

Le rôle du pylore dans le contrôle de l'ingestion alimentaire chez les ruminants

L'état de réplétion du rumen joue un rôle fondamental dans la régulation des quantités d'aliments ingérés. Ainsi, l'amélioration de la qualité des fourrages et l'optimisation de leur fermentation, en augmentant le taux de renouvellement du contenu ruminal, accroissent-elles l'ingestion. En aval, la zone gastroduodénale, et en particulier le sphincter pylorique, représentent une deuxième zone de régulation de l'ingestion. L'ablation du pylore ou sa neutralisation facilitent en effet le transit à ce niveau. L'augmentation du débit qui en résulte accroît la capacité d'ingestion.

Chez les ruminants, l'existence d'un contrôle de l'ingestion à partir de segments digestifs situés en aval du réticulo-rumen est rarement évoquée. Les aliments sont en effet d'abord dégradés dans le rumen avant d'atteindre la caillette puis l'intestin grêle et l'attention s'est donc surtout portée sur le rôle de l'état de réplétion de ce premier réservoir comme facteur limitant l'ingestion (Dulphy et Faverdin 1987, Gallouin et Focant 1980). La réduction de la prise alimentaire due à la compression du rumen par l'utérus en fin de gestation gémellaire (Forbes 1986) ou l'encombrement persistant par des aliments non dégradables (Ulyatt *et al* 1986) sont en accord avec cette hypothèse.

L'influence des segments digestifs postérieurs au réticulo-rumen sur le comportement alimentaire a néanmoins été suggérée à plu-

sieurs reprises. Chez le mouton, l'évacuation du contenu du feuillet coïncide avec le déclenchement d'une période de rumination (Laplace 1970). La distension de la caillette (Grofum 1979) et l'état de réplétion de la masse intestinale ont été également identifiés comme des facteurs limitant la quantité d'aliments ingérés (Grofum et Phillips 1978). L'une des bases physiologiques de la satiété chez le rat serait, au-delà de la réplétion du réservoir gastrique, une forte absorption duodénale (McHugh et Moran 1986). Dans cette conception, la fin du repas peut être provoquée par des phénomènes métaboliques liés à la quantité de chyme ayant traversé la zone séparant l'estomac de l'intestin grêle, c'est-à-dire la jonction gastroduodénale ou pylore.

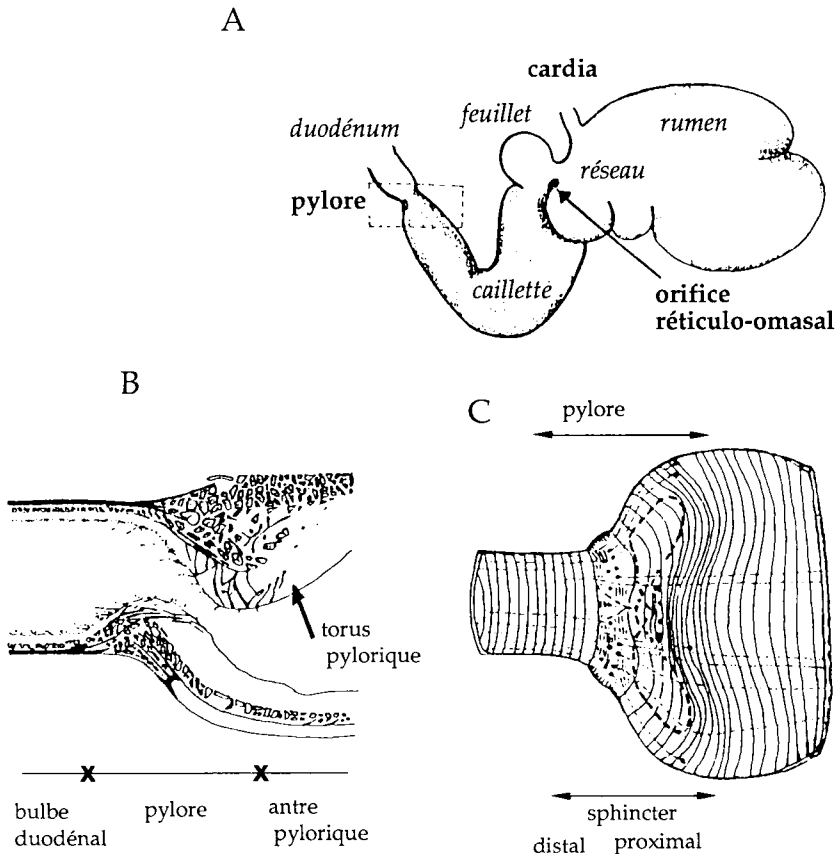
Une telle hypothèse est-elle plausible dans le contrôle de la quantité d'aliment ingérée chez le ruminant ? La sténose du pylore, c'est-à-dire la réduction permanente de son diamètre, provoque une diminution de la quantité d'aliments ingérée, voire son arrêt ou anorexie chez l'homme (Carnot et Glenard 1931). Chez les ruminants, la sténose du pylore n'est jamais aussi complète car le sphincter pylorique est moins musculéux que chez les monogastriques. La raison en est une partie proximale du sphincter peu développée, à la limite de la visibilité à l'oeil nu (figure 1). Cependant, de la même façon que la sténose de l'orifice réticulo-omasal qui sépare le réseau du feuillet altère l'évacuation du contenu ruminal (Kuiper et Breukink 1986), la sténose partielle du pylore réduit l'évacuation du chyme à partir de la cail-

