

## ÉTUDE CRITIQUE DE LA MOTRICITÉ GASTRIQUE CHEZ LES BOVINS

Y. RUCKEBUSCH et R. N. B. KAY

*Laboratoire de Physiologie, Thérapeutique et Pharmacodynamie, I.N.R.A.,  
École nationale vétérinaire,  
31 - Toulouse*

*Department of Physiology, The Rowett Research Institute,  
Bucksburn, Aberdeen (Great-Britain)*

---

### RÉSUMÉ

La motricité du complexe gastrique a été étudiée, chez 2 vaches et 1 taurillon munis d'une fistule du rumen, par enregistrement des pressions endocavitaires et de l'activité électrique de la paroi. La mesure des pressions est effectuée à partir de transducteurs placés dans le réseau, l'atrium, le rumen et le feuillet. L'activité électrique est recueillie de façon chronique à partir d'électrodes transpariétales ou extemporanément à partir d'électrodes à succion.

L'importance des pressions transmises à distance dans le rumen est analysée par l'examen des corrélations existant entre le mécanogramme et l'électromyogramme. L'emploi de ballonnets enfermés dans une gaine métallique permet d'apprécier, par comparaison avec des ballonnets non protégés, l'influence de la contraction de la paroi sur la valeur des pressions enregistrées. Enfin, les cycles rumino-réticulaires, examinés à partir des transducteurs mis en place extemporanément, ont une durée plus longue et une régularité moins grande que celles enregistrées dans les conditions chroniques par électromyographie, en l'absence de toute manipulation de l'animal.

La quasi-totalité des phénomènes moteurs du réseau (R) et du rumen (D et V) se ramène à six types de cycles avec indépendance du sac ventral postérieur ( $V_p$ ). Leur chronologie est la suivante :

— RD et RDV pour les cycles simples dans lesquels il n'existe qu'une contraction du rumen ;

— RD, DV ; RDV, DV ; RD. $V_p$ , DV pour les cycles complets mettant en jeu une deuxième contraction du rumen et des piliers.

Le mécanogramme présente, au niveau du canal omasal, deux pics synchrones de la contraction réticulaire, suivis d'un ou de deux accidents correspondant à une ou deux contractions spécifiques de l'organe. Le passage de liquide dans le feuillet s'effectue à la suite de la contraction réticulaire et des contractions du canal omasal. La contraction proprement dite du corps du feuillet n'est que rarement associée au cycle moteur des pré-estomacs. Elle survient le plus souvent toutes les 2 à 3 mn.

La fréquence et parfois l'intensité des contractions du réseau et du rumen sont accrues au cours de la prise de nourriture et de l'abreuvement. L'excitation mécanique de la face antérieure du réseau, la distension liquide modérée du réseau et celle de l'omasum ont un effet analogue. La distension abomasale est toujours inhibitrice vis-à-vis de la motricité rumino-réticulaire.

---

## INTRODUCTION

La motricité gastrique des ruminants doit sa particularité à l'existence de contractions coordonnées et rythmiques du réseau, du rumen et du feuillet étroitement dépendantes de l'innervation vagale. Étudiée de façon très systématique chez les ovins, cette motricité n'est connue que de façon plus fragmentaire chez les bovins.

COLIN (1871), à la suite de palpations endocavitaires, considère que le rumen exerce « une action mécanique... exagérée par la plupart des physiologistes ». TOUSSAINT (1874), au cours de ses recherches sur le mécanisme de la rumination chez la Vache, constate, à l'aide d'une sonde œsophagienne, que « les mouvements (de la partie antérieure du rumen) sont lents et durent au moins huit à douze secondes ». Ce sont les travaux de WESTER (1926) et ceux de SCHALK et AMADON (1928) chez la vache munie d'une fistule chronique du rumen qui devaient fournir l'essentiel de nos connaissances sur le rythme et l'intensité des contractions du rumen, du réseau (réticulum) et du feuillet (omasum) chez les bovins. Les mêmes auteurs rapportent la remarquable influence excito-motrice de la prise de nourriture sur la fréquence des contractions rumino-réticulaires.

Les différences qui peuvent exister entre ovins et bovins sont signalées en 1939 par PHILLIPSON à propos de la contraction réticulaire. Le relâchement du réseau entre les deux phases de sa contraction, partiel chez la Brebis, est complet chez la Vache. Cette donnée, confirmée par DZIUK et MC CAULEY (1965), va de pair avec une grande régularité des contractions du rumen et une nette individualisation des contractions éructatives (COLVIN *et al.*, 1958 ; DOUGHERTY *et al.*, 1958). Ont été également précisées, chez les bovins, les variations du diamètre de l'orifice réticulo-omasal (BALCH *et al.*, 1950), l'automatisme du vestibule ou atrium (BRUNAUD et DUSSARDIER, 1953), le déplacement des piliers antérieurs (REID et CORNWALL, 1959), les relevés acoustiques (SEREN *et al.*, 1964).

Le feuillet, dont la motricité ne relève qu'en partie du cycle rumino-réticulaire (STEVENS *et al.*, 1960), est un organe pour lequel existe une grande disparité entre bovins et ovins. Son développement anatomique (BECKER *et al.*, 1963), lié à l'état de grossièreté des aliments ingérés (HOFMANN, 1968) est tel qu'il représente, chez la Vache, 8 à 10 p. 100 du complexe gastrique, au lieu de 2 à 3 p. 100 chez le Mouton.

En définitive, s'il est vraisemblable que le contrôle nerveux de cette motricité est comparable chez les bovins *versus* ovins (TITCHEN, 1968), les différences anatomo-fonctionnelles qui existent entre les deux espèces interdisent toute extrapolation systématique des résultats d'une espèce à l'autre.

Le présent travail correspond à une étude critique des phénomènes moteurs du complexe gastrique chez 3 bovins par mesure concomitante de l'activité électrique de la paroi et des pressions endocavitaires. Sur le plan méthodologique, l'importance des pressions transmises en milieu liquide, l'influence de la compression directe des ballonnets par la paroi, enfin les modifications du cycle moteur des estomacs, liées à l'ouverture d'une canule avec mise en place de transducteurs, sont envisagées. L'ordre chronologique de contraction des différentes formations rumino-réticulaires,

ainsi que les particularités contractiles de l'omasum et le débit réticulo-omasal font l'objet d'une analyse détaillée. Enfin, sont décrites les principales variations spontanées ou provoquées de la motricité.

## TECHNIQUES

Les enregistrements ont été effectués sur deux vaches F et M, de race *Aubrac*, pesant 500 kg et âgées de 4 ans, munies d'une fistule du rumen de 14 cm de diamètre, et sur un jeune taureau J, de même race, pesant 200 kg, âgé de 14 mois, muni d'une fistule du rumen de 12 cm. Les animaux disposaient de foin de graminées *ad libitum* et recevaient 1 à 2 kg de concentré par jour sous forme de pellets. La distribution de concentré était associée, chez la vache M, à une sonnerie. Le taurillon J, sevré à 4 mois, recevait en outre depuis l'âge d'un an, un biberon de 2 l de lait 2 fois par semaine, en vue d'étudier les effets de la tétée <sup>(1)</sup>.

### 1. — Mesure des pressions endocavitaires

L'élément sensible de transducteurs à jauge de contrainte — Statham P 23 Db (100 g) et P 23 AA (300 g) — est engagé dans un ballonnet en caoutchouc contenant 15 à 20 ml d'eau. L'ensemble est placé directement dans le fond du réseau, de l'atrium ou du sac ventral et dans le sac dorsal ou ventral postérieur du rumen. Il est relié par câble blindé de 5 mm à des coupleurs type 9872 et 9803 d'un enregistreur Dynograph-Beckman à 6 canaux. Des transducteurs P 23 Db, pour lesquels le ballonnet est « protégé » par un cylindre d'aluminium muni d'une dizaine d'ori-

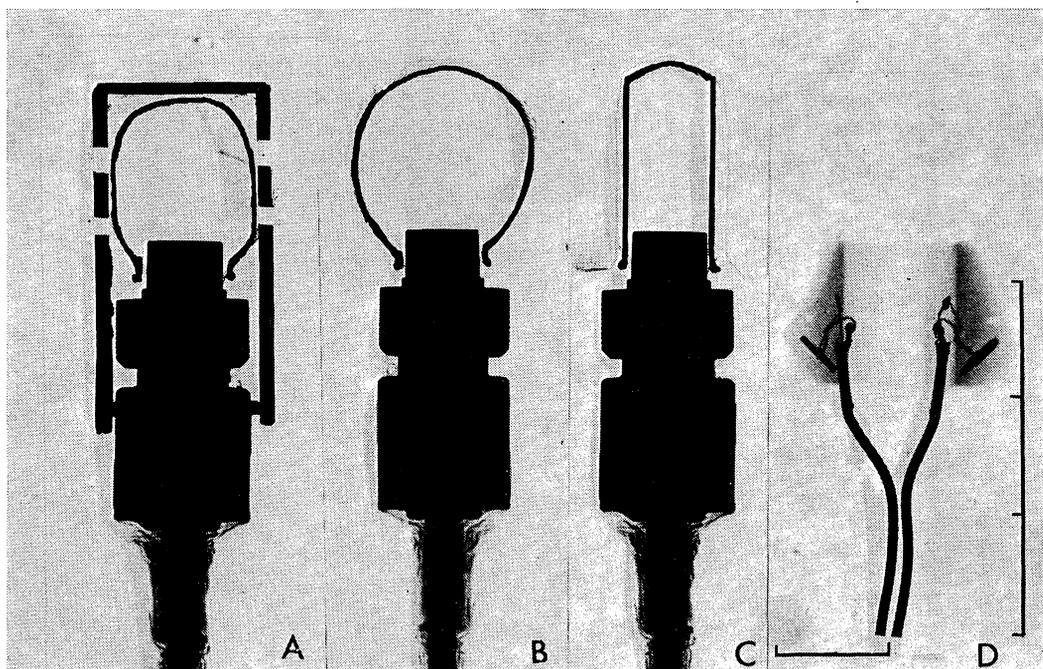


FIG. 1. — Radiographies des transducteurs de pressions endocavitaires et de vitesse d'écoulement

- A. Transducteur Statham P 23 Db pesant 100 g dont la membrane sensible est recouverte d'un ballonnet contenant 15 ml d'eau. L'ensemble est « protégé » par un cylindre d'aluminium percé de 10 trous de 5 mm.
- B. Même élément avec un ballonnet contenant 20 ml d'eau et non protégé.
- C. Même élément avec un ballonnet en forme de doigtier contenant 10 ml d'eau, destiné à être placé dans le feuillet à travers l'orifice réticulo-omasal.
- D. Sonde à effet Doppler, fabriquée au laboratoire, contenant deux céramiques ferro-électriques disposées à 45° par rapport à la lumière d'un bloc support en plexiglass.

Échelle : 2 cm.

<sup>(1)</sup> Ces résultats font l'objet d'une note séparée, sous presse, in *British Journal of Nutrition*: « Movements of the stomach compartments of a young bull during suckling and drinking. » par R. N. B. KAY et Y. RUCKEBUSCH.

fices (fig. 1 A) ont été utilisés dans les mêmes conditions. Chaque enregistrement a été poursuivi durant 7 à 8 h après la mise en place des transducteurs, sans aucune vidange préalable du réticulo-rumen, sur l'animal attaché à proximité de l'enregistreur. La pression globale développée par la contraction du sac dorsal du rumen au niveau de la fistule a été également examinée en dehors de toute perturbation de l'animal. Un ballonnet est relié par veine liquide à un transducteur à induction (Barovar-Alvar) au moment des enregistrements. Il est laissé dans ce but en permanence à la surface du contenu digestif (fig. 3 A<sub>5</sub>).

La réponse contractile des formations internes a été évaluée de la manière suivante. Pour le repli rumino-réticulaire et le pilier antérieur du rumen, une lame métallique souple, fixée sur le corps d'un transducteur Statham P 23 AA, est pliée à 30°. Elle maintient le ballonnet non protégé à la hauteur de leur bord libre. Le poids du transducteur assure, en dehors de tout mouvement, une légère compression du ballonnet. Pour la gouttière œsophagienne, un ballonnet rempli de 2 à 3 ml d'eau est engagé entre les lèvres au niveau de leur torsion. La mesure des pressions intra-omasales et abomasales est réalisée uniquement à l'aide de transducteurs Statham P 23 Db munis d'un ballonnet en forme de doigtier contenant 10 ml d'eau (fig. 1 C). L'ensemble est poussé, au-delà de l'orifice réticulo-omasal (fig. 3 A<sub>3</sub>), dans le canal omasal ou entre les lames du feuillet au niveau du corps du feuillet ; la zone fundique de l'abomasum est atteinte par la même voie. Un étalonnage préalable de tous les transducteurs placés en milieu liquide est effectué par rapport à un manomètre à mercure pour les différentes valeurs affichées sur l'amplificateur. Celles-ci seulement sont notées par la suite.

## 2. — Mesure de l'activité électrique pariétale

Des fils d'acier (Ni-Cr 21 p. 100) émaillés, de 200  $\mu$  de diamètre, sont dénudés par chauffage à leurs extrémités. Les parties ainsi dénudées sont fixées à demeure à 2 mm d'intervalle dans les couches musculuses de la paroi à travers la séreuse et reliées directement pour les enregistrements au panneau d'entrée d'un polygraphe (Reega VIII Alvar ou Dynograph). De telles électrodes ont été placées chez les sujets M, F et J sous anesthésie paravertébrale gauche, 10 cm en avant de la canule du rumen (fig. 3 B<sub>4</sub>). Une laparotomie abdominale droite sous anesthésie générale a permis de fixer, chez le sujet J, des électrodes au niveau du réseau (fig. 3 B<sub>1</sub>), de la grande courbure et du pôle inférieur du feuillet (fig. 3 B<sub>6</sub> et 7), ainsi que 40, 30 et 20 cm en avant du pylore (fig. 3 B<sub>8</sub>).

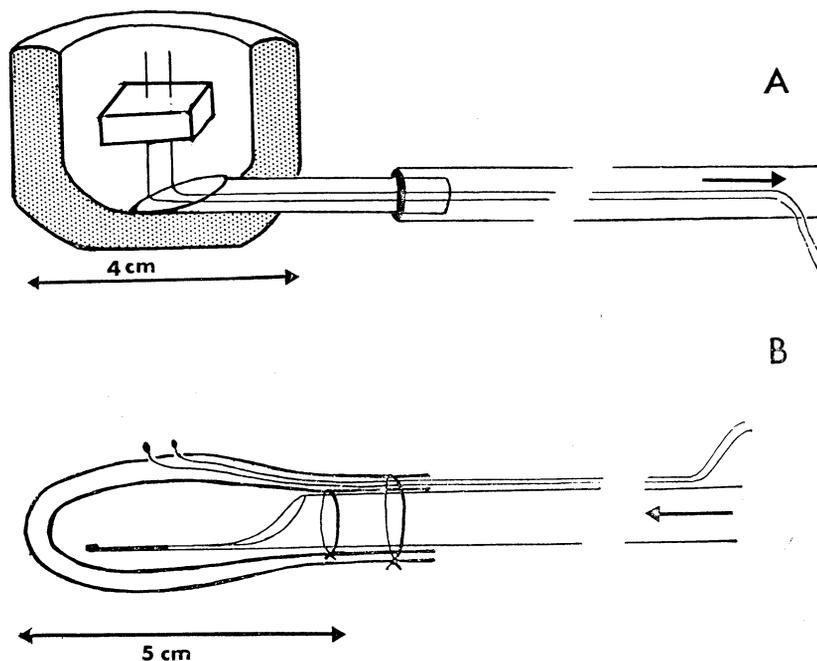


FIG. 2. — Électrodes bipolaires utilisées en expérimentation aiguë

- A. Électrode à succion. Les extrémités de deux fils d'acier émaillés de 0,5 mm de diamètre sont introduites à travers une aiguille et maintenues à un intervalle de 4 mm grâce à une lame de caoutchouc. La succion est réalisée par l'intermédiaire de l'aiguille. La surface de section seule n'est pas isolée.
- B. Électrode à ballonnet. Des sphères d'argent sont maintenues à 2 mm environ de distance et isolées par un double ballonnet fixé sur un cathéter en polyvinyle de 8 mm de diamètre. L'extrémité assure une certaine rigidité à l'ensemble du cathéter.

Des électrodes à succion (fig. 2 A) ont été appliquées en outre extemporanément, au niveau des zones non immergées de la muqueuse rumino-réticulaire, chez les sujets M, F et J. Un vide de 30 cm Hg assure leur fixation au niveau du sac dorsal antérieur et moyen (fig. 3 B<sub>3</sub> et 4) ; il est poussé à 50 cm Hg au niveau du pilier antérieur (fig. 3 B<sub>2</sub>) et du pilier longitudinal droit du rumen (fig. 3 B<sub>5</sub>) en raison de l'importance de la mobilisation de ces formations au cours de leurs contractions. Des électrodes d'argent, montées à 3 mm d'intervalle sur un ballonnet (1 × 5 cm) gonflable (fig. 2 B), ont été utilisées en vue d'être glissées par l'orifice réticulo-omasal entre les lames du feuillet et dans la caillette.

