

50376  
1979  
58

N° d'ordre : 785

50376  
1979  
58

# THÈSE

présentée à

L'UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

pour obtenir le titre de

**DOCTEUR EN PHYSIOLOGIE  
NERVEUSE ET MUSCULAIRE**

**(3ème cycle)**

par

Sylvie DELOOF

**LA MOTRICITE ANTROPYLORIQUE CHEZ LE LAPIN.  
ROLE DE L'INNERVATION VAGALE**



Soutenue le 30 octobre 1979, devant la Commission d'Examen

Membres du Jury	Président	M. GUILBAULT	Professeur à l'Université de Lille I
	Rapporteur	M. ROUSSEAU	"
	Examineurs	M. PERTUZON	"
		M. LAPLACE	Maître de Recherche à l'INRA

Travail réalisé au Laboratoire de Neurophysiologie végétative de l'Université des Sciences et techniques de Lille, Laboratoire associé au CNRS n° 308



Je remercie vivement Monsieur J.P. LAPLACE,  
Maître de Recherche à l'I.N.R.A. et Messieurs les Professeurs  
P. GUILBAULT et E. PERTUZON, qui ont accepté de juger ce  
travail.

Je tiens à remercier Monsieur le Professeur  
J.P. ROUSSEAU pour l'intérêt qu'il a porté à mon travail et  
pour ses conseils et critiques qui m'ont été très précieux.

Qu'il me soit permis d'associer à ces remerciements  
le personnel du laboratoire, chercheurs et techniciens pour  
le concours qu'ils m'ont apporté, tant sur le plan théorique  
que sur le plan pratique.



## SOMMAIRE

INTRODUCTION	p. 1
RAPPELS ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES	p. 5
I. RAPPELS ANATOMIQUES	p. 5
1. Les couches musculaires de l'estomac	p. 5
2. L'innervation gastrique	p. 11
A - L'innervation extrinsèque	p. 11
B - L'innervation intrinsèque	p. 13
II - RAPPELS PHYSIOLOGIQUES	p. 14
1. La physiologie gastrique du Lapin	p. 14
A - La motricité gastrique	p. 14
B - La vidange gastrique	p. 15
2. Les mécanismes neuro-hormonaux de la vidange gastrique	p. 17
TECHNIQUES	p. 19
I - TECHNIQUES OPERATOIRES	p. 19
1. Expérimentations dans les conditions aiguës	p. 19
A - Immobilisation de l'animal	p. 19
B - Mise en place des électrodes de stimulation et de réception	p. 20
2. Expérimentations en conditions chroniques	p. 21
II - TECHNIQUES D'ENREGISTREMENT	p. 22
1. Electrodes de réception	p. 22
2. Amplification et visualisation des activités EMG	p. 23
III - TECHNIQUES HISTOLOGIQUES	p. 24

CHAPITRE I : ACTIVITES ELECTROMYOGRAPHIQUES (EMG)  
DE LA REGION GASTRODUODENALE

I - ACTIVITES EMG DE LA REGION ANTROPYLORIQUE	p. 25
1. Résultats	p. 25
A - Enregistrements réalisés dans les conditions expérimentales aiguës	p. 25
B - Enregistrements réalisés dans les conditions expérimentales chroniques	p. 27
2. Discussion	p. 30
A - Les ondes lentes	p. 30
B - Les potentiels de pointe	p. 33
C - Le rythme électrique de base existe-t-il sur l'estomac de Lapin	p. 34
II - ORGANISATION DE L'ACTIVITE EMG DE LA REGION GASTRODUODENALE CHEZ L'ANIMAL EVEILLE	p. 35
1. Enregistrements réalisés chez l'animal à jeun	p. 35
A - Résultats	p. 35
a - Enregistrements réalisés en un point de l'antré et du pylore	
b - Enregistrements réalisés en plusieurs points de l'antré, le long des courbures.	
c - Relations chronologiques entre les activités EMG de l'antré, du pylore et du duodénum.	
B - Discussion	p. 46
a - Activité EMG et motricité gastrique	
b - Activité EMG et transit	
2. Influence de la prise alimentaire	p. 51
A - Résultats	p. 51
a - Influence de la nature du repas	
b - Influence du rythme initial	
B - Discussion	p. 55

CHAPITRE II : INFLUENCE DE L'INNERVATION  
VAGALE SUR L'ACTIVITE EMG DE LA REGION  
GASTRODUODENALE

I - EXPERIENCES REALISEES DANS LES CONDITIONS EXPERIMENTALES AIGUES	p. 59
1. Résultats	p. 59
A - Stimulation des fibres vagues efférentes	p. 59
B - Stimulation des fibres vagues afférentes	p. 61
a - Effets sur l'activité EMG spontanée	
b - Effets sur l'activité EMG évoquée par la stimulation des efférences vagues	
2. Discussion	P. 64
A - Effets moteurs	p. 64
B - Effets inhibiteurs	p. 65
a - Comparaison de nos résultats avec les données bibliographiques	
b - Interprétation des phénomènes de rebond et d'échappement	
c - Signification de l'inhibition antrale	
II - EXPERIENCES REALISEES DANS LES CONDITIONS EXPERIMENTALES CHRONIQUES	p. 71
1. Résultats	p. 71
A - Effets de la thoracotomie et de la vagotomie fictive	p. 73
B - Effets de la vagotomie unilatérale	p. 73
a - Sur l'activité de base	
b - Sur l'activité prandiale et postprandiale	

C - Effets de la bivagotomie	p. 83
a - Sur l'activité de base	
b - Sur l'activité prandiale et postprandiale	
D - Effets de l'atropine	p. 84
a - Chez l'animal normal	
b - Chez l'animal bivagotomisé	
2. Discussion	p. 90
A - Aspects méthodologiques	p. 90
B - Influence du vague sur l'activité EMG gastrique	p. 90
C - Activité gastrique d'origine intrinsèque	p. 92
 CONCLUSIONS	 p. 95
1. Activités d'ondes lentes et de salves	p. 95
2. Activité de base et influence du repas	p. 96
3. Organisation de la motricité gastropylorique	p. 96
4. Le vague, nerf moteur	p. 97
5. Le vague, nerf inhibiteur de la motricité	p. 98
 BIBLIOGRAPHIE	 p. 101



## INTRODUCTION

L'évacuation gastrique est le résultat des contractions antrales. Le mécanisme qui la sous-tend est décrit chez le Chien et l'Homme grâce à l'emploi combiné des techniques cinéradiographiques, manométriques et électromyographiques (CARLSON, 1962 ; CARLSON, CODE et NELSON, 1966). Une faible contraction annulaire naît en dessous du cardia et se déplace en direction aborale le long du corpus gastrique. Elle devient plus puissante lorsqu'elle atteint l'incisura angularis de l'estomac et pousse devant elle le contenu du corps vers l'antrum. Lorsque l'onde péristaltique glisse sur l'antrum, elle détermine une augmentation de la pression intraluminaire suffisante pour vaincre la résistance offerte par la barrière pylorique et une partie du contenu antral s'écoule dans le duodénum. Comme sa vitesse augmente au fur et à mesure de sa propagation le long de l'antrum, il en résulte que l'onde péristaltique s'achève par une contraction simultanée de l'antrum terminal et du canal pylorique, contraction encore appelée systole antrale. Ce phénomène arrête le passage du chyme dans le duodénum. La pression dans la lumière de l'antrum terminal s'élève alors brutalement ; la fraction non évacuée de son contenu est refoulée dans l'antrum proximal et le corpus. Ce reflux assure un nouveau brassage des digesta.

Bien que le péristaltisme gastrique soit le principal facteur de l'évacuation et qu'il existe une relation entre péristaltisme antral et évacuation gastrique (STEMPER et COOKE, 1975), la motricité antrale n'est pas le seul facteur impliqué dans la vidange de l'estomac.

D'une part, la coordination des activités gastriques et duodénales est nécessaire à la réalisation de cette fonction, puisque généralement la contraction duodénale se produit après la contraction antrale. Cela revient à dire que lorsque l'antra se contracte, le duodénum est au repos ; le mouvement des contenus s'effectue donc d'une zone de haute pression vers une zone de basse pression (LAPLACE et ROMAN, 1979). La contraction duodénale prend alors en charge le bol évacué et débarasse la lumière du bulbe duodéal. Cette organisation de la motricité gastroduodénale est certainement un facteur permissif et facilitant de l'évacuation. D'autre part, le pylore, en dehors de son occlusion liée à la systole antrale, est plus ou moins ouvert. Il se comporterait comme un véritable sphincter. Effectivement, chez le Chien, la pression recueillie dans une zone pylorique de 1,1 à 1,6 cm de longueur, dépasse d'environ 3 cm d'eau celle enregistrée de part et d'autre (BRINK, SCHLEGEL et CODE, 1965). Cette observation est confirmée par ISENBERG et CSENDES (1972) qui notent sur 1,8 cm de long la présence d'une zone de haute pression due à une activité musculaire de type tonique. FISHER et COHEN (1973) constatent également chez l'Homme l'existence d'un segment pylorique de 1,5 cm dans lequel règne une pression moyenne de 5,3 mmHg. Le sphincter pylorique serait soumis à des influences nerveuses et hormonales qui permettraient, en contrôlant le diamètre de son orifice, l'ajustement volumétrique des émissions gastriques (LAPLACE, 1972). Selon ANURAS, COOKE et CHRISTENSEN (1974) la musculature pylorique possède une innervation adrénérgique inhibitrice, absente dans les territoires gastriques et duodénaux adjacents. Les hormones gastrointestinales, tout en modifiant la motricité gastrique, modulent la pression dans l'anneau pylorique.

Toutefois les relations motricité antrale - pression sphinctérienne - évacuation ne sont pas toujours cohérentes. La cholecystokinine réduit l'activité gastrique, augmente la pression dans l'anneau pylorique (FISHER, LIPSHUTZ et COHEN, 1973). On comprend de ce fait qu'elle inhibe l'évacuation gastrique d'une solution saline (DEBAS, FAROOQ et GROSSMAN, 1974). Par contre, la gastrine accroît l'activité gastrique, abaisse la pression dans l'anneau pylorique (FISHER, LIPSHUTZ et COHEN, 1973), mais ralentit l'évacuation d'une telle solution (DOZOIS et KELLY, 1971) alors que les conditions sont propices au transit.

Le déterminisme de la vidange gastrique apparaît complexe et l'importance du rôle du pylore difficile à apprécier. Nous nous sommes intéressé à ce problème chez le Lapin où l'information scientifique est moins abondante que chez le Chien, le Porc, l'Homme, et chez lequel l'estomac est toujours plein. Avant d'entreprendre une étude à venir sur les relations existant entre la motricité et le transit, il nous paraît primordial de porter l'analyse au seul niveau de la motricité. Le comportement moteur de la région gastroduodénale chez le Lapin doit être bien connu, pour qu'on puisse ultérieurement établir des corrélations avec les phénomènes de transit à ce niveau. Ainsi, dans une première partie, décrivons-nous l'activité électrique recueillie dans la région gastroduodénale chez l'animal anesthésié ou éveillé. Nous aborderons, dans une deuxième partie, les mécanismes nerveux qui contrôlent cette activité. Nous nous intéresserons seulement au rôle possible du nerf vague, soit par des expériences de section chez l'animal éveillé, soit par des expériences de stimulation des afférences et efférences vagales,

sur des préparations aiguës. Avant d'exposer nos résultats, nous rappellerons diverses données anatomiques et physiologiques et nous indiquerons l'essentiel des techniques utilisées.

## RAPPELS ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES

## I - RAPPELS ANATOMIQUES

1 - Les couches musculaires de l'estomac

L'estomac des monogastriques est une poche présentant une petite courbure et une grande courbure. Il est divisé en trois parties : la partie supérieure ou fundus dont les parois sont peu épaisses, la région médiane ou corpus et la région inférieure, antra pylorique ou antrum caractérisé par un fort développement de sa musculature. L'oesophage débouche dans le fundus par un orifice sphinctérien, le cardia ; la jonction antra pylorique-duodénum délimite le pylore.

La paroi gastrique est formée selon Mc SWINEY (1931) de trois couches musculaires. La couche externe est constituée de fibres longitudinales, la couche moyenne très épaisse au niveau de l'antra, de fibres circulaires et la couche interne de fibres obliques.

Les figures 1 et 2 montrent la disposition des plans musculaires de la région antropylorique chez le Lapin et leurs rapports avec la musculature du duodénum. La coupe sagittale de la figure 1 permet de constater que la couche musculaire la plus externe, composée de fibres longitudinales (F1) est plus fournie sur la grande que sur la petite courbure. Ceci est encore attesté par les coupes transversales 1 B et 1 C : sur le versant duodénal du pylore, la couche longitudinale reste importante surtout sur la grande courbure (fig. 1 B). La couche circulaire

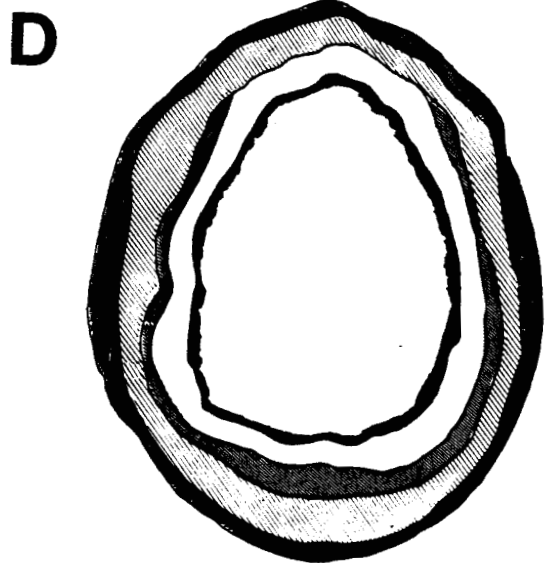
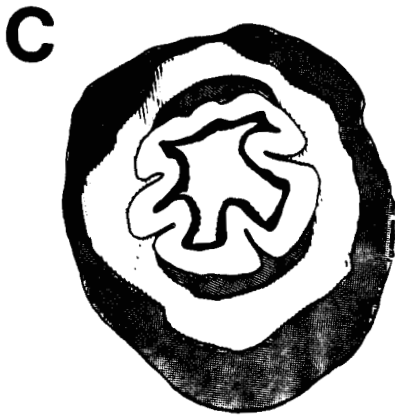
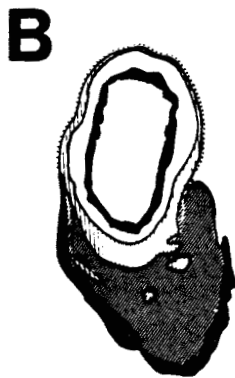
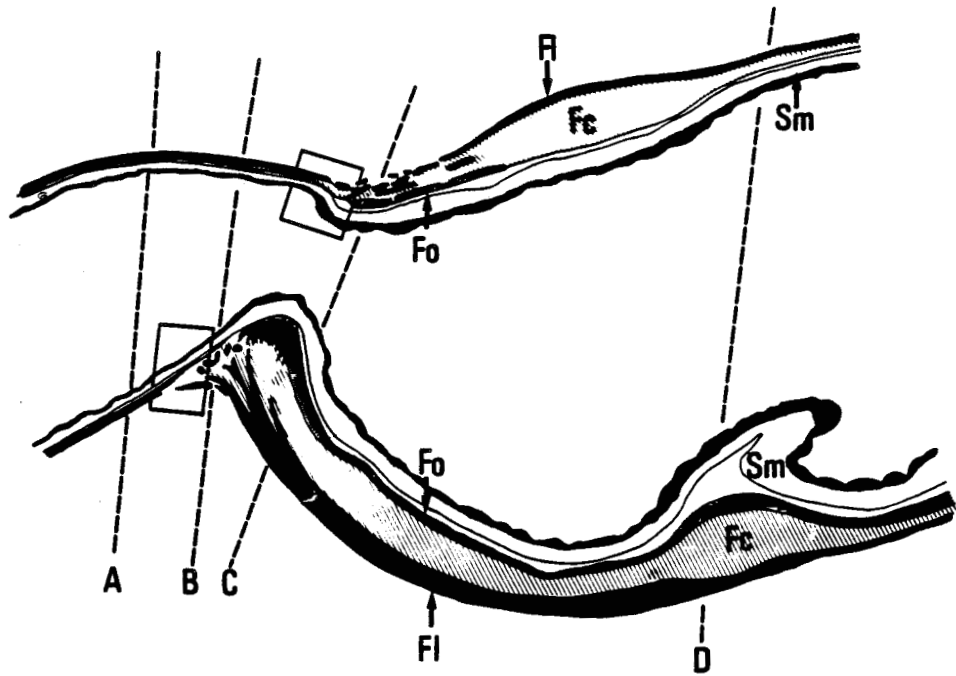
### Figure 1

Représentation de coupes sagittale et frontales de la région gastroduodénale, chez le Lapin.

La figure supérieure représente la coupe sagittale de la région gastroduodénale placée en position anatomique : petite courbure, partie supérieure et grande courbure, partie inférieure. Les coupes A à D sont réalisées selon les plans matérialisés sur la coupe sagittale par les lignes A à D.

La coupe A passe par le duodénum proximal. Les coupes B et C intéressent la région pylorique et la coupe D l'antre pylorique. Le pôle supérieur de chaque coupe représente la petite courbure. Les zones encadrées correspondent aux montages microphotographiques de la figure 2.

Les fibres longitudinales (Fl) constituent la couche longitudinale externe. Les fibres obliques (Fo) forment la couche interne directement en contact avec la sous-muqueuse (Sm). La couche moyenne est composée de fibres circulaires (Fc). La couche longitudinale est plus importante sur la grande que sur la petite courbure. La couche circulaire est bien développée tout au long de la région antropylorique. La couche oblique se présente comme un anneau ouvert du côté de la petite courbure (D). Les faisceaux obliques ne subsistent plus que sur les courbures au niveau du pylore (C). Ils forment des massifs imbriqués avec les fibres circulaires sur le versant duodénal de l'orifice pylorique à l'extrémité de la grande courbure (B).






-  couche circulaire
-  couche longitudinale
-  couche oblique

Figure 2

Microphotographies de la jonction gastroduodénale de la petite courbure (A) et de la grande courbure (B) de l'estomac de Lapin, effectuées à partir de coupes sagittales placées en position anatomique.

A - Les fibres longitudinales (fl) et circulaires (fc) pyloriques se poursuivent respectivement dans les couches circulaire et longitudinale du duodénum. Les fibres obliques (fo) de la couche interne apparaissent sur l'antra.

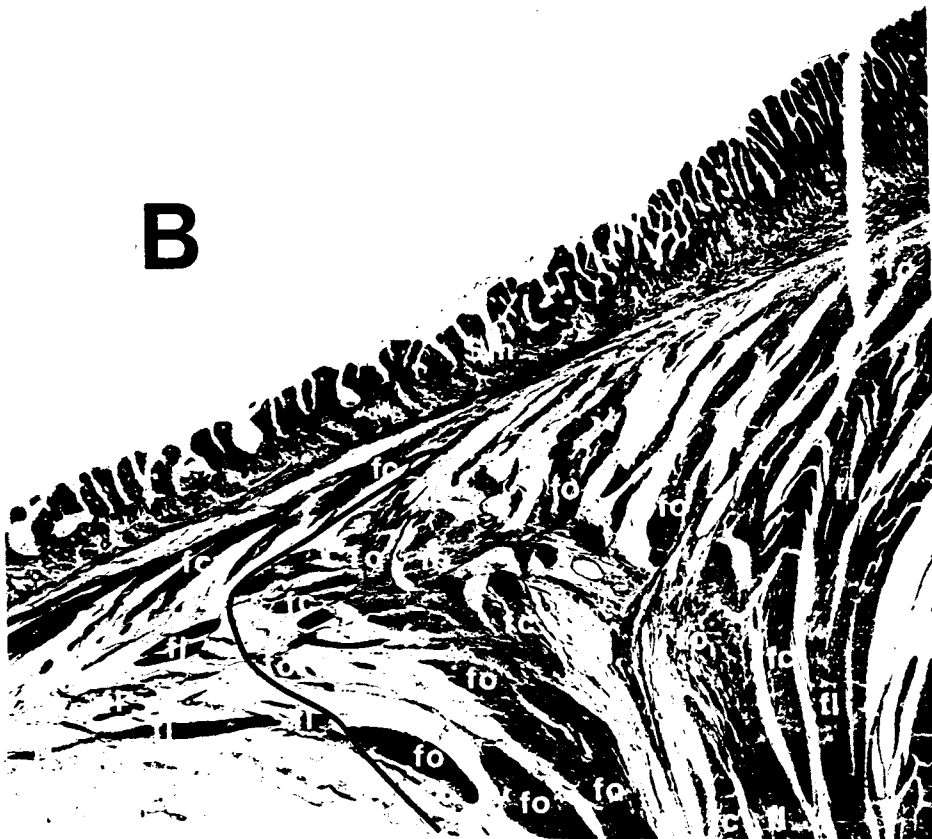
B - Les fibres circulaires et obliques forment des massifs enchevêtrés qui s'enfoncent sur 2 mm entre les deux couches de l'intestin. Une ligne noire marque la limite de cette pénétration. On observe une discontinuité entre les couches circulaires pylorique et duodénale. Une partie seulement des fibres longitudinales antropyloriques se poursuivent dans la couche longitudinale duodénale.





**A**

220μ



**B**

BUS  
LILLE

(Fc) moyenne est bien développée tout au long de la région antro-pylorique. On décrit une troisième couche interne constituée de fibres obliques (Fo), également plus épaisse et constante sur la grande courbure (coupe sagittale, fig. 1). Ceci est particulièrement net au niveau de l'antra (fig. 1 D) où la couche oblique se présente comme un anneau ouvert du côté de la petite courbure. Les faisceaux obliques ne subsistent plus que sur les courbures au niveau du pylore (fig. 1 C). Ils se réduisent à quelques massifs imbriqués avec les fibres circulaires sur le versant duodéal de l'orifice pylorique, à l'extrémité de la grande courbure (fig. 1 B). On peut penser que la couche oblique est une émanation des faisceaux circulaires les plus internes qui, en affectant une disposition spiralée, viennent renforcer la couche circulaire : au niveau de l'antra, en un anneau ouvert, au niveau du pylore, en une écharpe musculaire sur chacune des deux courbures.

La figure 2 permet de préciser les rapports entre les fibres musculaires du pylore et du duodénum. Sur la petite courbure, les fibres longitudinales (fl) et circulaires (fc) du pylore se poursuivent respectivement dans les couches longitudinale et circulaire duodénales (fig. 2 A). Sur la grande courbure, une partie des fibres longitudinales (fl) du pylore se prolonge dans la couche longitudinale du duodénum. Mais les massifs de fibres obliques (fo) et circulaires (fc) viennent affronter les premiers éléments de la circulaire duodénale et s'enfoncent sur deux millimètres entre les deux couches de l'intestin (fig. 2 B).

EDWARDS et ROWLANDS (1968), chez l'Homme, décrivent les mêmes rapports entre les fibres longitudinales du pylore et du duodénum. Quant aux fibres circulaires et obliques, elles

sont séparées des fibres circulaires duodénales par une cloison de tissu conjonctif apparemment plus ample que chez le Lapin. A la différence de celui-ci, les faisceaux obliques de la région antropylorique forment deux écharpes de fibres nettement séparées sur la grande courbure, qui se confondent en une seule sur la petite courbure.

## 2 - L'innervation gastrique

### A - L'innervation extrinsèque

L'innervation de l'estomac est assurée par le nerf vague parasympathique et le nerf splanchnique orthosympathique. Après un trajet cervical, les nerfs vagues droit et gauche pénètrent dans la cavité thoracique et longent latéralement l'oesophage (fig. 3). Ils donnent naissance, chez le Lapin, aux troncs thoraciques dorsal et ventral, le vague cervical gauche fournissant la plus grande part des fibres du tronc ventral ; le tronc dorsal est plutôt constitué de fibres provenant du vague cervical droit (EVANS et MURRAY, 1954). Le tronc ventral se divise en plusieurs branches. Les fibres à destination de l'estomac se dirigent vers le corpus, la face ventrale de l'antra, le pylore et le duodénum proximal. Le tronc dorsal donne deux branches principales vers la face dorsale du corpus proximal et vers l'antra pylorique (Mc SWINEY, 1931). On sait depuis LANGLEY (1898) que l'estomac est innervé par des fibres vagues motrices cholinergiques. Ce sont des axones efférents préganglionnaires dont les corps cellulaires sont situés dans le bulbe ; ils font synapse avec les neurones postganglionnaires cholinergiques du

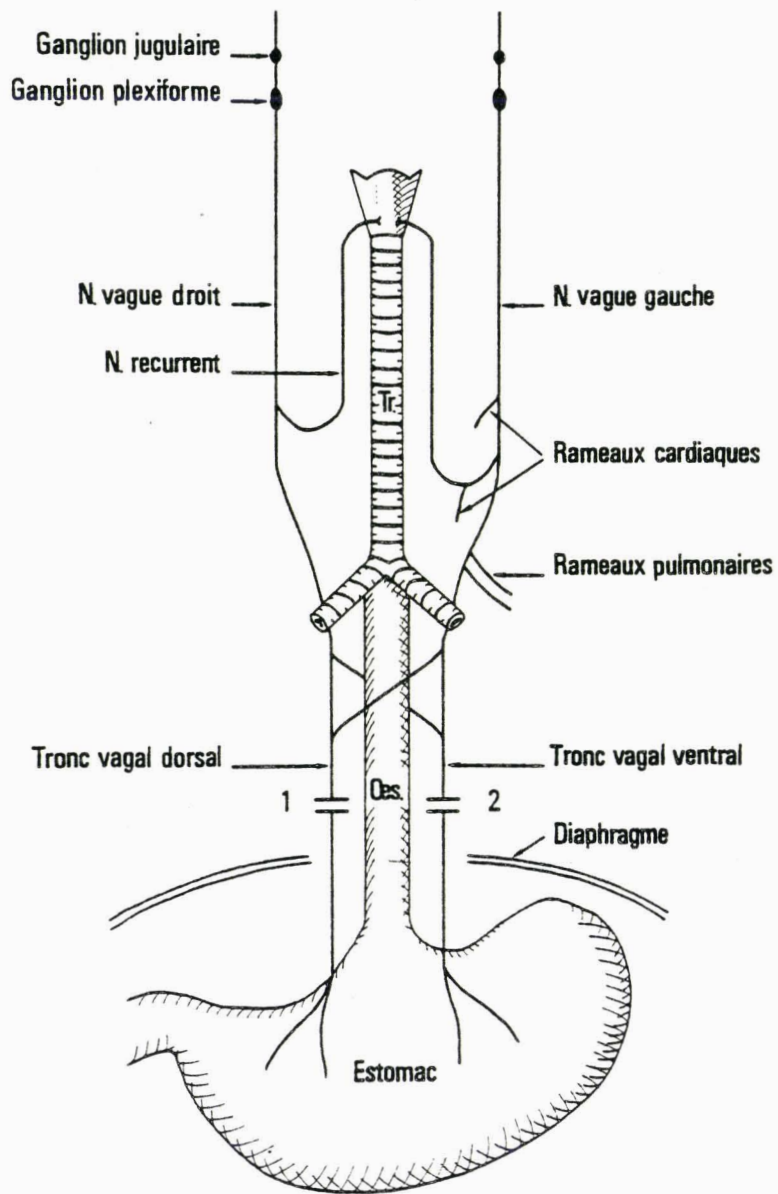


Figure 3

Les troncs vagues ventral et dorsal sont formés approximativement d'un nombre égal de fibres provenant des nerfs vagues cervicaux droit et gauche.