Résumé

Le pylore, qui signifie étymologiquement le portier, est un orifice à géométrie variable dont on connaît mal l'influence sur le passage vers l'aval du contenu de l'estomac sécrétoire (caillette) des ruminants. Le chyme est évacué sous la forme de jets successifs dont le volume dépend du diamètre de l'orifice. Le gradient de pression développé par les contractions antro-duodénales, leur degré de coordination, la viscosité de la phase liquide conditionnent la vitesse de l'évacuation du chyme. L'importance du pylore vis-à-vis de l'ingestion alimentaire est démontrée chez le mouton, qui accroît son niveau d'ingestion après ablation (pylorectomie) ou neutralisation des fibres musculaires du sphincter (pyloroplastie). Les autres moyens de vaincre la résistance que présente le pylore au transit digestif sont les gastrokinétiques d'une part et l'ingestion d'aliments entraînant une diminution de la viscosité du chyme d'autre part.

Figure 1. Schéma du complexe gastrique.

A. Localisation des sphincters qui ralentissent le passage des aliments à l'entrée et à la sortie du réticulo-rumen (cardia, orifice réticulo-omasal). Le pylore sépare la caillette du duodénum, c'est-à-dire l'estomac de l'intestin grêle.
 B. La section longitudinale du sphincter pylorique montre l'existence d'une proéminence fibreuse, ou torus pylorique, qui participe à la fermeture du pylore.
 C. Deux épaississements des fibres musculaires lisses circulaires constituent les sphincters pyloriques distal et proximal situés de part et d'autre du torus pylorique (adapté d'après Lauwers et al 1979).



lette, avec, comme manifestation clinique essentielle de cette affection, la diminution de la quantité d'aliments ingérés (Neal et Edwards 1968).

L'objet de cet article est donc de préciser le rôle du sphincter pylorique dans le passage du chyme de la caillette vers le duodénum, et d'examiner comment les variations du débit en zone pylorique et celles de la quantité d'aliment ingéré sont corrélées par la façon dont le pylore contrôle les flux digestifs.

1 / Evacuation du chyme gastrique

1.1 / Caractéristiques du transit

A l'importance du débit pylorique chez les ruminants, qui atteint 320 à 50 ml/h chez un mouton de 50 kg (Phillipson 1952, Harrison et Hill 1962), s'ajoute la relative constance des paramètres physicochimiques du chyme : pH 2,8-3,4, acidité totale 44-52 mEq/l (Ash 1961), concentration en acides gras volatils (9-14 mEq/l) et matière sèche (39 à 55 g/l) (Masson et Phil-

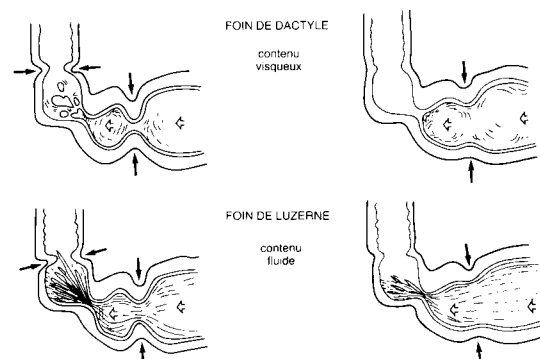
lipson 1952). Chez le porc, la teneur de l'effluent gastrique en matière sèche passe de 2-3 % avant le repas à 20-30 % une demi-heure plus tard ; chez le ruminant, la teneur en matière sèche reste constante et faible, comprise entre 4 et 6 %, quelle que soit l'activité alimentaire.

L'absence de variations importantes dans l'osmolarité ou dans la concentration des divers constituants du chyme chez les ruminants laisse supposer que les mécanismes réglant l'évacuation du chyme gastrique diffèrent de ceux mis en jeu chez les monogastriques. Chez ces derniers, en effet, l'hyperosmolarité ainsi que l'augmentation de la concentration en protéines ou en lipides du chyme gastrique sont des stimuli physiologiques aptes à réduire le débit transpylorique. C'est la mise en jeu d'un tel phénomène de régulation qui permet de maintenir constant le débit duodénal ; on parle ainsi "d'évacuation isocalorique" et, en effet, le débit assuré après le repas au niveau du duodénum de l'homme est de 200 kcal/h ; ce débit étant indépendant de la teneur énergétique du repas.

La composition du chyme gastrique étant stable chez les ruminants, la caractéristique la plus variable devient la viscosité. En effet, le contenu de l'estomac s'échappe d'autant plus vite qu'il est moins visqueux, comme le montre l'augmentation du débit de 312 ± 58 ml à 520 ± 58 ml chez le mouton, lorsque du foin de dactyle est remplacé par un foin de luzerne. Comme la motricité antro-duodénale et le rapport phase solide-phase liquide du chyme demeurent inchangés dans cette situation, c'est la moindre viscosité du contenu de la caillette (45 centipoises pour le foin de dactyle, 25 centipoises pour le foin de luzerne) qui explique l'accroissement du débit transpylorique (figure 2).

Figure 2. Efficacité propulsive d'une série similaire de contractions antro-duodénales vis-à-vis d'un chyme visqueux (foin de dactyle) ou fluide (foin de luzerne).

A gauche, la propagation d'une contraction antrale puissante (> 3 g) jusqu'au duodénum est toujours associée au passage de chyme.
 A droite, une contraction antrale faible et non propagée est incapable de vaincre la résistance pylorique dans le cas où le contenu est visqueux (45 cp), c'est-à-dire lorsque l'animal reçoit du foin de dactyle. Lorsque le contenu est fluide (25 cp), une situation qui est observée chez l'animal recevant du foin de luzerne, même une contraction faible est propulsive.