### 3. — Mesure du débit réticulo-omasal

L'évaluation du passage du contenu rumino-réticulaire vers le feuillet est effectuée à partir d'un transducteur à ultrasons de 2 cm de diamètre placé juste en arrière de l'orifice réticulo-omasal, où il reste fixe durant 2 à 3 heures. La fréquence des ultrasons réfléchis par les particules

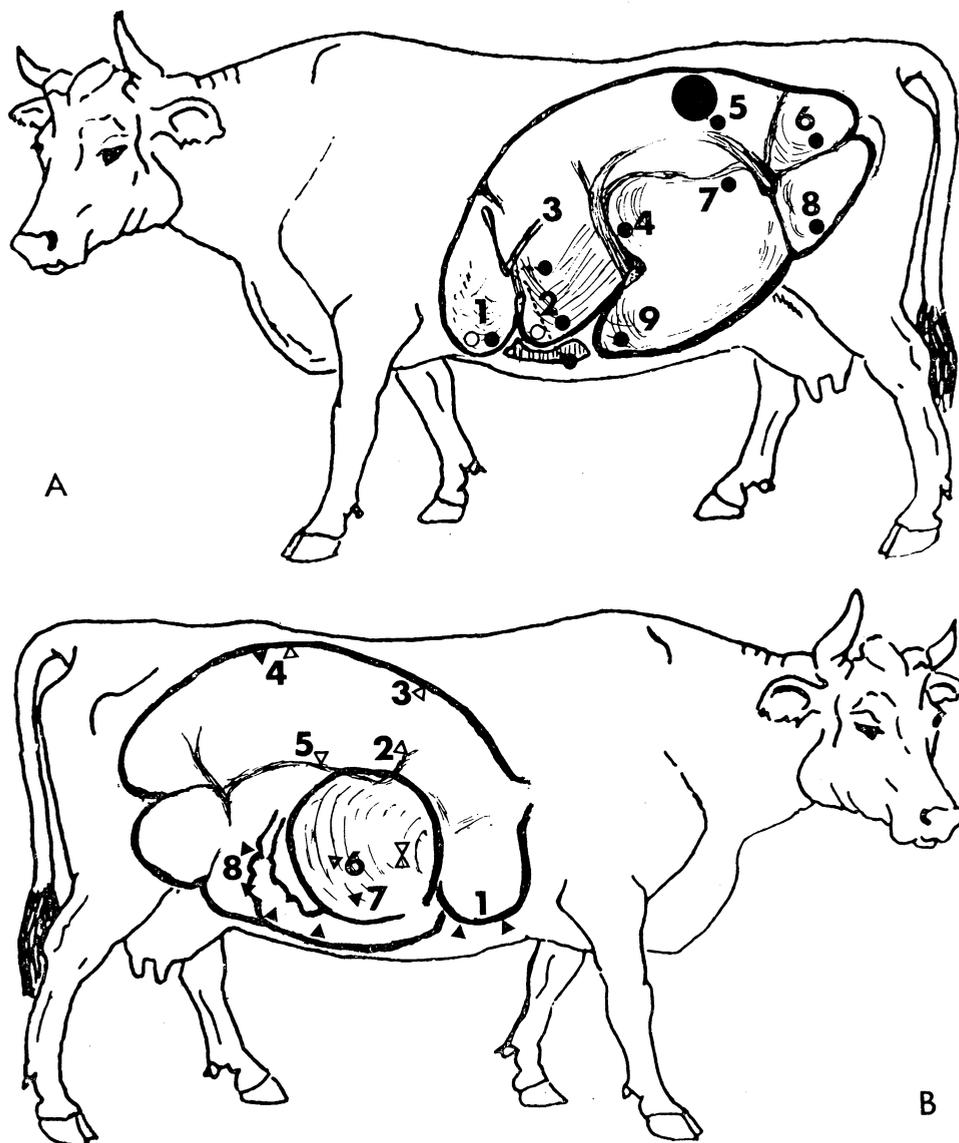


FIG. 3. — Position des transducteurs et des électrodes

- A. Coupe sagittale du réticulo-rumen avec position habituelle des ballonnets protégés (○) ou non (●). Les transducteurs sont introduits par une fistule chronique du rumen (●) et placés directement au fond du réseau (1), de l'atrium (2), du sac dorsal postérieur (6) et du sac ventral (9). Ils sont introduits dans le feuillet et la caillette à travers l'orifice réticulo-omasal (3). Ils sont maintenus au niveau du bord libre du pilier antérieur (4), à la hauteur du sac dorsal moyen (5) et du sac ventral postérieur (8), respectivement à l'aide d'une lame métallique, fixation à la canule et à l'aide d'une serre fine.
- B. Position du débitmètre à effet Doppler (Σ) au niveau de l'orifice réticulo-omasal. Vue latérale droite du complexe gastrique avec des électrodes laissées à demeure (▲) au niveau du réseau (1), de la grande courbure (6) et de la face latérale droite (7) du feuillet, de la zone antro-pylorique (8). Les électrodes à succion (Δ) sont utilisées dans les zones non submergées par le contenu du rumen : sac dorsal antérieur (3) et moyen (4), pilier antérieur (2) et/ou longitudinal (5).

contenues dans un liquide en mouvement subit, par effet Doppler, une variation qui est fonction de la vitesse, du nombre et de la taille de ces particules (fig. 1 D). Des céramiques ferro-électriques au titanate de baryum résonant sur le mode transversal, sont disposées à 45° par rapport à un bloc support de 40 mm de diamètre en plexiglass (POURCELOT, 1967). La courbe d'étalonnage est tracée en mesurant le niveau de sortie en volts pour une fréquence de 1 000 à 3 000 Hz d'une sonde identique ayant 2 cm de diamètre et traversée par du contenu de rumen perfusé à une vitesse correspondant à 16 ml/s. La vitesse de passage du liquide est mesurée, soit de façon instantanée, soit après intégration. Elle a été rendue unidirectionnelle en fixant, sur le bord abcral du support, une valve en caoutchouc ne s'ouvrant que dans le sens réseau-feuillet.

#### 4. — *Variations spontanées et provoquées de la motricité du complexe gastrique*

Les effets de la prise de nourriture sont envisagés durant l'ingestion, pendant 8 à 10 mn, de pellets distribués directement chez les sujets F et J, et 2 à 3 mn après le début de la sonnerie chez le sujet M. Les effets de la prise de liquide, après une diète hydrique de 36 h, sont comparés à ceux d'un abreuvement fictif, dans lequel le liquide, recueilli à l'aide d'un entonnoir au niveau du cardia, ne pénètre pas dans le réticulo-rumen. La stimulation tactile de la muqueuse du réticulo-rumen est réalisée par frottement manuel. La distension du réseau, de l'atrium, du sac dorsal postérieur, du feuillet et de l'abomasum, est effectuée par l'injection rapide (10 à 30 s) ou lente (1 mn) à l'aide d'une pompe, de 0,5 à 6 l d'eau à 37°C dans un ballonnet de taille adéquate, mis en place plus de 20 mn auparavant. La distension de l'abomasum est réalisée également par l'injection directe à travers l'orifice réticulo-omasal, de 6 à 10 l d'eau à 37°C chez le sujet M et de 2 l à 5 l à 37°C chez le sujet F, avant ou après l'ingestion de lait chez le sujet J. L'existence de phénomènes douloureux a été, dans la plupart des cas, appréciée en vérifiant l'absence de variations de la fréquence cardiaque mesurée par électrocardiographie.

## RÉSULTATS

### 1. — *Techniques de mesure*

#### 1. *Électromyogrammes.*

Les potentiels, recueillis côté séreux à partir de fils d'acier laissés à demeure dans la paroi, sont très denses durant les premiers jours consécutifs à l'implantation, y compris dans l'intervalle des contractions. Celles-ci sont toutefois nettement individualisées par une augmentation de la fréquence des potentiels groupés en une salve. Au-delà de 10 jours, vraisemblablement en raison de la réaction fibro-séreuse au point d'implantation, seules persistent les bouffées de potentiels liées à la contraction pariétale. Il a été démontré par ailleurs (RUCKEBUSCH, 1970) que la fréquence des potentiels et la durée de la salve de potentiels fournissent un excellent indice de l'intensité de la contraction de la paroi. La figure 4 B montre la relation étroite qui existe entre la durée de la réponse mécanique du sac dorsal du rumen et celle de l'activité électrique.

Les potentiels recueillis côté muqueux à partir d'électrodes à succion sont, au bout d'une dizaine de minutes, bien organisés sous la forme de salves précédant la contraction pariétale, et de potentiels dispersés dans l'intervalle de ces contractions. Le vide assez poussé de 30 cm Hg, qu'il est nécessaire de réaliser pour éviter leur décollement au cours de la contraction de la paroi, ne semble pas modifier exagérément la densité des potentiels enregistrés dans l'intervalle des contractions. En effet, leur nombre reste constant au cours d'enregistrements prolongés durant 2 à 3 heures. Par contre, un vide supérieur à 50 cm Hg désorganise progressivement l'électromyogramme avec accroissement du nombre de potentiels dérivés dans l'intervalle des contractions au-delà de 30 mn et une diminution de l'amplitude

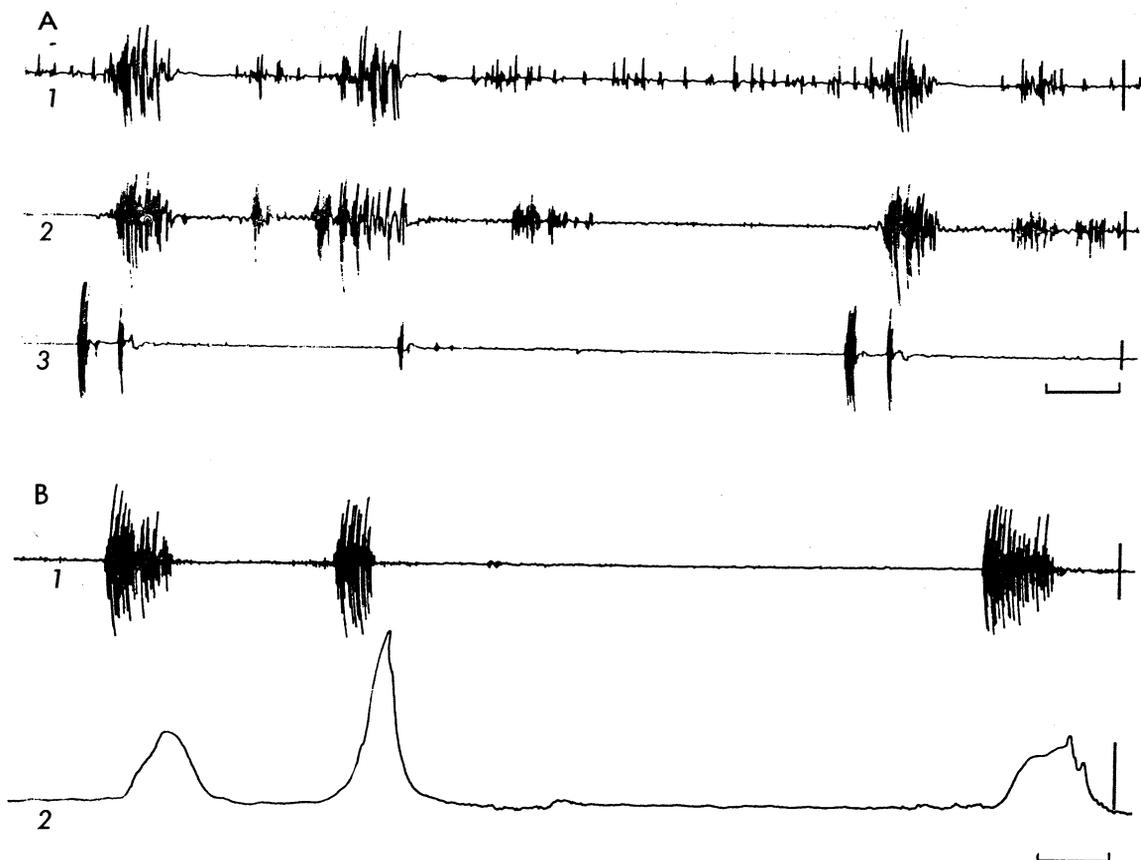


FIG. 4. — *Électromyogrammes rumino-réticulaires* (taurillon J et vache F)

- A. L'activité électrique est recueillie côté muqueux à partir d'électrodes à succion fixées extemporanément au niveau du sac dorsal antérieur (1) et moyen (2) du rumen, par rapport à celle obtenue à partir d'électrodes chroniques du réseau (3).
- B. Salves de potentiels du sac dorsal moyen du rumen (1) à partir d'électrodes chroniques et variations de pression concomitantes au même niveau (2).

Étalonnage 6 s, 100  $\mu$ V et 12,5 mm Hg.

et de la densité des potentiels formant les salves. La figure 4 A correspond à l'activité électrique recueillie à partir d'électrodes à succion fixées en deux zones du sac dorsal du rumen, distantes de 25 cm, l'électromyogramme réticulaire étant obtenu à partir d'électrodes chroniques. Les salves de potentiels, moins bien isolées que celles recueillies à partir des électrodes chroniques, permettent néanmoins d'identifier les contractions de la paroi. En particulier, les réponses des deux points explorés apparaissent nettement simultanées pour la contraction primaire du rumen, alors qu'elles sont décalées pour la contraction secondaire. L'importance des décharges rythmiques de potentiels dans l'intervalle des contractions et la moindre densité de potentiels au cours des contractions, constituent les inconvénients majeurs des électrodes à succion, par ailleurs pratiquement impossibles à fixer dans les parties déclives du sac rumino-réticulaire et sur les zones de forte densité papillaire. Inversement, la mise en place extemporanée représente un avantage certain par rapport aux électrodes chroniques, pour lesquelles un délai d'utilisation de 8 jours est nécessaire sans parler de leur rapide rejet dans toutes les zones mobiles du complexe gastrique.

Les électrodes à ballonnet ne se sont révélées intéressantes que pour l'exploration électromyographique de l'abomasum. Il est impossible toutefois de les localiser autrement que par comparaison avec les données obtenues par des électrodes fixées à demeure. Au niveau de l'omasum, la distension du ballonnet nécessaire au contact étroit entre les électrodes et la muqueuse fait apparaître des décharges de potentiels

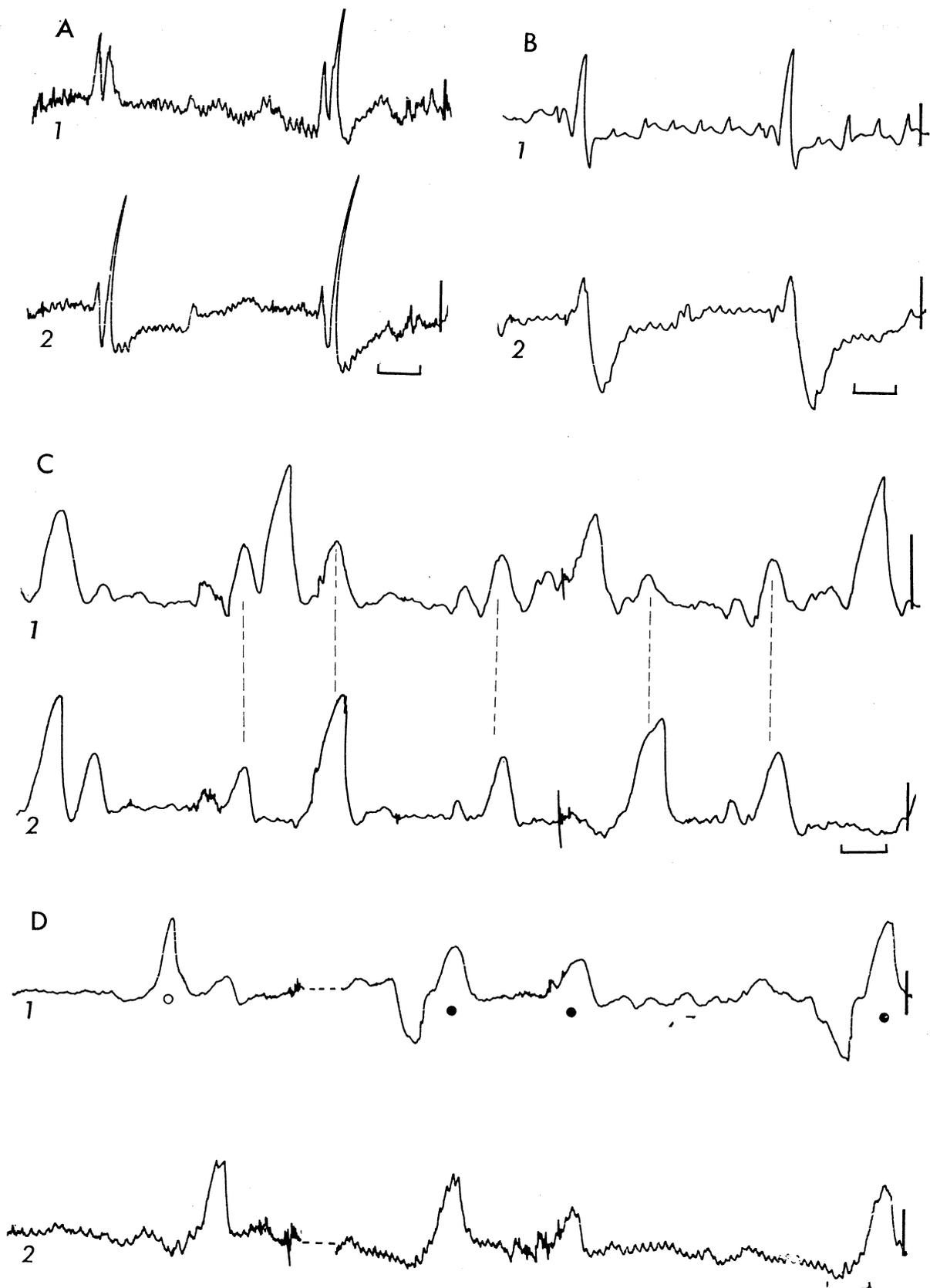


FIG. 5. — Mécanogrammes rumino-réticulaires (vache M)

- A. Tracés obtenus à partir d'un ballonnet normal (1) ou protégé (2) placé dans le fond du réseau.  
 B. Mêmes conditions pour l'atrium. La protection des ballonnets dans les deux cas renforce la dépression post-contractile.  
 C. Enregistrement des pressions du sac dorsal postérieur (1) et sac ventral moyen du rumen (2). Les pointillés indiquent les modifications de pression apparemment transmises du sac ventral au sac dorsal. La contraction du sac dorsal ne modifie pas celle du sac ventral.  
 D. Le tracé (1) correspond à la pression du sac dorsal postérieur du rumen (○) puis à celle de la surface du contenu du rumen (●●●) par rapport à la motricité du sac ventral antérieur (2). Il correspond au déplacement spontané du transducteur en 5 mn. Les accidents (●●●) sont dus uniquement à des pressions transmises par la contraction du sac ventral.

Étalonnage 10 s, 10 mm Hg.

d'origine réflexe, c'est-à-dire provoquées et non liées à des contractions spontanées de l'organe.

## 2. Mécanogrammes.

Les tracés de pression obtenus à partir de transducteurs placés directement dans le réseau, le rumen ou le feuillet, sont exempts des artefacts liés aux déplacements d'une colonne liquide. Ils sont, de ce fait, précis et de lecture aisée, exception faite des difficultés liées à une inscription curviligne. Le poids des transducteurs maintient automatiquement les ballonnets au fond du viscère exploré. Dans ces conditions, il s'ajoutera, au cours d'une contraction, une déformation supplémentaire des ballonnets par le contact avec les parois mêmes du viscère. Il en est ainsi pour le réseau dont l'importance de la pression enregistrée au cours de la première phase de la contraction (fig. 5 A<sub>1</sub>) peut être réduite très simplement en protégeant le ballonnet par un cylindre (fig. 5 A<sub>2</sub>). Des raisons analogues, en particulier le contact pariétal, expliquent l'absence d'enregistrement de toute dépression importante au cours du relâchement du viscère. De telles valeurs négatives post-contractiles ne sont pas négligeables. Elles apparaissent de façon très nette au niveau de l'atrium (fig. 5 B<sub>1</sub>) après protection des ballonnets (fig. 5 B<sub>2</sub>).

Un aspect méthodologique non moins important concerne la valeur des pressions transmises d'une zone à l'autre à l'intérieur du rumen. Deux transducteurs identiques, placés l'un dans le sac dorsal postérieur, l'autre dans le sac ventral antérieur ou moyen du rumen, soit à plus d'un mètre de distance, ne fournissent pas que des variations de pression correspondant à la contraction respective de ces formations. Chaque contraction du sac ventral antérieur modifie la pression enregistrée au niveau du sac dorsal postérieur (fig. 5 C<sub>1</sub>). Il en résulte ainsi une allure polyphasique de la courbe de pression du sac dorsal du rumen, sans relation avec la motricité de cet organe.

