

N° d'ordre : 989

50376
1982
143

50376
1982
143

THÈSE

présentée à

L'UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

pour obtenir le titre de

DOCTEUR EN BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE ANIMALES

(3ème cycle)

par

Ali MADHLOUM

EFFETS DE LA SUPPRESSION DES AFFERENCES VAGALES SUR LA MOTRICITE DIGESTIVE CHEZ LE MOUTON



Soutenue le 14 octobre 1982 devant la Commission d'Examen

Président	M. ROUSSEAU	Professeur à l'Université de Lille I
Rapporteur	M. FALEMPIN	Maître-Assistant à l'Université de Lille I
Examineurs	M. CARR	Senior Lecturer à Massey University (New Zealand)
	M. PERTUZON	Professeur à l'Université de Lille I

**Travail réalisé au Laboratoire de Neurophysiologie Végétative de l'Université
des Sciences et Techniques de Lille, Laboratoire Associé au C.N.R.S. n° 308.**

SOMMAIRE

INTRODUCTION

TECHNIQUES

I - LA TECHNIQUE DE DEAFFERENTATION : PRINCIPE, PROTOCOLES ET VERIFICATION	p. 4
1. Principe	p. 4
2. Protocoles	p. 5
3. Vérification	p. 6
II - REALISATION DE LA DEAFFERENTATION	p. 6
1. Anesthésie	p. 6
2. Section complète du nerf vague droit	p. 8
3. Dissection du contingent sensitif au niveau du ganglion plexiforme	p. 9
4. Mise en place des électrodes	p. 9
III - EXPERIENCES DE STIMULATIONS VAGALES	p. 10
IV - TECHNIQUES DE RECEPTION	p. 10
1. Enregistrement des activités électromyogra- phiques (EMG)	p. 10
2. Enregistrement des variations de pression	p. 12
3. Visualisation des phénomènes électriques	p. 13
V - TECHNIQUES DE STIMULATION	p. 13
VI - TECHNIQUES HISTOLOGIQUES	p. 13

<u>PREMIER CHAPITRE</u> : INFLUENCE DES AFFERENCES VAGALES SUR LA MOTRICITE ABOMASALE	p. 15
I - L'ACTIVITE ELECTROMYOGRAPHIQUE DE LA CAILLETTE	p. 16
1. Résultats	p. 16
A/ Description de l'activité EMG de l'antra et du pylore	p. 16
B/ Le rythme de base de l'activité EMG abomasale	p. 18
C/ Influence de la prise alimentaire et de la rumination sur l'activité EMG	p. 21
D/ Relations entre l'activité EMG abomasale et l'activité EMG duodénale	p. 25
2. Discussion	p. 31
A/ Signification des activités EMG recueillies chez le mouton	p. 31
B/ Le rythme de base de la motricité abomasale et ses variations	p. 33
II - ROLE DES AFFERENCES VAGALES DANS LE CONTROLE DE LA MOTRICITE DE LA CAILLETTE	p. 35
1. Résultats	p. 35
A/ Effets de la suppression des afférences vagues	p. 35
a) Résultats obtenus chez les moutons du groupe I	p. 36
b) Résultats obtenus chez les moutons du groupe II	p. 39
B/ Effets de la stimulation des afférences vagues	p. 42
2. Discussion	p. 47
<u>DEUXIEME CHAPITRE</u> : INFLUENCE DES AFFERENCES VAGALES SUR LA MOTRICITE OESOPHAGIENNE	p. 53
I - RESULTATS	p. 54
1. La déglutition et la motricité oesophagienne chez l'animal normal	p. 54

A/ Le péristaltisme primaire	p. 54
B/ Le péristaltisme secondaire	p. 58
2. Effets de la vagotomie unilatérale sur la déglutition et la motricité oesophagienne	p. 59
3. Effets de la suppression des afférences vagues sur la déglutition et la motricité oesophagienne	p. 63
A/ Effets de la déafférentation sur le transit oesophagien	p. 63
a) Cas des moutons 11 à 14 (vagotomie thoracique)	p. 63
b) Cas des moutons 15 et 16 (vagotomie cervicale)	p. 67
B/ Effets de la déafférentation sur la motricité oesophagienne	p. 69
II - DISCUSSION	p. 76
1. Rôle des afférences vagues dans le contrôle de la déglutition à vide	p. 76
2. Rôle des afférences oesophagiennes dans la déglutition d'un bol	p. 78

CONCLUSIONS GENERALES

BIBLIOGRAPHIE

AVANT PROPOS

Les recherches qui font l'objet de cette thèse ont été réalisées au Laboratoire de Neurophysiologie Végétative de l'Université des Sciences et Techniques de Lille.