La résistance pylorique à l'écoulement diminue de telle façon que toutes les contractions antrales propagées vers le duodénum ou non s'accompagnent d'un passage de chyme. Au demeurant, lorsque la viscosité du contenu gastrique est très faible (inférieure à 10 centipoises), comme c'est le cas chez le mouton alimenté exclusivement par la perfusion intraruminale d'acides gras volatils (8 l/j) et la perfusion dans la caillette de protéines sous la forme de caséine (50 g/j), le débit transpylorique correspond exactement à l'évacuation du volume de liquide perfusé dans la caillette. Il est de 213 ml/h pour un débit de perfusion de 166 ml/h et de 320 ml/h pour un débit de perfusion de 332 ml/h.

1.2 / Evacuation transpylorique du chyme

a / Méthode de mesure

Le débit d'évacuation du contenu de l'estomac peut être apprécié de façon directe en recueillant l'effluent gastrique au niveau d'une fistule duodénale. L'écoulement est quasi continu dans le cas d'un chyme très fluide, ce qui confirme la régularité de fonctionnement de ce qu'on appelle la "pompe transpylorique". Cependant, une telle méthode, même améliorée par la réintroduction du chyme en région distale, n'est pas très satisfaisante. En effet, la mise en communication de la lumière intestinale avec l'air ambiant supprime le gradient de pression qui existe entre l'antra d'une part et le duodénum d'autre part.

L'estimation indirecte du débit d'évacuation de l'estomac est réalisée par la mesure du temps de rétention des ingesta, lui-même évalué à partir du délai nécessaire à la disparition d'un traceur incorporé en quantité connue dans l'aliment. Chez l'homme, le temps de rétention moyen de la phase liquide, c'est-à-dire le temps nécessaire pour que la moitié du chyme contenu dans l'estomac soit évacuée, est d'environ 40 minutes. Cette valeur est voisine de celle trouvée (30 min) chez le mouton (Gregory *et al* 1985), sans doute parce que la phase liquide représente plus de 90 % du contenu de la caillette chez le ruminant.

Une mesure idéale de l'évacuation gastrique est celle du débit instantané, avec cumul des valeurs pendant plusieurs jours. Ces deux paramètres sont complémentaires en ce sens que la mesure du débit cumulé fournit des résultats comparables à ceux issus des expériences réalisées à l'aide de traceurs ; la mesure instantanée indiquant les valeurs individuelles à chaque passage de chyme. La débitmétrie électromagnétique, telle qu'elle est proposée pour le sang à l'intérieur des artères et en prenant certaines précautions (Malbert *et al* 1987), permet d'identifier les relations entre motricité gastroduodénale et propulsion. En particulier, elle permet de montrer que la suppression périodique durant 10 à 15 minutes toutes les 90 minutes environ du passage transpylorique du chyme a pour origine la réduction de l'activité propulsive de l'antra pylorique.

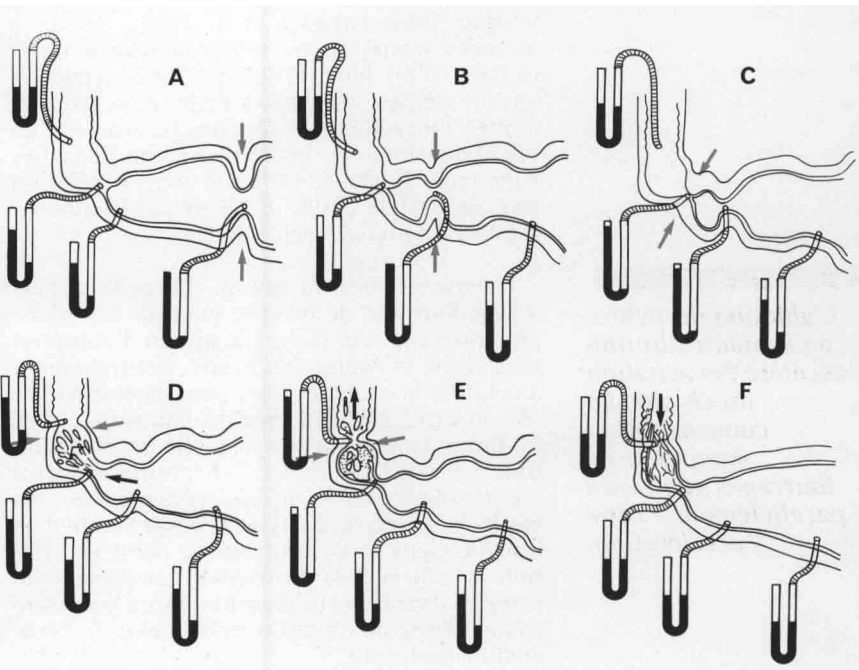
b / Processus réglant l'écoulement du chyme

Chez un mouton adulte équipé d'une canule duodénale mais orientée vers le pylore, il est aisé de franchir le pylore jusque dans l'antra pylorique avec une sonde de près de 10 mm de diamètre, ce qui suppose la large ouverture de l'orifice pylorique. Or, isolé, le pylore est capable de s'opposer à une pression exercée par une colonne de 100 cm de hauteur remplie d'eau. La réponse à cette observation apparemment paradoxale est apportée par la mesure simultanée de la motricité du sphincter et du passage transpylorique des digesta. La pression intrasphinctérienne de base, appréciée au moyen d'un ballonnet placé dans la lumière, est d'une stabilité remarquable, exception faite des brèves augmentations de pression correspondant à une contraction phasique de l'anneau sphinctérien. En revanche, si le système de mesure est conçu de manière à pouvoir ni se dilater ni se comprimer au cours d'une variation de pression (dV/dP minimal), il est alors possible d'identifier des variations lentes de pression. Celles-ci sont assimilables à des changements de tonus.