L'endroit précis où est enregistrée la pression représente également un facteur essentiel d'appréciation de la motricité. L'exemple suivant, dans lequel un transducteur placé dans le sac dorsal postérieur glisse progressivement vers l'avant à la surface du contenu du rumen, illustre bien ce fait (fig. 5 D<sub>1</sub>). A l'origine, les contractions du sac dorsal postérieur du rumen précèdent celles du sac ventral. Elles paraissent synchrones après le déplacement de 10 à 15 cm du transducteur depuis le fond du sac dorsal postérieur jusqu'à la hauteur du pilier postérieur. En réalité la pression enregistrée dans ces conditions correspond à celle qui est transmise par le sac ventral lorsqu'il élève le niveau des ingesta. Inversement, l'abaissement du niveau des ingesta à la suite de la contraction du sac dorsal se traduira par une déflexion de la courbe de pression.

Les autres facteurs étudiés en vue de l'analyse des techniques d'enregistrement concernent la nature du contenu rumino-réticulaire et l'état de réplétion du rumen. Le remplacement durant 1 à 2 heures de la totalité du contenu rumino-réticulaire par de l'eau salée (0,9 p. 100 NaCl W/V) à 37°C ne modifie pas sensiblement la morphologie des courbes de pression. Toutefois, l'importance des pressions transmises au sac dorsal du rumen est accrue, ainsi que la durée du cycle moteur des pré-estomacs (10 à 25 p. 100). La vidange partielle du rumen n'affecte pas davantage la motricité, sous réserve de ne pas dépasser 30 p. 100 du contenu global. La vidange

totale du sac rumino-réticulaire s'accompagne instantanément d'un fort ralentissement de la motricité rumino-réticulaire et d'une réduction de l'amplitude des contractions, à en juger par l'activité électrique de la paroi et les pressions enregistrées à partir de ballonnets non protégés dans le réseau et le sac ventral. Au bout d'une heure environ, l'intense sécrétion salivaire permet à nouveau une transmission des pressions en milieu liquide, en particulier dans le réseau. L'absence de contre-pression exercée par le contenu rumino-réticulaire vis-à-vis du feuillet permet à cet organe de déformer la face latérale droite du réticulo-rumen. La tension qu'il exerce ainsi sur le réseau exagère les valeurs des pressions intra-réticulaires ; en effet, celle-ci ne s'élève pas à la suite de la pression hydrostatique exercée par l'introduction de 40 à 50 l d'eau salée dans le rumen. Le stimulus que représente le contenu d'un viscère creux pose le problème de l'interférence du poids des transducteurs (300 g pour P 23 AA), en particulier après vidange du rumen. Le retrait des 4 transducteurs ne modifie pas la fréquence des contractions, appréciée par électromyographie chez M. Il a diminué de 30 p. 100 environ celle de J pour lequel le retrait de 2 transducteurs sur 4, ou la mise en place de 2 nouveaux transducteurs, reste sans effet. Chez M et F, seule une masse de 500 g placée au fond du réseau est capable de modifier le profil moteur de l'estomac.

## 2. — Cycles rumino-réticulaires

### 1. Schéma général.

La contraction périodique des pré-estomacs met en jeu le réseau (R), puis à une ou deux reprises, le sac dorsal (D) et ventral (V) du rumen (fig. 6 *b* et *d*). Les cycles simples RDV alternent le plus souvent avec les cycles complets RDV, DV chez l'animal au repos, ainsi que le montre la fig. 8. En réalité, au cours d'une même séance d'enregistrement, le sac ventral du rumen peut ne pas se contracter et faire apparaître ainsi deux nouveaux types de cycles RD et RD, DV (fig. 6 *a* et *c*). Enfin la contraction du sac ventral postérieur ( $V_p$ ) peut être totalement indépendante de celle du sac ventral antérieur, ainsi que le montre la figure 9. Cette contraction ( $V_p$ ), souvent accompagnée de celle du sac dorsal postérieur, introduit de nombreuses autres possibilités de cycles rumino-réticulaires. Deux d'entre elles seulement nous sont apparues fréquentes : RDV<sub>p</sub>, DV (fig. 6 *e*) et RDV  $V_p$ , DV (fig. 6 *f*).

### 2. Sac dorsal.

L'électromyogramme du sac dorsal du rumen à partir d'électrodes chroniques permet de reconnaître, sans aucune perturbation de l'animal, des salves de potentiels de 6 à 7 s correspondant aux cycles simples RD ou RDV. L'intervalle de temps qui sépare deux réponses électromyographiques de ce type indique alors la durée du cycle (fig. 7). Ces cycles sont alternés avec les autres où intervient une deuxième contraction du rumen (RD, DV — RDV, DV, etc.). Ceux-ci sont signalés par une autre salve de potentiels généralement brève (3 à 4 s). L'intervalle de ces deux réponses du sac dorsal du rumen est très variable, mais indépendant de la longueur du cycle. La figure 7 montre 3 cycles d'une durée voisine de 72 s dont la contraction secondaire survient respectivement 20, 35 et 54 s après la contraction primaire. L'étude de la distribution de ces intervalles lorsque l'animal est au repos montre des valeurs supérieures à 35 s dans 1 p. 100 des cycles seulement et une répartition strictement

en courbe de Gauss entre 16 et 30 s. La figure 8 B fournit un exemple des variations d'intervalles rencontrées chez la vache M au cours d'une période de 2 heures environ, exempte de prise de nourriture, d'abreuvement, de sommeil et de rumination.

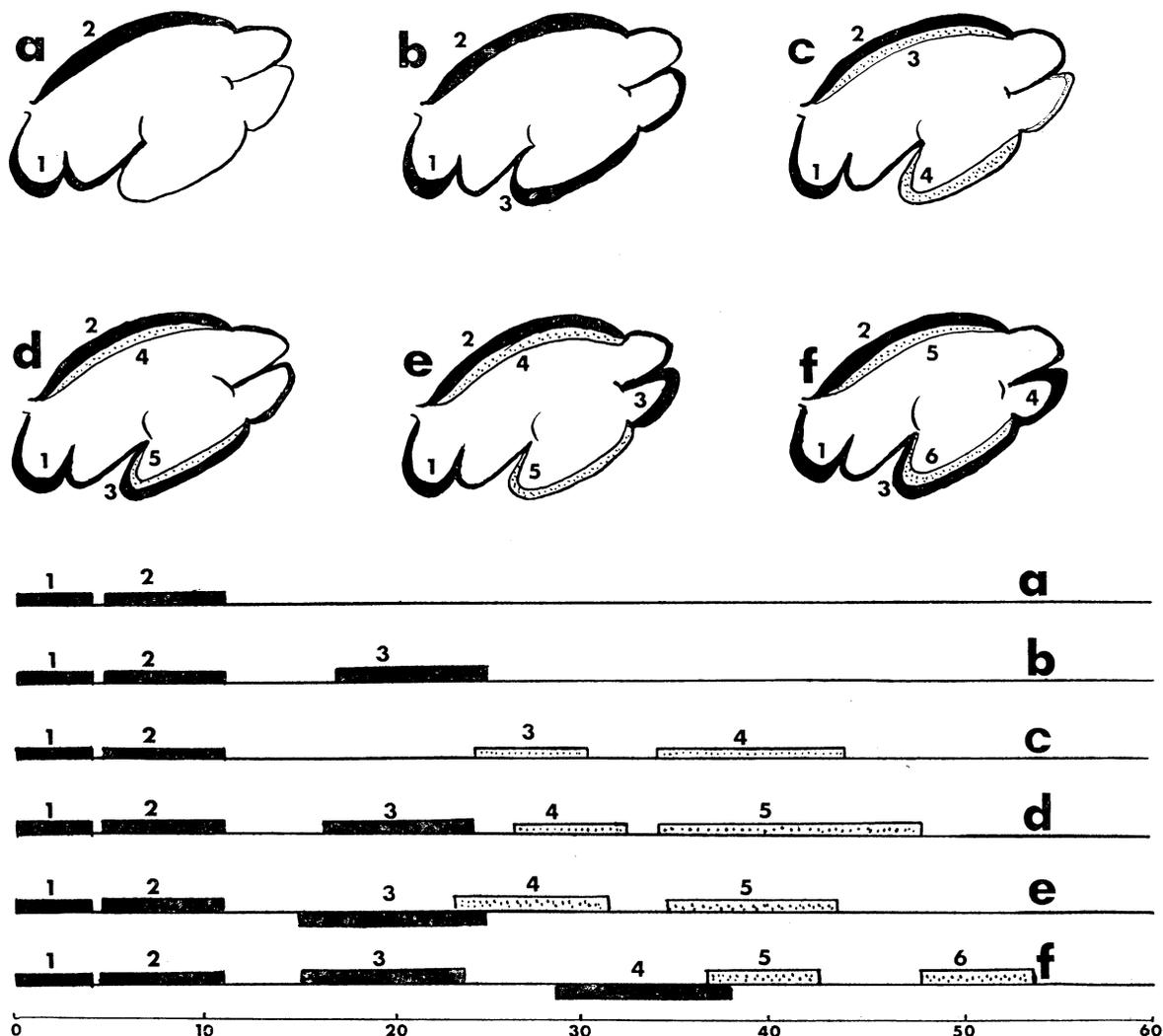


FIG. 6. — Séquence et chronologie des cycles rumino-réticulaires les plus fréquents

- a contraction du réseau (1) puis du sac dorsal (2) : RD  
 b contraction du réseau et du sac dorsal puis du sac ventral (3) : RDV  
 c contraction du réseau et du sac dorsal comme en a, suivie d'une contraction du sac dorsal (3) et ventral (4) : RD, DV  
 d contraction du réseau, du sac dorsal et ventral comme en b, suivie d'une contraction du sac dorsal (4) et ventral (5) : RDV, DV  
 e contraction du réseau et du sac dorsal comme en a, suivie, après un intervalle variable, d'une contraction du sac ventral postérieur (3), du sac dorsal (4) et du sac ventral (5) : RDV<sub>p</sub>, DV  
 f contraction du réseau, du sac dorsal et ventral comme en b, suivie d'une contraction du sac ventral postérieur (4), du sac dorsal (5) et ventral (6) comme en e : RDV.V<sub>p</sub>, DV

Les cycles a et b sont simples. Les cycles c, d, e et f sont complets et fréquemment associés à un effort d'éructation.

L'enregistrement de l'activité électrique du sac dorsal du rumen à l'aide d'électrodes à succion et celui des variations de pression dans le réseau, l'atrium, le sac dorsal postérieur et le sac ventral du rumen, montrent que la durée des intervalles entre la contraction primaire et secondaire du sac dorsal varie avec la plus ou moins grande participation contractile du sac ventral. Le phénomène le plus important est toutefois que l'ouverture de la canule et la présence des transducteurs s'accom-

pagent de cycles plus longs et d'une certaine irrégularité des intervalles entre les contractions primaires et secondaires du sac dorsal : la figure 8 A concerne un enregistrement de 2 heures environ, obtenu dans ces conditions chez la vache M plus de 3 heures après la mise en place des transducteurs. Les intervalles se répartissent de façon plus hétérogène et ceux de longue durée, normalement exceptionnels, deviennent plus nombreux.

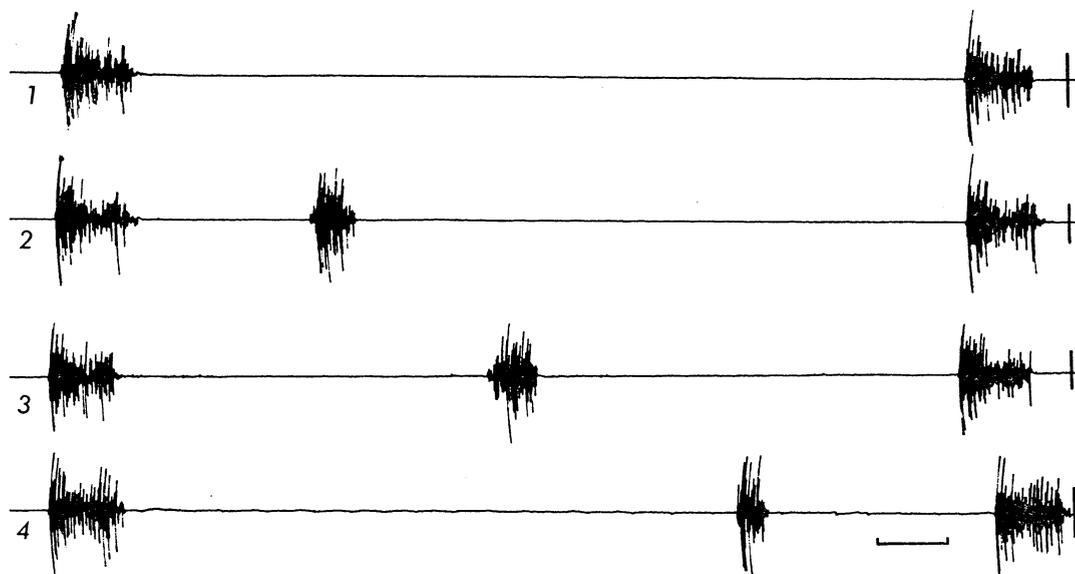


FIG. 7. — *Électromyogrammes du sac dorsal du rumen (vache M)*

La durée (6 s environ) des salves de potentiels recueillis à partir d'électrodes chroniques permet d'identifier les cycles simples (1) correspondant à des contractions primaires ( $D_1$ ) du sac dorsal du rumen. La salve de potentiels (de 3 s environ) correspond à des contractions similaires du rumen ( $D_2$ ). Elle individualise ainsi des cycles complets (2, 3 et 4) dont l'intervalle  $D_1 D_2$  est indépendant de la longueur du cycle.

Étalonnage 6 s, 100  $\mu$ V.

La normalité de distribution de la durée des cycles simples et doubles et celle de l'intervalle  $D_1 D_2$  séparant les contractions primaires et secondaires du rumen ont été calculées chez la même vache M au repos, non perturbée, puis quelques heures après mise en place de transducteurs dans la cavité rumino-réticulaire.

Le tableau 1, où sont mentionnés, outre l'intervalle de classe, le coefficient de dispersion, la valeur du paramètre  $\chi^2$  de Pearson trouvée dans la comparaison classe à classe des distributions expérimentale et théorique, indique une distribution normale (gaussienne) de ces paramètres, ce qui autorise à comparer au moyen du test  $t$  la durée des cycles et l'intervalle  $D_1 D_2$ , avec ou sans transducteurs. On voit que la présence de transducteurs allonge significativement la durée des cycles simples ou doubles ( $t = 6,22$  ;  $P < 0,001$ ) et l'intervalle séparant les contractions primaires et secondaires du rumen ( $t = 6,64$  ;  $P < 0,001$ ).

Les contractions du sac dorsal postérieur ( $D_p$ ) accompagnent, précèdent ou suivent celles du sac dorsal du rumen (fig. 9 A). Elles sont d'amplitude très inégale et un accident d'éruclation accompagne les plus puissantes d'entre elles qui précèdent une contraction secondaire du sac dorsal (fig. 9 A ; cycles  $e$  ou  $f$ ). Il existe toutefois des contractions secondaires du sac dorsal non associées à un accident d'éruclation et pour lesquelles la contraction du sac dorsal postérieur n'est pas pour autant négligeable (fig. 9 A ; cycles  $a$ ,  $b$ ). Ce fait enlève à la contraction du sac dorsal postérieur la valeur d'un critère absolu de l'éruclation.

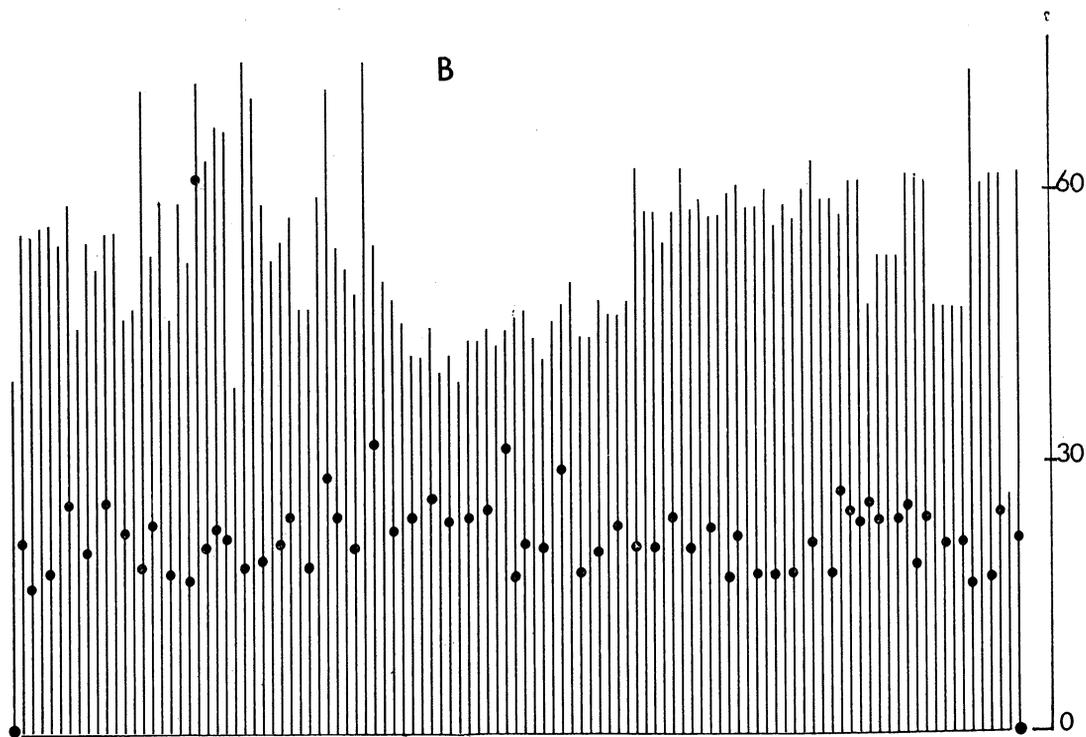
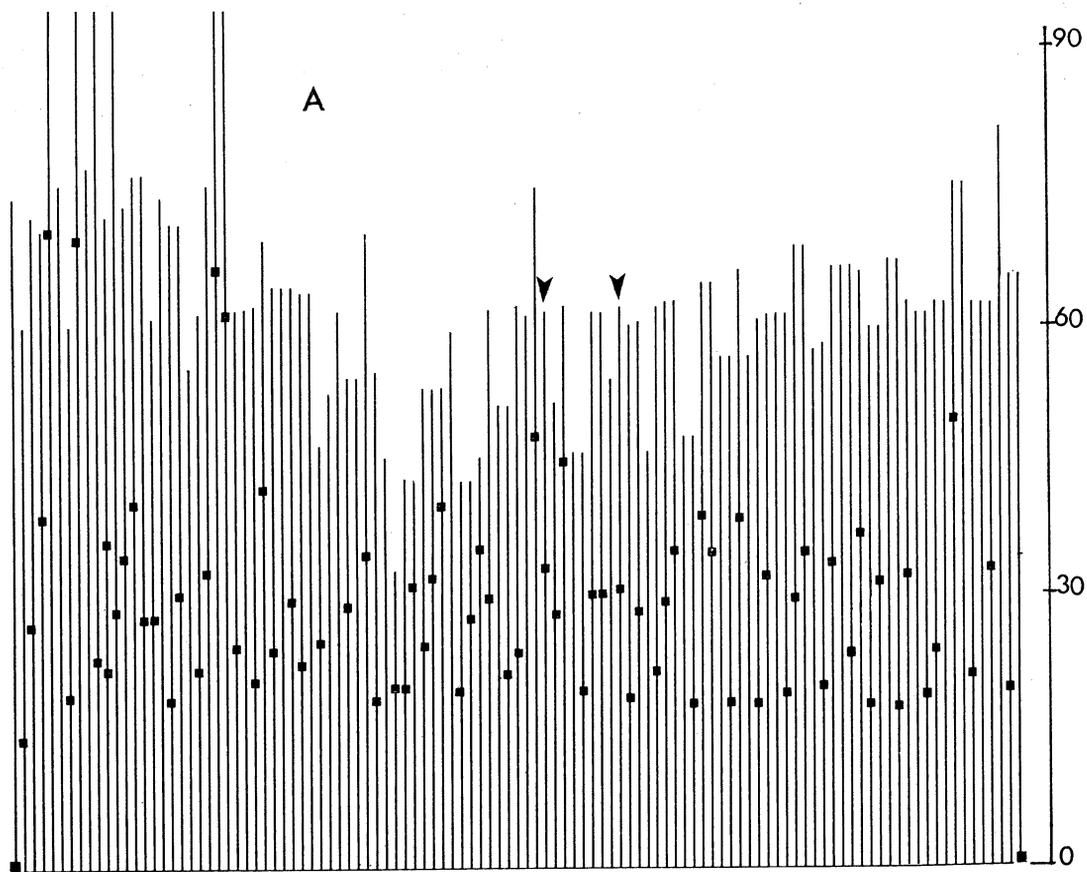


FIG. 8. — Variations de la motricité du rumen (vache M)

- A. La hauteur de chaque trait correspond à la durée en s d'un cycle entre deux contractions primaires du sac dorsal du rumen enregistré à l'aide d'électrodes à succion. Les intervalles entre la première et la deuxième contraction du sac dorsal du rumen dans les cycles complets sont également indiqués (■). Ce diagramme correspond à un enregistrement de 2 heures chez la vache M au repos, au milieu d'une expérience durant laquelle des transducteurs étaient placés dans le réseau, l'atrium, le sac dorsal et ventral du rumen. Un effort d'éructation accompagne toutes les deuxièmes contractions secondaires du sac dorsal, hormis celles indiquées par ▼.
- B. Diagramme construit à partir des données fournies par des électrodes chroniques chez le même sujet en l'absence de toute perturbation (ouverture de la canule, présence des transducteurs...) de l'animal.