Section au niveau 1 : vagotomie dorsale.

Section au niveau 2 : vagotomie ventrale.

Section aux niveaux 1 et 2 : bivagotomie.

plexus myentérique. LANGLEY (1898), puis MARTINSON (1965) montrent en outre l'existence dans le contingent vagal de fibres inhibitrices à destination de l'estomac. Stimulées, elles entraînent le relâchement du fundus et du corpus et sont responsables de la relaxation réceptive de l'estomac au moment de la prise alimentaire (MARTINSON, 1965 ; MIOLAN et ROMAN, 1974).

Le nerf splanchnique est constitué d'axones pré-ganglionnaires dont les corps cellulaires sont situés dans le tractus intermedio-lateralis de la moelle épinière et qui émergent par les racines D5 à D9. Ces axones font synapses dans le ganglion coeliotique avec des neurones postganglionnaires adrénergiques inhibiteurs de la motricité gastrique. Des fibres cholinergiques excitatrices qui cheminent dans le nerf splanchnique innervent également l'estomac, mais leur signification fonctionnelle reste obscure (ABRAHAMSON, 1973).

L'intéroception digestive est assurée par des neurones sensitifs vagues dont le corps cellulaire est situé dans le ganglion plexiforme (IGGO, 1954 ; MEI, 1969). Une partie de la sensibilité viscérale est véhiculée par des fibres splanchniques qui ont leur corps cellulaire dans les ganglions rachidiens de D6 à D12 (RANIERI, CROUSILLAT, et MEI, 1970 ; MEI, CROUSILLAT et RANIERI, 1971).

#### B - L'innervation intrinsèque

L'innervation intrinsèque du tube digestif est caractérisée par la présence de deux plexus, le plexus d'Auerbach entre les deux couches musculaires, le plexus de Meissner dans la sous-muqueuse. Elle comprend les neurones postganglionnaires

cholinergiques de la voie vagale et les fibres postganglionnaires sympathiques noradrénergiques. Depuis une dizaine d'années, l'électrophysiologie permet d'affirmer l'existence au sein de ces plexus de neurones et fibres sensibles (WOOD et MAYER, 1978), de neurones postganglionnaires inhibiteurs dont le médiateur pourrait être l'adénosine triphosphate ou des bases puriques voisines (BURNSTOCK, 1972). Ces éléments nerveux modulent l'activité myogène du tube digestif et sont sous la dépendance de l'innervation extrinsèque, véhicule de la commande centrale.

## II - RAPPELS PHYSIOLOGIQUES

Nous limitons les rappels physiologiques à ce que l'on connaît de la physiologie gastrique du Lapin, tant au plan de la motricité de l'organe qu'au plan des relations motricité-vidange gastrique. Nous rappellerons dans un deuxième temps les facteurs neuro-hormonaux qui règlent l'évacuation gastrique et qui sont étudiés dans des espèces autres que le Lapin.

### 1. La physiologie gastrique du Lapin

#### A. La motricité gastrique

EHRLEIN (1975) enregistre la motricité gastrique du Lapin à l'aide de jauges de contrainte suturées sur l'antra, le sphincter intermédiaire et le sphincter pylorique. Or ces deux dernières structures définies radiologiquement par TORGENSEN (1942) sont en fait l'équivalent de l'antra terminal et du pylore.

On peut alors interpréter les deux types de motricité que rencontre EHRLEIN. L'une est une onde péristaltique qui parcourt successivement l'antra, le sphincter intermédiaire et, 1 à 2 secondes après, le sphincter pylorique. L'autre est caractérisée par la contraction simultanée du sphincter intermédiaire et du sphincter pylorique, ce qui correspond vraisemblablement à la systole antrale de CARLSON qui affecte globalement l'antra terminal et l'orifice pylorique. Ces deux modalités interviennent de façon aléatoire au cours du temps : l'antra terminal et le pylore se contractent successivement ou simultanément. Chez un même animal, l'une ou l'autre des deux modalités prédomine.

Peu de travaux également ont trait à l'activité EMG de l'estomac. ROCHE et SANTINI (1970) recueillent sur l'antra des salves de potentiels de 4 à 6 s de durée, isolées ou groupées par deux, dont la fréquence est de l'ordre de 1,7 par minute. Les salves se propagent le long de l'antra dans le sens oral-aboral. Trois points sont à retenir des conclusions du travail de ROCHE et SANTINI : le silence électrique du fundus et du corpus, l'absence au niveau de l'antra, d'un rythme de base d'ondes lentes et l'irrégularité de l'activité en salves.

#### B - La vidange gastrique

Par la méthode des fistules duodénales, EHRLEIN (1975) montre que la vidange gastrique dépend dans une large mesure de la consistance des digesta. 100 ml d'une solution de NaCl introduite directement dans l'estomac sont évacués en 5 mn. Une même quantité de purée de pommes de terre l'est en 20 à 30 mn selon sa viscosité, alors que 50 ml sont seulement évacués en 40 mn

lorsque le repas est constitué de pellets. Il faut cependant rappeler que l'emploi d'une telle méthode ne permet pas à la rétroaction duodénale de freiner l'activité gastrique (AUFFRAY, MARTINET et RERAT, 1967) ; il peut s'en suivre une accélération de la vidange gastrique.

Effectivement, par la technique des marqueurs, LAPLACE, LEBAS et RIOPEREZ (1974) montrent que 30 mn après l'administration d'un marqueur radioactif sous forme liquide, il ne reste dans l'estomac que 60,6 p. 100 de la radioactivité totale. Les marqueurs de la phase solide quittent l'estomac à un rythme plus lent puisqu'après 30 mn, il ne reste que 80 p. 100 de la radioactivité dans l'estomac (LAPLACE, LEBAS et RIOPEREZ, 1975) ; ils séjournent peu de temps dans le caecum. Leur évacuation finale est plus rapide : en 24 heures, la quasitotalité des marqueurs de la phase solide apparaît dans les fèces, alors que moins de 30 p. 100 des marqueurs de la phase liquide sont évacués (PICKARD et STEVENS, 1972).

Chez le Lapin, le seul travail qui permet d'apprécier les relations entre la motricité et la vidange gastrique est celui d'EHRLEIN (1975). Cet auteur confronte la motricité gastrique enregistrée par jauge de contrainte à la vidange appréciée par les quantités de chyme récupéré à la sortie d'une canule duodénale. Les liquides sont propulsés dans le duodénum par de petites contractions péristaltiques antropyloriques. Comme ils exercent peu de résistance sur les parois, le mécanisme réflexe de relaxation de la partie réservoir n'est pas ou peu activé. Le maintien de la tension à ce niveau se surajoute à la faible action de la pompe antrale pour favoriser l'évacuation des liquides. La vidange gastrique s'accompagne de plus fortes contractions péristaltiques



lorsqu'on introduit dans l'estomac de la purée de pommes de terre. Elle est par contre ralentie si le repas est constitué de riz ou de foin haché et ce, malgré une augmentation de la motricité qui est alors essentiellement caractérisée par des contractions de l'antré terminal de type systolique. Dans ce cas, la masse du contenu reste importante. La distension de l'organe est à l'origine de la relaxation réceptive du fundus. Cette fonction réservoir permet une meilleure adaptation du contenant au volume des digesta. Le ralentissement de la vidange pourrait s'expliquer du fait du type de motricité observé, par une fermeture plus importante et plus durable du pylore à chaque cycle moteur, du fait de la relaxation réceptive, par une chute de la pression intraluminale de repos. La vidange gastrique dépendrait selon EHRLEIN de plusieurs facteurs, la fréquence, l'amplitude et le type des contractions de la région antro-pylorique, l'activité tonique du fundus, le volume et la consistance des digesta. Il faut retenir de cette étude que la multiplicité des facteurs en cause fait qu'il n'y a pas toujours de corrélation étroite entre motricité et transit.

## 2 - Les mécanismes neuro-hormonaux de la vidange gastrique

D'une façon générale, l'évacuation gastrique dépend de la qualité et de la quantité de la ration (LAPLACE, 1975). On sait que la motricité de l'estomac est sous l'influence du nerf vague. Les centres moteurs bulbaires sont en permanence informés de l'état de distension gastrique et de la nature du contenu par les afférences vagales. Des récepteurs de tension et des chémorécepteurs gastriques sont bien identifiés (PAINTAL, 1954 ;

IGGO, 1957) ; ils sont vraisemblablement impliqués dans des réflexes longs gastro-gastriques, qui modulent la motricité tant dans ses aspects toniques que phasiques. Mais le contenu duodénal est un facteur essentiel de régulation de la vidange gastrique. Il existe un réel rétro-contrôle de l'étage amont qu'est l'estomac par des mécanismes prenant naissance dans l'étage immédiatement aval. La nature et le volume du chyme dans le carrefour duodénal ont un effet sur la motricité gastrique. Deux systèmes sont impliqués dans ce processus. En réponse aux propriétés chimiques du chyme, la muqueuse duodénale libère des hormones. Les graisses provoquent la libération de l'entérogastrone, inhibitrice de la motricité gastrique. L'alcalinisation du chyme par le suc pancréatique et la bile induit la sécrétion de motiline qui renforce au contraire l'activité motrice de l'estomac (DRYBURGH et BROWN, 1975). La rétroaction duodéno-gastrique s'exerce également par l'intermédiaire du système nerveux. L'existence de récepteurs duodénaux est fondée sur la mise en évidence de modifications de la motricité gastrique induites par des stimulations physiques ou chimiques de la lumière intestinale (osmorécepteurs de HUNT et KNOX, 1968) et sur l'analyse électrophysiologique de mécano et chémorécepteurs duodénaux (PAINTAL, 1957 ; MEI, 1978). Les récepteurs sont le point de départ de réflexes entérogastriques généralement inhibiteurs. Ceux-ci sont ménagés par l'intermédiaire des plexus intrinsèques ou du ganglion coeliaque (SCHAPIRO et WOODWARD, 1959). Ils peuvent emprunter la voie vagale. Les expériences récentes de déafférentation vagale vont dans ce sens (DARCY et coll., 1979) : la suppression totale ou subtotale des afférences vagales d'origine digestive entraîne une hypermotricité de l'antrum chez le Porc.

## TECHNIQUES

## I - TECHNIQUES OPERATOIRES

1 - Expérimentations dans les conditions aiguës

Les enregistrements de l'activité électromyographique (EMG) de la région gastroduodénale sont réalisés sur 8 lapins curarisés qui ont subi sous anesthésie préalable une ablation du cortex cérébral. Ils débutent plusieurs heures après la décortication, lorsque les effets de l'anesthésie sont supposés dissipés.

A - Immobilisation de l'animal

Les animaux sont à jeun depuis 24 heures. L'anesthésie au pentobarbital sodique (NEMBUTAL) à raison de 35 mg/kg est induite par une injection dans la veine marginale de l'oreille. Une canule est introduite dans la trachée artère pour permettre ultérieurement la mise sous respiration artificielle. On place l'animal sur une table chauffante en cuivre dans laquelle une circulation d'eau de 40° C est établie par une pompe (MINITHERM).

La partie supérieure du crâne est mise à nu. Nous pratiquons une fenêtre dans les os pariétaux à l'aide d'une pince-gouge. Le sinus veineux est ligaturé puis sectionné. Le cortex frontal, pariétal et occipital est aspiré. On referme la plaie cutanée par deux agrafes après application d'une éponge de gélatine renfermant du mercurothiolate sodique (SPONGEL).

La curarisation est pratiquée lorsque les effets de l'anesthésique commencent à s'estomper. On effectue une injection lente de curarisant, à la dose de 1 mg/kg (FLAXEDIL), dans la veine marginale de l'oreille, jusqu'à l'observation de l'arrêt des mouvements respiratoires. L'animal est mis sous respiration artificielle. La curarisation est entretenue tout au long de l'expérience. Le temps mis pour terminer la préparation de l'animal permet, en général, la dissipation des effets de l'anesthésique.

B - Mise en place des électrodes de stimulation et de réception

Les deux nerfs vagues cervicaux sont disséqués le long de la carotide sur 5 à 6 centimètres. On sectionne un des deux nerfs entre deux fils de ligature. Les électrodes de stimulation, deux crochets de platine, sont placées sous l'extrémité périphérique ou centrale du nerf sectionné. Elles sont reliées, par l'intermédiaire d'une unité d'isolement GRASS, à un neurostimulateur RACIA à tension de sortie réglable. La région cervicale est recouverte d'huile de paraffine maintenue à 37°C.

Une laparotomie médiane permet de découvrir l'estomac. Les électrodes de réception sont disposées respectivement sur l'antra, le pylore et le duodénum. Nous refermons la plaie et la protégeons de la dessiccation par une compresse imbibée de sérum physiologique isotonique à 37°C.

## 2 - Expérimentations en conditions chroniques

Nous avons utilisés 18 lapins pour ce type de manipulation.

Les électrodes sont fixées à demeure sur la région gastroduodénale au cours d'une laparotomie classique effectuée dans les conditions aseptiques sur l'animal anesthésié. Les faisceaux de fil constituant les électrodes sont acheminés en région dorsale par un trajet sous-cutané. Les plans musculaires sont suturés au catgut n° 4, le plan cutané au fil de soie tressé (ETHICON n° 3). Deux points de suture referment l'ouverture dorsale. Une couverture antibiotique est assurée pendant les quatre premiers jours postopératoires.

La vagotomie transthoracique est pratiquée une semaine après la mise en place des électrodes. Après induction de l'anesthésie par le pentobarbital, on pratique une intubation de la trachée artère de l'animal. L'accès à la cavité pleurale se fait par le huitième espace intercostal droit. L'animal est mis sous respiration artificielle dès l'ouverture du thorax. Les deux nerfs vagues sont disséqués le long de l'oesophage. Un fragment de nerf d'au moins 1 cm est prélevé entre deux fils de ligature. Selon le cas, un ou les deux nerfs sont sectionnés. Les côtes sont ensuite rapprochées par des fils de soie tressés et les plans musculaires et cutané sont suturés. Un traitement antibiotique est effectué pendant les quatre jours suivant l'opération.

L'animal est maintenu dans des conditions de vie aussi proches que possible des conditions normales d'élevage. Le sujet opéré évolue dans une cage expérimentale munie d'un dispositif permettant de contrôler son temps de présence à la mangeoire.

Il s'agit d'une diode émettrice d'infrarouge et d'un transistor récepteur ; l'interruption du faisceau déclenche, par l'intermédiaire d'un amplificateur, la déviation d'une plume de l'enregistreur.

## II - TECHNIQUES D'ENREGISTREMENT

### 1 - Electrodes de réception

Pour recueillir l'activité EMG dans les conditions expérimentales aiguës, nous utilisons des électrodes de succion et des électrodes intrapariétales. Seules ces dernières sont employées et fixées à demeure pour enregistrer l'activité chez l'animal éveillé.

Les électrodes de succion sont constituées d'un mince catheter de polyéthylène où règne un léger vide et dans lequel est introduit un fil de cuivre émaillé de 140  $\mu$  de diamètre. Un micromanipulateur permet de les guider sur la structure interrogée.

Les électrodes intrapariétales sont composées de trois fils d'acier émaillé de 150  $\mu$  de diamètre et de 2 m de long, torsadés puis enrobés de silicone médical (RHODORSIL) qui forme une gaine isolante. Le silicone sèche à l'air libre en quelques heures. Les fils sont dénudés sur 2 à 3 mm, à 1 cm de leur extrémité, puis stérilisés en chaleur sèche. Nous utilisons également un second type d'électrodes constituées de trois fils de nickel-chrome émaillé, de 100  $\mu$  de diamètre, qui ne sont pas gainés de silicone. Dans tous les cas, chaque fil d'un triplet est introduit

par l'extrémité portant la partie dénudée dans la paroi musculaire du viscère à l'aide d'une aiguille hypodermique. On veille à ce que la partie dénudée de 2 mm demeure enfouie dans le muscle. L'extrémité émaillée est repliée en forme de boucle autour du fil pour en assurer le maintien. Les trois points de réception sont généralement situés à 2 mm de distance les uns des autres sur la même circonférence. Une variante consiste à insérer les extrémités en triangle, deux d'entre elles l'étant sur la même circonférence. Le fait de disposer trois fils très proches permet d'effectuer des enregistrements bipolaires et de sélectionner les meilleurs couples de fils. La gaine de silicone, bien tolérée par l'animal, renforce l'isolement électrique des fils d'acier émaillé et évite leur enchevêtrement. Elle assure au faisceau une souplesse qui limite les possibilités de rupture ou de pliure.

Dans tous les cas, l'électrode indifférente est une aiguille hypodermique placée dans la cuisse de l'animal.

## 2 - Amplification et visualisation des activités EMG

Les variations de potentiels recueillies en enregistrement bipolaire sont amplifiées par un amplificateur BECKMAN R6II dont la bande passante est comprise entre 0 et 300 Hz de façon à ne pas atténuer les phénomènes électriques lents. Chez l'animal éveillé, nous maintenons cette exigence sauf dans quelques cas où des artéfacts perturbant le tracé sont supprimés par un filtre passe haut éliminant les fréquences inférieures à 0,04 Hz. Les activités électriques sont visualisées grâce à un enregistreur BECKMAN R6II muni de quatre plumes à inscription curvili-

néaire. Selon l'étalement souhaité du phénomène, nous faisons défiler le papier d'enregistrement à des vitesses comprises entre 0,025 et 200 mm/s.

### III - TECHNIQUES HISTOLOGIQUES

La structure de la région gastroduodénale du Lapin est étudiée en microscopie optique. La région gastroduodénale est prélevée immédiatement après le sacrifice de l'animal en sectionnant l'intestin à 2 cm en aval du pylore et l'estomac au delà de la scissure angulaire. On ligature les deux extrémités de l'échantillon et on injecte du fixateur (picroformol de BOUIN) dans la lumière. Les pièces sont ainsi fixées dans une forme proche de leur forme anatomique. Après déshydratation classique dans l'alcool, elles sont incluses dans la paraffine. On effectue des coupes sériées, sagittales ou frontales, de 5  $\mu$ . Une coupe tous les 100  $\mu$  est montée sur lame et colorée au Trichrome de MASSON. Certaines d'entre elles sont projetées et décalquées afin de suivre l'organisation des couches musculaires.



## CHAPITRE I

## ACTIVITES ELECTROMYOGRAPHIQUES (EMG) DE LA REGION GASTRODUODENALE

## I - ACTIVITES EMG DE LA REGION ANTROPYLORIQUE

1 - Résultats

En vue d'interpréter correctement les activités enregistrées chez l'animal éveillé par des électrodes bipolaires implantées, il nous paraît nécessaire de les comparer à celles plus ponctuelles recueillies par des électrodes de succion. Celles-ci sont placées directement sur l'estomac et ne sont utilisées que sur des animaux anesthésiés.

A - Enregistrements réalisés dans les conditions expérimentales aiguës

Au début de la période d'enregistrement, l'électrode de succion recueille des variations lentes de potentiel, d'une durée de 5 s, qui se produisent à la fréquence de 10 à 12 par minute (fig. 4 A). Au bout de 40 mn, les ondes lentes, d'une durée de 10 s, prennent une forme complexe ; elles apparaissent à la fréquence de 6 par minute (fig. 4 B). Puis elles deviennent régulières ; leur durée varie de 12 à 15 s, leur rythme se stabilise autour de 4 à 5 par minute. Des salves de potentiels se greffent au sommet des ondes lentes (fig. 4 C et D). Elles sont constituées de 2 à 3 potentiels de pointe dont l'amplitude est

Ant.

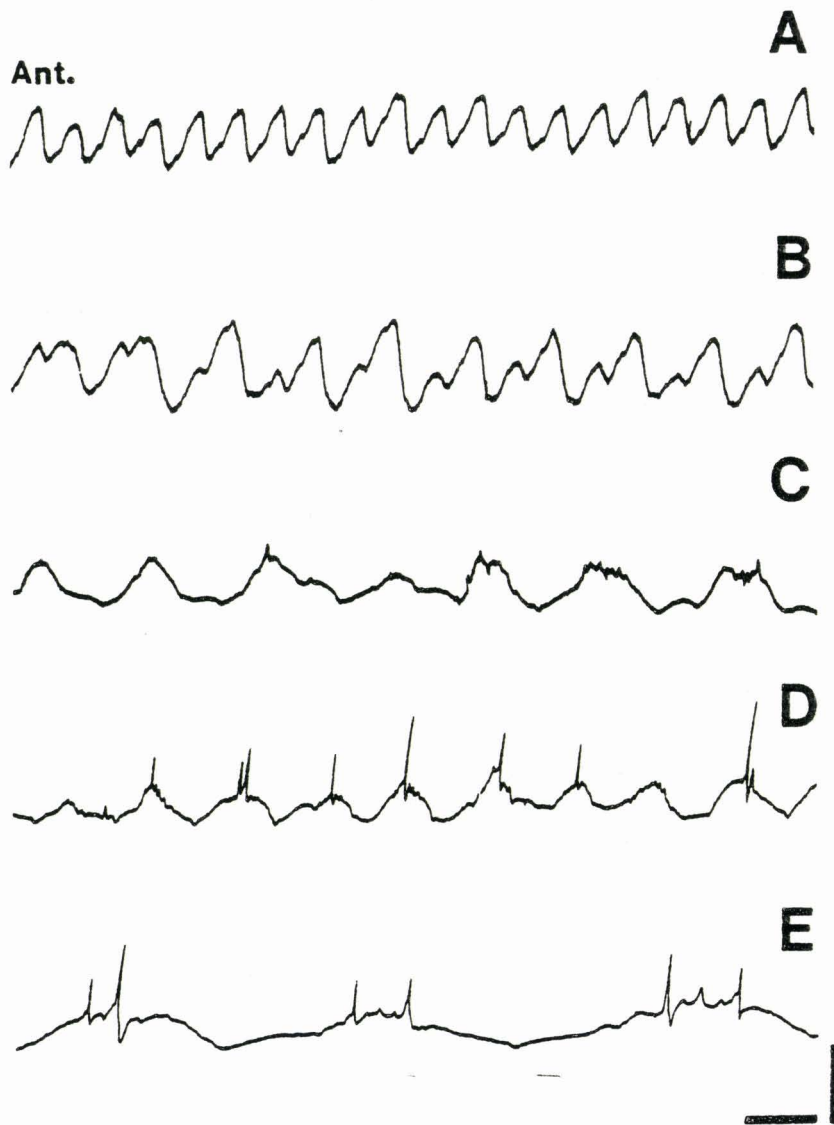


Figure 4

EMG de l'antré de Lapin recueilli, en conditions expérimentales aiguës, à l'aide d'électrodes de succion.

Ant. : activité électrique antrale.

A - Ondes lentes d'une durée de 5 s recueillies au début de l'enregistrement.

B - Ondes lentes d'une durée de 10 s recueillies 40 mn plus tard.

C - L'évolution de la forme des ondes lentes se poursuit. Les ondes lentes ont une durée de 12 à 15 s. On note l'amorce de potentiels de pointe au sommet des dernières ondes lentes.

D - Des potentiels de pointe caractérisant l'activité rapide antrale apparaissent au sommet des ondes lentes.

E - L'activité rapide antrale est constituée de potentiels monophasiques précédés d'un prépotentiel. On note dans les salves, la présence de potentiels avortés.

Etalonnages : amplitude : 2 mV

temps : 10 s (A, B, C, D)

4 s (E)

d'abord faible. Leur durée est de 4 s et leur fréquence de 5 par minute. La figure 4 E montre que les potentiels de pointe, d'une amplitude de 2 mV, sont souvent précédés par un prépotentiel. Sur la même préparation et avec les mêmes paramètres d'enregistrement, le tracé recueilli par les électrodes intrapariétales ne présente pas d'ondes lentes. Les activités électriques rapides sont semblables à celles obtenues par les électrodes de succion. La fréquence maximale des salves est de 5 par minute, ce qui correspondrait à la présence d'une salve au sommet de chaque onde lente.

#### B - Enregistrements réalisés dans les conditions expérimentales chroniques

L'activité électromyographique de l'ancre est caractérisée par des salves de potentiels d'une durée de 5 à 10 s, qui apparaissent au rythme de 1 à 5 par minute (fig. 5 A). Elles sont formées de 5 à 10 potentiels dont la fréquence est de 1 à 2 par seconde et dont l'amplitude varie de 0,75 à 1 mV. Il s'agit le plus souvent de potentiels polyphasiques de 50 à 400 ms de durée (fig. 5 B). Ces activités rapides de salves sont greffées sur des ondes lentes de 0,25 mV d'amplitude, parfaitement identifiables parce que nous utilisons une bande passante de 0 à 300 Hz. On enregistre rarement d'ondes lentes pures, sans potentiels de pointe. Les ondes lentes que montre la figure 6 A sont nettement visibles car les phénomènes lents ne sont pas filtrés. Elles sont atténuées et différenciées mais encore décelables sur les tracés lorsque la constante de temps est au maximum de 4 s (bande passante de 0,04 à 300 Hz).

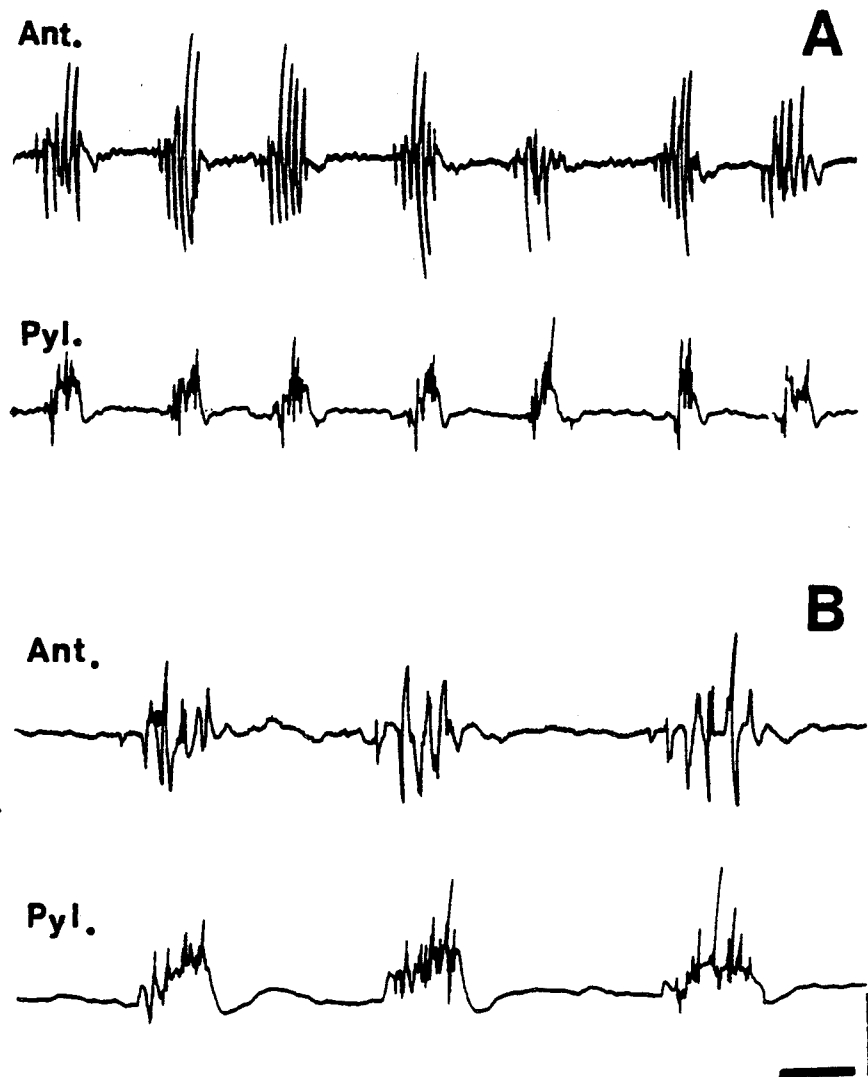


Figure 5

EMG de la région antropylorique du Lapin recueilli, en conditions expérimentales chroniques, par des électrodes intrapariétales.