La majorité des fermetures du pylore s'observent à la suite d'une contraction antrale, de telle sorte que la modalité contractile la plus courante du pylore est englobée dans une succession de contractions antrale, pylorique et duodénale. L'analyse du tracé débitométrique à grande vitesse montre (figure 3) que le passage du chyme s'observe immédiatement après la contraction pylorique qui termine la propagation aborale de la contraction de la paroi de la caillette.

Figure 3. Représentation schématique des variations de la pression développée dans la lumière antroduodénale au cours des contractions de la paroi capables d'expulser des jets de chyme de la caillette vers le duodénum.

La propagation d'une contraction de la partie proximale de la caillette (A) vers l'antra (B) provoque une augmentation importante de la pression liquidienne au voisinage du pylore (C). Le relâchement rapide du sphincter pylorique permet le passage dans le duodénum d'un volume restreint de chyme (D), lequel est propulsé vers l'aval par une contraction duodénale (E). La relaxation des diverses parties de la zone antroduodénale autorise un reflux partiel de chyme duodénal vers la caillette (F). La durée totale de la séquence (A-F) est d'environ 10 secondes (d'après Malbert et Ruckebusch 1988, Malbert et Baumont 1989).



Chez les ruminants, le chyme gastrique a une composition constante. En revanche sa viscosité varie selon la nature des aliments consommés et conditionne la vitesse de passage au travers du pylore.

A cette régulation rapide du débit duodénal par le pylore, s'ajoute celle liée aux variations de tonus. L'importance du tonus pylorique vis-à-vis de l'activité propulsive des systoles antrales est démontrée par l'utilisation d'une substance qui augmente de façon identique le tonus de la caillette et du pylore, tel le 5-hydroxytryptophane (5-HTP). Ce précurseur de la sérotonine, malgré une très forte potentialisation des contractions antrales et duodénales, réduit le flux transpylorique ; il en est de même pour l'augmentation de l'activité propulsive antrale obtenue par des substances cholinomimétiques comme la pilocarpine, souvent utilisées pour s'opposer à des stases gastriques. Chez le sujet intact, l'augmentation en fréquence et en amplitude de l'activité antrale est inopérante en raison d'une potentialisation du frein pylorique et l'efficacité propulsive n'est évidente qu'après exérèse du pylore. Pour toutes les substances susceptibles de favoriser effectivement l'évacuation du contenu de l'estomac, actuellement rassemblées sous le vocable de gastrokinétiques, on comprend que leur efficacité soit fonction de leur absence d'effet sur l'activité motrice de la région pylorique.

2 / Relations transit digestif niveau d'ingestion

2.1 / Viscosité du chyme et niveau d'ingestion

La capacité d'ingestion de fourrages grossiers d'un ruminant est en grande partie limitée par le taux de renouvellement du contenu du rumen. Son état de réplétion joue donc un rôle fondamental dans la régulation de la quantité d'aliment ingérée. Cependant, une autre approche privilégie le taux de renouvellement du contenu de la caillette en se basant sur la relation linéaire qui existe entre le débit duodénal et les niveaux d'ingestion chez le mouton (Hogan 1964, Gregory *et al* 1985). Ainsi, le moindre temps de rétention au niveau de la caillette d'un foin de luzerne pour lequel le chyme est peu visqueux a l'effet attendu d'accroître l'ingestion : le foin de luzerne est en effet consommé en quantité environ deux fois supérieure (2030 ± 25 g par jour) à celle du foin de dactyle (1250 ± 75 g) par le mouton (Malbert et Ruckebusch 1989).

L'augmentation du niveau d'ingestion dans le cas d'un foin de luzerne pourrait être d'origine ruminale. Or, malgré le niveau d'ingestion plus élevé, le volume du rumen, contrairement à celui de la caillette, n'est pas augmenté (Aitchison *et al* 1986, Malbert et Baumont 1989). En outre, la rapidité avec laquelle le débit duodénal augmente lorsqu'un même mouton consomme à volonté du foin de luzerne en lieu et place de foin de dactyle est surprenante. Des modifications aussi brutales du débit en relation avec la nature du fourrage montrent que l'augmentation de la digestibilité ne peut être seule à l'origine de cet accroissement de l'évacuation gastrique.

La contre-épreuve, à savoir l'augmentation artificielle par adjonction d'un composé visqueux (gomme guar) du temps de rétention du contenu de la caillette chez un mouton consommant du foin de luzerne, réduit dans tous les cas sa capacité d'ingestion. Lorsque la concentration en volume de gomme guar atteint 12 % dans la caillette, le niveau d'ingestion d'un foin de luzerne n'est plus différent de celui d'un foin de dactyle.