TABLEAU I

*Distributions statistiques de la durée des cycles et de l'intervalle  $D_1D_2$  chez la vache M après mise en place de transducteurs*

Conditions expérimentales Paramètres	Présence des transducteurs		Absence de toute perturbation	
	Cycles	Intervalle $D_1D_2$	Cycles	Intervalle $D_1D_2$
Nombre de données, N	146	106	172	115
Moyenne, $m$	61,4	30,1	53,4	22,0
Écart-type, $\sigma$	12,6	12,6	10,4	3,4
Intervalle de classe, $i$	1,2	1,2	1,2	1,2
Coefficient de dispersion $\frac{\sigma}{m}$	0,20	0,41	0,19	0,15
Valeur du $\chi^2$ de Pearson	32,7	29,9	41,7	5,7
Valeur critique du $\chi^2$ pour $P = 0,95$	86,1	59,5	63,9	24,9

Écart réduit ( $\epsilon$ ) pour la durée des cycles = 6,06.

Écart réduit ( $\epsilon$ ) pour l'intervalle  $D_1D_2$  = 6,43

Valeur théorique de l'écart réduit pour  $P = 0,01$  = 2,57

### 3. Sac ventral antérieur et sac ventral postérieur.

Malgré une distribution homogène des intervalles entre les contractions primaires et secondaires du sac dorsal du rumen, les cycles rumino-réticulaires où intervient la contraction du sac ventral postérieur, présentent des intervalles courts de 18 à 20 s pour une séquence de type RDV<sub>p</sub>, DV (voir fig. 9 A, cycle *e*) et des intervalles beaucoup plus longs de 22 à 30 s pour une séquence de type RDV, V<sub>p</sub>, DV (voir fig. 9 A, cycle *f*). L'enregistrement des pressions du sac ventral antérieur et postérieur du rumen permet de préciser, comme le montrent les 2<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> cycles de la figure 9 B, qu'un intervalle de 18 à 20 s correspond à une contraction totalement indépendante des parties antérieures du sac ventral (▲, ▼); celles-ci peuvent en effet se contracter simultanément (×), ainsi que le montrent les 1<sup>er</sup> et 3<sup>e</sup> cycles de la figure 9 B. Mais, dans ce cas, il n'apparaît aucun accident d'éructation et l'amplitude de la contraction du sac ventral postérieur est réduite. Enfin, il est à remarquer que les variations de la ligne de base de l'électrocardiogramme en dérivation D<sub>II</sub> (épaule droite, appendice xyphoïde) sont, comme chez la Chèvre (ITABISASHI, 1964), extrêmement nettes au cours de la contraction du réseau pour une constante de temps de 0,7 s. Elles le sont également pour la contraction du rumen chez la Vache et présentent une relation étroite avec l'intervalle des contractions primaires et secondaires du sac dorsal. La figure 10 B montre, à la suite des accidents réticulaires (●●), successivement, une déflexion (▼) de la ligne de base correspondant à un cycle simple de type RD, puis une déflexion prolongée (▼▼) correspondant à un cycle complet de type RD, DV, enfin, à deux reprises, deux déflexions distinctes correspondant à des cycles de type RDV, DV.

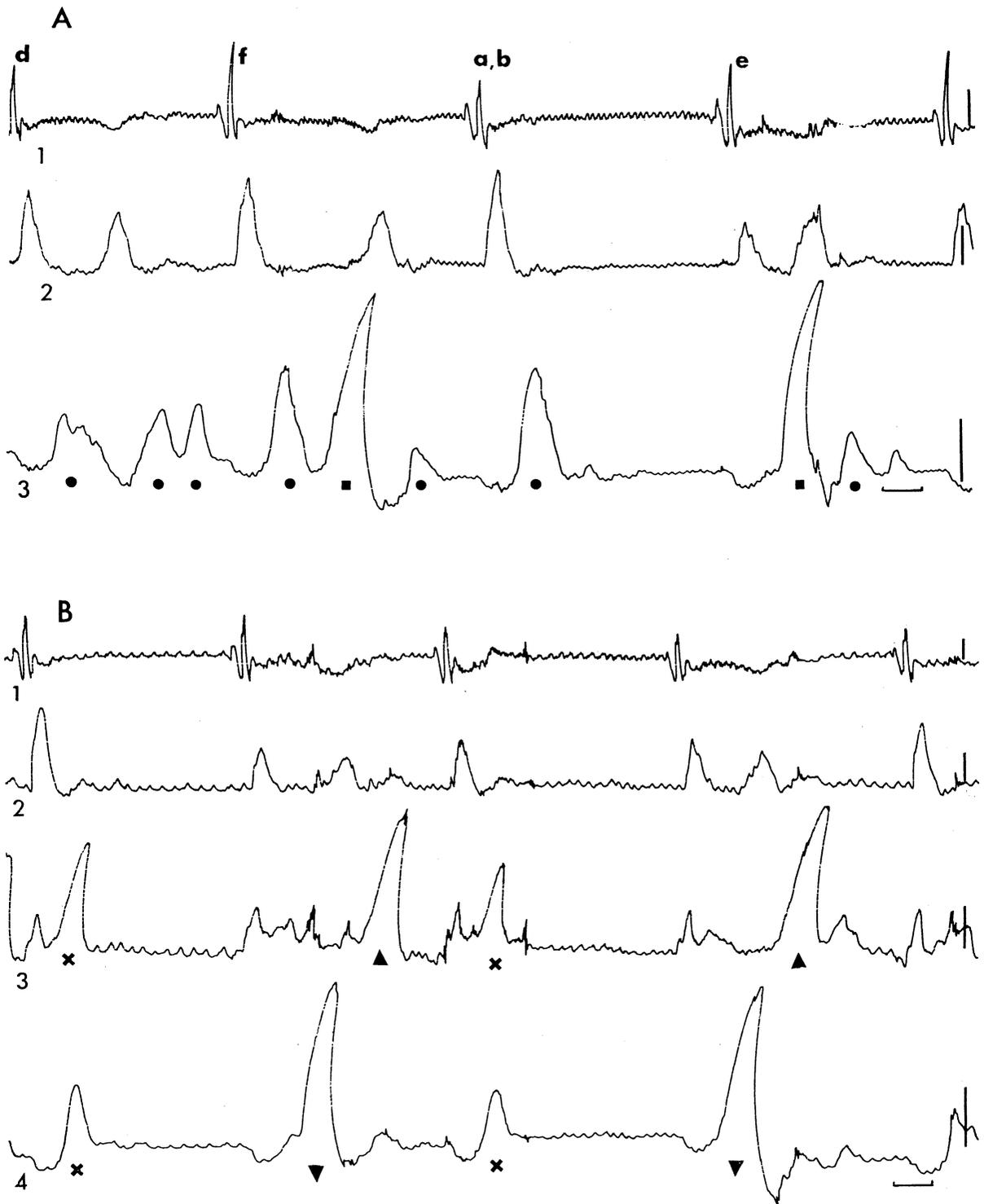


FIG. 9. — *Indépendance fonctionnelle des sacs dorsal et ventral postérieurs du rumen (taurillon J)*

- A. Enregistrement des contractions du réseau (1), du sac dorsal moyen (2) et du sac dorsal postérieur du rumen (3). Celles-ci peuvent suivre (●) ou précéder (■) les contractions du sac dorsal moyen.
- B. Enregistrement des contractions du réseau (1), du sac dorsal moyen (2), du sac ventral antérieur (3) et du sac ventral postérieur du rumen (4). Celles-ci peuvent accompagner (x) ou précéder (▼) les contractions du sac ventral antérieur.
- Étalonnage : 6 s et 10 mm Hg.

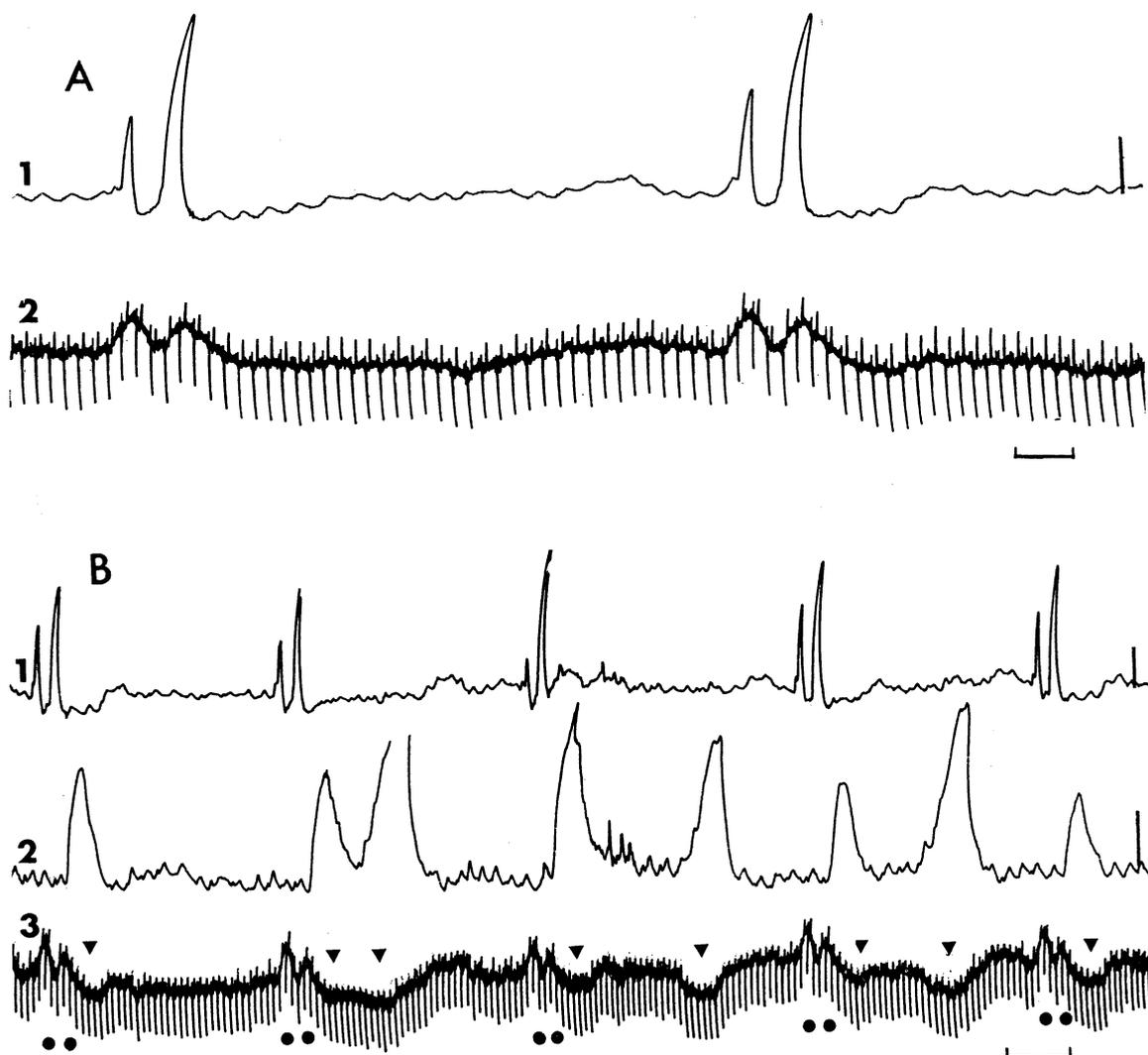


FIG. 10. — Motricité rumino-réticulaire et ligne de base de l'électrocardiogramme

- A. Pression intra-réticulaire (1) et électrocardiogramme (2) en dérivation  $D_{II}$  d'Einthoven.  
 B. Mêmes enregistrements en 1 et 3 et pression intra-ruminale en 2 (sac dorsal moyen). Dans l'intervalle des fluctuations de la ligne de base de l'électrocardiogramme, synchrones (●●) des deux phases de la contraction réticulaire, apparaissent des déflections simples (▼) ou doubles (▼▼) correspondant aux contractions du rumen.

Étalonnage : 4 s et 10 mm Hg en A ; 10 s et 10 mm Hg en B.

#### 4. Atrium ou vestibule et gouttière œsophagienne.

La réponse électromyographique du fond de l'atrium ne comprend qu'une salve unique de potentiels de 3 à 4 s, même dans le cas d'une contraction secondaire du rumen. Cette salve, synchrones de celle du sac dorsal antérieur du rumen, commence pratiquement au début de la deuxième phase de la contraction réticulaire. Il a déjà été montré (fig. 5 B) que la morphologie du mécanogramme correspondant est considérablement modifiée par la protection des ballonnets ; elle est également influencée par la contraction en avant du repli rumino-réticulaire et par celle, en arrière, du pilier antérieur du rumen. Sur un enregistrement à vitesse élevée (10 mm/s) la contraction maximale de l'atrium se situe entre celle du réseau et celle du pilier antérieur du rumen, de sorte que la courbe de pression atriale comprend trois composantes : la deuxième phase de la contraction réticulaire, positive, la contraction atriale proprement dite, positive, et la contraction du pilier antérieur, négative.

Au niveau de la gouttière œsophagienne, le tracé obtenu à partir d'un petit ballonnet présente deux accidents : le premier est analogue à celui de la première phase de la contraction réticulaire, le second, à l'origine synchrone de la deuxième phase de la contraction réticulaire, se prolonge durant 2 à 3 s après la fin de cette contraction. Les conditions expérimentales ne permettent pas d'éliminer ici l'interférence de la contraction atriale ou celle de l'orifice réticulo-omasal.

### 5. Piliers du rumen.

Les potentiels recueillis à l'aide d'électrodes à succion au niveau des piliers antérieur, longitudinal et accessoire permettent d'individualiser les phénomènes actifs dont ils sont le siège. La figure 11 A, relative à l'activité électrique du pilier antérieur, 2 à 3 cm en avant de son bord libre, montre que la contraction commence au milieu de la deuxième phase de la contraction réticulaire et reflète la contraction primaire du sac dorsal. Assez curieusement, la contraction du pilier accessoire droit

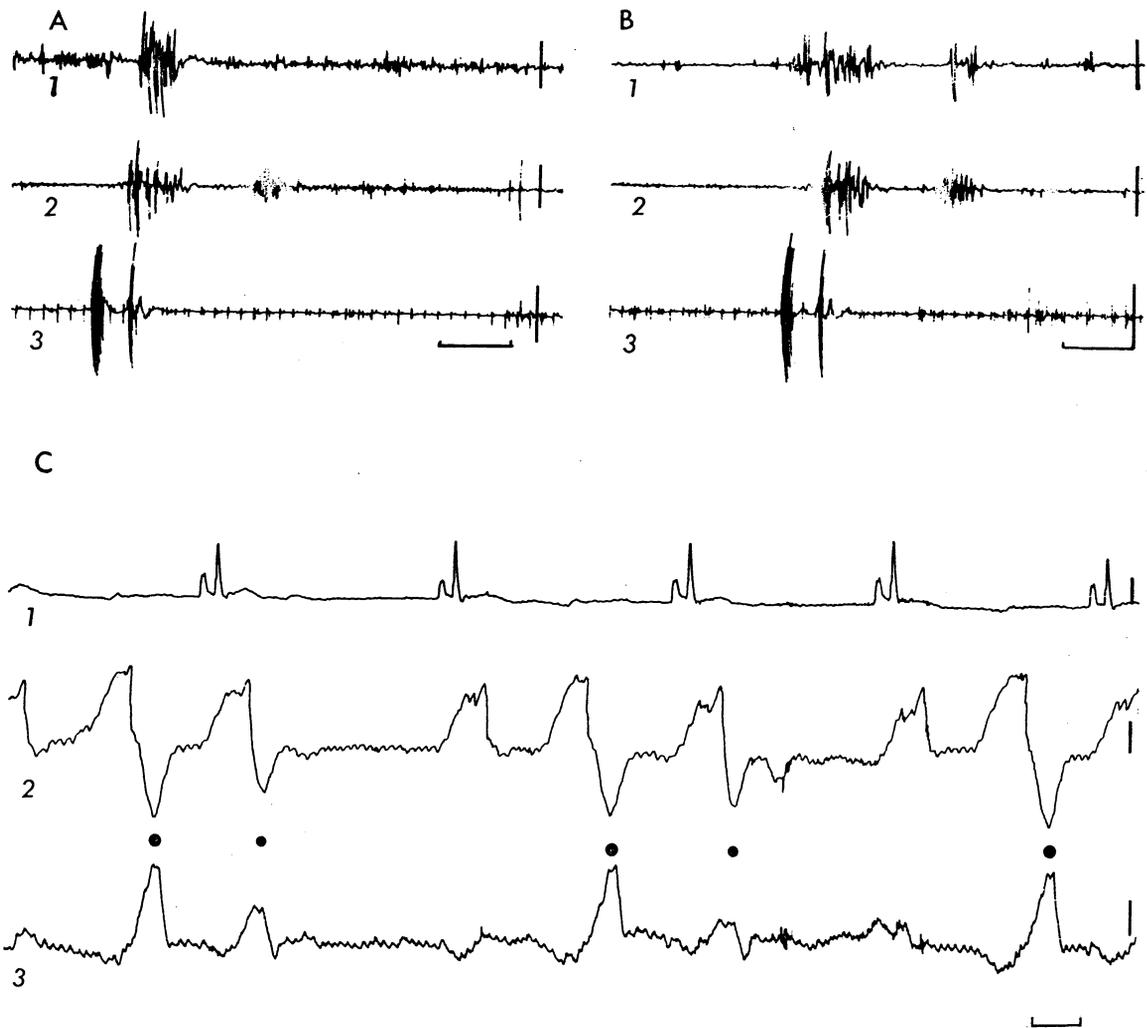


FIG. 11. — *Activité électrique et mécanique des piliers du rumen (taurillon J)*

- A. L'activité électrique du pilier antérieur (1) suit celle du réseau (3) enregistrée à partir d'électrodes chroniques et celle du sac dorsal antérieur (2) enregistrée à partir d'électrodes à succion.
- B. L'activité électrique du pilier accessoire droit (1) apparaît dès la fin de la première phase de la contraction réticulaire (3). Elle précède la réponse du sac dorsal antérieur (2).
- C. Activité mécanique du réseau (1), du pilier antérieur (2) et du sac ventral antérieur du rumen (3). L'importance du relâchement du pilier (●●) correspond exactement à l'intensité de la contraction du sac ventral antérieur.
- Étalonnage : 6 s et 100  $\mu$ V en A et B, 10 s et 10 mm Hg en C.

n'accompagne pas, mais précède la contraction du sac dorsal et commence dès la fin de la première phase de la contraction réticulaire (fig. 11 B). Par contre, la contraction du pilier longitudinal droit est plus tardive ; elle est synchrone de celle du pilier antérieur. Il est à noter que le pilier accessoire est, au niveau de sa jonction avec le pilier longitudinal et antérieur, 3 à 4 fois plus développé que ces derniers. L'observation directe de cette jonction après une vidange partielle du rumen montre que le froncement de la muqueuse consécutif à la contraction musculaire apparaît initialement à la racine du pilier accessoire. Cette contraction est soutenue mais, dans tous les cas, la durée de la salve de potentiels n'excède pas 8 s. Une deuxième salve de 3 à 4 s apparaît dans le cas d'un cycle complet.