Ant. activité électrique antrale.

Pyl. : activité électrique pylorique.

A - Salves de potentiels de pointe caractéristiques de l'activité de l'antra et du pylore. Les ondes lentes sur lesquelles se greffent les salves de potentiels sont bien visibles sur le tracé pylorique. En général, on n'observe pas d'ondes lentes à l'état pur entre les salves.

B - Enregistrements réalisés à une vitesse 2,5 fois plus élevée pour montrer la forme le plus souvent polyphasique des potentiels.

Etalonnages : amplitude : 0,5 mV  
 temps : 10 s (A)  
 4 s (B)

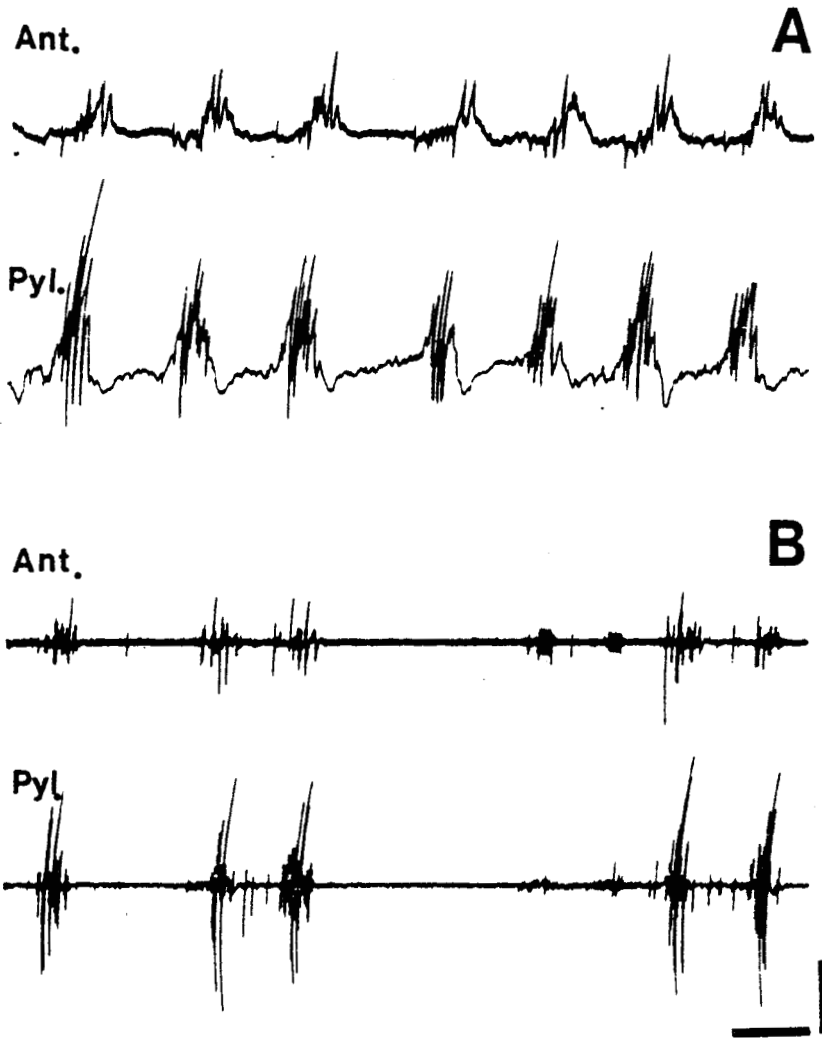


Figure 6

Influence de la bande passante de l'amplificateur sur la configuration des activités recueillies par électrodes intrapariétales implantées à demeure.

Ant. : activité électrique antrale.

Pyl. : activité électrique pylorique.

A - L'activité EMG de l'antré et du pylore est enregistrée par l'intermédiaire d'amplificateurs dont la bande passante est comprise entre 0 et 300 Hz.

B - Enregistrement des mêmes activités lorsque la bande passante des amplificateurs est comprise entre 40 et 300 Hz.

Etalonnages : amplitude : 0,5 mV  
temps · 10 s



Au-delà, les ondes lentes ne sont plus visualisées comme le montre la figure 6 B.

L'activité électrique recueillie sur le pylore se caractérise par des salves de potentiels d'une durée de 5 à 7 s, se répétant rythmiquement à la fréquence de 1 à 5 par minute (fig. 5 A). Chaque salve comprend 5 à 10 potentiels d'une durée de 50 à 100 ms, de 0,5 à 1,5 mV d'amplitude et d'une fréquence de 2 à 4 par seconde (fig. 5 B). Elle naît à partir d'une onde lente bien individualisée dont l'amplitude atteint 0,3 mV et la durée 7 s. On recueille rarement des ondes lentes à l'état pur, dépourvues de potentiels de pointe.

## 2 - Discussion

### A - Les ondes lentes

L'utilisation d'électrodes de succion et d'un amplificateur à liaison continue permet de recueillir sur l'antra de Lapin des ondes lentes périodiques, de forme identique à celle des ondes lentes intestinales. Leur durée est cependant quatre fois plus grande et leur fréquence quatre fois plus faible.

L'antra de Lapin fait ainsi partie du groupe des muscles lisses à potentiel de membrane oscillant défini par GONELLA (1978). Il constitue avec l'antra de Cobaye et de Rat, l'intestin grêle de toutes les espèces sauf le Cobaye et les muscles lisses du côlon des Carnivores, un sous-groupe de muscles lisses présentant des ondes lentes permanentes. Les muscles lisses de l'autre sous-groupe : le corps et l'antra gastriques des Carnivores, du Porc, du Singe et de l'Homme, présentent des potentiels d'action à plateau formés de deux composantes. La

première est une dépolarisation de 1 à 2 s suivie d'une repolarisation partielle ; la seconde prend la forme d'un plateau suivi d'une repolarisation lente. Ces phénomènes lents caractérisent le rythme électrique de base encore appelé BER (Basal Electrical Rhythm des Anglo-saxons) ou potentiels pacesetters.

La genèse des ondes lentes gastriques est peu connue et encore discutée. En ce qui concerne l'intestin, les ondes lentes auraient leur origine au niveau des fibres musculaires longitudinales (CONNOR et coll., 1977) ou de certaines cellules de la couche circulaire situées au voisinage immédiat de la couche longitudinale (TAYLOR, DANIEL et TOMITA, 1975). Elles sont dues à des dépolarisations lentes périodiques qui sont la propriété intrinsèque des fibres musculaires lisses. La fréquence du rythme électrique de base est réglée par les cellules dont le rythme de dépolarisation spontanée est le plus élevé. Ces cellules sans particularité anatomique, appelées pacemakers, génèrent des ondes lentes qui modifient le champ électrique de leurs voisines et provoquent leur dépolarisation. A l'état pur, les ondes lentes ne sont pas accompagnées de contractions (GONELLA, 1967). En dépolarisant les cellules jusqu'à un seuil critique, elles permettent le déclenchement des potentiels de pointe.

Il est difficile d'expliquer la courte durée et le rythme élevé des ondes lentes recueillies au début des enregistrements. Sur l'intestin IN VITRO, l'augmentation de la température du milieu de survie entraîne l'accélération du rythme des ondes lentes (GONELLA, 1970). On peut invoquer l'effet température sur nos préparations aiguës dont l'équilibre thermique n'est pas encore atteint, du fait des perturbations certainement

apportées par les interventions chirurgicales, dont la décortication. On peut aussi imaginer que le rythme élevé résulte de l'enregistrement de deux sources oscillantes plus ou moins en opposition de phase, dont la coïncidence se produirait progressivement. Mais au fur et à mesure de l'évolution des tracés, nous n'observons pas d'augmentation de l'amplitude des ondes lentes et par ailleurs, nous n'expliquons pas l'augmentation de leur durée.

On peut s'étonner de ne pas recueillir d'ondes lentes à l'aide d'électrodes intrapariétales en conditions expérimentales aiguës, alors qu'une électrode de succion voisine les détecte. La différence entre les résultats obtenus par les deux types d'électrodes n'est pas à imputer aux conditions d'amplification qui sont rigoureusement identiques. La lésion provoquée par l'implantation des électrodes intrapariétales explique l'impossibilité d'obtenir des ondes lentes avec ce type d'électrodes en conditions expérimentales aiguës. Nous n'obtenons jamais, dans les conditions expérimentales chroniques, un enregistrement correct des ondes lentes dans les 24 heures qui suivent la mise en place de ces électrodes. Le rapport signal-bruit s'améliore ensuite très rapidement car la formation d'un tissu cicatriciel autour de l'électrode favorise la transmission du signal électrique. On enregistre alors des ondes lentes soit à l'état pur, soit surchargées d'activités rapides. Ce n'est pas parce que les électrodes intrapariétales ne recueillent pas d'ondes lentes qu'il faut conclure à leur absence. Les enregistrements obtenus par les électrodes de succion prouvent leur existence sur l'antrum et le pyllore.



## B - Les potentiels de pointe

Les électrodes de succion recueillent des potentiels de pointe monophasiques, de polarité positive, souvent précédés par un prépotentiel. Extracellulaires, elles enregistrent l'activité de plusieurs cellules. Le vide réalisé dans l'extrémité du tube de polyéthylène attire au contact de l'électrode une population de fibres musculaires dont la membrane, lésée par l'ischémie ou la dépression, est dépolarisée et dont le potentiel est par conséquent annulé. L'électrode enregistre alors à travers leur membrane, le potentiel des cellules intactes immédiatement voisines, diminué de l'effet de shunt du liquide extracellulaire. Le potentiel recueilli est un potentiel de démarcation, fraction du potentiel intracellulaire, de même polarité positive (DANIEL, 1965 ; KOBAYASHI, PROSSER et NAGAI, 1967). Sa forme, lorsqu'elle est simple, traduit une activation synchrone des éléments musculaires (TALO et CSAPO, 1970). L'activité enregistrée est celle d'une population de cellules se comportant comme un seul générateur : l'existence de zones de moindre résistance électrique ou nexus, entre les cellules musculaires, montrée par DEWEY (1965) et TAXI (1965) explique ce fonctionnement syncytial. Les prépotentiels caractérisent l'activité des cellules pacemakers (BERGER et DAHL, 1974).

Les potentiels de pointe recueillis par les électrodes pariétales, quelquefois biphasiques, sont généralement polyphasiques, groupés en salves, identiques à l'activité observée par RUCKEBUSCH, GRIVEL et SANTINI (1970) et ROCHE et SANTINI (1970). Leur forme s'explique par le mode d'enregistrement bipolaire : le tracé biphasique signifie qu'une onde de dépolarisation se déplace le

long d'un même faisceau musculaire et passe successivement sous les deux électrodes. En fait, de l'observation plus fréquente de potentiels polyphasiques, on déduit que les électrodes recueillent le plus souvent la résultante d'ondes de dépolarisation se propageant sur plusieurs faisceaux en contact avec elles. Nous n'avons pas réalisé d'enregistrements mécanographiques de la motricité antrale, qui de toute façon auraient reflété les variations globales de la pression intragastrique. Mais on sait que l'activité rapide de potentiels de pointe précède le phénomène mécanique. Elle est ainsi le signe d'une contraction qui se propage ou qui est localisée au point d'implantation des électrodes.

C - Le rythme électrique de base existe-t-il sur l'estomac de Lapin ?

Par ce terme, on désigne l'oscillation périodique du potentiel de membrane en l'absence de contraction. C'est l'activité électrique de contrôle de DANIEL et IRWIN (1968) qui peut être ou non surchargée d'une activité rapide de potentiels de pointe génératrice de la contraction. Dans les conditions expérimentales chroniques, la variation du rythme des activités gastriques, de 1 à 5 salves par minute, fait douter de l'existence permanente du rythme électrique de base, absent même pour ROCHE et SANTINI (1970). Pour des activités se succédant à la fréquence de 5 par minute, on peut supposer que le rythme électrique de base est présent : chaque onde lente est surchargée d'une salve de potentiels de pointe. Lorsque la fréquence des salves est de une par minute, deux hypothèses sont possibles.

Le silence électrique entre deux salves consécutives est réel et on doit admettre que les fibres musculaires gastriques chez le Lapin n'ont pas les propriétés d'oscillateur qui caractérisent celles, par exemple, de l'intestin grêle. Ou le silence électrique n'est qu'apparent et les électrodes manquent à recueillir, dans l'intervalle, deux ou trois ondes lentes de trop faible amplitude. Nous penchons pour cette dernière hypothèse car dans les conditions expérimentales aiguës, une fois la préparation stabilisée, nous recueillons, par électrodes de succion, un rythme électrique de base : des ondes lentes apparaissent, surchargées ou non de potentiels de pointe, à un rythme régulier de 4 à 5 par minute.

## II - ORGANISATION DE L'ACTIVITE EMG DE LA REGION GASTRODUODENALE CHEZ L'ANIMAL EVEILLE.

### 1 - Enregistrements réalisés chez l'animal à jeun

#### A - Résultats

##### a) - Enregistrements réalisés en un point de ..... l'antre ou du pylore .....

La motricité antropylorique est étudiée au cours de la journée chez les animaux maintenus à jeun depuis la veille. Elle varie selon les sujets et les jours d'enregistrement. La fréquence moyenne des salves est le plus souvent de 15 (8 cas) ou de 20 (9 cas) par dix minutes mais elle peut être plus

faible, 10 (2 cas) ou plus élevée, 30 (3 cas) par dix minutes. Chez un même lapin, les salves recueillies sur l'antra ont un rythme moyen de 16,8 par dix minutes, généralement plus élevé que celui des salves pyloriques (14,7 par dix minutes) : 13 p. 100 des salves antrales ne se propagent pas jusqu'au pylore où sont alors observées seulement des ondes lentes. Leur fréquence évolue au cours des 8 heures d'enregistrement quotidien entre les valeurs extrêmes de 9 à 28 par dix minutes. Elle est maximum à deux moments de la séquence d'enregistrement : en fin de matinée, pendant 70 mn et avant 16 heures pendant 40 mn. Entre ces deux périodes d'intense activité, la fréquence des salves n'est pas constante et varie entre 9 et 19 par dix minutes. Dans ce cas, les salves sont groupées par 2 ou 3, ou isolées (fig. 7 A) ; l'activité cesse pendant 20 secondes à plusieurs minutes, ce qui explique la valeur basse de la fréquence moyenne, d'à peine 10 salves par dix minutes. Dans le second cas, le doublement de la fréquence moyenne résulte de l'augmentation de la fréquence des salves, mais surtout de l'allongement des périodes d'activité (fig. 7 B). La variabilité de l'activité EMG antrale est montrée sur la figure 8. Sept à huit pics successifs et aléatoires traduisent les variations intermittentes de la motricité en dehors des deux périodes d'intense activité de 11 heures et de 16 heures. On y voit que le rythme moyen de l'activité pylorique est plus lent que celui de l'activité antrale. Cette différence s'explique par le fait que toutes les salves antrales ne se propagent pas jusqu'au pylore.

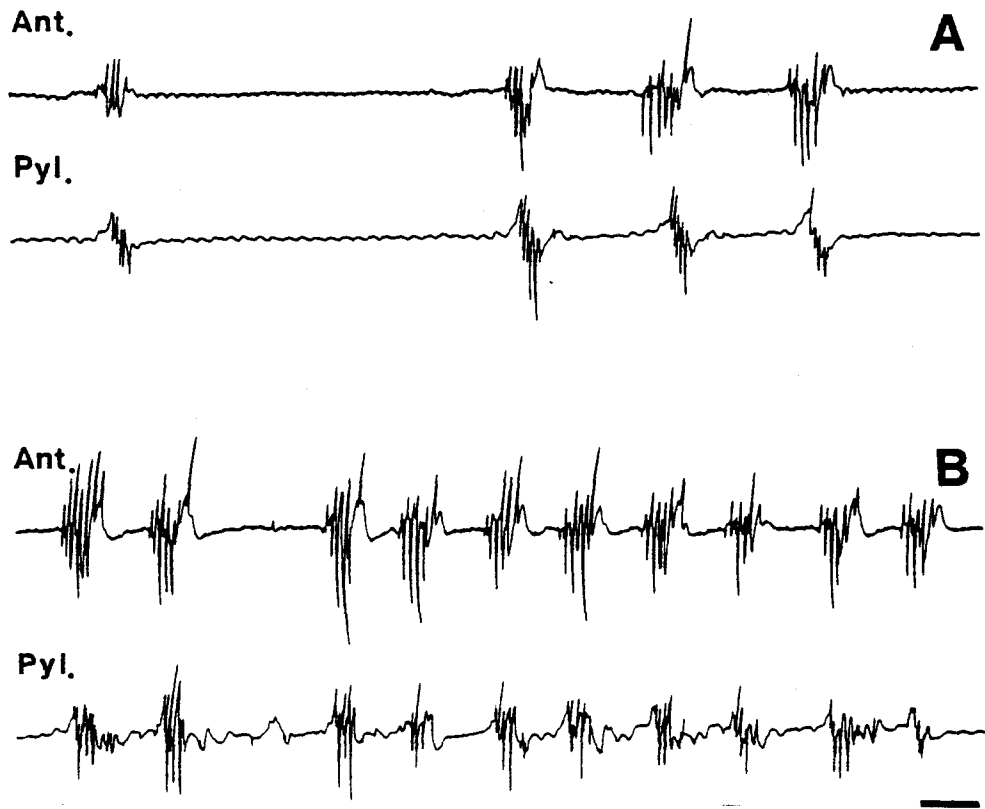


Figure 7

Activité EMG recueillie sur la région antropylorique dans les conditions expérimentales chroniques chez un même animal.

Ant. : activité électrique antrale.

Pyl. : activité électrique pylorique.

A - Les salves de potentiels se présentent par groupes de 2 ou 3 ou restent isolées. Leur rythme de base est lent. Les phases de repos durent quelques dizaines de secondes à quelques minutes.

B - Les salves de potentiels sont groupées et leur fréquence de décharge est élevée. Le rythme de base est élevé. Les phases de repos sont de courte durée.

Etalonnages : amplitude : 0,5 mV

temps : 10 s



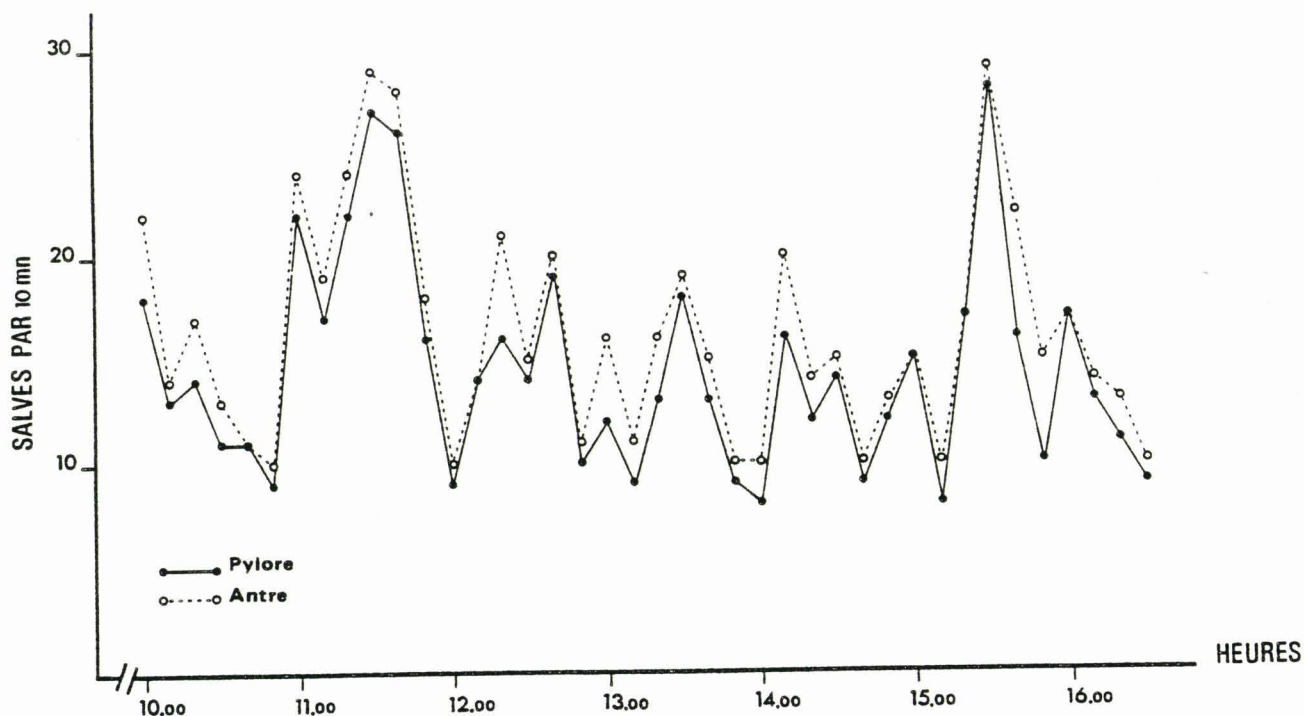


Figure 8

Variations du rythme de base de l'activité EMG antropylo-rique recueillie au cours d'une période de jeûne. L'enregistre-ment débute à 10 h du matin sur un animal à jeun depuis 24 h et se termine à 16 h 30. L'activité est appréciée par le nombre de salves par 10 mn.

La représentation graphique met en évidence deux pics principaux entre 11 h et 12 h et entre 15 h et 16 h, dont les valeurs atteignent 27 et 28 salves par 10 mn. Entre ces deux pics, la fréquence varie entre 9 et 18 salves par 10 mn. La courbe de l'évolution de la fréquence des salves recueillies sur l'antre est toujours située au-dessus de celle concernant le pylore. Effectivement, 13 p. 100 des salves antrales ne se propagent pas au pylore, d'où l'existence d'un rythme de base pylorique relativement plus lent. L'irrégularité du rythme de base est une caractéristique de l'activité antropylo-rique du Lapin. L'activité rapide reste importante même en période de jeûne prolongé.



- b) - Enregistrements réalisés en plusieurs  
 .....  
 points de l'antra, le long des courbures  
 .....

L'ensemble des résultats obtenus chez 13 lapins porteurs d'électrodes sur la grande ou la petite courbure, à des distances variables du pylore permet d'avoir une idée sur la configuration des activités EMG et la propagation de l'onde contractile sur toute la longueur de l'antra.

Sur la grande courbure, les électrodes situées sur le corpus, à 6 cm du pylore, ne recueillent aucune activité électrique. Entre 5 et 6 cm en amont du pylore, nous n'enregistrons que des ondes lentes d'une durée de 5 à 7 s et d'une amplitude de 150  $\mu$ V (fig. 9 A). Sur le reste de l'antra, les ondes lentes sont surchargées de potentiels de pointe dont l'amplitude est généralement plus élevée, lorsqu'ils sont recueillis par les électrodes plus distales, voisines du sphincter (fig. 9 B). La propagation des activités antrales se fait dans le sens oral-aboral (fig. 10). Leur vitesse apparente augmente : respectivement de 0,4 cm/s et de 0,8 cm/s dans les zones proximale et médiane de l'antra, elle atteint 2 cm/s dans sa zone distale (tableau 1).

Sur la petite courbure, les caractéristiques des activités sont identiques à celles recueillies sur la grande courbure. Aucune activité électrique n'est enregistrée à 3 cm du pylore et en amont de ce site. Entre 2 et 3 cm en amont du pylore, les électrodes recueillent des ondes lentes, à une fréquence de 1 à 5 par minute. Sur les deux derniers centimètres de l'antra, les ondes lentes sont surchargées de salves de potentiels dont l'amplitude augmente d'autant plus que l'électrode réceptrice est proche du pylore (fig. 9 C). La vitesse de pro-

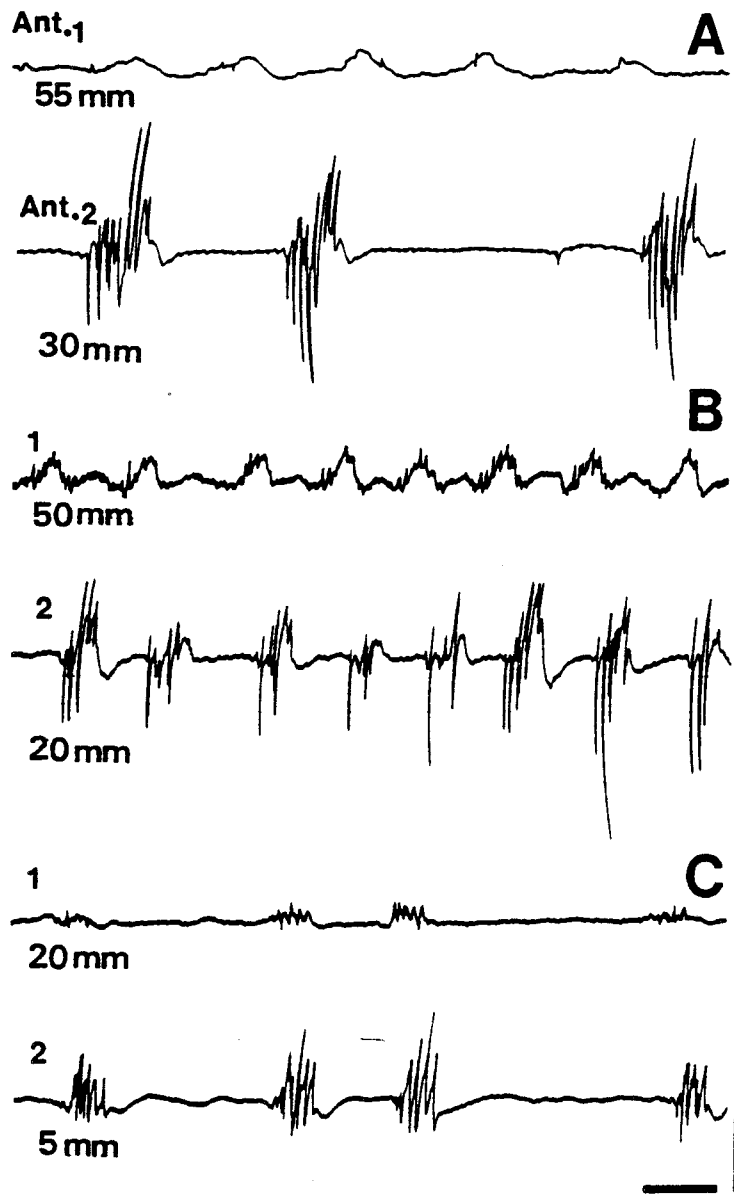


Figure 9

Activité EMG de l'antré recueillie sur les grande (A et B) et petite (C) courbures.