2.2 / Frein pylorique et niveau d'ingestion

La voie d'approche la plus directe pour étayer l'hypothèse d'un contrôle de l'ingestion par le sphincter pylorique est soit de le supprimer, soit de le neutraliser. La pylorotomie est envisagée chez l'homme pour rétablir le transit compromis par la présence de tumeurs sur la partie distale de l'estomac. Comme la résection comprend également la partie antrale de l'estomac, c'est-à-dire la zone de contrôle de l'évacuation des solides, il est impossible de conclure de façon précise (Elashoff *et al* 1982). De même, l'ablation expérimentale du seul anneau pylorique chez le mouton n'est pas totalement satisfaisante (Malbert et Ruckebusch 1987c), car les effets observés peuvent avoir pour origine l'altération ou la suppression concomitante de nombreuses connexions nerveuses et vasculaires. En revanche, la section de la couche de fibres circulaires lisses formant le sphincter pylorique, ou pyloroplastie (Hölle et Hölle 1980), est une méthode de choix pour vérifier l'existence d'une levée d'inhibition vis-à-vis du débit ou de la motricité intestinale (Malbert *et al* 1987) et l'apparition éventuelle d'une augmentation de la quantité d'aliments consommés.

Après ablation du pylore ou sa neutralisation par pyloroplastie chez un mouton recevant un fourrage appétible et de digestibilité élevée, la capacité d'ingestion est telle que la consommation d'un foin de luzerne de deuxième coupe est majorée de près de 50 % au-delà du huitième jour après l'intervention chirurgicale. Des moutons (d'un poids vif de 43 kg environ) consommant 1,0 kg de foin par jour en consomment 1,5 kg parallèlement à une majoration de 40 à 45 % du débit duodénal, d'où l'absence d'un état de réplétion exagéré de la caillette. Le tableau 1, relatif à un foin de luzerne hautement digestible (digestibilité de la matière sèche *in vitro* (g/g) : 0,58), concerne des mesures effectuées pendant 3 mois chez 3 lots de 3 moutons de réforme et suggère que le pylore constitue bien un frein efficace vis-à-vis du transit, puis de l'ingestion.

Une autre preuve de l'influence du pylore sur l'activité alimentaire est apportée par l'analyse du comportement alimentaire. Le mouton privé de pylore "mélange" ses phases d'ingestion et de rumination, alors que, chez un sujet témoin, l'intervalle de temps séparant la fin d'une période de rumination et le début de la prise alimentaire est de l'ordre de plusieurs minutes. Après exérèse de l'anneau pylorique mais non pyloroplastie, les périodes de prise alimentaire et de rumination s'interpénètrent à plusieurs reprises au cours de la journée.

L'ablation du pylore ou sa neutralisation accélère l'évacuation du chyme. La consommation spontanée de fourrages augmente parallèlement à cette accélération.

Tableau 1. Modifications du débit d'évacuation et de l'état de distension de l'estomac chez le mouton avant et après suppression du sphincter pylorique (pylorectomie) ou son altération fonctionnelle (pyloroplastie) (d'après Malbert et Ruckebusch 1989)

	Témoin	Pylorectomie	Pyloroplastie
Débit d'évacuation de la caillette (ml/h)	210	552	415
Volume de la caillette (ml)	447	526	529
Quantité ingérée (g/j)	1005	1486	1152

3 / Contrôle pylorique des flux digestifs

Chez un monogastrique, l'appréciation de l'évacuation du contenu de l'estomac comprend celle de la phase liquide qui précède celle de la phase solide. A l'inverse, pour un ruminant, la phase solide du chyme, qui ne représente que 4 % du volume de la caillette, est évacuée en même temps que la phase liquide. Si l'on se réfère aux résultats déjà anciens publiés sur le sujet, les particules du contenu du feuillet des bovins sont de très petites particules (0,5 mm en moyenne), à peine plus grandes que celles présentes dans les fèces (0,4 mm), car le tri entre grosses et petites particules s'effectue essentiellement au niveau de l'orifice réticulo-omasal.

Ce mécanisme est totalement différent de celui mis en jeu chez un monogastrique, pour lequel le pylore joue un rôle prépondérant dans la ségrégation et la division des particules alimentaires. Cela explique aussi qu'il est possible de limiter le contrôle de l'évacuation du contenu de la caillette à celui de sa phase liquide.

3.1 / Contrôle de l'évacuation de la phase liquide

L'augmentation de l'évacuation d'un marqueur de la phase liquide après l'ablation ou la suppression fonctionnelle du pylore est en accord avec son rôle modérateur vis-à-vis du transit digestif. Comme la pyloroplastie est aussi efficace que l'exérèse du pylore associée à la section de filets vasculo-nerveux, on peut en conclure que le rôle de frein du pylore vient surtout de la structure de l'anneau pylorique. A ce titre, la résistance (R) à l'écoulement sera fonction du rayon (r) de l'orifice pylorique, selon la loi de Poiseuille :

$$R = \frac{8 \mu}{\pi r^4}$$

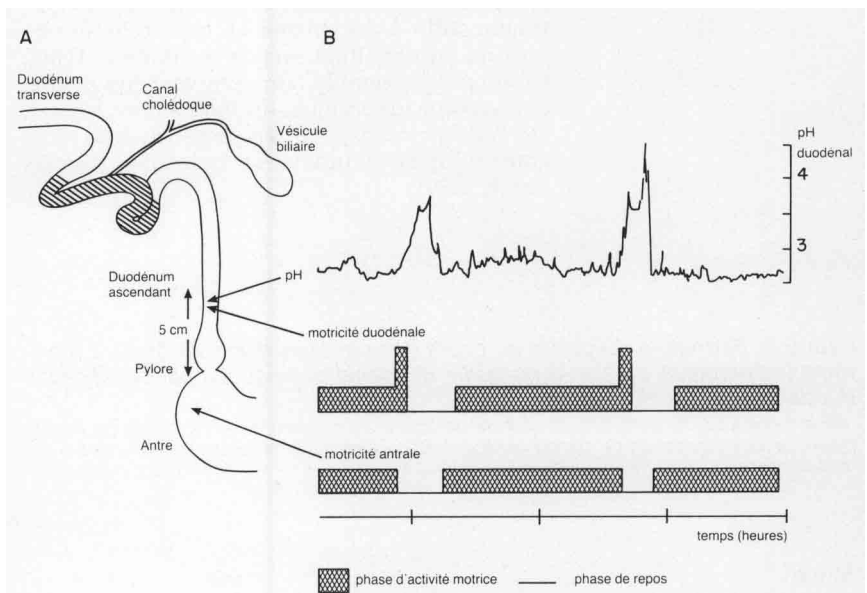
μ étant la valeur du coefficient de viscosité dynamique du fluide passant à travers le pylore.