La palpation manuelle du bord libre du pilier antérieur permet d'en apprécier les mouvements. Dès la fin de la première phase de la contraction réticulaire durant laquelle la main est inondée de liquide, le pilier se soulève et devient rigide. Il se maintient à cette hauteur durant 12 à 18 s et se relâche assez rapidement selon deux modalités. La première consiste en un relâchement au-dessous du point de départ suivi du retour à la position de repos. Elle correspond à un cycle rumino-réticulaire simple. La seconde comprend le relâchement jusqu'au point de départ suivi, après un temps d'arrêt de 18 à 25 s, d'une nouvelle contraction de 12 à 18 s qui se terminera, cette fois, par un relâchement en-dessous du point de départ. Elle correspond à un cycle rumino-réticulaire complet.

L'enregistrement obtenu à partir d'un ballonnet maintenu à ce niveau (voir paragraphe : Techniques) traduit fidèlement ces phénomènes. La partie ascendante du mécanogramme est progressive ; elle correspond au soulèvement du pilier antérieur. Le plateau traduit son maintien en position « haute ». Enfin, le retour à la position de repos s'effectue rapidement et atteint, dans le cas d'un cycle rumino-réticulaire simple, un degré de relâchement important au moment de la contraction du sac ventral antérieur du rumen. Lorsque le cycle rumino-réticulaire est complet, le relâchement du pilier à la suite de la contraction du réseau est modéré, contrairement à celui, maximal, qui suit la deuxième contraction du pilier. La partie descendante du mécanogramme présente dans ce cas un épaulement (fig. 11 C<sub>2</sub>) indiquant la succession de deux phénomènes distincts : le relâchement du pilier et l'atteinte de la position la plus basse rencontrée. Celle-ci est proportionnelle à l'intensité de la contraction du sac ventral antérieur (fig. 11 C<sub>3</sub>) dont elle paraît être l'image inversée. L'enregistrement simultané de l'électromyogramme montre que deux phases du mécanogramme du pilier antérieur sont purement passives :

— le plateau de 12 à 18 s qui semble correspondre à la tension exercée sur le pilier antérieur par la contraction des piliers longitudinaux ;

— la position en-dessous de la position de repos qui résulte de la tension créée par la contraction secondaire du sac ventral du rumen.

### 3. — Motricité du feuillet

#### 1. Orifice réticulo-omasal.

La motricité de l'orifice réticulo-omasal est, contrairement à celle du corps du feuillet (voir paragraphe 3), synchrone des phénomènes moteurs rumino-réticulaires. Nous n'avons pas effectué d'enregistrement électromyographique à ce niveau, les

tracés de pression fournis par un transducteur muni d'un ballonnet en forme de doigtier étant suffisamment précis. La figure 12 met en évidence, par rapport aux contractions réticulaires, les variations de pression enregistrées à partir d'un ballonnet progressivement repoussé de façon fortuite du canal omasal vers le réseau. Pour chaque cycle apparaissent d'abord deux accidents synchrones, respectivement de la première et de la deuxième phase de la contraction réticulaire. En effet, l'amplitude du premier accident correspondant à la première phase de la contraction réticulaire indiquée par les points (●) s'accroît à proximité de l'orifice et masque totalement le second. L'accident majeur qui s'enregistre ensuite correspond à une contraction active de la partie orale du canal omasal. Celle-ci survient après la contraction du réseau et de l'atrium, soit en même temps, soit avant celles des piliers du rumen. Une deuxième contraction du canal omasal, toujours plus discrète mais nettement visible pour 7 cycles sur les 9 de l'enregistrement supérieur de la figure 12, précède les contractions secondaires du rumen.



FIG. 12. — Pression développée au niveau de la jonction réticulo-omasale (vache M)

1. Pression intraréticulaire ; 2. Courbe de pression enregistrée au cours du rejet accidentel progressif dans le réseau (▼) d'un transducteur initialement placé dans le feuillet 10 cm en aval de l'orifice réticulo-omasal.

La valeur de la pression transmise (●) par la première phase de la contraction réticulaire est maximale au niveau de l'orifice ; l'aspect du mécanogramme réticulaire (■) est également variable.

Étalonnage : 50 s et 10 mm Hg.

## 2. Canal omasal.

Le tracé de pression recueilli à partir d'un transducteur engagé plus en avant dans le canal omasal est, en accord avec les données de STEVENS *et al.* (1960), chronologiquement superposable au tracé précédent. La morphologie en diffère toutefois sur un point essentiel : l'apparition d'une forte dépression étroitement synchronisée de la seconde phase de la contraction réticulaire (fig. 13 B). Cette dépression précède de 8 à 10 s une contraction du canal omasal.

### 3. Corps du feuillet.

L'électromyogramme de la paroi du feuillet (grande courbure) et celui de sa face latérale droite comprennent de longues et irrégulières salves de potentiels (30 à 45 s), nullement superposables aux contractions réticulaires (fig. 14 A). Cette activité électrique survient toutes les 2 à 3 mn et correspond à une lente augmentation de la pression endocavitaire (transducteur poussé vers le bas entre les lames du feuillet). Lorsque le transducteur est poussé horizontalement entre les lames du feuillet à partir de l'orifice réticulo-omasal, il n'est pas rare d'observer, sur un même tracé, les contractions du canal omasal surimposées à celles du corps du feuillet. La figure 13 A en fournit un exemple précis : les variations lentes de la ligne de base indiquées en pointillés sont celles du corps du feuillet. Un accident biphasique correspondant à la contraction du canal omasal modifie la ligne de base pour chaque contraction réticulaire.



FIG. 13. — *Dualité des contractions omasales* (taurillon J)

A. Pressions intraréticulaire (1) et omasale (2) au niveau de la partie moyenne du feuillet. Les contractions du canal omasal concomitantes de celles du réseau se greffent sur des variations plus lentes de la pression intra-omasale.

B. Pression intraréticulaire (1) et omasale (2) au niveau du canal omasal.

Dans les deux enregistrements, les astérisques (\*) correspondent à une contraction double du canal omasal.

Étalonnage : 10 s et 10 mm Hg.

### 4. Débit réticulo-omasal.

Une sonde normale, dont le diamètre n'empêche pas l'occlusion de l'orifice, enregistre tant qu'elle reste maintenue contre l'orifice, un passage de liquide de façon irrégulière à la fin de la contraction réticulaire et/ou à la fin de la contraction du

canal omasal. Les nombreux accidents du tracé impliquent des mouvements de liquide dans les deux sens. La même sonde munie d'une valve met en évidence un passage de liquide (●) principalement à la suite de la contraction du réseau (fig. 14 A). Ce passage s'effectue quelle que soit la valeur de la pression intra-omasale (corps du feuillet) évaluée ici par électromyographie. Par contre, il existe de longues périodes durant lesquelles aucun débit n'est détecté, malgré un gradient de pression apparemment identique de part et d'autre de l'orifice. Son anesthésie (5 ml de procaine à 5 p. 100 injectée en une douzaine de points) ne les supprime pas. Il en est de même après une perfusion de 20 l d'eau à 37°C dans le rumen. La figure 14 B, relative au débit instantané, souligne, par ailleurs, l'absence de tout parallélisme direct entre le passage de liquide et la différence des pressions développées de part et d'autre de l'orifice. La valeur proprement dite du débit ne peut être calculée que dans le cas d'une homogénéité des ingesta traversant la sonde. Elle correspond à 30 ml environ

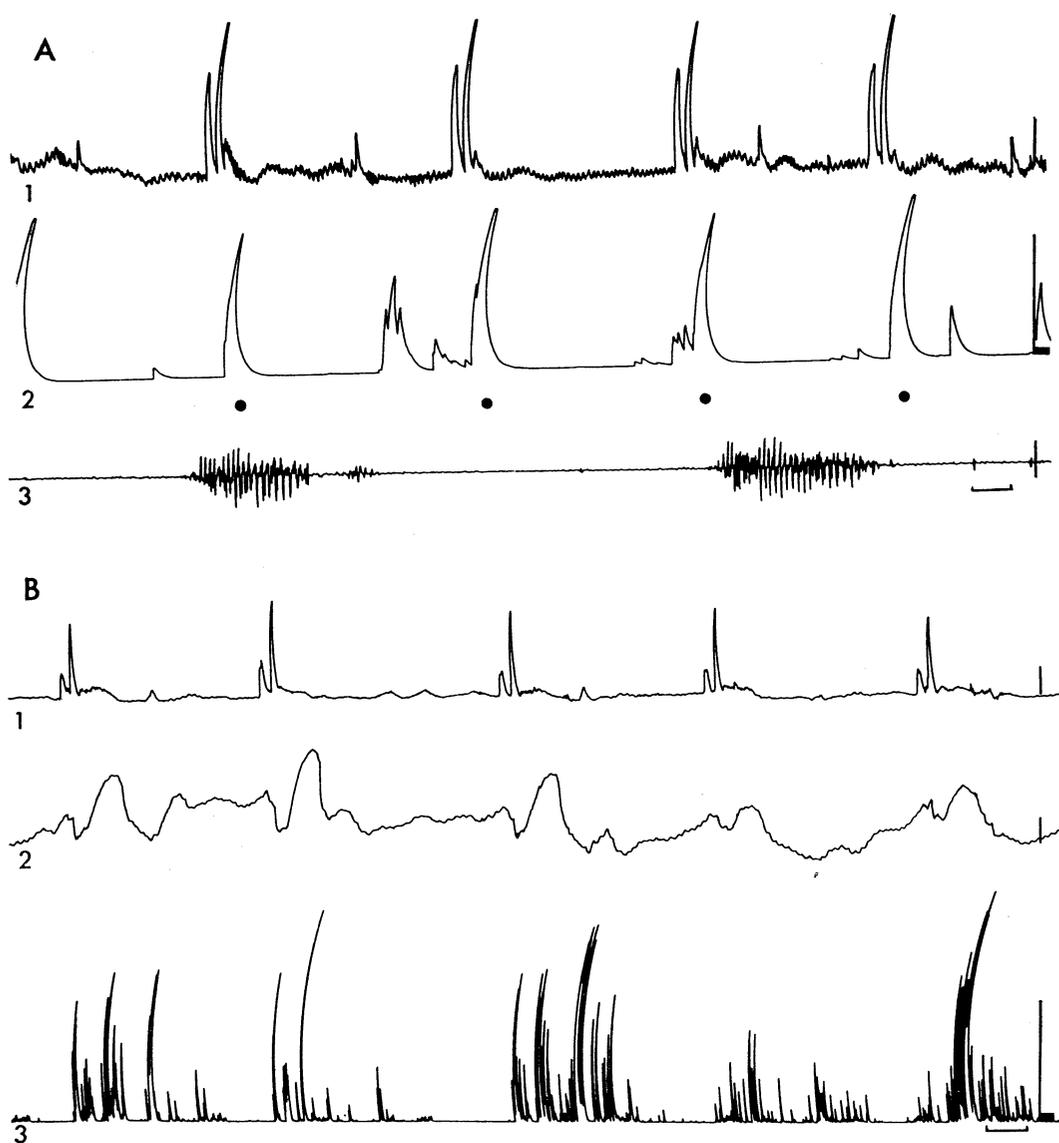


FIG. 14. — Débit réticulo-omasal (vache M)

- A. Réponses intégrées unidirectionnelles d'une sonde à effet *Doppler* (2) par rapport à la motricité réticulaire (1) et à l'électromyogramme du corps du feuillet (3).
- B. Réponses instantanées bidirectionnelles de la sonde (3) par rapport à la motricité réticulaire (1) et à celle du canal omasal (2).
- Étalonnage : 10 s, 100  $\mu$ V, 10 mm Hg et 30 ml.

pour chaque passage de liquide après la contraction du réseau. Elle dépasse 60 m à la fin de la contraction du canal omasal.

#### 4. — Motricité de la caillette

L'électromyogramme de la région pylorique montre des salves de potentiels greffées sur un rythme électrique de base de  $4,5 \pm 0,5$  par mn 24 heures après mise en place des électrodes (fig. 15 A) et de  $3,8 \pm 0,2$  au bout d'une semaine. Cette activité, totalement indépendante du cycle rumino-réticulaire, se renforce pour 8 à 10 salves une à deux fois par heure. Elle est accompagnée, dans la majorité des cas, d'une légère inhibition réticulaire dont la spécificité n'a pu être analysée.

En amont du pylore et dans le fundus, cette activité électrique est très irrégulière. Les tracés de pression sont surchargés de phénomènes synchrones des contractions du rumen. La vitesse de propagation des salves de la région antro-pylorique est pratiquement doublée à proximité du pylore. La figure 15 A montre qu'un même temps (12 s environ) sépare les salves recueillies à partir d'électrodes placées,

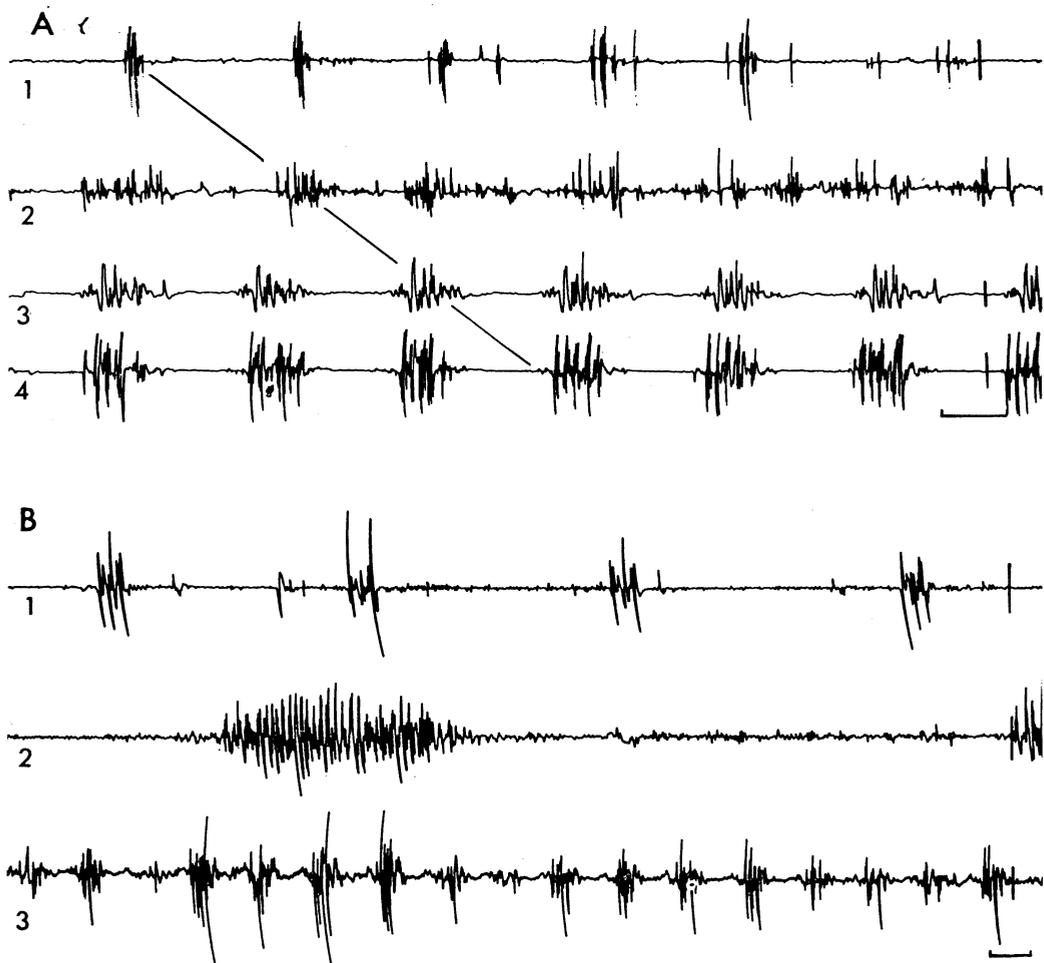


FIG. 15. — Électromyogramme abomasal (taurillon J)

A. Activité électrique recueillie sur la caillette, à mi-distance entre petite et grande courbure, d'électrodes placées depuis 48 h, 40 cm (1), 30 cm (2) et 20 cm (3) en avant du pylore. Le tracé 4 correspond à l'activité pylorique proprement dite. La vitesse de propagation des salves s'accroît à proximité du pylore : 2,1 cm/s entre 3 et 4 au lieu de 1,1 cm/s entre 2 et 3.

B. Activité électrique du pylore 15 jours plus tard (3). Son rythme est indépendant de celui du réseau (1) et du corps du feuillet (2).