A et B - En A, l'activité EMG est recueillie en deux points de l'antré situés respectivement à 55 mm (Ant. 1) et 30 mm (Ant. 2) en amont du pylore.

En B, l'activité EMG est recueillie en deux points de l'antré situés respectivement à 50 mm (1) et 20 mm (2) en amont du pylore.

A 55 mm du pylore, nous n'enregistrons que des ondes lentes, alors qu'à 50 mm, on observe la présence de potentiels de faible amplitude au sommet des ondes lentes. Les potentiels au sein des salves ont une amplitude plus élevée lorsqu'ils sont recueillis par les électrodes distales, voisines du sphincter

C - L'activité EMG est recueillie sur la petite courbure de l'estomac à 20 mm (1) et 5 mm (2) du pylore. Les salves de potentiels prennent naissance à 20 mm en amont du pylore. L'amplitude des potentiels recueillis croît d'autant plus que l'électrode réceptrice est plus proche du pylore.

Etalonnages : amplitude : 0,5 mV  
temps : 10 s



distance mesurée sur la grande courbure (cm)	zone antrale	vitesse (cm/s)
5 à 3,5	proximale	0,4
3,5 à 2	médiane	0,8
2 à 0	distale	2

distance mesurée sur la petite courbure (cm)	zone antrale	vitesse (cm/s)
2 à 1,5	proximale	0,5
1,5 à 0	distale	1,5

Tableau 1

Vitesses de propagation apparente des salves recueillies sur les grande et petite courbures. Les zones antrales sont définies par rapport au pylore pris comme origine des distances.



pagation apparente, de 0,5 cm/s dans la zone proximale, augmente à 1,5 cm/s dans la zone distale (tableau 1).

c) - Relations chronologiques entre les activités  
 .....  
 EMG de l'antrae, du pylore et du duodénum  
 .....

Nous parlons de séquences complètes lorsqu'on enregistre des activités successives sous toutes les électrodes de l'antrae, du pylore et du duodénum.

Si la propagation apparente des activités antrales est nette sur les parties proximale et médiane de l'antrae, il n'est pas toujours possible d'apprécier la vitesse de propagation de l'onde contractile dans la zone distale correspondant aux deux derniers centimètres de l'antrae sur la grande courbure. Chez le même lapin, d'une séquence antrale à l'autre, on observe deux modalités : les salves recueillies par deux électrodes de la zone distale sont légèrement décalées l'une par rapport à l'autre (fig. 10), ou il est impossible de distinguer un délai significatif entre elles (fig. 11). Dans le premier cas, l'activité pylorique est seulement synchrone de celle recueillie par l'électrode antrale la plus distale. Dans le second, on observe une simultanéité dans l'apparition des activités recueillies dans toute la zone distale et sur le pylore. L'activité duodénale caractérisée par 2 à 3 bouffées de potentiels d'action, de 4 à 5 s de durée, est contemporaine de la salve pylorique ou parfois la précède. L'activité duodénale manque alors que l'antrae et le pylore sont spontanément actifs (fig. 11 B). Seules les électrodes antrales recueillent une activité en salves et le tracé pylorique montre une onde lente, tout se passe comme si la propagation de l'onde contractile est limitée à l'antrae (fig. 12 A). On peut

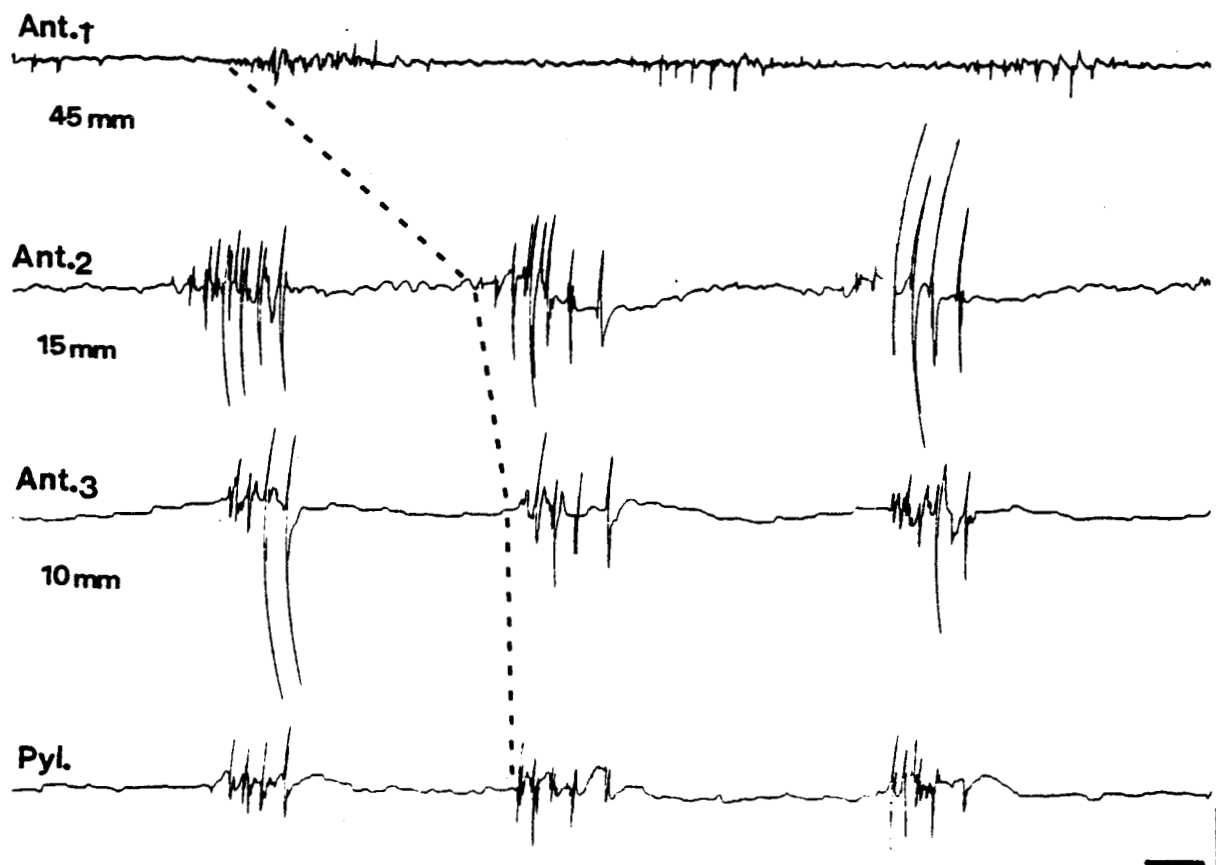


Figure 10

Propagation de l'activité EMG de la région antropylorique le long de la grande courbure.

Les activités sont recueillies en trois points de l'antra situés respectivement à 45 mm (Ant. 1), 15 mm (Ant. 2), 10 mm (Ant. 3) en amont du pylore et sur le pylore (Pyl.).

Dans les zones distale et proximale de l'antra, l'activité EMG est de type péristaltique. L'ordre d'apparition des salves indique un sens apparent de propagation oral-aboral. L'activité EMG du pylore est synchronisée de celle recueillie par l'électrode antrale la plus distale.

Etalonnages : amplitude : 0,5 mV

temps : 10 s

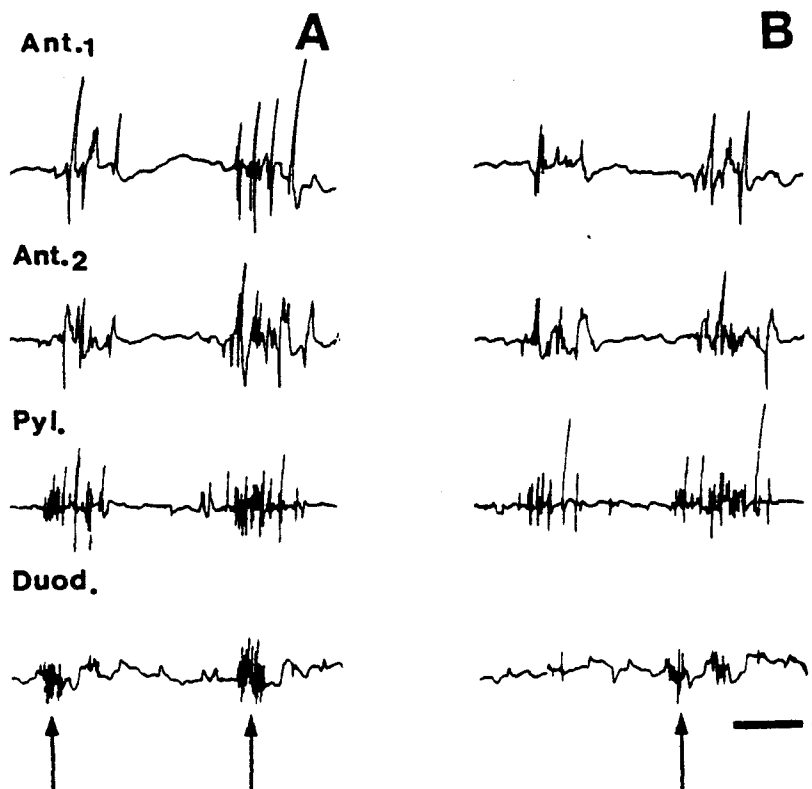


Figure 11

Enregistrement des activités EMG de la région gastroduodénale. Les activités EMG sont recueillies sur l'antra en deux points (Ant. 1, Ant. 2) situés respectivement à 20 et 10 mm du pylore, sur le pylore (Pyl.) et sur le duodénum (Duod.) en un point situé à 10 mm en aval du sphincter.

A - Les séquences d'activités sont complètes. Les activités EMG recueillies dans la zone distale de l'antra et sur le pylore se produisent simultanément. La salve duodénale précède la salve pylorique de 1 s.

B - Une séquence d'activités est incomplète : l'activité EMG du duodénum manque alors que les salves antrales et pylorique sont enregistrées.

Etalonnages : amplitude : 0,5 mV  
temps : 10 s

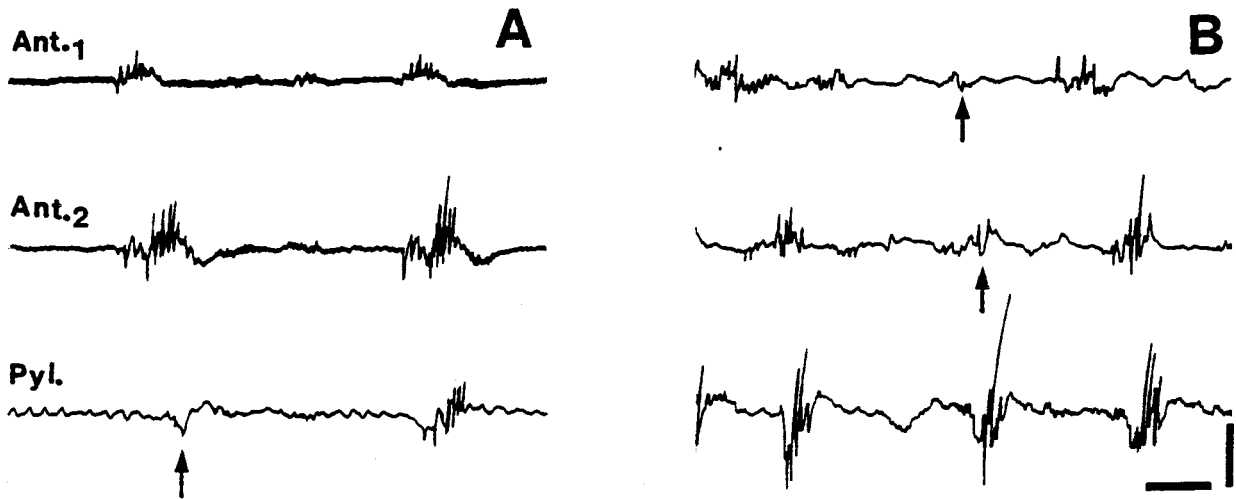


Figure 12

Enregistrement des activités EMG de la région antropylorique. Les activités EMG sont recueillies sur l'antra en deux points (Ant. 1, Ant. 2) situés respectivement à 50 et 20 mm du pylore pour les tracés A et à 37 et 21 mm du pylore pour les tracés B ainsi que sur le pylore (Pyl.).

- A - L'onde contractile ne se propage pas toujours jusqu'au pylore. La flèche souligne l'absence de salve pylorique, alors que des salves antrales sont recueillies par les électrodes plus proximales.
- B - Des salves pyloriques dont les potentiels ont une grande amplitude sont enregistrées en l'absence d'une activation de l'antra. Les flèches soulignent sur l'antra la présence d'une onde lente recueillie à 37 mm du pylore et la naissance de potentiels de pointe sous l'électrode aborale, à 21 mm du pylore.

Etalonnages : amplitude : 0,5 mV

temps : 10 s

penser que ce cas de figure survient lorsque l'amplitude des potentiels d'une salve antrale est faible. Mais on recueille parfois sur le pylore une salve dont les potentiels sont de grande amplitude alors que l'activité antrale est seulement réduite à une onde lente surchargée de potentiels avortés (fig. 12 B). Deux autres types de séquences incomplètes sont montrés sur la figure 13. Une électrode antrale proximale enregistre une activité EMG nettement plus importante que celle située plus en aval, et le pylore reste actif. On peut supposer que l'activation qui naît sous la première électrode s'atténue progressivement, mais est suffisante pour déclencher une faible activité pylorique (fig. 13 A). L'activité en salves est absente : une onde lente apparue sous l'électrode proximale se propage jusqu'au pylore, seul niveau où elle est surchargée de quelques potentiels de pointe (fig. 13 B).

## B - Discussion

### a) - Activité EMG et motricité gastrique .....

Grâce à la mise en place d'électrodes et de jauges de contrainte sur le même estomac, on montre que l'activité EMG précède la contraction (PAPASOVA, ATANASSOVA et BOEV, 1969 ; DANIEL et SARNA, 1976). Chez le Chien, l'amplitude et la durée du plateau qui caractérise le potentiel gastrique sont corrélés à l'intensité de la contraction. L'apparition d'activités rapides sur le plateau est contemporaine d'une forte onde péristaltique (MIOLAN et ROMAN, 1971). Chez l'Homme, l'activité gastrique rapide est composée de potentiels de pointe de forte et faible amplitude ; elle précède une élévation de la pression

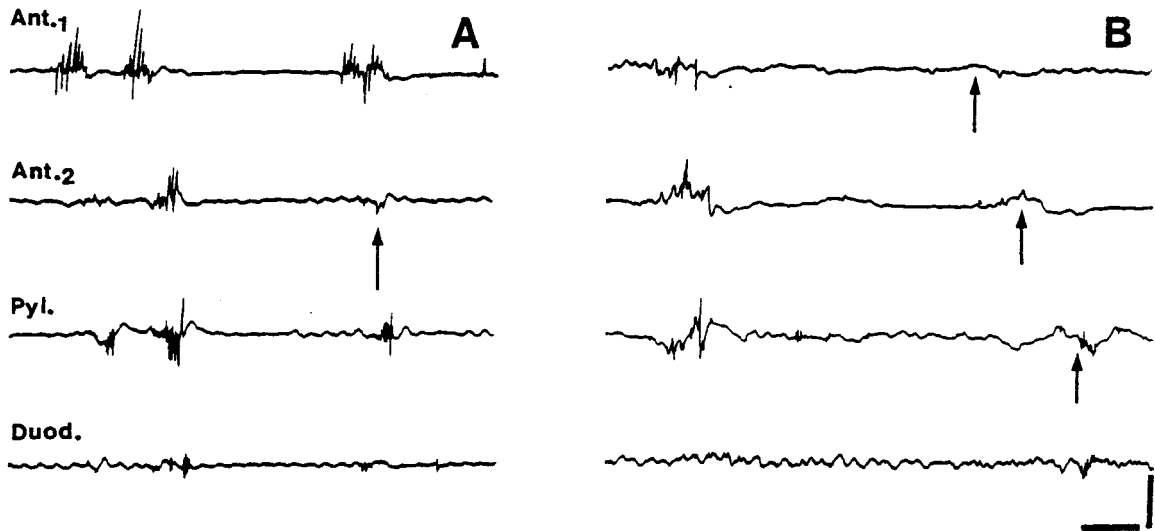


Figure 13

Enregistrement des activités EMG de la région gastroduodénale. Les activités EMG sont recueillies sur l'antré en deux points (Ant. 1, Ant. 2) situés respectivement à 30 et 8 mm du pylore pour les tracés A et à 19 et 12 mm du pylore pour les tracés B, sur le pylore (Pyl.) et sur le duodénum (Duod.) en un point situé à 32 mm (A) et à 40 mm (B) du sphincter.

- A - L'électrode antrale la plus distale (Ant. 2) ne recueille pas de salve de potentiels (flèche) à la différence de l'électrode antrale orale (Ant. 1). On peut supposer que l'activation qui naît à ce niveau ne se propage pas ou s'atténue progressivement.
- B - Une onde lente à l'état pur se propage tout au long de l'antré et jusqu'au pylore en direction orale-aborale (flèches). Sur le pylore quelques potentiels de pointe surchargent l'onde lente.

Etalonnages : amplitude : 0,5 mV

temps : 10 s



intragastrique qui traduit la mise en jeu de la musculature circulaire (MONGES, SALDUCCI et ROMAN, 1969). Comme la décharge de potentiels de faible amplitude ne s'accompagne pas d'une augmentation de la pression intragastrique, ceux-ci caractérisent vraisemblablement l'activation de la seule musculature longitudinale. Ces différences dans l'aspect des activités électriques rapides permettent de préciser quelles sont les couches musculaires qui se contractent. Cette distinction est également possible pour le duodénum de Lapin (GONELLA, 1971) et pour l'oesophage du Chat et du Singe (TIEFFENBACH et ROMAN, 1972). Par contre, sur l'estomac de Lapin, nous ne mettons pas en évidence au sein des salves, de potentiels différents par leur amplitude, qui permettraient de faire une hypothèse sur l'origine de la contraction. L'activité en salves, que nous recueillons sur l'antra, le pylore et le duodénum est seulement le signe d'une contraction de la musculature au point d'enregistrement.

Lorsque plusieurs électrodes recueillent successivement le long de la grande courbure des salves plus ou moins décalées dans le temps, ces séquences complètes traduisent la propagation d'une onde péristaltique. Ce phénomène est parfaitement visible et constant chez le Lapin, dans les zones proximale et médiane de l'antra, entre 50 et 20 mm en amont du pylore. Comme dans les autres espèces, la vitesse de propagation de l'onde augmente en direction aborale, mais l'envahissement de l'antra est plus lent chez le Lapin que chez le Chien où la vitesse atteint 3 à 4 cm/s (DANIEL et CHAPMAN, 1963). Deux cas de figures se présentent alors, qui recourent les résultats électromécanographiques d'EHRLEIN (1975). Nous observons un délai entre l'activité



recueillie à 15 mm du pylore et les activités synchrones recueillies à 10 mm et sur le pylore lui-même. Cette image électromyographique correspond à l'un des deux types de motricité décrit par EHRLEIN lorsque l'onde péristaltique qu'il enregistre sur l'antra se propage successivement au sphincter intermédiaire puis au sphincter pylorique. Il faut alors admettre qu'anatomiquement les 10 derniers millimètres de l'antra représentent le sphincter pylorique et la région située à 20 mm en amont du pylore, le sphincter intermédiaire. Dans le second cas, les salves apparaissent en même temps sous les électrodes situées à 20 mm, à 10 mm en amont du pylore et sur le pylore lui-même ; l'onde péristaltique se propage moins loin. Cette figure correspond au second type de motricité décrit par EHRLEIN, caractérisé par une contraction simultanée des deux sphincters. Tout se passe comme si l'onde péristaltique qui se propage sur l'antra proximal et médian est suivie d'une contraction globale affectant à la fois l'antra distal et le pylore, contraction que l'on pourrait assimiler à la systole antrale de CARLSON.

#### b) - Activité EMG et transit .....

Si les activités EMG témoignent de l'organisation spatio-temporelle des contractions gastriques, peuvent-elles nous renseigner sur le transit gastroduodéal ? Par la confrontation des techniques manométriques et radiographiques, THOMAS (1957) donne une description en deux phases continues mais distinctes de l'évacuation gastrique. Celle-ci commence avant même qu'une augmentation de la pression antrale ne soit détectée ; c'est la période d'évacuation A : sous l'influence de l'onde péristaltique, une partie du contenu gastrique franchit le pylore ouvert. Aucune

augmentation de pression n'est enregistrée car le sphincter n'offre aucune résistance au passage des digesta. Lorsque la contraction atteint le pylore, ce dernier offre une résistance au contenu, dont la partie piégée dans l'antra terminal est soumise à une pression élevée. Tout d'abord la pression est suffisante pour forcer le passage pylorique. C'est la phase d'évacuation B de THOMAS, mais rapidement le sphincter se ferme, mettant un terme au cycle d'évacuation. La contraction du bulbe duodéal se produit et permet la clarification de sa lumière. Il est difficile de localiser les phases A et B de l'évacuation par rapport aux évènements électromyographiques. On peut seulement dire, puisque l'activation simultanée des dix, voire des vingt derniers millimètres de l'antra et du pylore traduit la systole antrale et la fermeture du sphincter, que l'évacuation a déjà eu lieu. Celle-ci serait contemporaine de la propagation de l'onde péristaltique le long de l'antra proximal et médian. Chez l'animal à jeun, l'observation de séquences incomplètes permet-elle de spéculer sur l'existence et l'amplitude de l'évacuation ? On peut supposer que l'enregistrement sur l'antra d'ondes lentes ou d'une faible activité en salves est le témoin d'un transit limité. Mais cela dépend aussi de la consistance du contenu gastrique (EHRLEIN, 1975 ; LAPLACE, LEBAS et RIOPEREZ, 1975). Il est également probable que l'orifice pylorique présente avant sa fermeture une ouverture variable d'une séquence à l'autre (LAPLACE, 1972). L'absence d'une salve pylorique serait en faveur d'une vidange, plus conséquente. La présence d'une salve duodénale, lors d'une séquence complète ou incomplète signifie qu'une contraction à ce niveau pousse plus loin le contenu intestinal. Son défaut ne doit certainement pas toujours signifier un manque absolu de

transit gastroduodéal. Les relations entre activité EMG et transit restent donc imprécises. La mesure du débit s'impose. Une voie possible est la débitmétrie électromagnétique telle qu'elle est utilisée par DARDILLAT et MARRERO (1977), LEVEILLE, PONCET et DARDILLAT (1979) chez le Ruminant. La méthode reste encore qualitative et son adaptation aux petits animaux est difficile.

## 2 - Influence de la prise alimentaire

### A - Résultats

#### a) - Influence de la nature du repas

Le repas de granulés ou de foin est distribué à 9 h 30 et dure une trentaine de minutes. Dans le cas d'un repas de granulés, le début de l'ingestion provoque l'augmentation immédiate du rythme gastroduodéal (fig. 14 A). La fréquence des salves atteint 40 à 50 salves par dix minutes et se maintient à ce niveau pendant tout le repas. L'amplitude des potentiels et la durée des salves antrales et pyloriques sont augmentées dans 13 expériences ou restent inchangées dans 5. Les caractéristiques des salves duodénales ne sont pas modifiées. Toutes les séquences enregistrées pendant la prise alimentaire sont complètes. La fréquence des salves diminue généralement en 40 à 60 mn après le repas, bien que dans 25 p. 100 des enregistrements cette réduction s'installe plus rapidement en 20 mn. Elle se stabilise entre 25 à 35 salves par dix minutes (fig. 15 B). Le retour au rythme préprandial se réalise progressivement en 5 heures et pendant cette période, la fréquence moyenne des salves oscille entre 15 et 25 par dix minutes. Des séquences incomplètes réapparaissent.

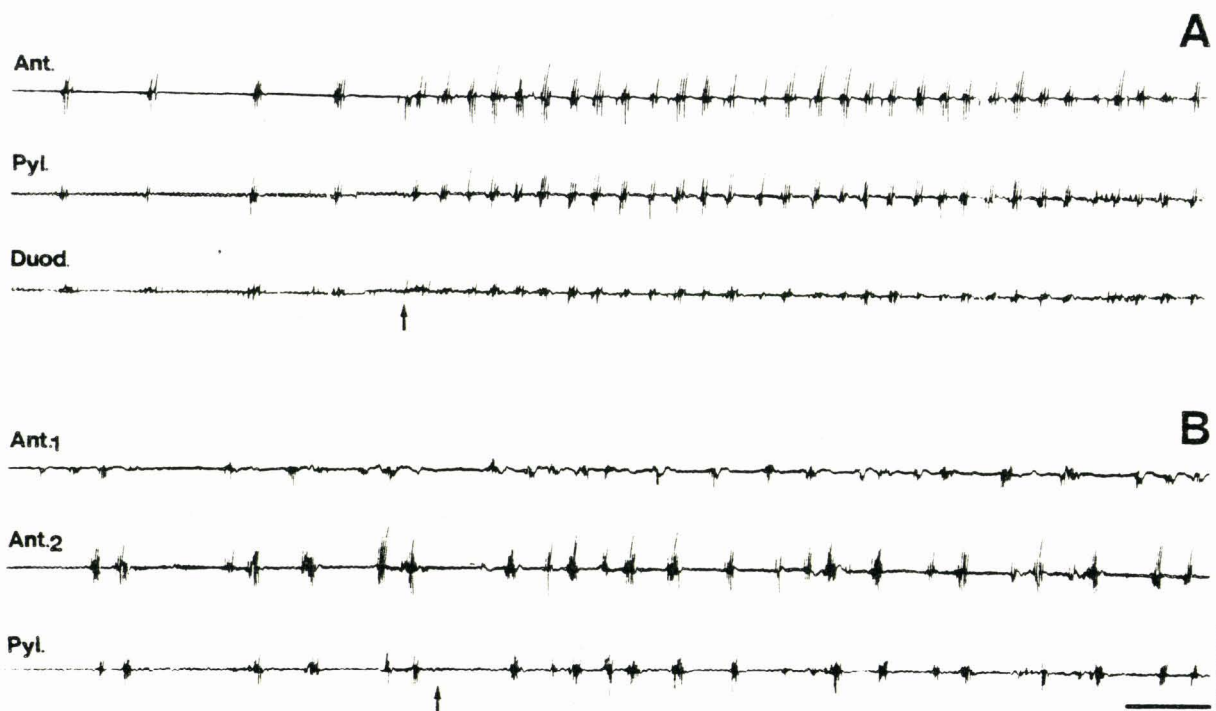


Figure 14

- A - Les activités EMG sont recueillies sur l'antré (Ant.) à 12 mm du pylore, sur le pylore (Pyl.) et sur le duodénum (Duod.) en un point situé à 10 mm du sphincter. La flèche indique le début du repas de granulés, qui s'est poursuivi pendant 30 mn. On note l'accélération immédiate de la fréquence des salves qui atteint très rapidement sa valeur maximale. Les séquences d'activités sont complètes.
- B - Les activités EMG sont recueillies sur l'antré en deux points situés respectivement à 30 mm (Ant. 1) et 8 mm (Ant. 2) du pylore et sur le pylore (Pyl.). La flèche indique le début du repas de foin. L'influence du repas de foin sur le rythme de base est moins spectaculaire. L'augmentation de la fréquence des salves est peu importante et se produit avec une latence de 30 s.