Ainsi, de très faibles variations de l'orifice pylorique entraînent des changements importants du débit liquidien. Sous réserve du maintien de la différence de pression, diminuer de moitié le diamètre équivalra à réduire le débit au 16^e de sa valeur initiale. Le corollaire de ce qui précède est de savoir si le pylore est susceptible de limiter le passage rétrograde de liquide.

Le rôle majeur de barrière anti-reflux vis-à-vis des sécrétions biliopancréatiques qui est dévolu au pylore chez les monogastriques n'existe pas en tant que tel chez le ruminant. En effet, la flexure hépatique, située 10 à 20 cm en aval du pylore chez un mouton, interdit les reflux de bile en zone duodénale proximale et le pH duodénal est ici identique à celui du contenu abomasal (figure 4).

Figure 4. Variations du pH duodénal liées à la motricité antroduodénale.

A. L'ouverture du canal cholédoque dans la flexure hépatique (zone hachurée) évite toute augmentation de la valeur du pH au niveau du duodénum lié à un reflux de bile.
B. L'augmentation périodique du pH du contenu duodénal est liée à l'absence de motricité antro-duodénale et donc d'évacuation du chyme au cours des phases de repos (d'après Malbert et Ruckebusch 1987a).



Cependant, de façon périodique et durant 5 minutes environ, l'intensité des reflux peut atteindre celle des flux, de telle sorte que le débit global devient nul. Une telle situation survient toutes les 90 minutes environ et est contemporaine du développement d'une phase d'activité motrice maximale du bulbe duodénal, cette phase d'activité migrant ensuite sur le duodénum proximal.

Cette activité motrice duodénale crée une zone de haute pression et la fermeture concomitante du sphincter pylorique supprime tout débit (Ruckebusch et Malbert 1986). On conçoit que l'ingestion puisse être diminuée lorsque le débit est nul en raison de la présence continue de ce type d'activité sur la jonction gastroduodénale. Une telle situation se rencontre après l'administration de méthysergide, un

antagoniste des neurones sérotoninergiques myentériques. L'anorexie temporaire qui est induite par cette substance est contemporaine de la désorganisation du profil moteur de base de l'intestin.

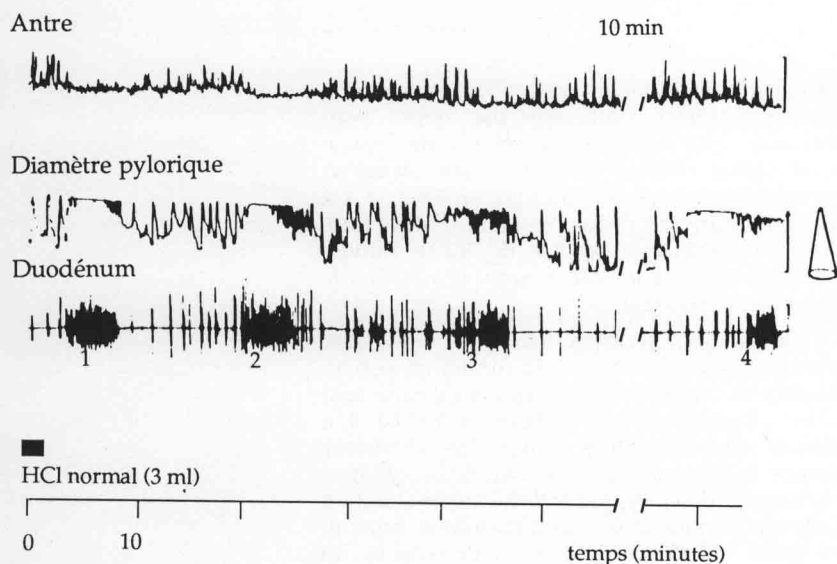
3.2 / Réflexes pyloriques

La découverte d'un contrôle duodénal de la motricité pylorique et donc de l'évacuation de l'estomac a été fondamentale pour la compréhension de la "mécanique pylorique" chez les monogastriques. Chez le mouton, les mécanorécepteurs présents dans le duodénum proximal (Cottrell et Iggo 1984) peuvent également modifier l'importance de l'évacuation gastrique. Celle-ci est alors réduite par le biais soit d'une diminution de l'activité propulsive antrale (d'où le vocable correct de réflexe entéro-gastrique), soit d'un tonus accru du sphincter pylorique sans modification de l'activité antrale, d'où le terme proposé de réflexe duodéno-pylorique (Malbert et Ruckebusch 1988). Chez le mouton, la stimulation des récepteurs sensibles aux ions H⁺ entraîne en quelques secondes la fermeture du pylore ainsi qu'une activité maximale au niveau duodénal. L'administration de 3 ml d'acide chlorhydrique dans le duodénum (voir figure 5) qui équivaut à 4 jets successifs de 15 ml chacun de chyme gastrique, suffit à déclencher ce réflexe de fermeture du pylore (Ruckebusch et Malbert 1986). Un tel réflexe semble faire intervenir un médiateur enképhalinergique, du moins chez le chat, car l'occlusion disparaît en présence d'un antagoniste opiacé comme la naloxone (Ruckebusch 1989).