Je tiens à exprimer ici mes remerciements :

- à Monsieur le Professeur J. P. ROUSSEAU, Directeur du Laboratoire de Neurophysiologie Végétative, qui m'a accueilli dans son Laboratoire. Son expérience, ses critiques, les conseils qu'il m'a donnés lors de la phase expérimentale, pendant l'exploitation des résultats et la rédaction du manuscrit, m'ont toujours beaucoup aidé, qu'il trouve ici l'expression de ma sincère gratitude en acceptant de présider ce jury ;

à Monsieur M. FALEMPIN, Maître-Assistant au Laboratoire de Neurophysiologie Végétative, qui m'a beaucoup aidé à maîtriser la technique électrophysiologique et à réaliser les expériences. Je le remercie vivement de l'honneur qu'il me fait en acceptant d'en être le rapporteur ;

- à Monsieur le Professeur E. PERTUZON, Directeur du Laboratoire de Physiologie Neuromusculaire, qui a bien voulu participer à ce jury de thèse. Qu'il trouve ici l'expression de mon profond respect ;

- à Monsieur D. CARR, Senior Lecturer à la Faculté de Sciences Vétérinaires (Massey University - New Zealand) qui a bien voulu prendre connaissance des résultats. Qu'il trouve ici l'expression de mes sincères remerciements pour avoir accepté de participer à ce jury ;

Je tiens également à remercier :

- Madame A. ROUSSEAU, pour toute la réalisation du travail histologique et d'une partie de l'iconographie.

- Madame C. PLANCQ, qui s'est beaucoup dépensée pour en assurer la réalisation dactylographique.

Enfin, je voudrais remercier l'ensemble du personnel du Laboratoire de Neurophysiologie Végétative qui ont pu m'aider à des titres divers.

INTRODUCTION

Le tube digestif adapte sa motricité à la quantité et la qualité du bol par des mécanismes nerveux et endocriniens étroitement imbriqués. La variété des réflexes digestivo-digestifs rend compte de l'importance du système nerveux autonome dans la régulation des phénomènes moteurs et par tant, du transit digestif. La permanence des rétroactions nerveuses est attestée par la richesse de l'innervation sensitive du tube digestif, la nature des récepteurs et de leur stimulus le plus souvent spécifique (revue dans PAINTAL, 1973 ; LEEK, 1972, 1977 ; MEI, 1981). Les récepteurs superficiels de l'épithélium ou de la muqueuse sont sensibles aux stimulus chimiques et mécaniques ; les tensiorécepteurs à adaptation lente, situés plus vraisemblablement dans la couche musculaire, renseignent les centres sur l'état de distension et de contraction des viscères. La présence des ingesta dans la lumière du tube digestif est donc source permanente d'informations centripètes, véhiculées par les nerfs vagues et splanchniques. Ces afférences ne jouent pas le même rôle selon que les séquences motrices dépendent ou non, pour leur expression, de la mise en jeu de centres nerveux. On doit distinguer, de par leur degré de dépendance centrale, la motricité des segments supérieurs du tube digestif (oesophage, préestomacs des Ruminants), de celle des segments gastro-intestinaux (estomac des Monogastriques, caillette des Ruminants, intestin). Dans le premier cas, la section de l'innervation extrinsèque supprime toute motricité ; dans la seconde, la motricité persiste.