Etalonnages : amplitude : 2 mV

temps : 40 s

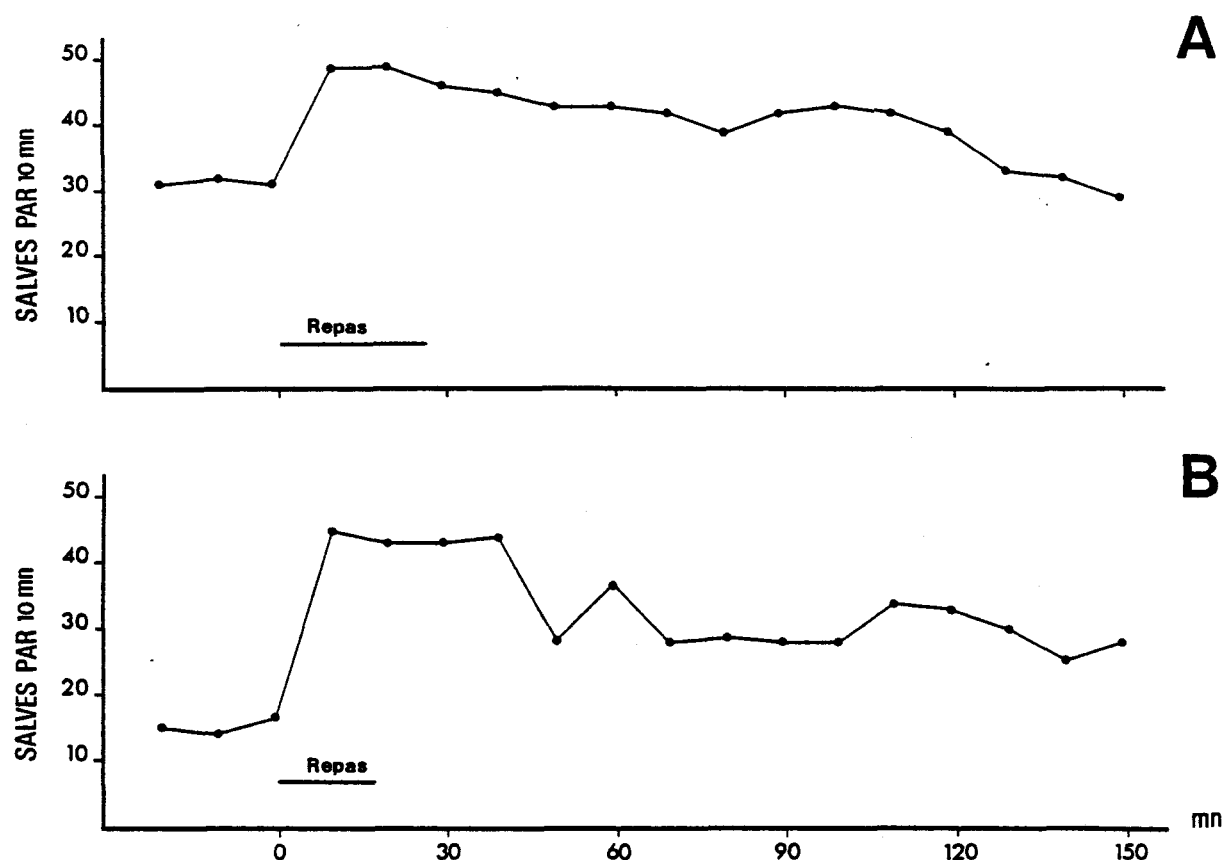


Figure 15

Influence de la prise alimentaire de granulés sur l'activité EMG du pylore.

Le temps en minute est noté sur l'axe des abscisses, le temps 0 représentant le début de la prise alimentaire. L'activité EMG du pylore est appréciée sur l'axe des ordonnées par le nombre de salves recueillies par période de dix minutes.

A - Le rythme de base est élevé (30 salves par 10 mn). La prise alimentaire provoque une augmentation rapide de la fréquence des salves jusqu'à 48 par 10 mn. La diminution de la fréquence en période postprandiale est lente et progressive.

B - Le rythme de base est faible (15 salves par 10 mn). Le repas s'accompagne d'un accroissement rapide et important de la fréquence jusqu'à 45 par 10 mn. La fréquence se maintient en plateau à une valeur élevée, puis décroît rapidement puis plus lentement.

On remarque que, quelle que soit la valeur du rythme de base, la fréquence maximale atteinte au cours du repas est la même et que 150 mn après le début du repas, la fréquence des salves est identique (30 par 10 mn).

Lors d'un repas de foin, l'accélération du rythme initial n'est pas immédiate et se produit avec une latence d'au moins 30 s (fig. 14 B). Elle s'installe progressivement et la fréquence instantanée maximum, de 3 salves par minute, est atteinte en 5 mn dans trois expériences sur trois. A la différence de ce que nous observons au cours du repas de granulés, les caractéristiques électromyographiques des activités antropyloriques ne sont pas modifiées et nous n'enregistrons jamais 100 p. 100 de séquences complètes. La fréquence des salves ne se maintient pas à une valeur élevée : elle diminue avant la fin du repas et le rythme retourne à son niveau préprandial en 30 mn après l'arrêt de la prise alimentaire.

#### b) - Influence du rythme initial .....

Un repas standard de granulés est délivré aux animaux préalablement à jeun, lorsque leur rythme gastrique préprandial a, soit un niveau élevé de 25 à 30 salves par dix minutes (fig. 15 A), soit un niveau faible de 10 à 15 salves par dix minutes (fig. 15 B). Dans les deux cas, nous observons une augmentation de la fréquence des salves qui atteint une valeur de 50 par dix minutes. L'évolution de la fréquence pendant le repas et les 2 heures qui le suivent est comparable, mais le rythme retrouve sa valeur initiale d'autant plus tardivement que celle-ci est plus basse, 2 h 30 dans le premier cas (fig. 15 A), 5 heures dans le second (fig. 15 B). Quel que soit le niveau du rythme préprandial, la réponse à la prise alimentaire se traduit toujours par une augmentation de la fréquence des salves jusqu'à une valeur maximale jamais dépassée, augmentation d'autant plus marquée que le rythme initial est plus faible.

## B - Discussion

Le rythme antropylorique est caractérisé par des salves de potentiels greffées sur des ondes lentes, dont la fréquence varie de 1 à 5 par minute au cours de la journée, chez le même animal. Cette variabilité est retrouvée chez le Porc, mais les fluctuations de la fréquence des potentiels pacesetters chez un même animal sont relativement limitées par rapport aux différences observées d'un porc à l'autre (LAPLACE, 1972).

Par contre, la prise alimentaire entraîne toujours une augmentation du rythme des salves, précoce, visible dès le signal de présence de l'animal à sa mangeoire, lorsque les premiers granulés sont mastiqués. L'accélération persiste pendant tout le repas. Ce niveau d'activité élevé, qui se maintient encore pendant 40 à 50 mn après le repas, assure probablement un brassage accru des aliments et leur imprégnation par le suc gastrique. La présence de séquences complètes d'activités EMG est la règle. La constance dans l'apparition de ce type d'organisation motrice traduit vraisemblablement un accroissement pendant le repas, de la vidange gastrique, au moins en fréquence, peut-être en quantité de chyme évacué à chaque séquence.

L'augmentation de l'activité EMG gastrique lors de la prise alimentaire est également observée chez le Chien (Mc COY et BAKER, 1968), le Mouton (LAPLACE, 1968) et l'Homme (MONGES et SALDUCCI, 1973). On l'attribue plus à la stimulation des centres gastriques bulbaires par les afférences buccopharyngées qu'à l'effet de la distension gastrique, que celui-ci soit ménagé par un réflexe court ou long. Lors de repas fictifs chez le Mouton, le bol dégluti est rejeté à l'extérieur et ne pénètre

pas dans l'estomac ; l'augmentation du rythme gastrique atteint 80 p. 100 de celle observée chez l'animal avant oesophagotomie (LAPLACE, 1968), montrant ainsi la prépondérance des afférences buccopharyngées dans l'induction de l'hypermotricité prandiale. On peut nuancer cette affirmation chez le Lapin. Le rythme gastrique reste encore élevé plusieurs dizaines de minutes après la fin du repas, surtout lorsque ce dernier est délivré à l'animal au moment où le niveau de l'activité gastrique est faible, de l'ordre de 1 à 2 salves par minute. Il est probable que chez le Lapin, l'effet de la distension gastrique pendant le repas joue un rôle aussi important sinon plus que les afférences buccopharyngées dans le déterminisme de l'accélération prandiale. Il est à noter que le repas de foin déclenche une activation de la motricité gastrique moins élevée et moins durable que l'ingestion de granulés. La durée du repas de foin est plus courte et la quantité consommée plus faible. Une distension moindre de l'estomac pourrait expliquer la différence. La part du système vagal extrinsèque dans la réponse gastrique à la prise de nourriture peut être appréciée par les expériences de sections du vague, comme nous le verrons dans la seconde partie.

On pourrait s'attendre à observer l'augmentation du rythme gastrique avant la prise alimentaire, au fur et à mesure des présentations quotidiennes du repas à heure fixe. Chez des lapins conditionnés, la fréquence des salves enregistrées sur le pylore est doublée et le pourcentage d'ondes lentes duodénales surchargées d'activités rapides est triplé lorsque l'animal est en attente du repas. L'hypermotricité disparaît en cinq minutes si le repas n'est pas présenté (RUCKEBUSCH, GRIVEL et FARGEAS, 1971). Nos animaux extériorisent bien un comportement d'excita-



tion lorsqu'ils entendent la chute des granulés dans la mangeoire. L'accélération du rythme gastrique apparaît à partir du signal de présence de l'animal à la mangeoire, mais jamais avant, déniait ainsi l'établissement d'un réflexe conditionné au cours des présentations quotidiennes du repas.

Chez l'Homme, MONGES et SALDUCCI (1973) observent, dès le début de l'ingestion, une inhibition du rythme électrique de base qui persiste 10 à 15 minutes. Puis ils enregistrent une accélération du rythme, chaque potentiel à plateau étant alors surchargé de potentiels de pointe. Une telle dépression prandiale de l'activité électrique antrale pourrait correspondre à un phénomène identique à la relaxation réceptive du corpus décrit par MARTINSON (1965). Elle n'est jamais remarquée chez le Lapin où pourtant nous mettons en évidence la présence dans le vague de fibres inhibitrices, mais à destination de l'antra, comme nous le verrons dans le chapitre suivant.



## CHAPITRE II

INFLUENCE DE L'INNERVATION VAGALE SUR L'ACTIVITE EMG DE  
LA REGION GASTRODUODENALEI - EXPERIENCES REALISEES DANS LES CONDITIONS EXPERIMENTALES  
AIGUES1 - RésultatsA - Stimulation des fibres vagues efférentes

Le plus souvent, aucune activité spontanée n'est enregistrée. Nous stimulons l'extrémité périphérique d'un nerf vague cervical sectionné, par des chocs de 1 ms de durée, à la fréquence de 4 par seconde. Pour une intensité de 12 à 15 V, des salves de potentiels de 3 à 10 s de durée apparaissent sur l'antra et le pylore avec une latence de 5 à 10 s (fig. 16 A), à la fréquence de 3 par minute. Elles comprennent 3 à 15 potentiels dont l'amplitude varie entre 0,1 mV et 1 mV. Les électrodes situées à plus de 4 cm en amont du pylore ou sur le corpus ne recueillent pas d'activité lors de la stimulation vagale efférente. Sur le duodénum, nous enregistrons des salves de courte durée (3 s) dont les potentiels sont de grande amplitude (0,25 mV à 0,5 mV), à la fréquence de 3 par minute ; l'activité électrique duodénale n'est pas toujours modifiée par la stimulation périphérique. Les effets de la stimulation centrifuge sont indépendants du vague stimulé et de la durée des chocs imposés. Par contre, la réponse varie selon la fréquence de stimulation. Elle apparaît pour des fréquences supérieures à 1 ou 2 chocs par seconde. Elle est

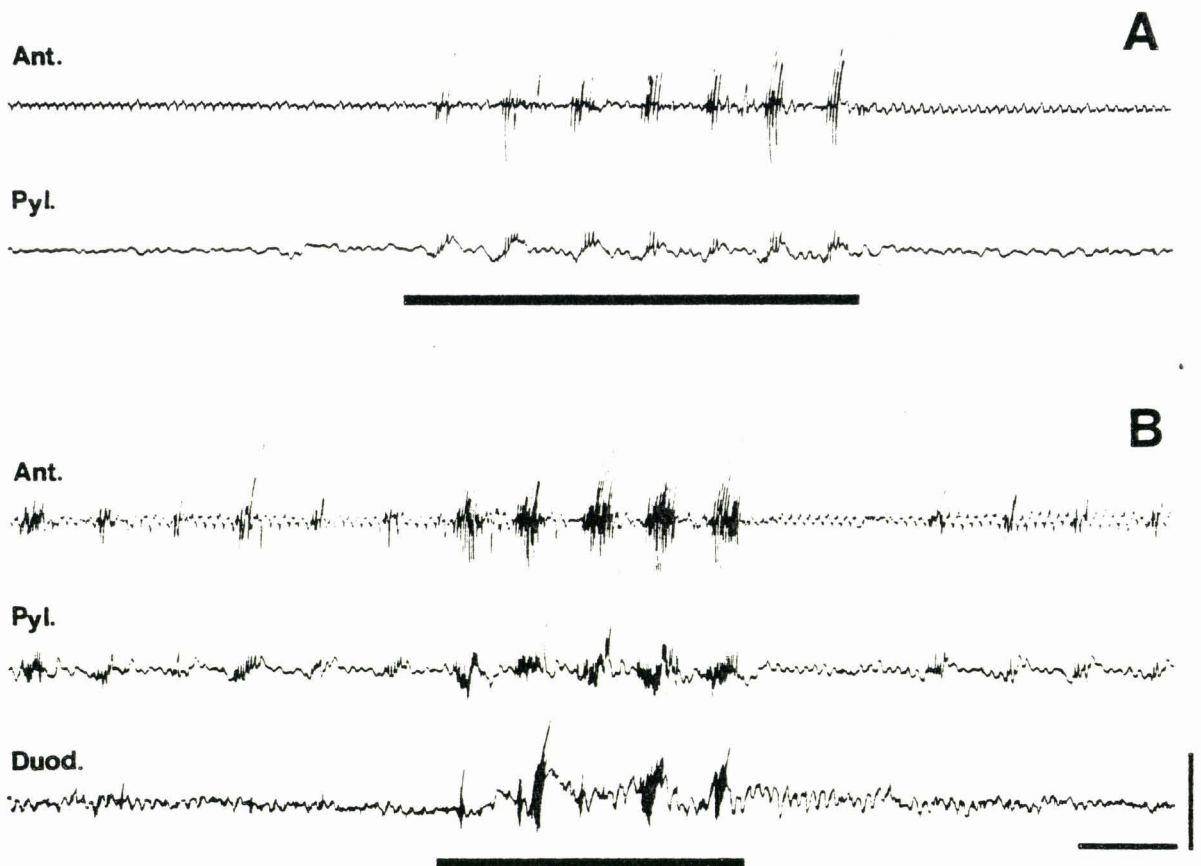


Figure 16

Effets de la stimulation des efférences vagues sur les activités EMG recueillies sur l'antré (Ant.), le pylore (Pyl.), le duodénum (Duod.) à l'aide d'électrodes intrapariétales dans les conditions expérimentales aiguës.

A - La stimulation du nerf vague périphérique (4 c/s, 1 ms, 9 V) en l'absence d'activité spontanée, déclenche avec une latence faible, l'apparition de salves de potentiels à la fréquence de 3 par minute, sur l'antré et le pylore. L'arrêt de la stimulation entraîne celui des activités provoquées.

B - Une stimulation identique détermine l'augmentation de l'activité spontanée : la fréquence des salves antropyloriques augmente ici de 3 à 3,5 par minute ; l'amplitude, la fréquence et le nombre des potentiels au sein des salves sont nettement accrus. On remarque au niveau du duodénum l'apparition de salves dont les potentiels sont de grande amplitude et dont le rythme est voisin de celui des salves antropyloriques.

Etalonnages : amplitude : 1,5 mV  
temps : 30 s



maximale pour des fréquences de 4 à 12 chocs par seconde et diminue lorsqu'on augmente la fréquence de stimulation au-delà de 12 chocs par seconde. Les salves induites par la stimulation vagale se propagent en direction aborale à la vitesse de 1 cm/s. .

Lorsqu'on enregistre une activité spontanée, la stimulation des fibres efférentes entraîne son augmentation : la durée et la fréquence des salves antrales augmentent respectivement de 5 à 10 s et de 1 à 3 par minute. L'amplitude des potentiels est accrue et atteint 0,75 mV (fig. 16 B). Les caractéristiques de l'activité au cours de la stimulation sont identiques, que l'animal présente ou non une activité gastrique spontanée.

## B - Stimulation des fibres vagues afférentes

### a - Effets sur l'activité EMG spontanée

L'extrémité centrale du vague droit sectionné est stimulée par des chocs de 25 V, de 1 ms de durée, délivrés à la fréquence de 5 par seconde. On observe pendant toute la durée de la stimulation, de 3 à 4 minutes, l'inhibition de l'activité spontanée de l'antra et du pylore (fig. 17 A). Moins de 10 s après l'arrêt de la stimulation, les salves antrales et pyloriques réapparaissent à la fréquence de 3 par minute, supérieure au rythme initial de base. Les potentiels sont plus nombreux et plus amples que ceux des salves précédant la stimulation ; les ondes lentes pyloriques sont bien développées. Cet effet de rebond, qui fait suite à l'arrêt de la stimulation, se poursuit pendant plusieurs minutes. La fréquence des salves décroît ensuite lentement jusqu'à 1 par minute ; la durée des salves et l'amplitude des potentiels restent supérieures à la normale.

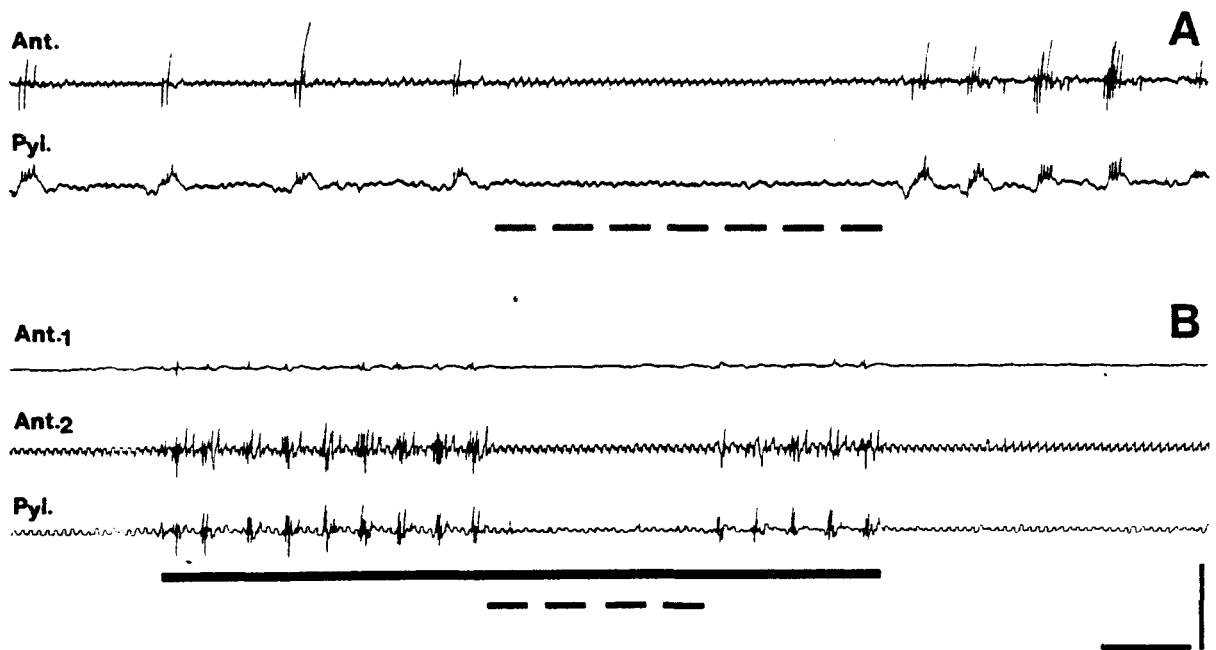


Figure 17

Effets de la stimulation des afférences vagues sur les activités recueillies par des électrodes intrapariétales en un point de l'antra (Ant.) à 25 mm du pylore pour A, en deux points de l'antra situés à 50 mm (Ant. 1) et 20 mm (Ant. 2) du pylore pour B et sur le pylore lui-même (Pyl.), chez deux lapins décortiqués et curarisés.

Les traits épais et pointillés représentent les durées respectives de la stimulation de l'extrémité périphérique du vague sectionné (5 c/s, 1 ms, 20 V) et de la stimulation de son extrémité centrale (4 c/s ; 1 ms, 25 V en A ; 5 c/s, 1 ms, 20 V en B).

A - On observe une inhibition complète de l'activité antropylo-rique spontanée pendant toute la durée de la stimulation des afférences vagues et l'effet de rebond après l'arrêt de la stimulation centrale.

B - Une activité antropylo-rique est provoquée par la stimulation du bout périphérique du vague sectionné. La stimulation de son extrémité centrale entraîne pendant toute sa durée, l'inhibition des activités évoquées. Celles-ci réapparaissent à l'arrêt de la stimulation centrale mais sans présenter de phénomène de rebond comme en A.

Etalonnages : amplitude : 1,5 mV

temps : 30 s



Le rythme des ondes lentes duodénales est inchangé ; aucune activité rapide ne les surcharge. La stimulation de l'extrémité centrale du vague n'est pas suivie d'une telle inhibition, lorsque le vague contralatéral est préalablement sectionné.

b - Effets sur l'activité EMG évoquée par la  
 .....  
 stimulation des afférences vagales  
 .....

L'arrêt de l'activité antropylorique observé dans l'expérience précédente peut être interprété comme une interruption aléatoire du rythme et non comme le résultat spécifique de la stimulation des afférences vagales ; rappelons qu'effectivement dans les conditions expérimentales aigües, le rythme spontané lorsqu'il existe est lent et irrégulier. Nous utilisons donc la stimulation vagale centrifuge pour induire une activité EMG antropylorique soutenue et régulière. La stimulation centripète, par des chocs de 25 V d'intensité, d'1 ms de durée, à la fréquence de 5 chocs par seconde, est portée sur l'extrémité centrale du même vague sectionné. Elle est déclenchée 1 mn après et dure de 1 à 3 mn. Elle provoque une inhibition totale de l'activité antropylorique, mais ce résultat est inconstant. Il n'est obtenu que chez 65 p. 100 des sujets. L'inhibition est indépendante de la durée des chocs, de leur intensité et de leur fréquence. Par contre, le retour au rythme initial présente des différences selon la durée de la stimulation centripète. Lorsque la stimulation est portée pendant 1 mn, son arrêt est suivi d'une reprise de l'activité en salves, identique à celle observée au début de la stimulation centrifuge (fig. 17 B). Lorsque la stimulation centripète dure plusieurs minutes, elle détermine

une inhibition totale du rythme pendant 2 mn, et les salves antrales et pyloriques réapparaissent malgré la persistance de son application. Leur fréquence croît progressivement jusqu'à 3 par minute. La durée des salves et l'amplitude des potentiels augmentent ; les caractéristiques de l'activité sont alors celles observées avant l'installation de la stimulation centripète. Tout se passe comme si l'activité antropylorique échappe à l'effet inhibiteur déclenché par la stimulation des afférences vagales, lorsque celle-ci dépasse une durée d'une minute.

Contrairement à ce que nous notons pour l'activité spontanée, l'inhibition de l'activité évoquée n'est pas suivie du phénomène de rebond à l'arrêt de la stimulation centripète.

## 2 - Discussion

### A - Effets moteurs

La stimulation de l'extrémité périphérique du vague sectionné permet de retrouver les effets excitateurs classiques des afférences vagales sur la motricité gastrique. Dès 1898, LANGLEY montre l'existence, dans le nerf vague, de fibres motrices à destination de l'estomac. Chez le Chat, lors de la stimulation vagale efférente, l'amplitude du potentiel à plateau augmente et des potentiels de pointe apparaissent si la stimulation se prolonge (BORTOFF et DAVIS, 1968). L'injection d'acétylcholine ou la stimulation du vague déclenche la motricité gastrique et duodénale (ATANASSOVA, 1969). Chez le Chien, la stimulation centrifuge provoque une augmentation de l'amplitude de la composante en plateau qui caractérise le potentiel gastrique, associée à un accroissement de la pression intracavitaire ; l'intensité



des contractions gastriques est donc accrue (MIOLAN et ROMAN, 1971). Une étude effectuée par DANIEL et SARNA (1976) pour déterminer la distribution des nerfs de Latarjet se destinant à l'estomac, montre que les neurones excitateurs cholinergiques se distribuent en segments circonférentiels et que chaque face de l'estomac est innervée par chacun des nerfs. Cette répartition serait appropriée à la production d'un anneau de contraction favorisant les fonctions de brassage et de vidange de l'estomac. L'effet moteur du nerf vague sur la motricité des pré-estomacs est également montré chez les polygastriques par les expériences de stimulation soit du nerf vague, soit du noyau dorsal du vague dans le bulbe (DUSSARDIER, 1960 ; DUSSARDIER, FLINOIS et ROUSSEAU, 1960). La stimulation du vague cervical entraîne une augmentation de la fréquence des potentiels d'action recueillis sur le réseau chez le Mouton (ROUSSEAU, 1968). Enfin, chez l'animal éveillé (Mouton, Chien, Singe), la technique des sutures nerveuses hétérogènes croisées vago-phréniques permet de recueillir une activité témoin de la commande bulbaire motrice normalement destinée à l'estomac (DUSSARDIER, 1960 ; MIOLAN et ROMAN, 1974).

L'existence de fibres motrices vagues à destination de l'estomac, démontrée par des techniques différentes, chez l'animal éveillé ou anesthésié, est donc constante dans toutes les espèces.