Le passage du chyme dans le duodénum, par l'acidification qu'il entraîne, déclenche la fermeture du pylore et, simultanément, l'inhibition de l'activité motrice de l'antré.

Figure 5. Fermeture du pylore au cours des périodes d'activité motrice maximale (numérotées de 1 à 4) du bulbe duodénal provoquées par acidification duodénale (3 ml d'HCl normal).

Noter l'inhibition de toute activité motrice de l'antré au moment de la fermeture de l'orifice pylorique. Le diamètre de ce dernier est apprécié par l'intensité de la lumière transmise à travers le pylore.



L'existence d'un contrôle du pylore sur le duodénum est également démontrée. La suppression du pylore chez le mouton, comme chez le chien à jeûn, s'accompagne de l'augmentation de la fréquence d'apparition des complexes myoélectriques migrants sur le duodénum. Ceux-ci se développent alors à 40 minutes d'intervalle au lieu de 90 minutes chez un sujet intact. Le terme de réflexe pyloro-duodénal a été proposé pour définir ce réflexe (Malbert et Ruckebusch 1987b, c). Comme il n'est pas nécessaire d'enlever le pylore pour observer le phénomène, c'est-à-dire que la pyloroplastie est aussi efficace que la pylorectomie pour accélérer les complexes myoélectriques, on peut penser que l'augmentation du débit transpylorique est le facteur commun responsable. Il est possible que la tension accrue de la paroi du bulbe duodénal qui résulte du débit élevé soit à l'origine de cette accélération de l'activité motrice périodique de l'intestin grêle (Ruckebusch et Pairet 1984).

Conclusion et perspectives

Le pylore exerce d'une part un frein vis-à-vis de l'évacuation gastrique, dû essentiellement à la présence d'une zone de haute pression au sein de la lumière pylorique. D'autre part, le pylore intervient dans la régulation de la périodicité des complexes myoélectriques migrants. L'ablation du pylore, comme sa neutralisation, augmente le débit transpylorique et la quantité d'aliment ingéré, par un mécanisme physique analogue à celui qui résulte de la diminution de la viscosité du chyme gastrique. Cette dernière situation s'observe dans le cas d'un régime à base de luzerne et doit pouvoir être obtenue par l'ingestion de substances modifiant la viscosité du chyme de l'estomac. Au demeurant, les mêmes causes produisant les mêmes effets, il est probable que l'influence positive du facteur viscosité au niveau du pylore existe au niveau d'autres sphincters, notamment au niveau de l'orifice réticulo-omasal.

Les gastrokinétiques sont par définition des substances capables d'accélérer temporairement la vidange de l'estomac dans la mesure où ils améliorent la coordination et la force des contractions antroduodénales, sans augmenter en même temps le tonus de base du sphincter pylorique. Ils permettent donc d'améliorer le transit gastroduodénal et sont susceptibles d'accroître le niveau d'ingestion volontaire.

L'importance de la rétroaction négative exercée par un état de réplétion exagérée de la caillette sur les centres nerveux centraux de la satiété et/ou celle des centres nerveux de l'appétence restent à définir. D'ores et déjà cependant, toutes choses étant égales sur le plan des phénomènes moteurs, les caractéristiques du chyme liées à la nature des fourrages consommés sont capables de modifier l'importance du débit pylorique et d'inciter ainsi l'animal à réduire ou accroître son niveau d'ingestion.