On conçoit qu'en ce qui concerne la motricité gastroduodénale, les afférences n'interviennent que pour moduler des séquences motrices

déjà organisées au niveau périphérique, dans les plexus intrapariétaux. Quant à la motricité séquentielle que montrent l'oesophage et les pré-estomacs des Ruminants, trois interprétations sont possibles :

1. Les séquences motrices résultent de la mise en jeu d'une succession de réflexes : chaque événement stimule des récepteurs dont les informations induisent au niveau central l'ordre moteur responsable de la séquence suivante. Autrement dit, les afférences mises en jeu progressivement lors de l'évolution du mouvement sont indispensables à l'exécution séquentielle de celui-ci.
2. Les séquences motrices sont déterminées par un générateur central programmé, circuit neuronique polarisé capable d'assurer la commande séquentielle, sans que les phénomènes de réafférentation soient utiles. De tels réseaux sont décrits chez les Invertébrés (HAGIWARA, 1961).
3. Le programme central est responsable du mouvement et de son organisation spatio-temporelle, mais utilise les informations d'origine périphérique pour ajuster son niveau de commande.

Pour préciser le rôle des afférences digestives dans le contrôle de la motricité, les auteurs ont tenté d'empêcher la gène ou la transmission du message afférent. On peut diminuer le volume de la volée centripète par l'anesthésie locale de la muqueuse digestive (ASH et KAY, 1959) ou l'ablation partielle d'un viscère (DUSSARDIER, 1960). L'anesthésique diffusant vers les plexus, de même que l'exérèse partielle d'une paroi peuvent aussi altérer le fonctionnement des neurones postganglionnaires efférents. Les modifications observées peuvent ne pas

traduire spécifiquement le déficit sensitif. Le blocage différentiel des contingents efférent et afférent du nerf vague par l'anesthésie locale, l'action du froid ou du courant électrique n'est pas non plus une solution adéquate : il est rendu difficile car les deux contingents de fibres ont un spectre de diamètre voisin (DUSSARDIER, 1960 ; PAIN TAL, 1965 a). Par contre, la section préférentielle du contingent vagal sensitif est réalisable au niveau du ganglion plexiforme, chez le Chat (MEI et DUSSARDIER, 1966), chez le Cobaye (RECH, 1966), le Porc et le Mouton (DARCY et al., 1979 ; FALEMPIN et ROUSSEAU, 1979 ; FALEMPIN, 1981).

Nous nous proposons donc chez le Mouton éveillé, d'étudier les effets de la section des afférences vagales sur deux types de motricité. Dans un premier chapitre, nous avons choisi d'exposer les résultats concernant la motricité de la caillette, qui est largement indépendante, dans son rythme, de l'étage de commande centrale. Le deuxième chapitre est un prolongement du travail entamé par FALEMPIN (1981) ; il permet de préciser le rôle des afférences vagales dans l'expression de la motricité oesophagienne, motricité séquentielle et ordonnée, rigoureusement dépendante des centres bulbaires.

TECHNIQUES

Les expériences sont réalisées sur 16 moutons de race Préalpes du Sud, âgés de 4 à 5 mois. Les effets de la déafférentation vagale sur la motricité de l'oesophage et de la caillette sont étudiés chez l'animal éveillé. Quatre moutons ont été utilisés dans les conditions expérimentales aiguës pour vérifier, par des expériences de stimulation, le rôle du nerf vague sur l'activité électromyographique de la jonction gastro-duodénale.

I - LA TECHNIQUE DE DEAFFERENTATION : PRINCIPE, PROTOCOLES et VERIFICATION.

1. Principe

Le but des expériences est de supprimer spécifiquement le contingent sensitif des deux nerfs vagues en maintenant intact le contingent moteur. Toute modification de la motricité oesophagienne ou gastrique est alors imputable au déficit sensitif. La séparation chirurgicale des deux contingents est possible au niveau des ganglions plexiformes, là où des faisceaux blanc nacré supposés être moteurs se distinguent de la masse rosée du ganglion viscéral sensitif. La section bilatérale des deux masses ganglionnaires est toutefois mortelle dans la majorité des cas. Aussi avons-nous suivi dans son principe la technique développée par FALEMPIN et ROUSSEAU (1979), puis FALEMPIN (1981). Pour qu'une partie des afférences d'origine cardio-vasculaire et pulmonaire soit conservée, nous associons le plus souvent la suppression des afférences vagues d'un côté à la section complète du vague contralatéral dans son

trajet thoracique en arrière des émergences cardio-pulmonaires.