## B - Effets inhibiteurs

- a - Comparaison de nos résultats avec les données  
 .....  
 bibliographiques  
 .....

La stimulation des fibres vagues afférentes provoque généralement, chez le Lapin, une inhibition du rythme antropy-  
lorique, que celui-ci soit spontané ou provoqué. Elle n'induit  
pas toujours des réponses inhibitrices et dans un tiers des ex-  
périences, on n'observe jamais d'inhibition. Pour un même animal,  
la réponse inhibitrice, lorsqu'elle existe, est constante. Chez  
le Chat, HARPER, KIDD et SCRATCHERD (1959) obtiennent 80 p. 100  
de réponses inhibitrices lors de la stimulation des fibres vagues  
afférentes abdominales. Chez le Chien, à côté des inhibitions  
fréquemment obtenues, BABKIN et KITE (1950) notent quelques  
rares augmentations de la motricité, ce que nous n'avons jamais  
observé. Il est difficile d'expliquer ces différences dans les  
résultats de la stimulation des afférences vagues. On peut invo-  
quer des causes intrinsèques à l'animal, comme des différences  
anatomiques dans la composition des vagues bien que ceux-ci  
soient richement pourvus en fibres sensibles (EVANS et MURRAY,  
1954). Il est plus vraisemblable qu'il s'agisse de causes extrin-  
sèques consécutives à l'expérimentation. L'animal est anesthésié  
avant de subir une décortication. Il est possible qu'au moment  
des enregistrements, l'anesthésie ne soit pas totalement dissi-  
pée et entretienne comme une dépression de l'activité des cen-  
tres nerveux. La décortication créerait aussi un traumatisme,  
voire un état d'aréflexie vis à vis des réflexes digestifs  
peut-être identique à ce que l'on observe vis à vis des réflexes  
somatiques, lors du choc spinal.

b - Interprétation des phénomènes de rebond et  
.....  
d'échappement  
.....

Lorsqu'on enregistre une activité spontanée, l'inhibition déclenchée par la stimulation des afférences vagues est suivie, à l'arrêt de celle-ci, d'un phénomène de rebond. Ce dernier n'est pas observé si la même expérience est réalisée sur l'activité provoquée par la stimulation centrifuge du vague. On peut penser que le rebond se produit lorsque le bulbe est capable d'entretenir spontanément un rythme gastrique, donc lorsqu'il existe déjà un niveau d'excitation centrale. Ce résultat est à rapprocher de l'observation de SHERRINGTON (1913), sur le chat décérébré qui présente une exagération de l'activité tonique des muscles extenseurs antigravitaires. La stimulation du bout central du nerf sciatique entraîne la disparition de la contraction du quadriceps. Cette inhibition est suivie dès la fin de la stimulation afférente d'un phénomène de rebond de plusieurs secondes. JEAN (1978) montre qu'après la stimulation centrale du IX, qui inhibe le péristaltisme oesophagien, la motricité oesophagienne est facilitée au point qu'une contraction réflexe peut se produire sur un ballonnet captif. La facilitation de la motricité gastrique consécutive à l'inhibition induite par la stimulation des afférences vagues pourrait être due à un phénomène de rebond post-inhibiteur. On peut penser que les afférences déterminent l'inhibition d'une voie motrice efférente. Le rebond s'expliquerait par le fait que des neurones bulbaires qui ont subi une inhibition peuvent présenter ensuite une phase d'hyperexcitabilité qui les fait décharger après la fin de l'inhibition (voir revue dans JEAN, 1978). Mais cette interprétation exclut la mise en jeu par les afférences vagues, d'une voie efférente inhibitrice et n'explique pas les résultats obtenus sur les estomacs dont l'activité est induite par la stimulation du vague périphé-

rique. Effectivement, l'inhibition par la stimulation centripète, de la décharge des salves antrales évoquées, ne peut résulter que de la mise en jeu d'une voie efférente inhibitrice vagale et non de l'inhibition centrale d'une voie normalement facilitatrice, puisque dans ces expériences, l'estomac ne manifeste pas d'activité spontanée. La volée afférente stimulerait ainsi des neurones préganglionnaires vagues faisant synapse au sein des plexus avec des neurones inhibiteurs dont l'existence est montrée sur le taenia coli (BENNETT, BURNSTOCK et HOLMAN, 1966 ; BULBRING et TOMITA, 1967), sur le caecum par BURNSTOCK, CAMPBELL et RAND (1966) et l'estomac (voir revue dans BURNSTOCK, 1979). L'effet d'échappement observé pour des stimulations centripètes de plusieurs minutes s'expliquerait ainsi : la stimulation périphérique du vague détermine pendant toute sa durée une augmentation de la concentration du médiateur chimique excitateur, qui est capable, au niveau des fibres musculaires, de contre-balancer et de supplanter l'effet du médiateur inhibiteur, d'où la reprise de l'activité gastrique évoquée avant la fin de la stimulation centripète. Dans le même ordre d'idée, on peut alors interpréter le phénomène de rebond observé sur les préparations spontanément actives. On pense, comme KOTTEGODA (1969) que les circuits neuroniques intrapariétaux excitateurs et inhibiteurs sont activés simultanément, de façon réflexe dans nos expériences ; l'effet inhibiteur l'emporterait jusqu'à la fin de la stimulation. Dès l'arrêt de la stimulation centripète, le médiateur cholinergique libéré par les circuits excitateurs continuerait d'agir et provoquerait le phénomène de rebond. Ce dernier résulterait donc d'un mécanisme périphérique ménagé dans les plexus plutôt que d'un mécanisme central.

c - Signification de l'inhibition antrale  
 .....

L'existence de fibres inhibitrices vagues à destination de l'estomac est prouvée. Effectivement, en utilisant l'atropine, LANGLEY (1898) observe que la stimulation périphérique du vague est suivie d'une relaxation qui intéresse la partie terminale de l'oesophage, le cardia, le fundus et le corpus de l'estomac. Il démontre ainsi le premier l'existence de fibres vagues efférentes inhibitrices à destination de l'estomac. Chez le Chat atropinisé, MARTINSON (1964) détermine les paramètres de la stimulation vagale efférente pour lesquels les effets du relâchement musculaire sont maximum. Il conclut à l'existence de deux types de fibres vagues : des fibres excitatrices à faible seuil d'excitation et des fibres inhibitrices à seuil d'excitation élevé. La conception ancienne de Mc SWINEY (1931) selon laquelle les effets de la stimulation vagale dépendent de l'état de tonus des muscles effecteurs, un tonus élevé déterminant une inhibition et inversement, est remise en cause. Chez le Chien, MIOLAN et ROMAN (1974), par la méthode des sutures nerveuses hétérogènes croisées, mettent en évidence des fibres efférentes vagues actives pendant la relaxation réceptive de l'estomac. Il existe donc des fibres vagues responsables de la libération, par le neurone postganglionnaire, d'un médiateur inhibiteur non cholinergique. Ce médiateur inhibiteur n'est pas encore identifié ; il pourrait s'agir de l'adénosine triphosphate ou d'un nucléotide dérivé (BURNSTOCK, 1972). Chez le Lapin, nous l'avons vu, la stimulation centrifuge ne provoque jamais d'inhibition ; selon BAYLISS et STARLING, (1901), l'excitation des nerfs vagues, contrairement à ce que l'on

observe chez le Chat ou le Chien, déclenche uniquement une augmentation de l'activité spontanée. Cependant, BURNS et REINKE (1971) montrent l'existence de fibres vagues efférentes inhibitrices à destination de l'estomac ; ils observent une diminution de la pression intraluminale de repos lors de la stimulation vagale centrifuge sous atropine, ce qui est en faveur de l'existence d'une innervation inhibitrice, responsable du relâchement musculaire de la poche gastrique.

Ces fibres inhibitrices vagues, parce qu'elles provoquent le relâchement de la musculature fundique, sont vraisemblablement responsables de la relaxation réceptive de l'estomac. Nos résultats sont au contraire en faveur de l'existence de fibres vagues inhibant la motricité antrale. La signification physiologique des fibres vagues inhibitrices est différente. Les fibres vagues afférentes dont la stimulation entraîne la suppression de l'activité électrique gastrique, pourraient correspondre aux neurones afférents des récepteurs duodénaux responsables de l'inhibition réflexe de la motricité gastrique lorsque des solutions d'acide, de glucose, d'acides gras sont perfusées. Les expériences de déafférentation vagale chez le Porc (DARCY et coll., 1979) renforcent cette hypothèse. Chez le porc déafférenté, six heures après un repas standard, 90 p. 100 des potentiels pacesetters sont surchargés d'activités rapides contre 50 p. 100 chez l'animal normal, ce qui traduit une hyperactivité antrale qui se maintient bien après le repas. On sait par ailleurs que chez le porc normal, les repas riches en glucides entraînent une forte inhibition de la motricité gastrique. Or, avec un tel régime, l'effet de la déafférentation est encore plus marqué puisque l'activité antrale reste toujours

intense et soutenue. Tout se passe comme si la déafférentation vagale supprimait le contrôle inhibiteur de la motricité antrale à partir de récepteurs duodénaux et/ou gastriques et en libérait le contrôle facilitateur. Chez le Lapin, de telles expériences de déafférentation devront être réalisées dans cet esprit.

## II - EXPERIENCES REALISEES DANS LES CONDITIONS EXPERIMENTALES CHRONIQUES.

### 1 - Résultats

Les sections sont réalisées sur le vague intrathoracique, chez les animaux porteurs d'électrodes implantées à demeure dans la musculature gastroduodénale. Elles portent sur le tronc vagal ventral (3 animaux), le tronc vagal dorsal (5 animaux) ou sur les deux (5 animaux). Les vagotomies sont diversement supportées. La quantité ingérée très réduite les premiers jours suivant l'opération, augmente régulièrement à partir du quatrième jour et devient normale en moins d'une semaine, chez les animaux ayant subi la vagotomie ventrale ou la bivagotomie (tableau 2). Ceux-ci ont un poids normal, 30 à 60 jours après l'intervention. Par contre les effets de la vagotomie dorsale sont beaucoup plus sévères ; la consommation alimentaire reste très faible ou nulle et les animaux ne survivent pas plus d'une semaine. Il est nécessaire de montrer, cependant, que les effets décrits après vagotomie résultent bien de la section des nerfs et non de l'intervention chirurgicale en elle-même.

	J <sub>-4</sub>	J <sub>-3</sub>	J <sub>-2</sub>	J <sub>-1</sub>	J <sub>0</sub>	J <sub>1</sub>	J <sub>2</sub>	J <sub>3</sub>	J <sub>4</sub>	J <sub>5</sub>	J <sub>6</sub>
n° 1	130	106	122	115		3	23	45	86	96	105
n° 2	141	133	155	136		91	77	95	134	162	150
n° 3	140	150	148	157		0	9	12	15	20	0

Tableau 2

Consommation quotidienne de granulés exprimée en grammes, quatre jours (J-1 à J-4) avant et six jours (J1 et J6) après une section vagale.

Chez l'animal bivagotomisé (n° 1) ou ayant subi une vagotomie ventrale (n° 2), la consommation, d'abord faible, augmente le quatrième jour et devient normale le sixième jour après l'intervention. La vagotomie dorsale (n° 3) entraîne l'arrêt presque total de la consommation alimentaire et la mort des animaux en moins d'une semaine.



A - Effets de la thoracotomie et de la vagotomie fictive

Nous effectuons une thoracotomie chez un animal porteur d'électrodes implantées à demeure, ce qui implique une anesthésie, une intubation, la section des plans cutané et musculaires, de la plèvre. Nous pratiquons une vagotomie fictive : les nerfs vagues sont disséqués mais ne sont pas sectionnés. La durée et la forme des salves, l'amplitude des potentiels ne sont pas modifiées par l'intervention. Le rythme moyen des salves de 25 par dix minutes, est comparable à celui observé les jours précédents. La prise alimentaire accélère la fréquence des salves jusqu'à 45 par dix minutes. L'augmentation de la fréquence est nette dès la première minute du repas : on compte 5 salves en une minute. Les salves persistent à la fréquence de 4 à 5 par minute pendant toute la durée du repas. La fréquence des salves reste élevée pendant les 90 mn qui suivent le repas et décroît progressivement. Nous retrouvons en somme, les mêmes caractéristiques de l'activité EMG que chez l'animal qui n'a pas subi de thoracotomie (tableau 3).

B - Effets de la vagotomie unilatérale

a - Sur l'activité de base  
.....

Après la vagotomie dorsale, les ondes lentes apparaissent plus nettement sur l'antra et sur le pylore qu'avant la section : leur amplitude plus élevée atteint respectivement 0,5 et 0,25 mV ; leur durée plus longue est d'environ 15 s (fig. 18 A). Sur l'antra, 30 p. 100 d'entre elles sont dé-

	L <sub>7</sub>		L <sub>19</sub>	
	N	J <sub>1</sub>	N	J <sub>1</sub>
ANTRE	122	144	150	140
PYLORE	100	123	150	109

Tableau 3

Comparaison de l'augmentation de la fréquence des activités antrales et pyloriques au cours du repas chez deux animaux (L 7 et L 19), avant (N) et un jour après (J1) une vagotomie fictive.

L'augmentation caractéristique de la réponse gastrique à la prise alimentaire est exprimée en pourcentage du rythme moyen préprandial. Elle n'est pas modifiée par l'intervention chirurgicale.



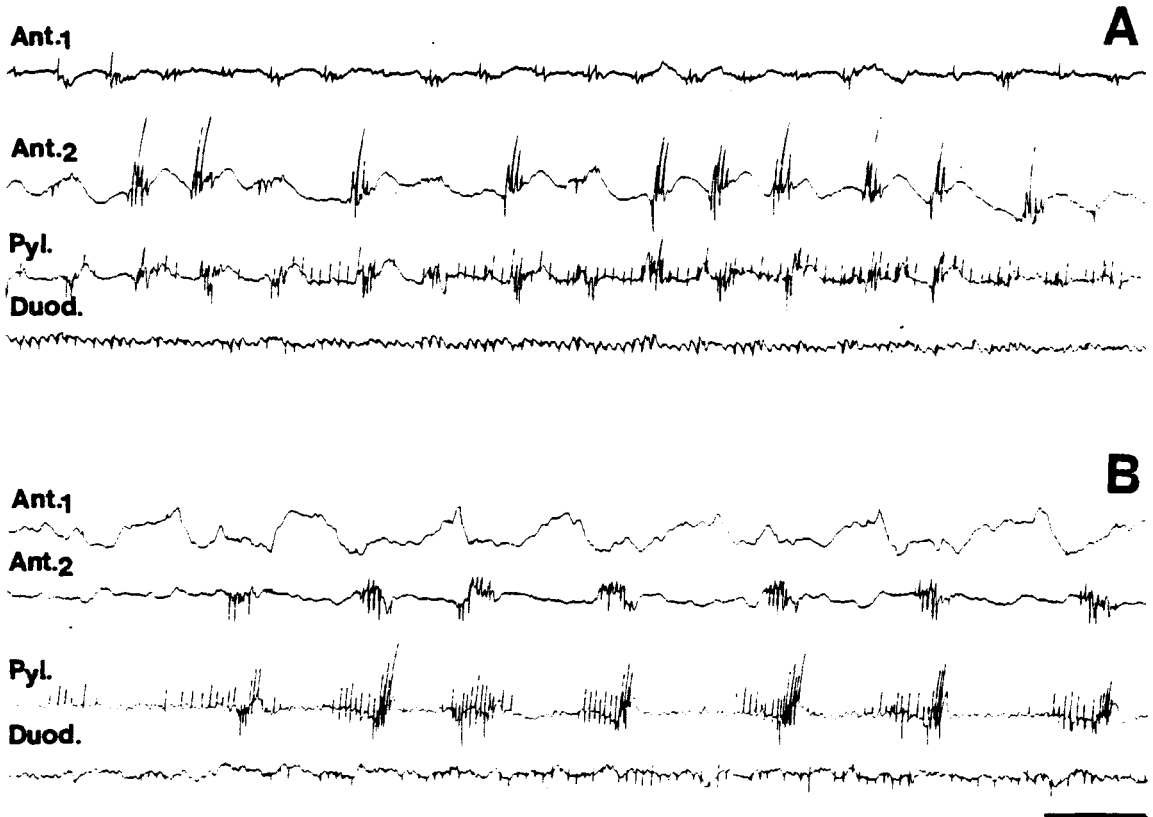


Figure 18

Effets de la section du tronc vagal dorsal en A et de la bivagotomie thoracique en B sur les activités EMG de la région gastroduodénale chez le lapin éveillé. Les activités EMG sont recueillies en deux points de l'antra situés à 30 et 8 mm du pylore pour A, à 50 et 20 mm pour B (Ant. 1, Ant. 2), sur le pylore (Pyl.) et sur le duodénum (Duod.) en un point situé à 22 mm du pylore pour A et B.

En A, l'activité de l'antra n'est pas modifiée. On enregistre sur le pylore, en plus des salves caractéristiques, des trains de potentiels qui apparaissent dans les intervalles d'une dizaine de salves consécutives.

En B, les salves pyloriques sont le plus souvent précédées d'un train de potentiels de pointe, qui peut être indépendant de toute activité pylorique en salve. Noter la présence d'ondes lentes antrales (Ant. 1) de grande durée et de forme irrégulière.

Etalonnages : amplitude : 1,5 mV

temps : 30 s



pourvues d'activités de pointe. Les salves antrales ont une fréquence de 7 à 14 par dix minutes, plus faible que chez l'animal normal. La fréquence des salves pyloriques est inchangée. La modification la plus importante est observée sur le pylore : nous recueillons entre les salves déjà décrites des trains de potentiels d'action isolés de 0,25 à 0,4 mV d'amplitude et de 50 ms de durée, qui pulsent à la fréquence de 22 par minute. Les potentiels sont présents seulement entre deux salves successives, et la durée du train est relativement courte, une dizaine de secondes. Ils peuvent décharger en permanence dans les intervalles de 8 à 10 salves successives : leur train atteint alors des durées de plusieurs minutes. Sur le duodénum, l'activation en 2 à 3 bouffées de potentiels d'action, habituellement contemporaine de la salve pylorique, manque dans la majorité des séquences.

La section du tronc thoracique ventral, contrairement à celle du tronc dorsal ne modifie pas l'activité en salves recueillie sur l'antra et le pylore, sauf dans les premiers jours où la durée des salves est supérieure à celle observée avant la section. Par contre, comme précédemment, un nouveau type d'activité électrique est enregistré uniquement sur le pylore : il se superpose à l'activité en salves, qui elle demeure inchangée. Des potentiels d'action uniques, rarement groupés, de 0,1 à 0,25 mV d'amplitude, apparaissent dans l'intervalle de deux ou de plusieurs salves, à la fréquence de 30 à 40 par minute, en des périodes d'activité de durée variable, de 10 s à plusieurs minutes (fig. 19). L'activité duodénale n'est pas modifiée : des bouffées de potentiels d'action sont contemporaines des salves pyloriques dans



Figure 19

Effet de la section du tronc vagal ventral sur l'activité EMG de la région gastroduodénale chez le lapin éveillé. Les activités EMG sont recueillies sur l'antré (Ant.) à 20 mm du pylore, sur le pylore (Pyl.) et sur le duodénum (Duod.) à 10 mm en aval de la jonction.

On note l'activation simultanée de l'antré distal, du pylore et du duodénum traduisant une systole antrale. On enregistre sur le pylore, entre les salves, des trains de potentiels isolés dont la fréquence est faible (flèches).

Etalonnages : amplitude : 0,75 mV (Ant., Pyl.)  
: 0,4 mV (Duod.)

temps : 15 s

80 p. 100 des séquences observées. La fréquence des séquences incomplètes est augmentée de 10 p. 100 par rapport à l'animal normal.

b - Sur l'activité prandiale et postprandiale  
 .....

Les effets de la vagotomie unilatérale ne sont décrits que chez l'animal porteur d'une section du vague ventral, la vagotomie dorsale déterminant un arrêt de la prise alimentaire.

Contrairement à ce qui est observé chez l'animal normal, l'augmentation de la fréquence des salves antropyloriques observée le lendemain de la vagotomie ne se produit pas dès le début du repas mais avec un retard de 1 à 10 mn (fig. 20). Le rythme reste irrégulier pendant la prise alimentaire. Il ne se stabilise à une valeur maximale de 20 à 30 salves par dix minutes qu'après le repas (fig. 21 A). Le niveau préprandial est récupéré en 2 à 3 heures. Au cours de la prise alimentaire, 80 à 90 p. 100 des salves de l'antré et du pylore sont suivies d'une activation du duodénum, contre 100 p. 100 avant la vagotomie. Ces modifications persistent les trois premiers jours après la section vagale. Les jours suivants, l'augmentation de la fréquence des salves gastriques s'installe plus rapidement, elle se maintient à une valeur plus élevée de 40 à 50 par dix minutes avant même que ne cesse le repas. Deux semaines après l'intervention, les modalités de la réponse gastrique à la prise alimentaire ne diffèrent plus de celles observées chez l'animal intact (fig. 22 et tableau 4).

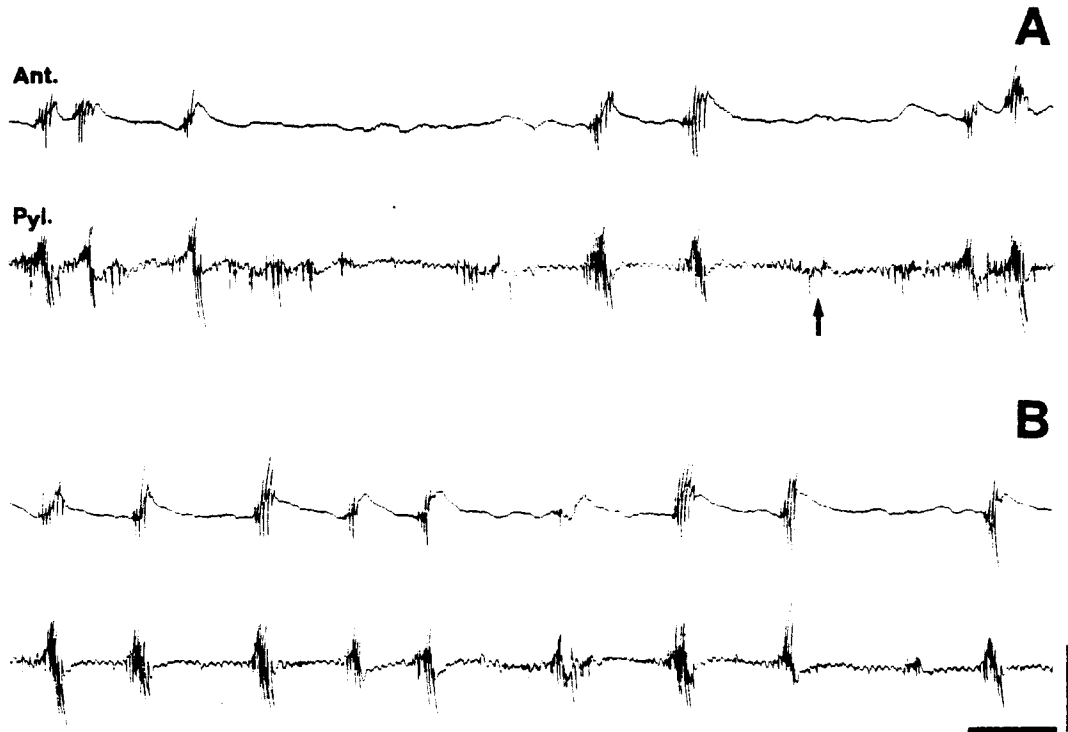


Figure 20

Influence du repas de granulés, le lendemain de la vagotomie ventrale, sur les activités EMG recueillies sur l'antre à 20 mm du pylore (Ant.) et sur le pylore (Pyl.). Les tracés A et B se font suite sans discontinuité. La flèche indique le début du repas qui se poursuit pendant 17 mn.

Les premières salves antropyloriques se produisent avec une latence de 50 secondes après le début de l'ingestion. La fréquence des salves est faiblement augmentée, ce qui contraste avec l'installation d'un rythme rapide dès le début du repas chez l'animal normal.

Etalonnages : amplitude : 1,5 mV  
temps : 30 s



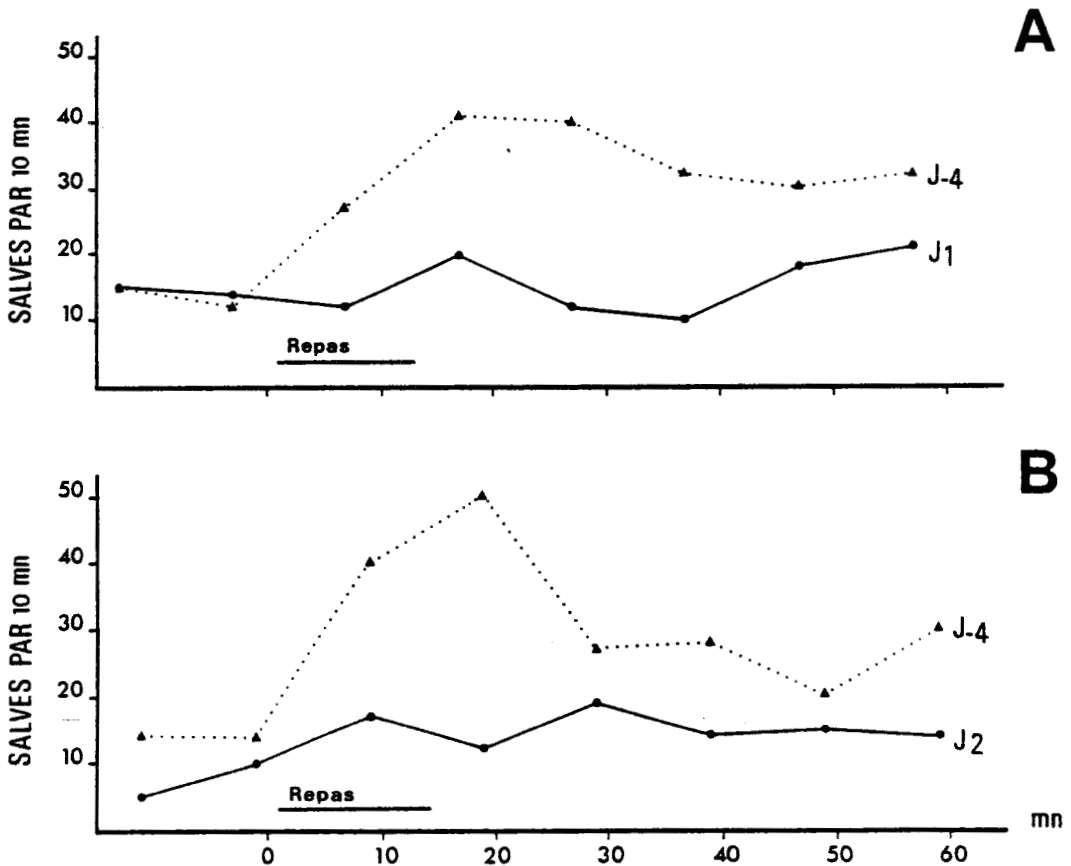


Figure 21

Comparaison de l'influence du repas quatre jours avant (J-4) et un jour après (J<sub>1</sub>) la section du tronc vagal ventral en A, quatre jours avant (J-4) et deux jours après (J<sub>2</sub>) la bivagotomie en B.

