA T., 1968. The course of digestion of different food proteins in the Rat. Fractionation of the nitrogen in intestinal contents. *Br. J. Nutr.*, **22**, 483-491.
- ZEBROWSKA T., 1971. Effect of amount of protein in the feed on rate of flow and composition of contents of stomach and small intestine of pigs (Polonais). *Roczn. Nauk. Roln.*, **93** B, 77-88.
- ZEBROWSKA T., 1973. Digestion and absorption of nitrogenous compounds in the large intestine of pigs. *Roczn. Nauk. Roln.*, **95** B, 85-89.
- ZIERLER K. L., 1958. A simplified explanation of the theory of indicator-dilution for measurement of fluid flow and volume and other distributive phenomena. *Bull. Johns Hopkins Hosp.*, **103**, 199-217.
-