Les effets observés seront attribués au déficit sensitif, à condition de montrer au préalable que la motricité oesophagienne ou gastrique n'est pas modifiée par la section complète d'un seul vague.

2. Protocoles

Le protocole suivant est réalisé chez 9 moutons.

1. enregistrement de la motricité oesophagienne ou abomasale chez l'animal normal
2. section complète du nerf vague droit
3. enregistrement de la motricité après la vagotomie unilatérale
4. section des afférences vagues gauches
5. enregistrement de la motricité après la déafférentation dite totale.

En ce qui concerne le point 2 du protocole, le nerf vague droit est sectionné dans son trajet thoracique chez 7 moutons (n° 1 à 3 et 11 à 14). Il est sectionné dans son trajet cervical, à l'entrée de la poitrine (n° 15) ou à mi-hauteur du cou (n° 16). Le protocole n'a pu être poursuivi au-delà du point 3 chez le mouton n° 6.

Chez les moutons n° 4 et 5, les points 2 et 4 sont inversés ; la suppression des afférences à gauche précède la section complète du nerf vague droit, dans son trajet thoracique. Ces protocoles permettent de priver les estomacs et les 10 à 15 derniers centimètres de l'oesophage, voire l'ensemble de l'oesophage thoracique (n° 15 et 16), de leurs afférences vagues.

3. Vérification

L'absence de contractions réflexes de l'oesophage lors de sa distension par un ballonnet gonflé de 20 à 30 ml d'air est une forte présomption d'une déafférentation réussie. Les moutons privés de leurs afférences vagales extériorisent par ailleurs les symptômes cliniques décrits précédemment par FALEMPIN (1981) : aphagie, météorisation gastrique, courte survie inférieure à une semaine. Après la mort ou le sacrifice des animaux, le ganglion gauche montre à l'histologie la cicatrice de la section et surtout les signes classiques de dégénérescence des corps cellulaires : chromatolyse, basophilie du cytoplasme, position excentrée du noyau (fig. 1). Seuls les moutons 1 et 5 ne sont pas totalement déafférentés ; on a vérifié a posteriori que l'échec résultait plus de la section incomplète du nerf vague droit, dans son trajet thoracique, que d'un défaut de la section de la masse ganglionnaire à gauche.

II - REALISATION DE LA DEAFFERENTATION

1. Anesthésie

Toutes les interventions chirurgicales sont réalisées sous anesthésie profonde. Les animaux sont isolés et mis à jeun pendant 24 à 36 heures. Une injection intraveineuse d'un mélange de 200 mg de pentobarbital sodique (Nembutal) et de 500 mg de thiopental sodique (Penthotal), dissous dans 25 ml de sérum physiologique, induit une pré-anesthésie de courte durée. Celle-ci permet la mise en place d'une sonde intratrachéale. L'anesthésie est entretenue par l'inhalation d'un mélange d'air