L'activité gastrique est évaluée par le nombre de salves antrales comptées par période de 10 mn.

Dans les deux cas, la réponse gastrique à la prise alimentaire est nettement déprimée par la vagotomie unilatérale ou bilatérale.



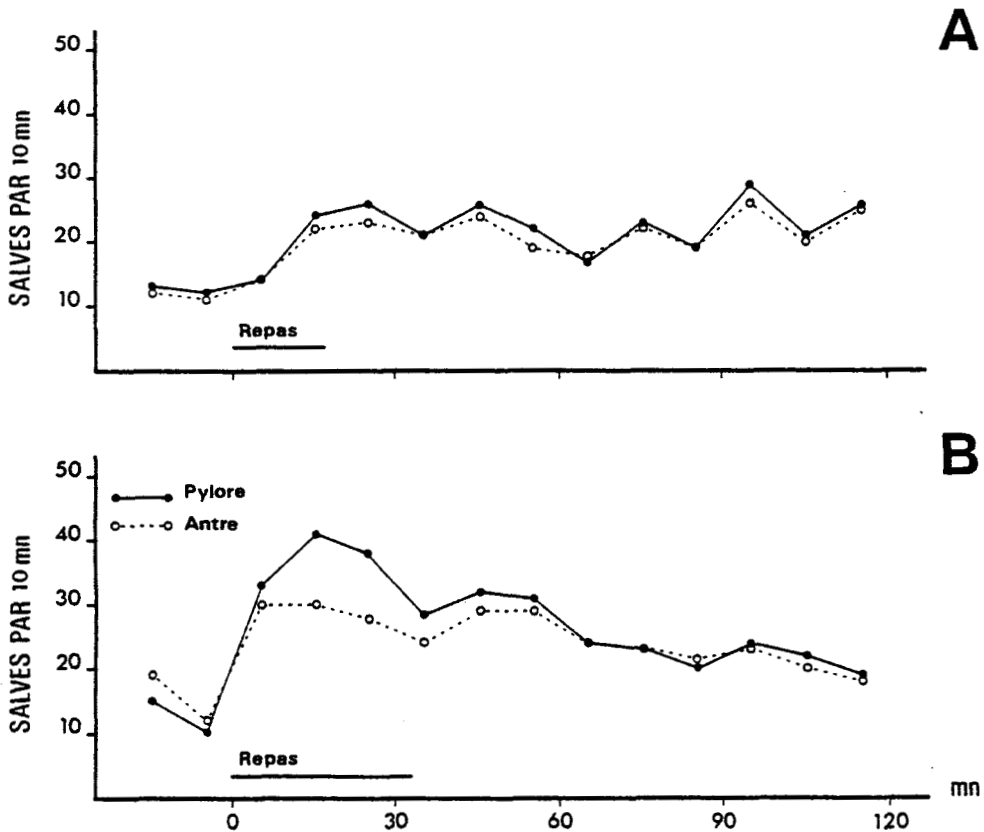


Figure 22

Influence du repas de granulés sur l'activité gastrique le lendemain de la vagotomie ventrale en A, neuf jours après en B. L'activité gastrique est évaluée par le nombre de salves antrales et pyloriques comptées par période de 10 mn.

En A, la prise alimentaire provoque une augmentation modérée de la fréquence des salves. Le pic de fréquence maximale est atteint après la fin du repas.

En B, le maximum de fréquence, de valeur plus élevée, apparaît au cours du repas. L'accélération du rythme est rapide. L'évolution des courbes est identique à celle observée chez l'animal normal (voir fig. 21).

	J <sub>1</sub>	J <sub>2</sub>	J <sub>4</sub>
ANTRE	33	38	72
PYLORE	33	35	69

Tableau 4

Comparaison de l'augmentation de la fréquence des activités antrales et pyloriques au cours du repas chez un sujet (L 13), un jour (J1), deux jours (J2) et quatre jours (J4) après une vagotomie ventrale.

L'augmentation de la réponse gastrique à la prise alimentaire est exprimée en pourcentage du rythme moyen préprandial. Très faible les deux premiers jours qui suivent la section vagale, elle redevient progressivement normale les jours suivants.

	J <sub>1</sub>	J <sub>3</sub>	J <sub>6</sub>
ANTRE	50	123	120
PYLORE	61	123	120

Tableau 5

Comparaison de l'augmentation de la fréquence des activités antrales et pyloriques au cours du repas chez un sujet (L 22), un jour (J1), trois jours (J3) et six jours (J6) après une bivaotomie.

L'augmentation de la réponse gastrique à la prise alimentaire est exprimée en pourcentage du rythme moyen préprandial. Elle est faible le premier jour et devient normale le troisième jour après l'intervention.



## C - Effets de la biva- gotomie

### a - Sur l'activité de base .....

. Après biva-

gotomie, les ondes lentes enregistrées sur l'antra proximal présentent une forme irrégulière et sont d'amplitude plus élevée (0,25 mV). Les activités rapides de l'antra ne sont pas modifiées, sauf dans un cas sur cinq où 7 p. 100 d'entre elles en un même site de réception, se présentent sous la forme d'une double salve qui se propage jusqu'au pylore. Leur rythme, de 5 à 15 par dix minutes, reste faible les trois premiers jours après la biva-

gotomie. Il augmente jusqu'à 15 à 30 par dix minutes les jours suivants. Comme chez les animaux intacts, il varie d'un jour à l'autre chez un même sujet. L'activité du pylore, caractérisée par des ondes lentes surchargées de potentiels de pointe, n'est pas modifiée. La fréquence des salves pyloriques est identique à celle des salves antrales. La figure 18 B montre que les salves pyloriques sont précédées d'un train de potentiels d'action, de 10 à 30 s de durée. Ces derniers ont des caractéristiques différentes de celles des potentiels de pointe composant les salves. Leur fréquence, de 30 à 40 par minute est plus faible. Les trains constituent une entité électromyographique distincte : ils sont aussi observés en l'absence de toute activité séquentielle, dans l'intervalle de 1 à 2 mn ménagé entre deux salves pyloriques, lorsque le rythme gastrique est bas. Dans 60 p. 100 des cas, les salves antropylo-

riques sont contemporaines d'une augmentation de l'activité duodénale, caractérisée par 2 à 3 bouffées de potentiels.

b - Sur l'activité prandiale et postprandiale  
 .....

Le repas provoque une faible augmentation du rythme dans les trois jours qui suivent la bivagotomie (fig. 23). Les jours suivants, l'augmentation de la fréquence est progressive et le maximum est atteint tardivement vers la fin du repas : il est alors de 15 à 35 salves par dix minutes selon les sujets (fig. 21 B). Les salves antropyloriques ne sont suivies de salves duodénales que dans 75 p. 100 des cas. L'évolution de la fréquence des salves en période postprandiale est semblable à celle observée chez l'animal intact. A partir du sixième jour, l'augmentation de la fréquence est plus précoce et le rythme se stabilise à une valeur de 3 à 4 salves par minute pendant le repas (fig. 24 et tableau 5).

D - Effets de l'atropine

a - Chez l'animal normal  
 .....

L'injection par voie intraveineuse de sérum physiologique ne modifie pas les activités EMG de l'antra, ni du pylore. Par contre, dès le début de l'injection d'1 mg de sulfate d'atropine en solution à 1 p. 100, on observe l'arrêt du rythme antropylorique (fig. 25). Des ondes lentes de faible amplitude persistent seulement sur l'antra. Deux minutes après le début de l'injection on enregistre sur le pylore des variations lentes du rythme électrique. A la sixième minute, des potentiels de pointe, d'abord isolés, puis par groupes de 3 ou 4, surchargent les ondes lentes antrales. Les premiers potentiels de pointe réapparaissent sur le pylore à partir de la huitième minute. Les

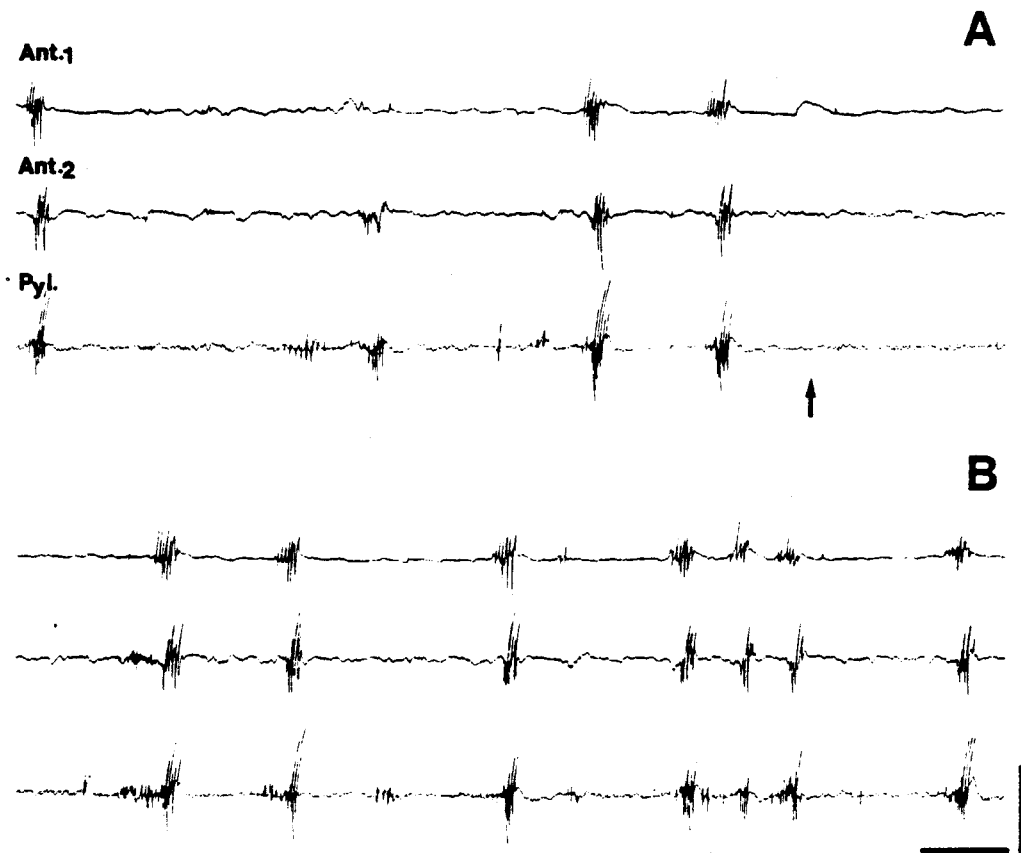


Figure 23

Influence du repas de granulés sur l'activité gastrique le lendemain de la bivagotomie.  
 Les activités EMG sont recueillies en deux points de l'antra situés à 20 mm (Ant. 1) et 10 mm (Ant. 2) du pylore, et sur le pylore (Pyl.).  
 Les tracés A et B se font suite sans discontinuité.  
 La flèche indique le début du repas qui se poursuit pendant 30 minutes.  
 L'augmentation du rythme des salves antropyloriques est faible et se produit avec une latence de 2 mn, ce qui contraste avec les effets observés chez l'animal normal.

Etalonnages : amplitude : 1,5 mV  
 temps : 30 s



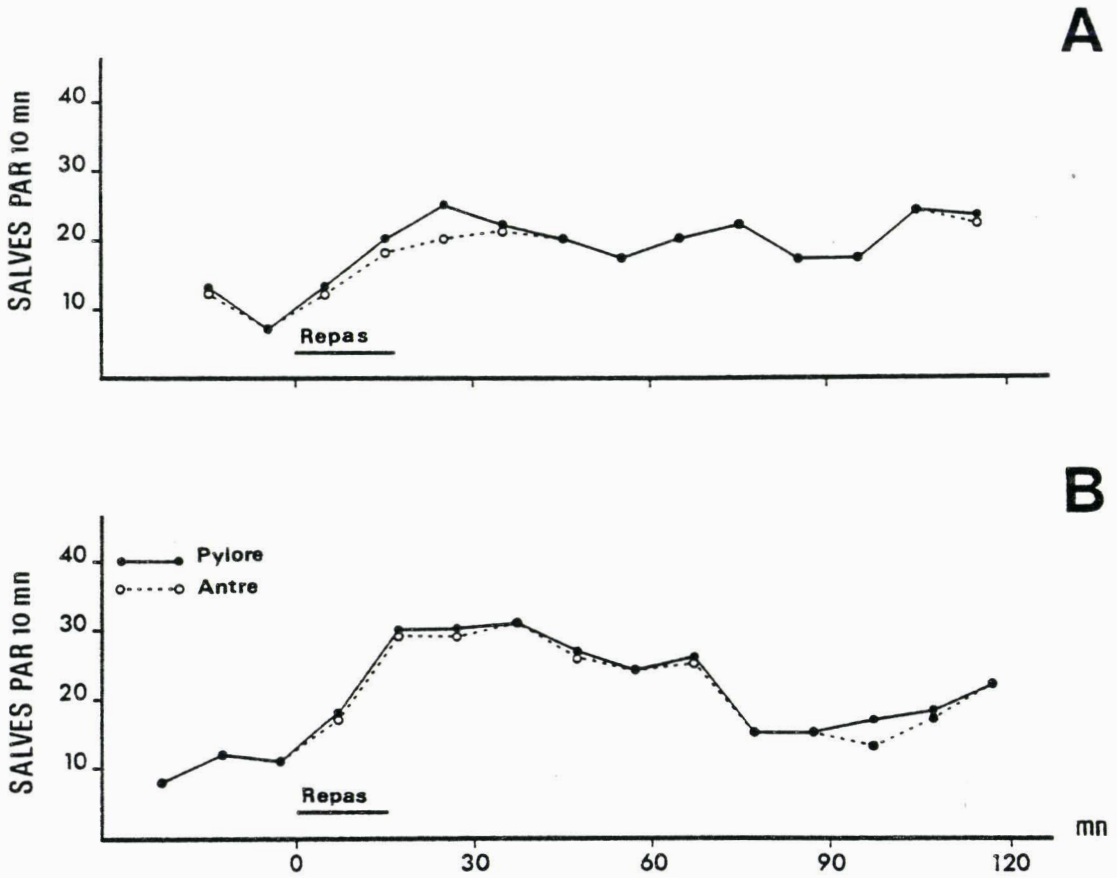


Figure 24

Influence du repas de granulés sur l'activité antropylorique, le lendemain de la bivaotomie en A et six jours après en B. L'activité gastrique est évaluée par le nombre de salves antrales et pyloriques comptées par période de 10 mn.

En A, l'augmentation de la fréquence des salves est progressive et la valeur maximum de 25 par dix minutes est atteinte après le repas.

En B, la valeur maximum de la fréquence de 30 par dix minutes est atteinte plus rapidement. La courbe présente un aspect comparable à ce qui est décrit chez l'animal normal.

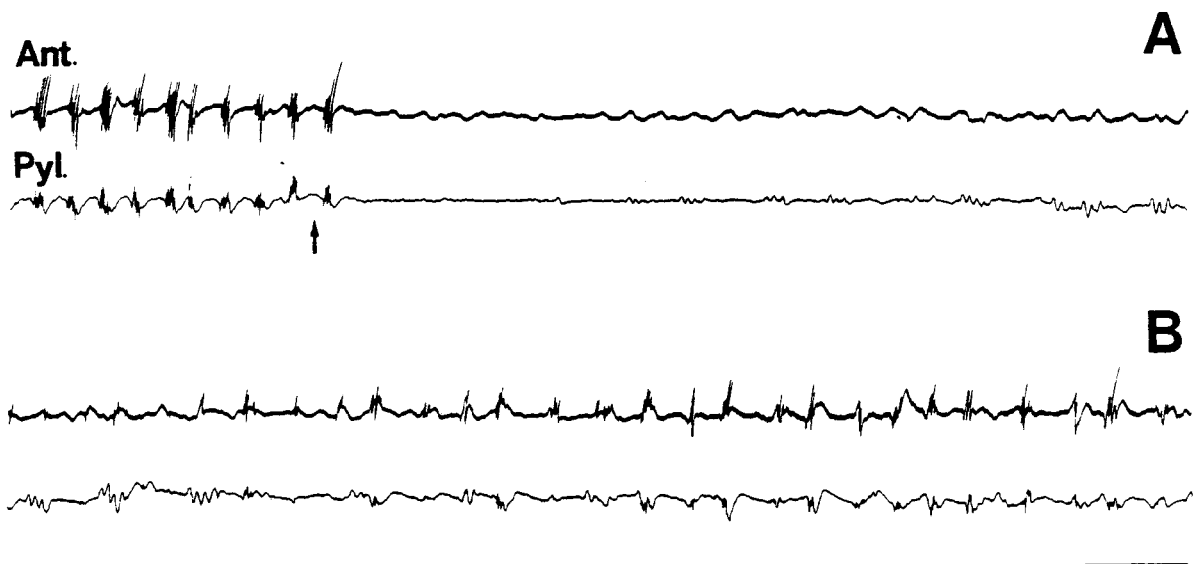


Figure 25

Effet de l'injection d'atropine chez l'animal normal sur les activités EMG recueillies sur l'antre (Ant.) à 18 mm du pylore et sur le pylore (Pyl.).

Les tracés A et B se font suite sans discontinuité. La flèche indique le moment de l'injection.

L'injection de 1 mg de sulfate d'atropine est effectuée lorsque le rythme de base est élevé. Dès la fin de l'injection, on observe un arrêt immédiat des activités antropyloriques. Des variations lentes de potentiels persistent puis s'accroissent. Les premiers potentiels sur l'antre sont visibles 5 mn après l'injection et précèdent d'environ 1 mn la réapparition des potentiels pyloriques.

Etalonnages : amplitude : 2 mV

temps : 40 s

ondes lentes antrales et pyloriques, même lorsqu'elles sont de grande amplitude, 0,35 mV, ne sont pas toujours surchargées de potentiels de pointe. Aussi, la fréquence moyenne des salves n'est-elle que de 2 par minute, pendant les vingt minutes qui suivent leur réapparition. Elle est à nouveau normale, 28 mn après le début de l'injection, mais le nombre de potentiels et par conséquent la durée des salves sont encore réduits. Les activités EMG de l'antra et du pylore sont totalement restaurées en 40 mn.

b - Chez l'animal bivagotomisé  
 .....

L'injection de 0,5 mg de sulfate d'atropine est réalisée chez un lapin ayant subi depuis 3 jours une bivagotomie. Comme le rythme des salves est très irrégulier et qu'il existe de longues périodes de silence électrique, l'injection est pratiquée au moment où est recueillie une activité antropylo-rique. L'inhibition des salves est totale et immédiate (fig. 26) mais l'activité pylorique caractérisée par les trains de potentiels isolés, n'est pas supprimée. Elle est seulement modifiée dans son décours : elle constitue la seule activité rapide qui subsiste, sous forme de potentiels groupés ou non, dont la fréquence demeure irrégulière (fig. 26 C et D). Les premières salves antrales et pyloriques réapparaissent à la quarantième minute. Dès qu'un rythme de salves s'établit, les trains de potentiels entre les salves sont réorganisés (fig. 26 E). Les activités initiales sont retrouvées 55 mn après l'injection, plus tardivement que chez l'individu normal.



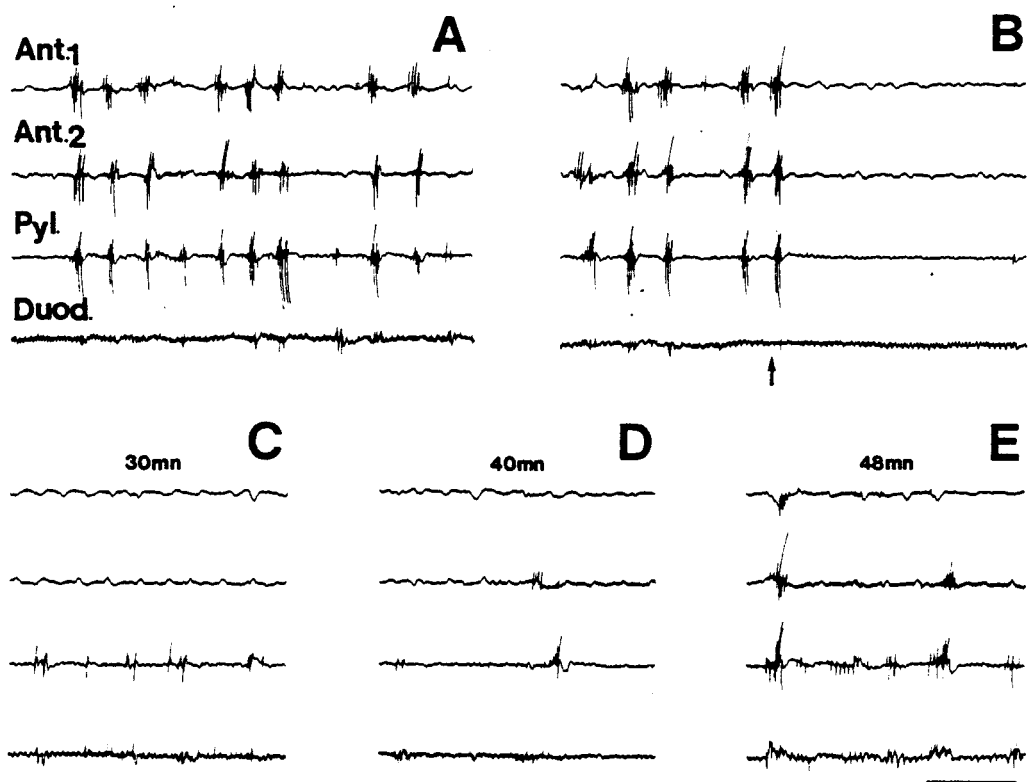


Figure 26

Effet de l'injection d'atropine chez l'animal bivagotomisé sur les activités EMG recueillies sur l'antré en deux points situés à 20 mm (Ant. 1) et 10 mm (Ant. 2) du pylore, sur le pylore (Pyl.) et le duodénum (Duod.) à 20 mm en aval de la jonction.

- A - Rythme de base avant l'injection.
- B - L'injection de 1 mg de sulfate d'atropine, indiquée par la flèche, provoque une inhibition immédiate des salves antrales et pyloriques.
- C - 30 mn après l'injection, les potentiels de pointe isolés, déjà observés dès la deuxième minute, sont de plus en plus fréquents.
- D - Les premières salves antrales et pyloriques sont recueillies 40 mn après l'injection.
- E - 48 mn après l'injection, le rythme normal est réinstallé. On note des trains de potentiels de pointe entre les salves pyloriques.

Etalonnages : amplitude : 2 mV  
temps : 40 s



## 2 - Discussion

### A - Aspects méthodologiques

Les vagotomies peuvent être pratiquées à trois niveaux : cervical, thoracique et abdominal. La section des deux vagues cervicales est à proscrire puisqu'elle se révèle rapidement mortelle en raison des complications cardiopulmonaires qu'elle entraîne. La vagotomie abdominale, chirurgicalement plus facile, est écartée car les effets de la laparotomie sur la motricité gastroduodénale ne sont pas à négliger. BUENO, FIORAMONTI et RUCKEBUSCH (1978), BUENO, FERRE et RUCKEBUSCH (1978) chez le Rat, le Chien et le Mouton, notent une inhibition de l'activité myoélectrique intestinale lors de l'incision des muscles abdominaux. Chez le Chat, l'incision de la peau entraîne l'inhibition des contractions gastriques (ABRAHAMSON, GLISE et GLISE, 1979). La vagotomie thoracique offre l'avantage d'éviter toute ouverture de la cavité abdominale et toute manipulation de l'estomac.

Les modifications de l'activité EMG observées dès le lendemain de la vagotomie sont le résultat spécifique de la section nerveuse : aucun changement dans l'activité gastroduodénale n'est observée ni le lendemain des vagotomies fictives, ni les jours suivants.

### B - Influence du vague sur l'activité EMG gastrique

Les expériences de stimulation de l'extrémité périphérique du vague montrent que l'activité en salves de l'antrum et du pylore est dépendante d'influx moteurs vagues. La stimulation, dans les conditions expérimentales aiguës, fait apparaître une

activité ou augmente son rythme, lorsqu'il existe déjà une activité de base. L'importance de la voie vagale cholinergique est attestée par les expériences d'injection d'atropine. L'atropine fait momentanément disparaître l'activité en salves de la région antropylorique. Toutefois seules les expériences de section chez l'animal porteur d'électrodes gastriques à demeure permettent d'apprécier le rôle des centres moteurs gastriques vagues dans l'élaboration ou la régulation du rythme gastrique. Effectivement, la bivagotomie laisse subsister un rythme de l'antra et du pylore, qui reste faible au cours des premiers jours suivant la section. A la différence du Mouton (DUSSARDIER, 1960) où le rythme gastrique est élaboré par des décharges rythmiques des centres moteurs bulbaires, chez le Lapin, ceux-ci ne jouent qu'un rôle de régulation d'une motricité intrinsèque dont la genèse apparaît indépendante de leur action. Chez le Chien, la motricité gastrique décroît les premiers jours suivant la bivagotomie transthoracique ; des fluctuations importantes de l'activité surviennent durant deux ou trois mois, puis on observe le retour à la normale (MUREN, 1957). Le rythme électrique de base est désorganisé durant les premiers jours post-opératoires. Les potentiels pacesetters surviennent en de multiples endroits ; leur amplitude, leur fréquence, leur configuration et leur vitesse de propagation sont variables. Au delà de cinq jours, le rythme électrique redevient normal (KELLY et CODE, 1969). Ce délai correspond à celui que nous observons chez le Lapin. Après bivagotomie, le rythme des potentiels à plateau, inchangé sur le corpus, devient très irrégulier et s'accélère de façon aléatoire sur l'antra (PAPASOVA, ATANASOVA et BOEV, 1976).

Chez les Monogastriques, le vague intervient en tant que modulateur d'un rythme gastrique intrinsèque. Ce rôle apparaît également chez le Lapin lorsqu'on étudie les réponses gastriques à la prise alimentaire. Chez l'animal bivagotomisé, l'ingestion ne produit plus qu'une augmentation faible et tardive de la fréquence des salves. L'augmentation précoce observée dès le début du repas chez le lapin intact est donc le résultat de la stimulation des centres gastriques bulbaires par des afférences vraisemblablement d'origine buccale et / ou gastrique.

#### C - Activité gastrique d'origine intrinsèque

La bivagotomie met en évidence l'existence d'un rythme d'origine intrinsèque. Ce rythme est le résultat de la mise en jeu d'un système intrinsèque de type cholinergique puisque les salves antropyloriques disparaissent après atropine. De la même façon, les activités EMG observées après bivagotomie sur l'estomac du Chien sont supprimées par l'atropine ou l'hexaméthonium (MUREN, 1957).