Étalonnage : 100  $\mu$ V ; 6 s en A et 10 s en B.

d'une part à 20 cm d'intervalle mais à proximité du pylore (en 3 et 4), d'autre part à 10 cm d'intervalle au niveau de la zone moyenne du pylore (en 2 et 3). L'indépendance de la motricité antro-pylorique vis-à-vis du cycle moteur des pré-estomacs, démontrée par l'électromyographie du réseau, du corps de l'omasum et du pylore (fig. 15 B) n'est totale qu'en apparence. Toutes les manipulations effectuées sur le rumen (vidange, apport d'eau), le réseau (mise en place des transducteurs), sur le feuillet (contrôle de la position du débitmètre) modifient, malgré l'absence de toute réaction douloureuse, l'activité électrique de la caillette.

## 5. — Variations spontanées de la motricité

### 1. Ruminantion.

La présence des transducteurs n'entrave pas ce phénomène, mais aucune des variations de la durée du cycle rumino-réticulaire ne se révèle significative. Par contre, l'accroissement du tonus de base du rumen, en particulier du sac ventral, est de règle à en juger par la densité des potentiels de l'électromyogramme dans l'intervalle des contractions et souvent l'élévation de la ligne de base des mécanogrammes. La salve de potentiels correspondant à l'extra-contraction (1 s) est comparable à celle de la première phase de la contraction réticulaire et la précède de 5 s environ. Le tableau 2, relatif aux modifications de pression liées à la régurgitation, montre que l'extra-contraction est associée à un accident au niveau de l'orifice réticulo-omasal. L'effort de régurgitation signalé par une dépression sur le tracé réticulaire s'enregistre 1,3 à 1,5 s après le début de l'extra-contraction, dont la valeur maximale se développe en 0,9 à 1 s. Aucune modification du débit n'apparaît durant les premiers cycles méryciques ; ultérieurement, le passage de liquide s'effectue intensément dès la fin de la première phase de la contraction réticulaire normale.

### 2. Prise de nourriture.

L'ingestion de foin modifie peu la durée des cycles. Celle de pellets, dont les trois sujets étaient friands, accélère considérablement la fréquence des contractions rumino-réticulaires, avec disparition transitoire des cycles doubles. Le passage de liquide vers le feuillet est accru pendant et après l'ingestion des pellets. L'augmentation de l'intensité de la première phase de contraction du réseau, ainsi que celle de la contraction du sac ventral, a été observée chez les 3 sujets. Chez la vache M, le stimulus conditionnel (s) est suivi, dans les deux tiers des cas, d'une légère accélération réticulaire et d'une augmentation du débit réticulo-omasal (fig. 16 A). La motricité du corps du feuillet n'est que faiblement modifiée par l'ingestion des pellets : les contractions, lentes et soutenues, deviennent parfois moins longues et plus fréquentes (salves de 25 s). La figure 16 B rend compte de l'intensité et de la brièveté de l'effet excito-moteur de la prise de nourriture sur l'électromyogramme du sac dorsal et le mécanogramme du sac ventral antérieur du rumen.

### 3. Abreuvement.

Chez le sujet normal, l'ingestion de 2 à 3 l d'eau à la température ambiante de 22°C ne modifie pas la motricité gastrique, hormis un ou deux cycles rumino-réticulaires. Leur durée est diminuée de 10 à 15 p. 100 par rapport à celle des témoins. Cette diminution, bien que constante chez les vaches F et M, n'est pas différente

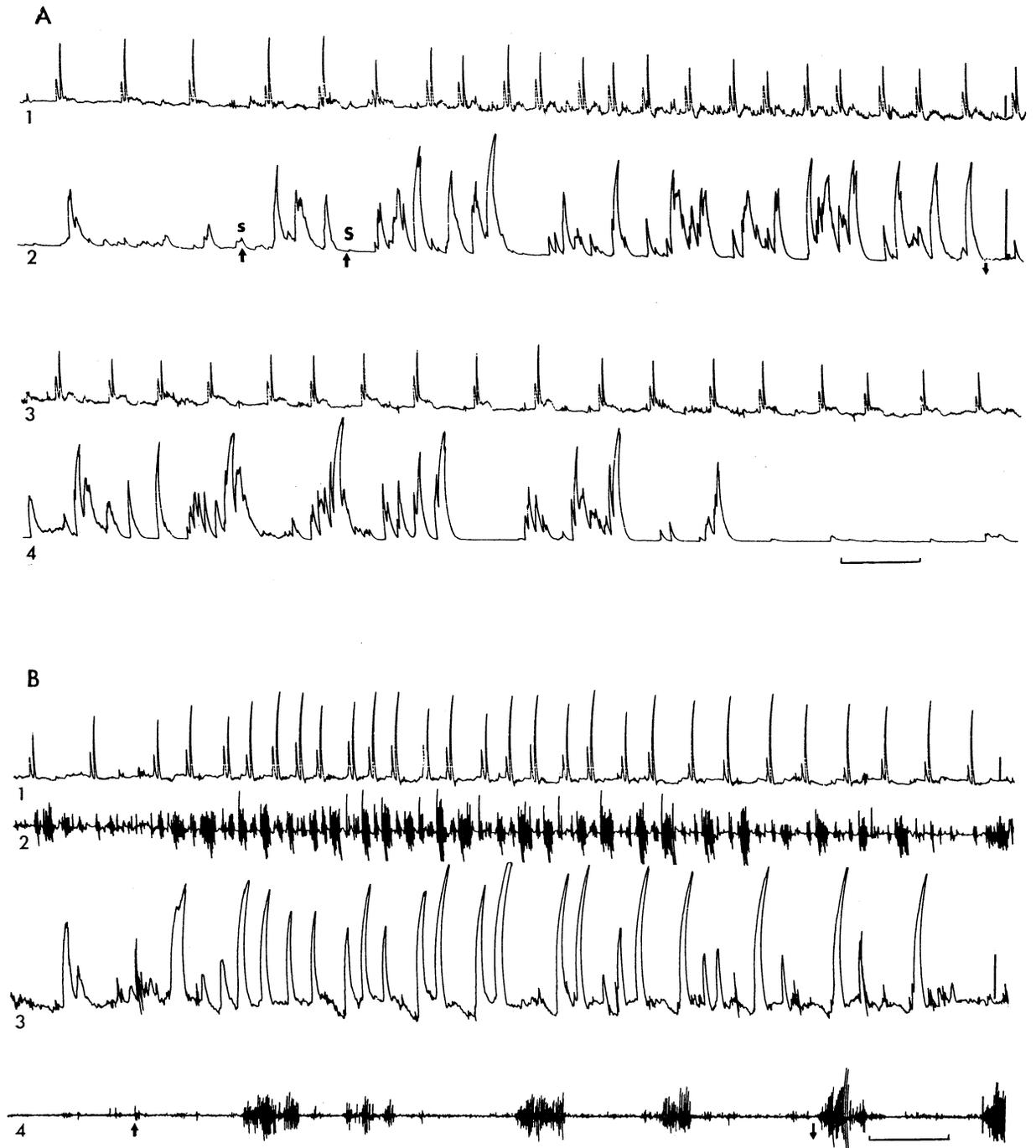


FIG. 16. — *Effets excito-moteurs de la prise de nourriture*

A. Augmentation de la fréquence des contractions réticulaires (1) et du débit réticulo-omasal bidirectionnel intégré (2) en réponse au stimulus conditionnel (s) puis à l'ingestion effective de pellets (S) chez la vache M. Suite de l'enregistrement en 3 et 4.

B. Mêmes effets vis-à-vis du réseau (1), de l'électromyogramme du sac dorsal du rumen (2) et du sac ventral antérieur (3) chez le taurillon J. L'électromyogramme du corps du feuillet (4), par contre, n'est pas modifié.

Étalonnage : 10 mm Hg, 30 ml, 100  $\mu$ V et 1 mn.

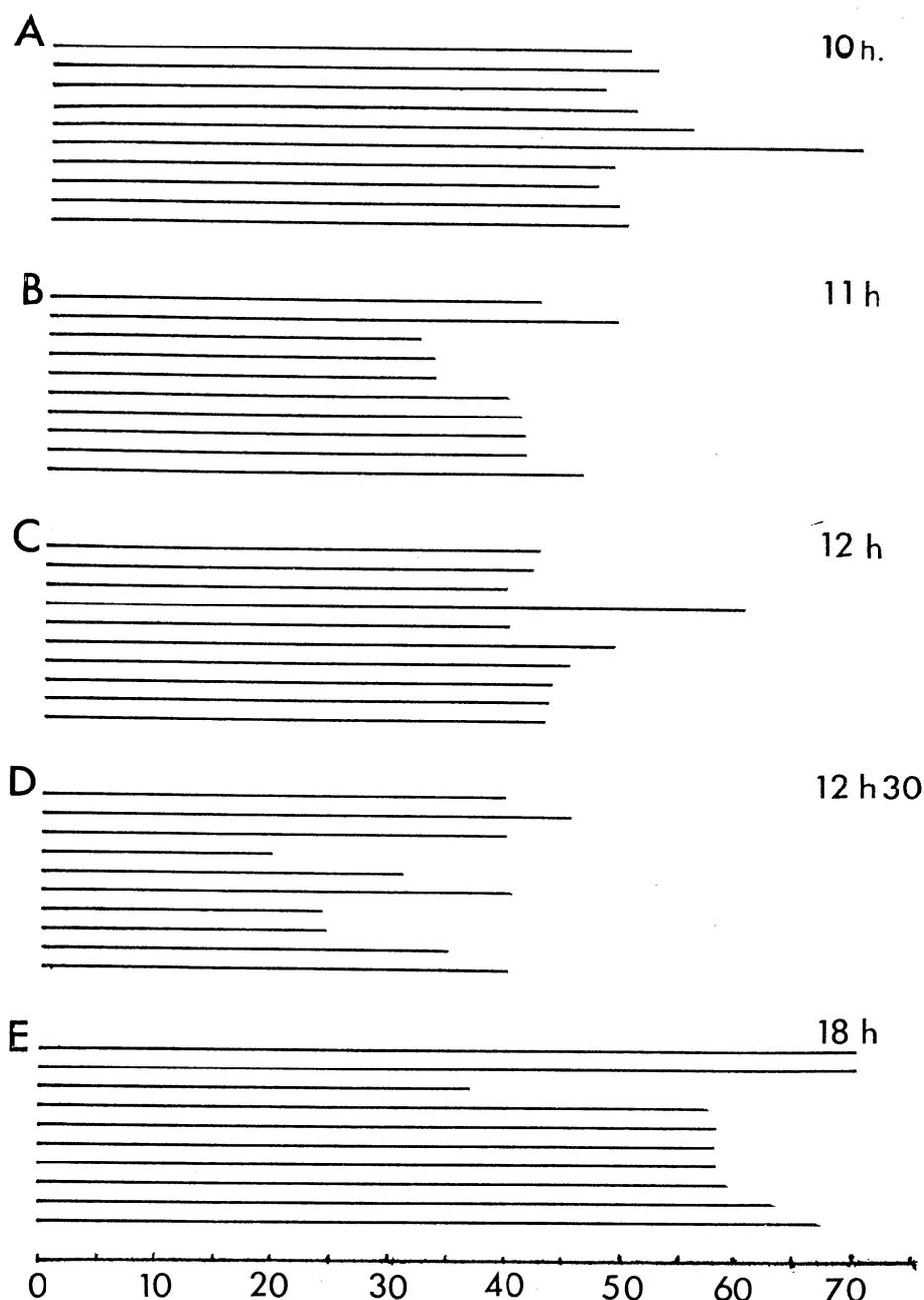


FIG. 17. — Effets de l'abreuvement sur la durée du cycle rumino-réticulaire

- A. La vue de l'eau vers 10 h chez la vache F à la diète hydrique depuis 36 h augmente la durée de 2 cycles.  
 B. L'abreuvement fictif de 7 l d'eau à 11 h possède un effet excito-moteur prolongé.  
 C. La vue de l'eau 60 mn après l'abreuvement fictif conserve un effet inhibiteur.  
 D. La prise effective de liquide à 12 h 30 est suivie d'effets excito-moteurs analogues à ceux de l'abreuvement fictif.  
 E. La vidange du rumen accroît la durée des cycles rumino-réticulaires et on retrouve vers 18 h un net effet excito-moteur de la prise de liquide qui se prolonge au-delà de plusieurs cycles.

des variations spontanées de la durée du cycle chez l'animal au repos. Une diète hydrique de 36 heures renforce ce phénomène. La figure 17 les met en évidence, en B et en D, après l'abreuvement fictif de 7 l d'eau et l'ingestion effective de 5,7 l d'eau environ une heure après. Inversement, la vue de l'eau chez l'animal assoiffé ralentit la motricité (fig. 17 A) même après un abreuvement fictif (fig. 17 C).

Après la vidange complète du rumen, on observe également l'accélération de la motricité réticulaire à la suite de l'ingestion spontanée de 9 l d'eau (fig. 17 E).

TABLEAU 2

*Durée (en s) et amplitude (en mm Hg) des réponses du réseau, de l'orifice réticulo-omasal et de l'atrium au cours de la rumination chez la vache M*

Valeurs témoins (3 observations)							
	Durée	1 <sup>er</sup> phase		2 <sup>e</sup> phase		Intervalle *	
		durée	ampl.	durée	ampl.		
Réseau	4,5	1,6	23	1,6	32	2,9	
	4,7	1,7	25	1,6	30	3,0	
	4,5	1,6	21	1,6	35	2,8	
Atrium	Durée		Amplitude		Intervalle **		
	—		—		—		
	4,2		21		2,4		
	4,1		20		2,5		
	3,8		17		2,9		
	Durée	1 <sup>er</sup> accident		2 <sup>e</sup> accident		Intervalle ***	
		durée	ampl.	durée	ampl.		
Orifice réticulo-omasal	6,8	1,0	10	4,5	32	1,0	
	5,9	1,2	10	3,9	31	1,5	
	6,2	1,1	7	4,1	34	1,5	
Au cours de la rumination (3 observations)							
	Durée	Extra-contraction		1 <sup>er</sup> phase		2 <sup>e</sup> phase	
		durée	ampl.	durée	ampl.	durée	ampl.
Réseau	9,8	1,8	23	1,7	20	1,6	33
	9,1	2,1	24	1,4	19	1,9	30
	7,8	2,3	21	1,5	22	1,3	27
Atrium	Durée		Amplitude		Intervalle **		
	—		—		—		
	3,2		12		2,1		
	3,1		14		2,3		
	2,9		10		2,1		
	Durée	Extra-contraction		1 <sup>er</sup> accident		2 <sup>e</sup> accident	
		durée	ampl.	durée	ampl.	durée	amp
Orifice réticulo-omasal	12,5	2,5	18	4,0	21	4,5	31
	10,1	2,0	17	3,8	18	4,1	36
	12,4	2,1	21	4,1	19	4,9	29

\* Intervalle qui sépare les valeurs maximales développées par les deux phases de la contraction réticulaire.

\*\* Intervalle qui sépare les valeurs maximales développées par la deuxième phase de la contraction réticulaire et l'atrium.

\*\*\* Intervalle qui sépare les valeurs maximales développées par la deuxième phase de la contraction réticulaire et l'orifice réticulo-omasal.

4. *État physique des aliments.*

A partir de l'électromyogramme du sac dorsal du rumen, la mesure du nombre de cycles rumino-réticulaires sur une période nocturne de 16 heures comprenant les phases de rumination, de sommeil et éventuellement de prise de nourriture, montre une augmentation du nombre total des cycles après suppression du foin chez la vache F. Inversement, l'addition de foin à un régime de concentré chez la vache M diminue cette valeur. L'augmentation du nombre des cycles rumino-réticulaires dans le cas du broyage de la ration va de pair avec une diminution de l'amplitude des contractions du rumen (ordre de grandeur de 20 p. 100) et une réduction du nombre des cycles doubles par rapport à une alternance régulière. Sur le tableau 3, relatif à une période de 10 heures environ durant laquelle l'observation de l'animal montre qu'il est au repos, le nombre des cycles simples est plus élevé de 2 à 6 unités par heure que celui des cycles doubles, soit 3 à 15 p. 100 pour la durée d'observation. Le nombre de cycles doubles l'emporte sur celui des cycles simples dans le cas du régime de foin. Le rejet des électrodes n'a malheureusement pas permis d'observer les effets de la redistribution de foin chez la vache F et de sa suppression chez la vache M.

TABLEAU 3

*Répartition des cycles simples et doubles  
en fonction de l'état physique des aliments chez les vaches F et M*

Sujets	Vache F		Vache M	
	Foin long + concentré	Suppression du foin	Régime concentré	Addition de foin
Régime alimentaire				
Nombre de cycles en 16 h	886	960	920	860
Moyenne horaire	55,3	60	57,5	53,7
Nombre de cycles pendant le repos	580	674	700	602
	cycles simples	274	389	280
	cycles doubles	306	285	322
Variations en p. 100 cycles simples cycles doubles	+ 5,5	+ 15,4	+ 3,1	+ 6,9

6. — *Variations provoquées de la motricité*1. *Stimulation tactile.*

Les modifications motrices observées à la suite de 35 essais de stimulation tactile du cardia, de l'orifice réticulo-omasal, du repli rumino-réticulaire, du pilier antérieur et de la face antérieure du réseau pendant 1 ou 3 mn chez M et J, sont rassemblées dans le tableau 4. Une zone privilégiée à cet égard est la face antérieure du réseau. Un va-et-vient une fois par seconde sur 7 à 8 cm de l'extrémité des doigts

TABLEAU 4. — Variations provoquées de la motricité par stimulation tactile et distension liquide chez la vache M et le taurillon J

Nature de la stimulation	Zone stimulée	Nature des effets observés	Réponses (1)
Stimulation tactile (durée)	Cardia (3 mn) M	1. Fréquence accrue de contraction du réseau et de l'atrium 2. Augmentation sélective de l'amplitude de la première phase réticulaire	3/4 2/4
	Repli rumino-réticulaire (3 mn) M	1. Intensité accrue de la contraction du réseau 2. Augmentation de l'amplitude des contractions du sac dorsal du rumen	7/9 7/9
	Pilier antérieur (3 mn) M	1. Motricité réticulaire 2. Motricité du rumen	0/7 0/7
	Orifice réticulo-omasal (1 et 3 mn) M	1. Intensité accrue des contractions du réseau 2. Fréquence accrue des contractions du réseau et de l'atrium 3. Réponses du pilier antérieur ou du rumen	6/7 4/7 0/7
	Face antérieure du réseau (1 et 3 mn) M et J	1. Fréquence accrue des contractions du réseau 2. Intensité des contractions de l'atrium 3. Augmentation de la fréquence de contraction du pilier antérieur	8/8 6/8 7/8
Distension rapide (volume, vitesse, durée)	Réseau : 1,5 l J en 30 s (5 mn)	1. Inhibition des contractions du rumen (D et V) 2. Accélération des contractions omasales lentes	1/4 3/4
	Réseau : 5 l M en 30 s (10 mn)	1. Augmentation de l'amplitude de la première phase réticulaire 2. Variation de la fréquence des contractions du réseau ou du rumen	3/4 0/4
	Omasum : 0,5 l J en 10 s (5 mn)	1. Inhibition de la durée et de la fréquence des contractions réticulaires 2. Stimulation des contractions omasales lentes	4/4 1/4
Distension lente (volume, vitesse, durée)	Omasum : 0,5 l J en 1 s (5 mn)	1. Augmentation de l'intensité des contractions réticulaires 2. Stimulation des contractions omasales lentes	4/4 1/4
	Omasum : 1 l M en 1s (5 mn)	1. Augmentation de l'intensité des contractions réticulaires 2. Stimulation des contractions omasales lentes	4/4 2/4
	Omasum : 2 l M en 1 s (5 mn)	1. Inhibition soutenue des contractions réticulaires 2. Inhibition des contractions du rumen (D et V)	3/3 3/3
	Abomasum : 4 l M en 1 mn (10 mn)	1. Ralentissement de la fréquence des contractions réticulaires 2. Stimulation des contractions omasales lentes	3/3 2/3
	Abomasum : 6 l M en 1 mn (10 mn)	1. Inhibition de la motricité réticulaire 2. Inhibition de la motricité du rumen	4/4 1/4

(1) Le rapport indique le nombre de réponses positives par rapport au nombre d'essais effectués.