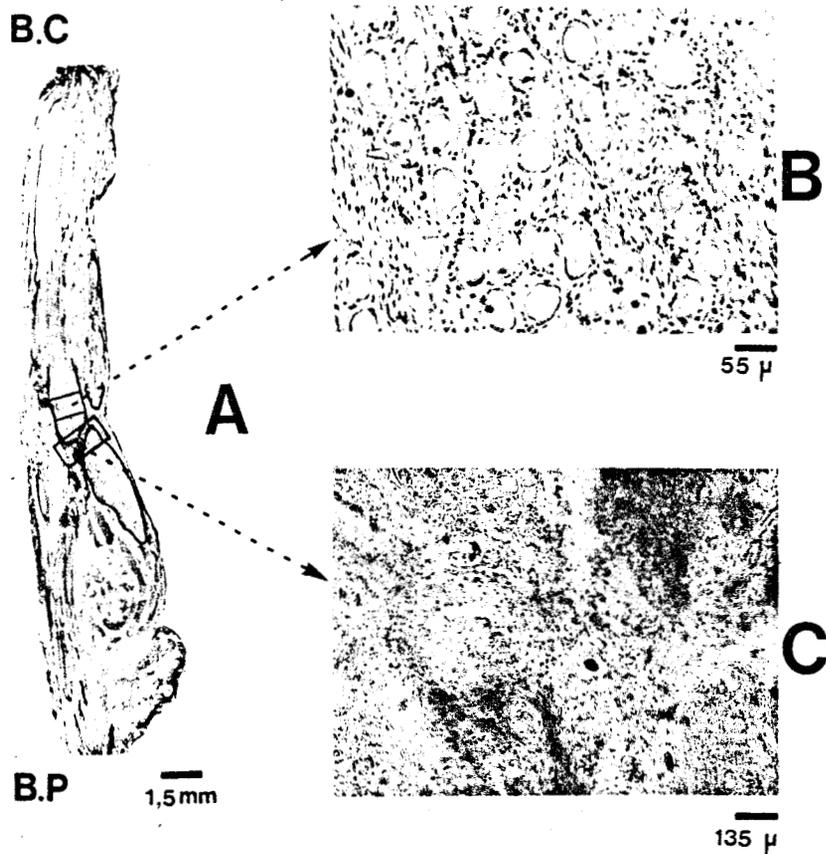


Figure 1 : Coupes du ganglion plexiforme, prélevé une semaine après la section du contingent sensitif. En A, une coupe longitudinale montre la présence d'amas de cellules nerveuses. B.C. et B.P. représentent respectivement le bout central et le bout périphérique du ganglion.

En B, les corps cellulaires situés au-dessus et au-dessous de la section présentent tous des signes de dégénérescence : chromatolyse, position excentrée du noyau.

En C, tissu cicatriciel au niveau de la section.

et de fluothane (2-bromo-2 chloro-1 ; 1 ; 1-trifluoréthane), dont on fait varier la concentration de 2 à 3,5 %. Lors des interventions thoraciques, l'animal est placé sous respiration artificielle grâce à un respirateur FLOG 22 (ROBERT et CARRIERE).

2. Section complète du nerf vague droit

Lorsque la section est réalisée au cou (n° 15 et 16), le nerf vague est découvert à la base ou à mi-hauteur du cou par une courte incision cutanée, en regard du lieu choisi de la section. Il est isolé de la carotide et du tronc sympathique cervical et est passé dans la boucle d'un fil d'acier torsadé. La section est ensuite réalisée 24 heures plus tard, chez l'animal éveillé, en exerçant des mouvements de va-et-vient sur les deux extrémités du fil torsadé, qui sortent de la plaie cutanée par l'intermédiaire d'un cathéter (BOIVIN et BOST, 1975).

Pour sectionner le vague thoracique, le mouton anesthésié est placé en décubitus latéral gauche. La peau est incisée sur la sixième côte. Les 6ème et 7ème côtes sont réséquées et on ouvre le thorax en incisant le lit périosté de la 7ème. L'ablation des deux côtes s'avère nécessaire car le plus souvent, on profite de l'intervention pour poser en plus des électrodes sur l'oesophage thoracique, en avant ou en arrière du site de la section du nerf. Le lobe inférieur du poumon droit est récliné vers l'avant, après avoir écarté les bords de la plaie. Les branches supérieure et inférieure du vague droit sont isolées et sectionnées avant leur réunion avec leurs homologues du vague gauche. Pour refermer la plaie, les côtes sont rapprochées par des fils de Nylacap Bleu n° 8 et les plans musculaires et cutanés sont suturés. Le vide pleural est rétabli. Un traitement par les antibiotiques (Pénicilline-Streptomycine) est appliqué pendant une semaine.