L'importance du système nerveux intrinsèque apparaît dans les réponses à la prise alimentaire chez les lapins bivagotomisés. Six jours après l'intervention, la fréquence maximum des salves pendant le repas et sa vitesse d'installation sont voisines de celles observées chez l'animal intact. Tout se passe comme si une réorganisation des réflexes courts au sein des plexus intramuraux, sous l'effet de la distension, supplée au déficit vagal. Les expériences de section de la jonction gastroduodénale confirment cette importance. La coordination des activités rapides antro-duodénales est abolie après sec-

tion transversale du pylore et restauration de la continuité du tube digestif par anastomose des muqueuses antrale et duodénale (BEDI et CODE, 1972).

Lors des vagotomies unilatérales et bilatérales, un nouveau type d'activité, caractéristique des sections du vague, apparaît uniquement sur le pylore et laisse supposer une dualité dans la fonction pylorique, sous-tendue par des mécanismes différents. L'activité en salves recueillies sur le pylore, contemporaine de la systole antrale, traduit la fermeture du sphincter, après le passage d'une fraction de chyme dans l'intestin. Comme elle subsiste après la vagotomie, à un rythme plus lent et qu'elle disparaît immédiatement après l'injection d'atropine, elle est directement sous le contrôle descendant du vague cholinergique. L'activité de trains de potentiels, que révèlent les vagotomies, traduit au contraire la mise en jeu d'une machinerie musculaire normalement inhibée par le vague. Peu sensible à l'action de l'atropine, elle est vraisemblablement l'expression d'un mécanisme nerveux non cholinergique, libéré par la section vagale. Rien ne permet de dire si cet effet inhibiteur est normalement ménagé par une voie inhibitrice strictement vagale ou par des fibres sympathiques à trajet aberrant, empruntant les troncs vagues thoraciques (MURYOBAYASHI et coll, 1968 ; AHLMAN et coll, 1979). Cette activité remarquable apparaît dans l'intervalle des salves pyloriques, à un moment où le péristaltisme antral doit pousser le bol vers l'intestin. Elle reflèterait la fermeture plus ou moins tonique du sphincter pendant l'évacuation. On doit noter que la vagotomie dorsale, qui fait apparaître et persister cette activité avec le plus de netteté, entraîne les troubles de l'évacuation les plus

importants (réplétion gastrique et dureté du contenu), l'arrêt de la prise alimentaire et la mort des animaux. Il faut donc supposer que chez l'animal normal, ce mécanisme inhibant plus ou moins la fermeture sphinctérienne permet de moduler le diamètre du pylore au moment de l'évacuation, vraisemblablement en fonction du volume des émissions gastriques.

## CONCLUSIONS

L'activité électromyographique de la région gastroduodénale est enregistrée soit en conditions expérimentales aiguës par des électrodes de succion monopolaires et des électrodes intrapariétales bipolaires chez le lapin décortiqué et curarisé, soit chez l'animal éveillé par des électrodes intrapariétales implantées à demeure dans la musculature.

1. Activités d'ondes lentes et de salves

Dans les expériences en conditions aiguës, l'utilisation des électrodes de succion et d'un amplificateur à liaison continue permet de recueillir sur l'antré, une fois la préparation stabilisée, des ondes lentes périodiques de 10 à 12 s de durée, à la fréquence de 5 par minute. Certaines d'entre elles sont surchargées de potentiels d'action. Chez l'animal éveillé, on enregistre sur l'antré et le pylore un rythme spontané constitué de salves de potentiels, dont la fréquence varie de 1 à 5 par minute. Les salves apparaissent greffées sur une onde lente, dont l'amplitude est plus grande sur le pylore que sur l'antré. Les ondes lentes à l'état pur sont rarement recueillies. Nous pensons que la région antropylorique pourrait être le siège d'un rythme électrique de base de 5 ondes lentes par minute et que certaines fibres musculaires de cette région seraient douées des propriétés d'oscillateur qui caractérisent par exemple de nombreuses fibres lisses de l'intestin grêle. Lorsqu'on enregistre une activité spontanée dont le rythme est inférieur à 5 salves par minute,

nous supposons que le silence électrique entre deux salves successives n'est qu'apparent : des ondes lentes à l'état pur, de trop faible amplitude, ne sont vraisemblablement pas détectées.

## 2. Activité de base et influence du repas

L'activité spontanée oscille, chez l'animal à jeun, entre les fréquences extrêmes de 10 à 20 salves par dix minutes, de façon aléatoire au cours des périodes de 5 à 7 heures d'enregistrement. On note deux moments d'hyperactivité, en fin de matinée et en milieu d'après-midi. La fréquence, de 30 salves par dix minutes, est alors maximum. Un repas de granulés entraîne une augmentation immédiate du rythme spontané, qui atteint, quelle que soit sa valeur initiale, la fréquence jamais dépassée de 40 à 50 salves par dix minutes. Cette activité se maintient pendant toute la durée du repas et ne décroît que 40 à 60 mn après l'arrêt de la prise alimentaire. Le rythme initial est récupéré en plusieurs heures.

## 3. Organisation de la motricité gastropylorique

L'enregistrement de l'activité gastroduodénale en plusieurs sites chez le même animal éveillé et la confrontation des résultats entre animaux chez lesquels les électrodes sont implantées à différents niveaux, permet une analyse de la motricité. Les électrodes implantées sur l'antra entre 50 et 20 mm en amont du pylore, recueillent des salves de potentiels décalées dans le temps, qui traduisent la propagation d'une onde péristaltique en direction aborale. Sur la partie distale de l'antra, deux types d'organisation sont observés. Les salves recueillies sur l'antra à 20 mm du pylore précèdent les



activités synchrones recueillies à 10 mm et sur le pylore lui-même : l'onde péristaltique se propage jusqu'aux dix derniers millimètres de l'antra. Les salves apparaissent en même temps sous les électrodes situées sur les vingt derniers millimètres de l'antra et sur le pylore : l'onde péristaltique se propage moins loin. Elle est suivie d'une contraction globale qui, affectant tout l'antra distal et le pylore, est assimilable à la systole antrale observée par CARLSON (1962) chez le Chien. Les événements électromyographiques permettent de définir une séquence complète lorsque les salves sont recueillies à la fois sur l'antra, le pylore et le duodénum. Les salves de l'antra terminal et du pylore témoignent de la systole antrale et de la fermeture du sphincter ; l'évacuation est antérieure à cette activation et se produit lors de la propagation de l'onde péristaltique sur les premiers centimètres de l'antra. Toutefois, il faut se garder d'interpréter les enregistrements électromyographiques en termes d'évacuation. Les relations activité EMG-transit ne pourront être établies sur le plan quantitatif, qu'en associant à l'électromyographie, les techniques de débitmétrie du flux gastroduodéal.

#### 4. Le vague, nerf moteur

L'étude descriptive de l'activité électromyographique permet d'aborder le rôle du nerf vague dans le contrôle de la motricité antropylorique. La stimulation des efférences vagues entraîne sur les préparations aiguës, l'apparition d'un rythme ou l'augmentation de l'activité spontanée. Le rôle régulateur du vague est confirmé par les expériences de section. La bivagotomie laisse subsister un rythme antropylorique qui dans les

premiers jours reste faible mais ne disparaît pas. Il en est de même pour la réponse à la prise alimentaire, qui est déprimée et retardée. Plusieurs jours après la vagotomie, ce sont des réflexes courts ménagés au sein des plexus intrapariétaux qui assurent la récupération d'une activité apparemment normale. Le vague contient donc un contingent d'efférences facilitatrices qui permettent normalement au rythme gastrique intrinsèque de s'adapter.

##### 5. Le vague, nerf inhibiteur de la motricité

La stimulation des fibres vagues afférentes réalisées dans les conditions expérimentales aiguës, , provoque généralement, une inhibition du rythme antropylorique, que celui-ci soit spontané ou évoqué par la stimulation périphérique. Lorsqu'on enregistre une activité spontanée, l'inhibition déclenchée par la stimulation des afférences vagues est suivie, à l'arrêt de celle-ci, d'un phénomène de rebond. L'activité évoquée échappe à l'inhibition réflexe pour des stimulations centrales de plusieurs minutes. Ces réponses, identiques à celles obtenues sur l'intestin par la stimulation des neurones purinergiques, sont en faveur d'une voie vagale efférente attaquant, au sein des plexus de la région antropylorique des neurones postganglionnaires inhibiteurs. Les réflexes inhibiteurs duodéno-gastriques pourraient être partiellement ménagés par l'intermédiaire d'une telle voie vagale inhibitrice de la motricité antrale. Chez l'animal éveillé, la vagotomie fait apparaître uniquement sur le pylore, un nouveau type d'activité : des trains de potentiels occupent l'intervalle de deux ou plusieurs salves pyloriques successives. Cette activité traduit la mise en jeu d'une machi-

nerie musculaire normalement inhibée par le vague. Peu sensible à l'atropine, elle est vraisemblablement l'expression d'un mécanisme nerveux non cholinergique, libéré par la section vagale. Rien encore ne permet de dire si cet effet inhibiteur est normalement ménagé par une voie inhibitrice strictement vagale ou par des fibres sympathiques à trajet aberrant, empruntant les troncs vagues thoraciques. La vagotomie dorsale, qui fait apparaître l'activité pylorique en trains de potentiels avec le plus de netteté, s'accompagne de troubles graves de l'évacuation, du comportement alimentaire et entraîne la mort de l'animal. On peut penser, que chez l'animal normal, un mécanisme inhibant plus ou moins la fermeture sphinctérienne, permet de moduler le diamètre du pylore au moment de l'évacuation.

L'étude de l'activité électromyographique de la région antropylorique apporte une meilleure connaissance de la motricité de cette région dont le rôle est fondamental dans l'évacuation gastrique. Elle est cependant insuffisante pour apprécier sur le plan quantitatif, le transit gastroduodéal. A côté d'efférences vagues motrices déjà connues, qui contrôlent le rythme antral, il existe des efférences inhibitrices dont le rôle peut être double. Les unes, s'articulant vraisemblablement avec des neurones intrapariétaux de type purinergiques, sont mises en jeu par des afférences dont l'origine sera à préciser : elles inhiberaient la motricité de l'antra. Les secondes participeraient à la modulation du diamètre du canal pylorique permettant l'ajustement de l'ouverture au volume de chyme évacué. Une telle conception aboutit à postuler l'existence au niveau du pylore d'un système musculaire de fermeture distinct d'une machinerie d'ouverture.





## BIBLIOGRAPHIE

- ABRAHAMSON H., 1973. Studies on the inhibitory nervous control of gastric motility. Acta physiol. scand., Suppl. 390, 1-38.
- ABRAHAMSON H., GLISE H., GLISE K., 1979. Reflex suppression of gastric motility during laparotomy and gastroduodenal nociceptive stimulation. Scand. J. Gastroent., 14, 101-106.
- AHLMAN B.H.J., LARSON G.M., BOMBECK C.T., NYHUS L.M., 1979. Origin of the adrenergic nerve fibers in the subdiaphragmatic vagus in the dog. Amer. J. Surg., 137, 115-122.
- ANURAS S., COOKE A.R., CHRISTENSEN J., 1974. An inhibitory innervation at the gastroduodenal junction. J. clin. Invest., 54, 529-535.
- ATANASSOVA E., 1969. The role of the intramural nervous system in correlating the spike activity between the stomach and the duodenum. C.R. Acad. bulg. Sci., 22 (II), 1337-1340.
- AUFFRAY P., MARTINET J., RERAT A., 1967. Quelques aspects du transit gastrointestinal chez le Porc. Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 7 (3), 261-279.
- BABKIN B.P., KITE W.C., 1950. Central and reflex regulation of motility of pyloric antrum. J. Neurophysiol., 13, 321-334.
- BAYLISS W.B., STARLING E.H., 1901. The movements and innervation of the small intestine. J. Physiol., Lond., 26, 125-138.
- BEDI B.S., CODE C.F., 1972. Pathway of coordination of post-prandial antral, and duodenal action potentials. J. Physiol., Lond., 222 (5), 1295-1298.
- BENNETT M.R., BURNSTOCK G., HOLMAN M.E., 1966. Transmission from intramural inhibitory nerves to the smooth muscle of the Guinea-pig taenia coli. J. Physiol., Lond., 182, 541-558.

- BERGER W.K., DAHL G.P., 1974. Pacemaker activity in the circular smooth muscle of frog stomach. Pflügers Arch., 351, 133-145.
- BORTOFF A., DAVIS R.S., 1968. Myogenic transmission of antral slow waves across the gastroduodenal junction in situ. Amer. J. Physiol., 215 (4), 889-897.
- BRINK B.M., SCHLEGEL J.F., CODE C.F., 1965. The pressure profile of the gastro-duodenal junction zone in dogs. Gut, 6, 163-171.
- BUENO L., FERRE J.P., RUCKEBUSCH Y., 1978. Effects of anesthesia and surgical procedures on intestinal myoelectric activity in rats. Amer. J. dig. Dis., 23 (8), 690-695.
- BUENO L., FIORAMONTI J., RUCKEBUSCH Y., 1978. Postoperative intestinal motility in dogs and sheep. Amer. J. dig. Dis., 23 (8), 682-689.
- BULBRING E., TOMITA T., 1967. Properties of the inhibitory potential of smooth muscle as observed in the response to field stimulation of the Guinea-pig taenia coli. J. Physiol., Lond., 129, 299-315.
- BURNS T.D., REINKE D.A., 1971. Gastric motility inhibition and excitation elicited by vagal stimulation. Amer. J. Physiol., 221 (1), 226-229.
- BURNSTOCK G., 1972. Purinergic nerves. Pharmacol. Rev., 24, 509-581.
- BURNSTOCK G., 1979. Autonomic innervation and transmission. Brit. med. Bull., 35, 256-262.
- BURNSTOCK G., CAMPBELL G., RAND M.J., 1966. The inhibitory innervation of the taenia of the Guinea-pig caecum. J. Physiol., Lond., 122, 504-526.

- CARLSON H.C., 1962. Ph. D. Thesis, University of Minnesota  
cité par DAVENPORT H.W., Ed. MASSON, 1968, p. 49
- CARLSON H.C., CODE C.F., NELSON R.A., 1966. Motor action of the  
canine gastroduodenal junction : a cineradiographic,  
pressure and electric study. Am. J. dig. Dis., 11, 155-172.
- CONNOR J.A., KREULEN D., PROSSER C.L., WEIGEL R., 1977. Interac-  
tion between longitudinal and circular muscle in intestine  
of cat. J. Physiol., Lond., 273, 665-689.
- DANIEL E.E., 1965. The electrical and contractile activity of  
the pyloric region in dogs and the effects of drugs.  
Gastroenterology, 49 (4), 403-418.
- DANIEL E.E., CHAPMAN K.M., 1963. Electrical activity of the  
gastrointestinal tract as an indication of mechanical  
activity. Amer. J. dig. Dis., 8 (1), 54-102.
- DANIEL E.E., IRWIN J., 1968. Electrical activity of gastric  
musculature. Handbook of Physiology, Sect. 6 Alimentary  
Canal, vol. 4, Motility, 1969-1984.
- DANIEL E.E., SARNA S.K., 1976. Distribution of excitatory vagal  
fibers in canine gastric wall to control motility.  
Gastroenterology, 71, 608-613.
- DARCY B., FALEMPIN M., LAPLACE J.P., ROUSSEAU J.P., 1979.  
Importance de la voie vagale sensitive : recherche d'une  
technique de déafférentation sélective chez le Porc et le  
Mouton. Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 19 (3 B), 331-333.
- DARDILLAT C., MARRERO E., 1977. Etude de l'électromyogramme  
global chronique de la paroi intestinale du veau prérumi-  
nant : migration des phases d'activité régulière et rela-  
tion avec le transit. Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.,  
17 (4), 523-530.

- DEBAS H.T., FAROOQ O., GROSSMAN M.I., 1974. Inhibition of gastric emptying is a physiological action of cholecystokinin (CCK). Gastroenterology, 66, 375 (abstr.).
- DEWEY M.M., 1965. The anatomical basis of propagation in smooth muscle. Gastroenterology, 49 (4), 395-402.
- DOZOIS R.R., KELLY K.A., 1971. Effect of a gastrin pentapeptide on canine gastric emptying of liquids. Amer. J. Physiol., 221, 113-117.
- DRYBURGH J.R., BROWN J.C., 1975. Radioimmunoassay for motilin. Gastroenterology, 68, 1169-1176.
- DUSSARDIER M., 1960. Recherches sur le contrôle bulbaire de la motricité gastrique chez les Ruminants. Thèse de Doctorat ès-Sciences, Paris, 196 p.
- DUSSARDIER M., FLINGIS J., ROUSSEAU J.P., 1960. Localisation des centres bulbaires qui commandent la motricité gastrique. J. Physiol., Paris, 52, 90-91.
- EDWARDS D.A.W., ROWLANDS E.N., 1968. Physiology of the gastroduodenal junction. Handbook of Physiology, Sect. 6 Alimentary Canal, vol. 4, Motility, 1985-2000.
- EHRLEIN H.J., 1975. Gastric motility and emptying in rabbits. Proc. 5th int. Symp. Gastrointest. Motility, 284-288.
- EVANS D.H.L., MURRAY J.G., 1954. Histological and functional studies on the fibre composition of the vagus nerve of the rabbit. J. Anat. 88, 320-337.
- FISHER R., COHEN S., 1973. Physiological characteristics of the human pyloric sphincter. Gastroenterology, 64, 67-75.



- FISHER R.S., LIPSHUTZ W., COHEN S., 1973. The hormonal regulation of pyloric sphincter function. J. clin. Invest., 52 1296-1298.
- GONELLA J., 1967. Etude électrophysiologique de la motricité intestinale. Thèse de Doctorat ès-Sciences, Marseille, 145 p.
- GONELLA J., 1970. Etude de l'activité électrique de la couche musculaire longitudinale du duodénum de Lapin. J. Physiol. Paris, 62 (6), 447-476.
- GONELLA J., 1971. Etude électromyographique des contractions segmentaires et péristaltiques du duodénum de Lapin. Pflügers Arch., 322, 217-234.
- GONELLA J., 1978. La motricité digestive et sa régulation nerveuse. J. Physiol., Paris, 74, 131-140.
- HARPER A.A., KIDD C., SCRATCHERD T., 1959. Vago-vagal reflex effects on gastric and pancreatic secretion and gastrointestinal motility. J. Physiol., Lond., 148, 417-436.
- HUNT J.N., KNOX M.T., 1968. Control of gastric emptying. Amer. J. dig. Dis., 13 (4), 372-375.
- IGGO A., 1954. Receptors in the stomach and the bladder. J. Physiol., Lond., 126, 29-30 p.
- IGGO A., 1957. Gastric pH receptors with slowly conducting centripetal fibres. J. Physiol., Lond., 137, 17 p.
- ISENBERG J.I., CSENDES A., 1972. Effects of octapeptide of cholecystokinin on canine pylorus pressure. Am. J. Physiol., 222, 428-431.

- JEAN A., 1978. Contrôle bulbaire de la déglutition et de la motricité oesophagienne, Thèse de Doctorat es-Sciences Marseille, 273 p.
- KELLY K.A., CODE C.F., 1969. Effect of transthoracic vagotomy on canine gastric electrical activity. Gastroenterology, 57 (1), 51-58.
- KOBAYASHI M., PROSSER C.L., NAGAI T., 1967. Electrical properties of intestinal muscle as measured intracellularly and extracellularly. Amer. J. Physiol., 213, 275-286.
- KOTTEGODA S.R., 1969. An analysis of possible nervous mechanisms involved in the peristaltic reflex. J. Physiol., Lond., 200, 687-712.
- LANGLEY J.N., 1898. On inhibitory fibres in the vagus for the end of the oesophagus and the stomach. J. Physiol. Lond., 23, 407-414.
- LAPLACE J.P., 1968. Sur les phénomènes mécaniques et électriques du tractus digestif chez le Mouton. Thèse de 3ème cycle, Lyon, 200 p.
- LAPLACE J.P., 1972. Motricité gastro-intestinale chez le Porc : étude descriptive par électromyographie et corrélations nutritionnelles. Rec. Med. vet., 148, 37-61.
- LAPLACE J.P., 1975. Le transit digestif chez les Monogastriques. II - Phénomènes moteurs et mouvements des digesta. Ann. Zootech., 24 (3), 489-552.
- LAPLACE J.P., LEBAS F., RIOPEREZ J., 1974. Le transit digestif chez le Lapin : 1) utilisation du Cérium - 141 ; étude méthodologique et descriptive. Ann. Zootech., 23, 555-576.

- LAPLACE J.P., LEBAS F., RIOPEREZ J., 1975. Le transit digestif chez le Lapin : 2) Répartition de la radioactivité après ingestion d'aliment marqué au Cérium - 141. Ann. Zootech. 24, 59-68.
- LAPLACE J.P., ROMAN C., 1979. Activités de la musculature gastro-intestinale et mouvements des contenus digestifs. Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 19 (3 B), 849-879.
- LEVEILLE M., PONCET C., DARDILLAT C., 1979. Characteristics of an electromagnetic flow meter specially built to measure intestinal flow in sheep. Ann. Rech. vet., 10 (2/3), 497-499.
- MARTINSON J., 1964. The effect of graded stimulation of efferent vagal nerve fibres on gastric motility. Acta Physiol. Scand., 62, 256-262.
- MARTINSON J., 1965. Vagal relaxation of the stomach. Experimental re-investigation of the concept of the transmission mechanism. Acta Physiol. Scand., 64, 453-462.
- Mc COY E.J., BAKER R.D., 1968. Effect of feeding on electrical activity of dog's small intestine. Amer. J. Physiol., 214 (6), 1291-1295.
- Mc SWINEY B.A., 1931. Innervation of the stomach. Physiol. Rev., vol XI, 478-514.
- MEI N., 1969. Etude de la chémosensibilité intestinale par enregistrement unitaire de l'activité électrique des neurones vagues. J. Physiol., Paris, suppl. 2, 350.
- MEI N., 1978. Vagal glucoreceptors in the small intestine of the cat. J. Physiol., Lond., 282, 485-506.

- MEI N., CROUSILLAT J., RANIERI F., 1971. Etude microphysiologique comparée de l'innervation afférente vagale et splanchnique du tube digestif. Proc. Intern. Union Physiol. Sci, 9, Munich : XXVth International congress of physiological sciences.
- MIOLAN J.P., ROMAN C., 1971. Modification de l'électromyogramme gastrique du Chien par stimulation des nerfs extrinsèques. J. Physiol., Paris, 63 (5), 561-576.
- MIOLAN J.P., ROMAN C., 1974. Décharge unitaire des fibres vagues efférentes lors de la relaxation réceptive de l'estomac du Chien. J. Physiol., Paris, 68, 693-704.
- MONGES H., SALDUCCI J., 1973. L'électromyographie gastrique. Arch. fr. Mal. App. dig., 62, 419-432.
- MONGES H., SALDUCCI J., ROMAN C., 1969. Etude électromyographique de la motricité gastrique chez l'Homme normal. Arch. fr. Mal. App. dig., 58 (9), 517-530.
- MUREN A., 1957. Gastric motility after vagotomy in Dogs. Acta Arch. scand., 112, 98-106.
- MURYOBAYASHI T., MORI J., FUJIWARA M., SHIMAMOTO K., 1968. Fluorescence histochemical demonstration of adrenergic nerve fibers in the vagus nerve of cats and dogs. Jap. J. Pharmac., 18, 285-293.
- NAGAI T., PROSSER C.L., 1963. Patterns of conduction in smooth muscle. Amer. J. Physiol., 204 (5), 910-914.
- PAINTAL A.S., 1954. A study of gastric stretch receptors. Their role in the peripheral mechanism of satiation of hunger and thirst. J. Physiol., Lond., 126, 255-270.

- PAINTAL A.S., 1957. Responses from mucosal mechanoreceptors in the small intestine of the Cat. J. Physiol., Lond., 139, 353-368.
- PAPASOVA M., ATANASSOVA E., BOEV K., 1969. On the contractile activity of the longitudinal and circular muscular layers of the stomach. Bull. Inst. Physiol., XII, 103-114.
- PAPASOVA M., ATANASSOVA E., BOEV K., 1976. Disturbances in the electrical and contractile gastric activities after bilateral transthoracic vagotomy. Bulg. Acad. Sci., 2 (1), 15-22.
- PICKARD D.W., STEVENS C.E., 1972. Digesta flow through the Rabbit large intestine. Amer. J. Physiol., 222, 1161-1166.
- RANIERI F., CROUSILLAT J., MEI N., 1970. Activité unitaire des mécanorécepteurs splanchniques de l'estomac. C.R. Soc. Biol., 164 (12) 2578.
- ROCHE M., SANTINI R., 1970. Etude électrophysiologique de la motricité gastrique. I. Electrogastromyographie comparée. C.R. Soc. Biol., 164, 1528-1534.
- ROUSSEAU J.P., 1968. Etude de l'activité électrique de la musculature lisse de l'estomac (réseau) chez les petits Ruminants. Action de la stimulation vagale. Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 8 (2), 301-311.
- RUCKEBUSCH Y., GRIVEL M.L., FARGEAS M.J., 1971. Activité électrique de l'intestin et prise de nourriture conditionnelle chez le Lapin. Physiol. Behav., 6, 359-365.

- RUCKEBUSCH Y., GRIVEL M.L., SANTINI R., 1970. Technique de dérivation chronique de l'activité électrique et mécanique du tractus digestif chez l'animal éveillé. Soc. Sci. vet. et Med. comp., 337-346.
- SCHAPIRO H., WOODWARD E.R., 1959. Proc. Soc. Exper. Biol. Med. 101, 407-409, cité par DAVENPORT H.W., Ed. MASSON 1968, p. 53.
- SHERRINGTON C.S., 1973. Quart. J. Exper. Physiol., 6, 257 cité par LAPORTE Y., in KAISER, Ed. FLAMMARION, 1969, p. 409.
- STEMPER T.J., COOKE A.R., 1975. Gastric emptying and its relationship to antral contractile activity. Gastroenterology, 69, 649-653.
- TALO A., CSAPO A.I., 1970. Conduction of electric activity in late pregnant and parturient rabbit uteri. Physiol. Chem. Phys., 2, 489-494.
- TAXI J., 1965. Contribution à l'étude des connexions des neurones moteurs du système nerveux autonome. Thèse de Doctorat ès-Sciences naturelles, Paris, 673 p.
- TAYLOR G.S., DANIEL E.E., TOMITA T., 1975. Origin and mechanism of intestinal slow waves. Proc. 5th int. Symp. Gastrointest. Motility, 102-106.
- THOMAS J.E., 1957. Mechanics and regulation of gastric emptying. Physiol. Rev., 37 (4), 453-374.
- TIEFFENBACH L., ROMAN C., 1972. Rôle de l'innervation extrinsèque vagale dans la motricité de l'oesophage à musculature lisse : étude électromyographique chez le Chat et le Babouin. J. Physiol., Paris, 64 (3), 193-226.

TORGENSEN J., 1942. The muscular build and movements of the stomach and duodenal bulb. Acta Radiol., Suppl. 45 1-191.

WOOD J.D., MAYER C.J., 1978. Intracellular study of electrical activity of Auerbach's plexus in Guinea-pig small intestine. Pflügers Arch., 374, 265-275.