Références bibliographiques

- AITCHINSON E.M., GILL M., DHANOA M.S., OSBOURN D.F., 1986. The effect of digestibility and forage species on the removal of digesta from the rumen and the voluntary intake of hay by sheep. *Br. J. Nutr.*, 56, 463-476.
- ASH R.W., 1961. Acid secretion by the abomasum and its relation to the flow of food material in the sheep. *J. Physiol. (Lond.)*, 156, 93-111.
- CARNOT P., GLENARD R., 1931. Les mouvements de l'estomac et de l'intestin. In: *Traité de Physiologie Normale et Pathologique*, G.H. Roger & L. Binet (eds), pp. 501-533, T. II: Alimentation et Digestion, Masson & Cie, Paris.
- COTTRELL D.F., IGGO A., 1984. Tension receptors with vagal afferent fibres in the proximal duodenum and pyloric sphincter of sheep. *J. Physiol. (Lond.)*, 354, 457-475.
- DULPHY J.P., FAVERDIN P., 1987. L'ingestion alimentaire chez les ruminants: modalités et phénomènes associés. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 27, 129-155.
- ELASHOFF J.D., REEDY T.J., MEYER J.H., 1982. Analysis of gastric emptying data. *Gastroenterology*, 83, 1306-1312.
- FORBES J.M., 1986. *The Voluntary Food Intake of Farm Animals*. Butterworths, London, 206 p.
- GALLOUIN F., FOCANT M., 1980. Bases physiologiques du comportement alimentaire chez les ruminants. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 20, 1563-1614.
- GREGORY P.C., MILLER S.J., BREWER A.C., 1985. The relation between food intake and abomasal emptying and small intestinal transit time in sheep. *Br. J. Nutr.*, 53, 373-380.
- GROVUM W.L., 1979. Factors affecting the voluntary intake of food by sheep. 2. The role of distension and tactile input from compartments of the stomach. *Br. J. Nutr.*, 42, 425-436.
- GROVUM W.L., PHILLIPS G.D., 1978. Factors affecting the voluntary intake of food by sheep. 1. The role of distension, flow-rate of digesta and propulsive motility in the intestines. *Br. J. Nutr.*, 40, 323-336.
- HARRISON F.A., HILL K.J., 1962. Digestive secretions and the flow of digesta along the duodenum of the sheep. *J. Physiol. (Lond.)*, 162, 225-243.
- HOGAN J.P., 1964. The digestion of food by the grazing sheep. 1. The rate of flow of digesta. *Austr. J. Agr. Res.*, 15, 384-396.
- HÖLLE F., HÖLLE G.E., 1980. The meaning of pyloroplasty appropriate to form and function and its standard techniques. In: *Vagotomy and Pyloroplasty*. F. Holle & G.E. Holle (eds), pp 85-94, Springer Verlag, Berlin.
- KUIPER R., BREUKINK H.J., 1986. Reticulo-omasal stenosis in the cow: Differential diagnosis with respect to pyloric stenosis. *Vet. Rec.*, 119, 169-171.
- LAPLACE J.P., 1970. Omaso-abomasal motility and feeding behaviour in sheep: A new concept. *Physiol. Behav.*, 5, 61-65.
- LAUWERS H., OOMS L., SIMOENS P., DE VOS N.R., 1979. The functional structure of the pylorus in the ox. *Zbl. Vet. Med. C. Anat. Histol. Embryol.*, 8, 56-71.
- MALBERT C.H., BAUMONT R., 1989. The effects of intake of lucerne (*Medicago sativa L.*) and orchard grass (*Dactylis glomerata L.*) hay on the motility of the forestomach and digesta flow at the abomaso-duodenal junction of the sheep. *Br. J. Nutr.*, 1989 (sous presse).
- MALBERT C.H., RUCKEBUSCH Y., 1987a. Origin of the low pH values along the proximal duodenum in sheep. *J. Vet. Med. A*, 34, 428-438.
- MALBERT C.H., RUCKEBUSCH Y., 1987b. Pyloric control of the MMC in sheep. *Dig. Dis. Sci.*, 32, 920 A.
- MALBERT C.H., RUCKEBUSCH Y., 1987c. Role of pylorus in the control of the canine migrating motor complex. *Gastroenterology*, 92, 1919-1925.
- MALBERT C.H., RUCKEBUSCH Y., 1988. Gastroduodenal motor activity associated with gastric emptying rate in sheep. *J. Physiol. (Lond.)*, 401, 227-239.
- MALBERT C.H., RUCKEBUSCH Y., 1989. Hyperphagia induced by pylorotomy in sheep. *Physiol. Behav.*, sous presse.
- MALBERT C.H., LATOUR A., DARDILLAT C., RUCKEBUSCH Y., 1987. Measurement of gastric emptying rate. *J. Biomed. Eng.*, 9, 180-182.
- MASSON M.J., PHILLIPSON A.T., 1952. The composition of the digesta leaving the abomasum of sheep. *J. Physiol. (Lond.)*, 116, 98-111.
- McHUGH P.R., MORAN T.H., 1986. The stomach, cholecystokinin, and satiety. *Fed. Proc.*, 45, 1384-1390.
- NEAL P.A., EDWARDS G.B., 1968. "Vagus indigestion" in cattle. *Vet. Rec.*, 396-402.
- PHILLIPSON A.T., 1952. The passage of digesta from the abomasum of sheep. *J. Physiol. (Lond.)*, 116, 84-97.
- RUCKEBUSCH Y., 1989. Gastrointestinal motor functions in ruminants. In: *Handbook of Physiology*, Vol. 4: The Gastrointestinal System: Motility and Circulation, J. Wood (ed.), pp. 1207-1263, Amer. Physiol. Soc., Washington, DC.
- RUCKEBUSCH Y., MALBERT C.H., 1986. Physiologic characteristics of ovine pyloric sphincter. *Am. J. Physiol.*, 251, G804-G814.
- RUCKEBUSCH Y., PAIRET M., 1984. Duodenal bulb motor activity in sheep. *Zbl. Vet. Med. A*, 31, 401-413.
- ULYATT M.J., DELLOW D.W., JOHN A., REID C.S.W., WAGHORN G.C., 1986. Contribution of chewing during eating and rumination to the clearance of digesta from the ruminoreticulum. In: *Control of Digestion and Metabolism in Ruminants*. L.P. Milligan et al. (eds), pp. 698-515, A Reston Book, Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

C.H. MALBERT. The role of the pylorus in the ingestive capacity of the ruminant.

The pylorus, which means door keeper, is a variable orifice with unknown influences on the abomasal outflow in ruminants. By means of echography, particles are seen ejected as successive spurts, the volume of which being dependant upon of the size of the orifice. The pressure gradient developed by the contractions, the degree of their coordination and the viscosity of the liquid phase are major factors involved in the velocity of the outflow. The role of the pyloric sphincter in voluntary intake is demonstrated by increase of intake following pylorotomy as well as pyloroplasty. Both gastrokinetic substances and rheologic properties of the chyme are able to facilitate gastric outflow.

MALBERT C.H., 1989. Le rôle du pylore dans le contrôle de l'ingestion alimentaire chez les ruminants. *INRA Prod. Anim.*, 2 (1), 23-29