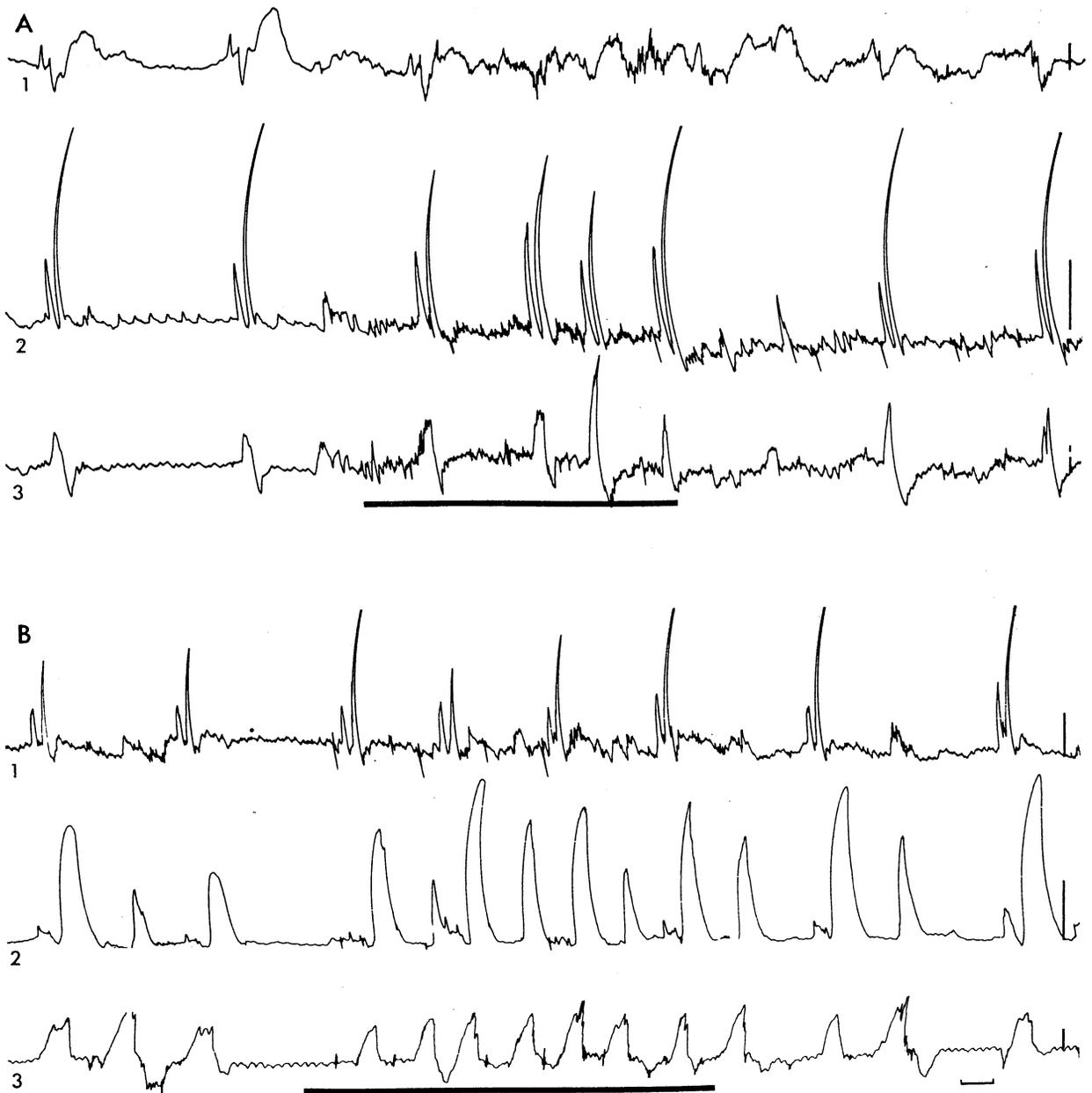


FIG. 18. — Effets de la stimulation tactile du réseau (vache M)

- A. La stimulation tactile du cardia renforce essentiellement la motricité réticulaire (2) ainsi que celle de l'atrium (3). La motricité du canal omasal n'est pas modifiée (1).
- B. La stimulation tactile de la face antérieure du réseau (1) renforce la motricité du canal omasal (2) et celle du pilier antérieur du rumen (3).

Étalonnage : 10 s et 10 mm Hg.

à ce niveau augmente la fréquence des contractions du canal omasal et celle des contractions du pilier antérieur du rumen (fig. 18 B). La même figure montre que ces effets sont immédiats et qu'ils cessent dès la fin de la stimulation. L'intensité des contractions atriales et de celles du réseau est, par ailleurs, accrue par la stimulation du cardia (fig. 18 A).

## 2. Expériences de distension.

La distension rapide (en 10 à 30 s) par 5 l d'eau à 37°C d'un ballonnet placé dans le réseau, accélère régulièrement la fréquence des contractions omasales lentes enregistrées à l'aide d'un transducteur chez M. Un effet analogue se retrouve sur

l'électromyogramme dans le cas de la distension par 1,5 l d'eau chez J (fig. 19 A). La distension modérée de l'omasum ralentit ou accélère à court terme la fréquence des contractions réticulaires selon qu'elle est rapide (10 s) ou lente (1 mn). Au-delà de 5 mn, l'effet inhibiteur de la distension rapide cesse ; par contre, l'effet excitomoteur de la distension lente persiste. Une distension plus intense de l'omasum, bien qu'établie lentement (2 l d'eau au lieu d'un l chez M) est, dans tous les cas,

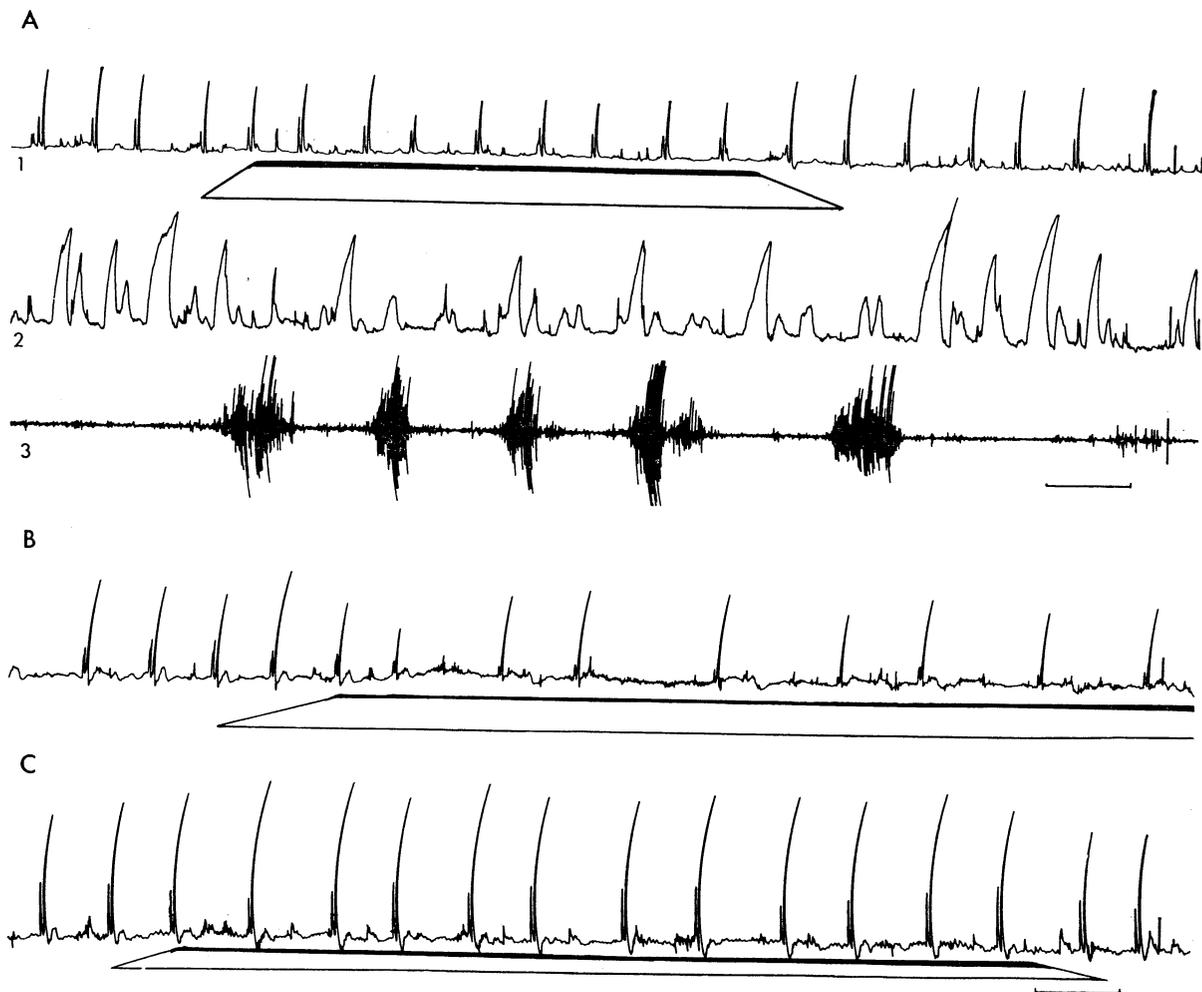


FIG. 19. — Effets de la distension du réseau, de la caillette et du feuillet

- La distension, en 1, du réseau (1,5 l chez le taurillon J), renforce sélectivement la motricité du corps du feuillet (3) sans affecter celle du sac dorsal du rumen (2).
- La distension abomasale lente (6 l chez M) inhibe la fréquence des contractions réticulaires. L'effet persiste tant que dure la distension.
- La distension omasale lente (1 l chez M) augmente l'amplitude des contractions réticulaires sans en modifier la fréquence.

Étalonnage : 1 mn, 100  $\mu$ V et 10 mm Hg.

inhibitrice vis-à-vis de la motricité réticulaire. La distension abomasale (4 à 6 l chez M), ainsi que le montrent la figure 19 B et le tableau 4, est toujours inhibitrice vis-à-vis de la motricité réticulaire. Cette inhibition se retrouve également dans le cas où 8 à 10 l d'eau sont injectés directement dans l'abomasum à partir d'une sonde placée dans le canal omasal ; elle persiste alors environ 30 mn. La figure 19 C offre enfin un exemple précis de l'augmentation de la seule amplitude des contractions réticulaires au cours d'une distension lente et soutenue de l'omasum.

## DISCUSSION

I. — *Intérêt des données électromyographiques*

L'impossibilité d'emploi des techniques radiologiques chez les bovins a amené la majorité des auteurs à mesurer les variations de la pression endocavitaire à l'aide de ballonnets. Malgré les imperfections liées à la transmission des pressions en milieu liquide, cette méthode est restée la plus usuelle, depuis les travaux princeps de WESTER en 1926, de SCHALK et AMADON en 1928, en particulier par rapport à l'enregistrement des potentiels électriques de la paroi du sac dorsal du rumen, qui date de la même époque (VAN DER HEYDE, 1927).

Il a été montré que les salves de potentiels reflètent exactement la motricité pariétale d'origine extrinsèque (RUCKEBUSCH, 1970) et, partant, que l'électromyographie représente un auxiliaire précieux de l'interprétation des mécanogrammes obtenus par la méthode des ballonnets. Le caractère complémentaire des deux méthodes est évident dans l'analyse de la courbe de pression du sac dorsal du rumen (voir fig. 5 C<sub>1</sub>) dont l'aspect polyphasique ne correspond en fait qu'à une seule salve de potentiels de la paroi.

Les avantages des électrodes à succion sont nombreux chez un animal de grande taille porteur d'une fistule chronique : absence d'intervention chirurgicale, rapidité d'exécution, large zone d'exploration. Ainsi, au niveau du sac dorsal du rumen, l'activité peut être recueillie à plus de 50 cm d'intervalle et montrer que la contraction primaire, contrairement à la contraction secondaire, envahit en moins d'une seconde la totalité de cette partie du rumen (voir fig. 4 A). Au niveau des piliers du rumen, l'absence de papilles facilite la fixation de telles électrodes, cependant délicate en raison de la violence des contractions. L'électromyogramme permet ainsi de situer le moment précis de la contraction (voir fig. 11 A) ; enfin, après vidange du rumen, l'électromyogramme reste le seul critère de la motricité, les pressions ne pouvant plus être transmises.

Lorsque l'électromyographie extemporanée n'est pas utilisable (milieu liquide, forte densité papillaire), les électrodes laissées à demeure sont indispensables. Elles permettent une exploration prolongée de la motricité du complexe gastrique dans des conditions extrêmement satisfaisantes. La distribution hétérogène des contractions secondaires en expérimentation non chronique (fig. 8 A) a vraisemblablement, en effet, pour seule origine, la présence des transducteurs dans la cavité rumino-réticulaire. L'irritation locale de la muqueuse du rumen n'est pas à exclure. Un autre argument indirect en faveur des électrodes chroniques est l'échec observé avec les électrodes montées sur ballonnet. La distension nécessaire à un bon contact muqueux au niveau des lames omasales est immédiatement suivie de l'apparition de potentiels d'origine réflexe. En définitive, la technique électromyographique est complémentaire de la mesure des pressions, y compris par radiotélémetrie (DRACY et ESSLER, 1964), d'autant plus que, dans le cas d'électrodes laissées à demeure, l'organisation fibro-séreuse au point d'implantation confère, en quelques jours, une grande stabilité à l'électromyogramme.

2. — Cycles rumino-réticulaires

L'intervalle de deux contractions réticulaires définit la durée d'un cycle moteur pendant lequel le rumen se contracte partiellement (D) ou en totalité (D + V) à une ou deux reprises. Il en résulte schématiquement quatre types de cycles : RD; RDV; RD, DV; RDV, DV, respectivement représentés en a, b, c et d sur le diagramme de la figure 6. Ces séquences correspondent à la majorité des profils moteurs de la paroi du creux du flanc gauche décrits (WILLIAMS, 1955), ou enregistrés (SEREN, 1962; ZIEBA, 1967). De telles séquences rendent compte également des variations de pression enregistrées au niveau d'une fistule du sac dorsal du rumen (BHATTACHARYYA et MULLICK, 1965, SELLERS et STEVENS, 1966).

Une certaine indépendance fonctionnelle du sac dorsal postérieur et surtout ventral postérieur du rumen ( $V_p$ ) vient en réalité compliquer singulièrement le schéma. DZIUK et McCAULEY, en 1965, décrivent chez la Vache l'existence de contractions indépendantes du sac dorsal postérieur ( $D_p$ ) au cours d'une contraction primaire ou secondaire du rumen. Ces contractions suivent les contractions primaires du sac dorsal ou précèdent les contractions secondaires. Trois des quatre cycles fondamentaux : RDV; RD, DV et RDV, DV deviennent alors, selon les auteurs : RD. $D_p$ V; RD. $D_p$ DV et RD. $D_p$ V,  $D_p$ DV. La figure 9 A confirme bien l'existence de contractions séparées du sac dorsal postérieur. Toutefois, ces contractions ne sont pas isodynames; elles ne se substituent jamais à celle du sac dorsal et elles ne précèdent pas toujours (voir 1<sup>er</sup> cycle de la fig. 9 A) la contraction secondaire du sac dorsal. En réalité, elles suivent régulièrement les contractions du sac dorsal du rumen aussi bien pour les cycles simples (voir 3<sup>e</sup> cycle de la fig. 9 A) que pour les cycles doubles (voir 1<sup>er</sup>, 2<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> cycle de la fig. 9 A). Lorsqu'une contraction puissante de  $D_p$  précède celle du sac dorsal, elle est en réalité associée à celle du sac ventral postérieur ( $V_p$ ). A ce titre, la contraction de  $D_p$  n'a pas été distinguée de celle de D dans le schéma de la figure 6. Par contre, la zone  $V_p$  non explorée par DZIUK et McCAULEY semble bien être celle dont l'indépendance fonctionnelle est la plus grande. La contraction de  $V_p$  apparaît, non seulement à la suite de celle du sac ventral pour s'ajouter à la séquence normale des contractions ( $V_p$  supplémentaire), mais elle survient également à la place de celle du sac ventral ( $V_p$  au lieu de V). Elle peut encore être absente, c'est-à-dire d'amplitude non différente de celle de V et chronologiquement associée à celle-ci. Ainsi, théoriquement du moins, dix possibilités de complications peuvent s'ajouter aux quatre cycles fondamentaux selon les combinaisons suivantes :

Cycles élémentaires simples (a et b) et complets (c et d)	$V_p$ versus V	$V_p$ supplémentaire
(a) $\overline{RD}$		
(b) $\overline{RDV}$ .....	RDV <sub>p</sub> .....	RDV.V <sub>p</sub>
(c) $\overline{RD, DV}$ .....	RD, DV <sub>p</sub> .....	RD, DV.V <sub>p</sub>
(d) $\overline{RDV, DV}$ .....	(e) $\overline{RDV_p, DV}$ .....	(f) $\overline{RDV.V_p, DV}$
	RDV <sub>p</sub> DV	RDV.DV.V <sub>p</sub>
	RDV <sub>p</sub> DV <sub>p</sub>	RDV.V <sub>p</sub> , DV.V <sub>p</sub>

Les enregistrements effectués n'ont permis que d'isoler deux types de cycle : le remplacement de V par  $V_p$  (représenté en *e* sur le diagramme de la fig. 6) et l'addition de  $V_p$  (représenté en *f* sur le diagramme de la fig. 6) qui surviennent entre la contraction primaire et secondaire du sac dorsal. La figure 9 montre, en  $A_3$ , que les cycles *e* et *f* correspondent bien à de puissantes contractions du sac dorsal postérieur. La même figure met en évidence, en  $B_3$ , après la contraction de  $V_p$ , une contraction soutenue du sac ventral antérieur.

Tous les cycles (*c*, *d*, *e* et *f*) peuvent être accompagnés, sur le tracé réticulaire, d'accidents d'éruclation. Toutefois, les éruclations effectives qui ont pu être entendues incidemment lors des enregistrements sont survenues au cours de cycles de type *e* et surtout *f*. Cette indépendance fonctionnelle du sac ventral postérieur chez les bovins est connue chez les ovins par les données radiographiques (MAGEE, 1932 ; BENZIE et PHILLIPSON, 1957) et manométriques (TOMOV et KÖLLING, 1966). Enfin, la puissante contraction du sac ventral qui accompagne le relâchement maximal du pilier antérieur (voir fig. 9  $B_1$  et fig. 11  $C_2$ ) semble devoir permettre l'échappement normal des gaz amenés à proximité du cardia et non éruclés (STEVENS et SELLERS, 1960), comme cela a été suggéré récemment chez les ovins par AKESTER et TITCHEN (1969).