3. Dissection du contingent sensitif au niveau du ganglion plexiforme

Pour découvrir le ganglion plexiforme gauche, une incision de la peau est pratiquée parallèlement à la branche montante de la mandibule. Le muscle peaucier, la veine jugulaire, la glande parotide sont réclinés. Le nerf vague est mis en évidence et séparé des nerfs spinal accessoire et grand hypoglosse. Le ganglion plexiforme est repéré sous la loupe binoculaire par le renflement que présente le nerf vague entre les émergences des nerfs pharyngo-oesophagien et laryngé supérieur. La masse ganglionnaire, très vascularisée, est isolée et séparée des faisceaux de fibres, blanc nacré, situés généralement sur le bord dorso-latéral interne du ganglion. Elle est placée dans la boucle d'un fil d'acier torsadé. La section du ganglion est effectuée ultérieurement, chez l'animal éveillé, comme pour le nerf vague cervical.

4. Mise en place des électrodes

Les électrodes sont placées aisément sur l'oesophage cervical haut et bas en le découvrant par une incision cutanée à gauche, le long de la gouttière jugulaire. La thoracotomie pratiquée en vue de la section vagale permet en même temps de poser les électrodes sur l'oesophage thoracique. De ce fait, nous n'avons pas d'enregistrement de l'activité électromyographique de l'oesophage à ce niveau, chez les moutons 11 à 14, avant la vagotomie. Pour accéder à la caillette, on pratique une incision à droite, en arrière et en bas de l'hypocondre, parallèle à celui-ci. Les électrodes sont placées à 4 et 2 cm en amont du pylore, sur le pylore lui-même et sur l'ampoule duodénale

(fig. 2). Tous les plans musculaires sont suturés avec du catgut n° 6, les plans cutanés avec le Nylacap bleu n° 8.

III - EXPERIENCES DE STIMULATIONS VAGALES

Les effets de la stimulation vagale sur la motricité de la caillette sont étudiés chez 4 moutons (n° 7 à 10). Ces animaux sont munis au préalable d'électrodes, fixées sur la caillette grâce à une laparotomie du type de celle précédemment décrite. Huit jours après cette intervention, on vérifie chez l'animal éveillé, que les électrodes recueillent une activité électromyographique correcte. Les expériences de stimulation sont alors réalisées sous anesthésie entretenue par le fluothane à la concentration de 0,5 à 1 %. Les animaux curarisés par la gallamine (2 mg/Kg) sont mis sous respiration assistée pendant toute la durée de l'expérience.

Les deux nerfs vagues cervicaux sont disséqués le long de la carotide sur 7 à 8 centimètres. Un des deux nerfs est sectionné entre deux fils de ligature. Les extrémités périphérique et centrale sont chargées sur des électrodes de stimulation ; elles sont isolées dans un bain d'huile de paraffine maintenue à 38°C.

Pendant toutes les interventions, le rythme cardiaque est suivi grâce à un cardiophone construit au laboratoire (BOUS et DESLANDES).

IV - TECHNIQUES DE RECEPTION

1. Enregistrement des activités électromyographiques (EMG)

Les activités EMG de la musculature de l'oesophage, de la caillette et du duodénum sont enregistrées selon la technique décrite par