### 3. — Régulation réflexe des phénomènes moteurs

La motricité rumino-réticulaire est directement commandée par l'activité rythmique d'un centre bulbaire. Le fonctionnement de ce centre est influencé par de nombreuses afférences gastriques à partir de récepteurs sensibles à la stimulation tactile et à la distension, sans parler des réponses observées à la suite de modifications du pH et de la température. Par analogie avec le travail effectué par l'un de nous chez le Mouton éveillé (ASH et KAY, 1959), les effets moteurs de la *stimulation tactile* des différentes zones rumino-réticulaires ont été analysés chez la Vache. L'examen du tableau 4 montre d'emblée que les résultats ne sont pas superposables à ceux décrits chez les ovins : la face antérieure du réseau est ici la zone réflexogène essentielle. Contrairement à la stimulation du cardia et de l'orifice réticulo-omasal, l'excitation mécanique de la face antérieure du réseau est suivie d'une réponse des piliers et du canal omasal (fig. 18  $B_2$  et  $B_3$ ). Il a été observé, également, que les efforts de régurgitation ne sont pas facilement déclenchés, comme chez les ovins, par la stimulation du cardia ou du repli rumino-réticulaire, mais seulement par celle de l'orifice réticulo-omasal.

L'analyse des effets moteurs de la *distension* est beaucoup plus complexe. Les variations en sens inverse de l'amplitude des contractions et de leur rythme sont, en effet, fréquentes à l'état spontané : diminution de l'amplitude et accélération des contractions au cours de la prise de nourriture (voir fig. 16 A), augmentation de l'amplitude et ralentissement des contractions au cours de la somnolence, etc. A cet égard, un effet inhibiteur sera celui pour lequel l'amplitude et/ou la fréquence seront diminuées. Il est différent des réactions dans lesquelles amplitude et fréquence varient en sens inverse. La complexité d'analyse relève également de la présence non soupçonnée de réactions douloureuses chez l'animal éveillé. A ce titre, les réactions de tachycardie nous ont semblé un élément d'appréciation utile, de même que l'obtention d'un même degré de distension à des vitesses différentes pour tous les réservoirs, hormis le réseau nullement influencé. Enfin, la seule présence d'un

ballonnet peut agir comme stimulus tactile et modifier ainsi les réponses attribuées à la mise en jeu de tensio-récepteurs, d'où la mise en place des ballonnets environ 30 mn avant chaque essai. L'examen du tableau 4 met en évidence l'existence de réponses de type proprioceptif pour le réseau et l'omasum, ainsi que des interactions entre le réseau, le rumen, l'omasum et l'abomasum.

— La distension modérée du *réseau* stimule la fréquence des contractions omasales lentes et, inversement, la distension omasale est excito-motrice pour le réseau (fig. 19 A<sub>3</sub> et fig. 19 C) ;

— La distension *abomasale* est toujours inhibitrice pour le réseau et le rumen (fig. 19 B), y compris dans le cas de l'injection directe de liquide et en dépit d'un effet excito-moteur vis-à-vis du feuillet. Cette inhibition paraît bien être chez les bovins, contrairement à ce qui a été observé chez les ovins par BOST et VERINE (1965), une réaction fondamentale. Elle a pu être, en effet, graduellement accrue par l'alternance de tétées et d'injections directes de lait chez J ;

— La distension *omasale*, rapide et modérée ou lente et forte, est également inhibitrice vis-à-vis des contractions rumino-réticulaires ; dans le cas d'une distension modérée, une adaptation apparaît au-delà de 4 mn.

Les diverses modalités des réponses observées laissent donc supposer l'existence d'interactions multiples. A la classique inhibition rumino-réticulaire à partir des compartiments gastriques postérieurs, s'ajoute la position privilégiée de l'omasum. L'accélération de ses contractions lentes peut être induite en amont à partir du réseau et en aval à partir de l'abomasum. Quant aux variations spontanées de la motricité gastrique, elles confirment l'importance des phénomènes centraux par exemple lors d'un stimulus conditionnel pour la prise de nourriture, ou à la vue de l'eau après une diète hydrique, auxquels il faut ajouter l'arrêt de la motricité au cours des phases de sommeil paradoxal (RUCKEBUSCH et BELL, 1970).

#### 4. — *Dualité fonctionnelle de la motricité omasale*

Le développement du feuillet est énorme chez la Vache, y compris sur le plan de l'anatomie comparée des ruminants sauvages (HOFMANN, 1968). Son rôle fonctionnel risque, de ce fait, d'être mieux individualisé que chez les petits ruminants, qui sélectionnent soigneusement les végétaux ingérés. Il est effectivement aisé d'enregistrer, chez la Vache, les contractions de l'orifice réticulo-omasal (fig. 12) et du canal omasal (fig. 13 B<sub>2</sub>), très comparables à celles décrites par WESTER (1930). Ces contractions « rapides » sont associées, pour chaque cycle rumino-réticulaire, aux contractions primaires et secondaires du rumen, comme l'ont montré STEVENS *et al.* (1960).

Il est facile, encore, d'enregistrer des contractions « lentes » du corps du feuillet totalement indépendantes de celles du réseau ou de la zone antro-pylorique (fig. 13 A<sub>2</sub> et 15 B<sub>2</sub>). Les électromyogrammes obtenus au niveau de la grande courbure (partie moyenne) et à proximité de la jonction omaso-abomasale, montrent un décalage de 4 à 5 s entre les réponses des deux zones explorées.

Enfin, la combinaison : contractions « rapides » et « lentes » du feuillet, peut également être démontrée (voir fig. 13 A<sub>2</sub>) au niveau du bord libre des lames, position obtenue en plaçant la base d'un transducteur PA 23 Db perpendiculairement au canal omasal. Dans ces conditions, le mécanogramme confirme parfaitement

l'existence d'une dépression omasale qui coïncide avec la contraction réticulaire. Toutefois le contrôle et la signification de cette dualité fonctionnelle de la motricité omasale ne peuvent pas être élucidés à la suite des expériences réalisées. Une donnée intéressante est que l'excitation mécanique du réseau et sa distension augmentent respectivement la fréquence des contractions « rapides » (fig. 18 B<sub>2</sub>) et celle des contractions « lentes » (fig. 19 A<sub>3</sub>). Quant au couplage fonctionnel existant entre les deux modalités contractiles, on peut penser, à titre d'hypothèse, que la dépolari-sation périodique des fibres longitudinales, abondante au niveau du canal omasal, n'atteint que de façon plus épisodique le seuil d'excitabilité au niveau du corps du feuillet et à la base des lames omasales.

Un autre problème majeur concerne la motricité des lames omasales. Le mouvement actif des lames est nié ou passé sous silence par la majorité des auteurs sous le prétexte de leur nature purement muqueuse. Les tentatives faites à l'aide des électrodes montées sur ballonnet vont à l'encontre de cette opinion. L'existence de réponses électromyographiques à une distension interlamellaire est en faveur de l'existence d'une motricité propre des lames qui possèdent d'ailleurs des fibres musculaires bien individualisées. Il n'est pas possible de préciser, toutefois, si cette motricité est analogue chez les bovins à celle observée chez le Mouton *in vitro* par dynamométrie isométrique et *in vivo* par électromyographie (RUCKEBUSCH et BUENO, 1970, résultats non publiés). Par contre, l'hypothèse de l'enregistrement, à distance sur les lames, d'un électromyogramme pariétal semble pouvoir être exclue, la fréquence de réponses des lames étant 3 à 5 fois supérieure à celle de la paroi.

##### 5. — Débit réticulo-omasal

Le débit dépend *a priori* de deux facteurs : gradient de pression entre le réseau et l'omasum, diamètre du sphincter réticulo-omasal.

— Le gradient de pression explique l'augmentation du débit à la fin de la contraction réticulaire (fig. 14 A<sub>2</sub>), après la contraction du canal omasal et après addition de 20 l d'eau dans le rumen. Il est en accord avec un reflux de liquide enregistré au moment même de la contraction du canal omasal (fig. 14 B<sub>3</sub>). Par contre, l'absence de relation avec les contractions omasales lentes dont la valeur atteint 30 à 40 mm Hg est patente.

— La plus ou moins grande ouverture du sphincter réticulo-omasal reste vraisemblablement en cause dans les périodes silencieuses, ainsi que dans l'augmentation du débit observée avant et pendant la prise de nourriture (fig. 16 A<sub>2</sub>). Cette intervention est vraisemblable dans nos observations, puisque la sonde, placée en arrière de l'orifice, ne gêne pas la fermeture du sphincter. Elle n'est pas pour autant démontrée. En prolongeant le pôle oral de la sonde par un tuyau de même diamètre, on élimine les variations du calibre de l'orifice réticulo-omasal sans faire disparaître les périodes silencieuses ou l'augmentation de débit liée à la prise de nourriture.

La validité de la technique, discutable sur le plan quantitatif en raison de l'hétérogénéité des ingesta, ne l'est pas sur le plan qualitatif, car le déplacement, même léger, de la sonde s'accompagne automatiquement de l'arrêt de tout enregistrement et les 2 à 3 ml de liquide qui, à chaque contraction réticulaire, traversent l'orifice réticulo-omasal même fermé, ne sont plus détectés. Une modification lente de la pression en aval explique-t-elle alors ces variations de débit ? Une interprétation

plausible serait l'aspiration des ingesta dans la totalité de l'omasum en fonction du degré de contraction de l'organe (fig. 13 A<sub>2</sub>), ceci par analogie avec le phénomène invoqué pour chaque contraction du canal omasal par STEVENS *et al.* (1960).

Au total, le transit des aliments du réseau à l'abomasum à travers l'omasum ne semble pas pouvoir être mis en équation en raison de l'imprécision du facteur pression omasale ; celui-ci dépend, non seulement des pressions développées par le feuillet, mais aussi de la résistance au transit en aval (jonction omaso-abomasale).

*Reçu pour publication en septembre 1970.*

## REMERCIEMENTS

Nous remercions M. BUENO, Ingénieur I. N. S. A., MM. BARBEY et GUILLEMOT, Docteurs Vétérinaires, de nous avoir efficacement aidés dans la préparation chirurgicale des animaux et dans l'étude des variations provoquées de la motricité.

## SUMMARY

### A CRITICAL ANALYSIS OF THE MOTOR FUNCTIONS OF THE STOMACH IN CATTLE

The activity of the ruminoreticulum, omasum and abomasum was studied in two adult cows and a young bull fitted with rumen fistulas. Electromyographs were obtained by use of electrodes which were either chronically implanted into the serosa surface, or applied temporarily to the epithelial surface by means of suction. Pressure tracings were obtained by use of water-filled balloons connected to pressure transducers. A flow meter based on the Doppler effect was inserted into the omasal canal to indicate flow into the omasum.

Certain differences were observed between the pressure trace recorded by balloons surrounded by a perforated metal guard and by unprotected balloons. The transmission of pressure from one contracting sac of the rumen to an inactive sac was demonstrated by comparison of the pressure and EMG records, or by comparison of two pressure records. The state of fill and the nature of the rumen contents affected this transmission of pressure. There was evidence that the ruminoreticular cycles are longer and less regular during experiments using balloon recorders than when only EMG traces are taken. Records of the electro-cardiograph showed that it could reflect contractions of the dorsal sac of the rumen, as well as that of the reticulum.

Six types of ruminoreticular cycle are described. Using the notation R (reticulum), D (dorsal sac), V (main ventral sac) and  $V_p$  (posterior ventral sac), the sequence of contractions in these cycles are : RD ; RDV ; RD, DV ; RDV, DV ; RD. $V_p$ , DV ; RDV. $V_p$ , DV. Contraction of the posterior caudal sac ( $D_p$ ) can occur independantly of that of the dorsal sac, but always preceded an eructative effort and is associated with  $V_p$ . Movements of the œsophageal groove and of the atrium followed each reticular contraction. Activity of the ruminal pillars, recorded by balloon or suction electrode, did not always parallel contraction of the dorsal sac. The pressure within a balloon placed in the omasal canal showed two peaks, the first accompanying the first phase of the reticulum contraction and the second following the second phase. Flow into the omasum often occurred during the reticulum contraction but pronounced flow sometimes occurred as the omasal canal relaxed after its second contraction. The body of the omasum gave rise to a rhythmic pattern of pressure change and EMG discharge which was much slower than the reticulo-ruminal cycle. The EMG from the abomasum (fundus, antrum and pylorus) counted of a rhythmic discharge that was much more frequent than the cycles of the forestomach.

The changes in these patterns of activity that accompany eating, drinking and rumination are described. Tactile stimulation of the epithelial surface of the reticulum and its orifices accelerated the rumino-reticular and the omasal cycles. Sudden distension of a balloon within the omasum, or introduction of fluid into the abomasum, could markedly slow these cycles.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AKESTER A. A., TITCHEN D. A., 1969. Radiographic studies of the reticulo-rumen in the sheep. *J. Anat.*, **104**, 137-151.
- ASH R. W., KAY R. N. B., 1959. Stimulation and inhibition of reticulum contractions, rumination and parotid secretion from the forestomach of conscious sheep. *J. Physiol.*, (G. B.), **149**, 43-57.
- BALCH C. C., KELLY A., HEIM G., 1950. Factors affecting the utilization of food by dairy cows. 4. The action of the reticulo-omasal orifice. *Brit. J. Nutr.*, **4**, 395-398.
- BENZIE D., PHILLIPSON A. T., 1957. *The alimentary tract of the ruminant*. Oliver and Boyd Edit. Edinburg.
- BHATTACHARYYA N. K., MULLICK D. N., 1965. Pattern of rumen movements in ox and buffalo under similar dietary conditions. *Indian J. Exp. Biol.*, **3**, 255-258.
- BECKER R. B., MARSHALL S. P., ARNOLD P. T., 1963. Anatomy, development and functions of the bovine omasum. *J. Dairy Sci.*, **46**, 835-839.
- BOST J., VERINE H., 1965. Sur la régulation de la motricité réticulaire chez le Mouton (réflexes d'origine omasale et abomasale). *C. R. Soc. Biol.*, **159**, 2415-2419.
- BRUNAUD M., DUSSARDIER M., 1953. Études sur la motricité des estomacs des ruminants. *Rec. Méd. Vét.*, **129**, 137-154; *ibid.*, 273-284.
- COLIN G., 1871. *Traité de physiologie comparée des animaux*. Tome I, 2<sup>e</sup> édit., Baillière Édit., Paris, p. 758.
- COLVIN H. W., CUPPS P. T., COLE H. H., 1958. Dietary influences on eructation and related phenomena in cattle. *J. Dairy Sci.*, **41**, 1565-1579.
- DRACY A. E., ESSLER W. O., 1964. Some ruminal reticular pressures recorded by radio telemetry. *J. Dairy Sci.*, **47**, 1428.
- DOUGHERTY R. W., HABEL R. E., BOND H. E., 1958. Oesophageal innervation and the eructation reflex in sheep. *Am. J. Vet. Res.*, **19**, 115-118.
- DZIUK H. E., MC CAULEY E. H., 1965. Comparaison de ruminoreticular motility patterns in cattle, sheep and goats. *Am. J. Physiol.*, **209**, 324-328.
- HOFMANN R. R., 1968. Comparisons of the rumen and omasum structure in East african game ruminants in relation to their feeding habits. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **21**, 179-194.
- ITABISASHI T., 1964. Electrophysiological studies on the movement of the ruminant stomach. III. Relations between periodic potential fluctuations and intragastric pressure in goats. *Nat. Inst. Anim. Hlth Quart.*, **4**, 115-124.
- MAGEE H. E., 1932. Observation on digestion in the ruminant. *J. Exptl. Biol.*, **9**, 409-426.
- PHILLIPSON A. T., 1939. The movements of the pouches of the stomach of sheep. *Quart. J. Exptl. Physiol.*, **29**, 395-415.
- POURCELOT L., 1967. *Étude et réalisation d'un débitmètre à effet Doppler*. Thèse Doct. Ing. Lyon n° 262.
- REID C. S. W., CORNWALL J. B., 1959. The mechanical activity of the reticulorumen of cattle. *Proc. New Zealand Soc. Animal Prod.*, **19**, 23-35.
- RUCKEBUSCH Y., 1970. The electrical activity of the digestive tract of the sheep as an indication of the mechanical events in various regions. *J. Physiol.* (G. B.), **210**, 857-882.
- RUCKEBUSCH Y., BELL F. R., 1970. Étude polygraphique et comportementale des états de veille et de sommeil chez la Vache (*Bos taurus*). *Ann. Rech. vét.*, **1**, 41-62.
- SELLERS A. F., STEVENS C. E., 1966. Motor functions of the ruminant forestomach. *Physiol. Reviews*, **46** (4), 634-661.
- SEREN E., 1962. *Diagnostic et traitement des affections des estomacs des bovins*. Tome I, 57-129. Vigot édit., Paris.
- SEREN E., MOLINARI P., ZAHUT H., AGOSTI M., 1964. Relevés acoustiques et motilité du secteur Rumen-Réseau du bœuf. Note 1. *Rev. Méd. vét.*, **64** (7), 491-498.
- SCHALK A. F., AMADON R. S., 1928. Physiology of the ruminant stomach. *North Dakota Agr. Expt. Sta., Fargo Bull.*, **216**.
- STEVENS C. E., SELLERS A. F., SPURRELL A. F., 1960. Function of the bovine omasum in ingesta transport. *Am. J. Physiol.*, **198**, 449-455.
- STEVENS C. E., SELLERS A. F., 1960. Pressure events in bovine oesophagus and reticulo-rumen associated with eructation, deglutition and regurgitation. *Am. J. Physiol.*, **199**, 598-602.
- TITCHEN D. A., 1968. Nervous control of motility of the forestomach of ruminants. Chap. 129, p. 2705-2724 in *Handbook of Physiology*. Section 6: Alimentary Canal., vol. 5. Amer. Physiol. Soc. Washington.
- TOMOV T., KÖLLING K., 1966. Über die Bewegungen des Pansens und den Ructus bei den kleinen Wiederkäuern. *Mh. Vet. Med.*, **21** (13), 514-521.

- TOUSSAINT J. A., 1874. Application de la méthode graphique à la détermination du mécanisme de la réjection dans la rumination. *C. R. Acad. Sci.*, **79**, 535-539.
- VAN DER HEYDE H. C., 1927. Electroruminogrammen van het rund. *Tijdschrift voor Diergeneeskdt.*, **54**, 49-62; *ibid.*, 265-272.
- WESTER J., 1926. *Die Physiologie und Pathologie der Vormägen beim Rinde*. Schoetz, Berlin.
- WILLIAMS E., 1955. A study of reticuloruminal motility in adult cattle in relation to bloat and traumatic gastritis. *Vet. Med.*, **67**, 907-911.
- ZIEBA D., 1967. Attempt at the establishment of types of rumen contractions in cattle. *Weterynaria Wroclaw*, **21**, 187-191.
-