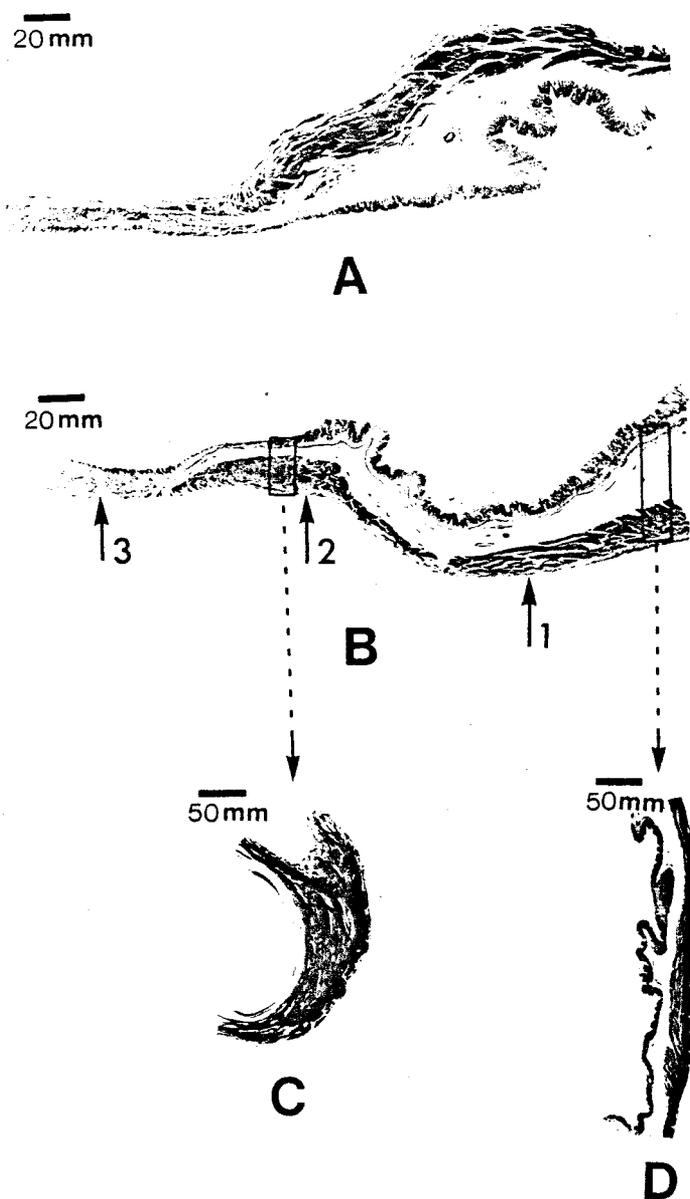


Figure 2 : Coupes de la région gastro-duodénale de la caillette. A et B sont des coupes longitudinales respectivement de la paroi latérale et de la paroi ventrale de cette région. Les flèches correspondent respectivement à l'antrum (1), le pylore (2) et le duodénum (3). C et D sont des coupes transversales de la paroi ventrale du pylore et de l'antrum. On note en B et C, l'épaississement de la musculature qui caractérise la zone sphinctérienne.



LAPLACE (1968) et RUCKEBUSCH (1970). Les électrodes sont constituées de deux fils émaillés de nickel chrome, de 100 μm de diamètre pour la caillette et le duodénum, ou de 120 μm pour l'oesophage, inclus dans une gaine de résine (Rhodorsil). Une extrémité dénudée de chaque fil est insérée dans la musculature à l'aide d'une aiguille recourbée ; elle y est fixée en réalisant une triple boucle. Les deux fils d'une même électrode sont ainsi implantés à 2-3 mm l'un de l'autre. Plusieurs électrodes sont posées à différents niveaux sur le même organe. On fait cheminer sous la peau les faisceaux de fils constituant ces électrodes jusqu'en région dorsale où ils sont ressortis. Il est alors facile, chez l'animal éveillé, de relier ces fils à l'appareil enregistreur. L'électrode de référence est constituée par une aiguille hypodermique implantée dans les muscles du dos de l'animal.

2. Enregistrement des variations de pression

La pression oesophagienne est recueillie par un ballonnet gonflé par 10 à 30 ml d'air introduit par la voie nasale. Maintenu captif, il permet d'enregistrer des contractions locales réflexes ; laissé libre, il est poussé par l'onde péristaltique : on enregistre alors un tracé dynamique de la pression (ROMAN, 1967). La pression oesophagienne est aussi recueillie à plusieurs niveaux lors de déglutitions à vide, par un système de 3 cathéters maintenus solidaires. L'extrémité de chaque cathéter est décalée l'une par rapport à l'autre et munie d'un petit ballonnet gonflé par 1 ml d'air.

Les contractions du réseau et du rumen ont été enregistrées lors des expériences de stimulation vagale par un ballonnet en caoutchouc

souple, gonflé par 50 ml d'air. Ce ballonnet est introduit par la voie buccale ou directement placé dans le compartiment gastrique grâce à une laparotomie.

Toutes les variations de pression sont transformées en différences de potentiel par des capteurs électroniques (TELCO).

3. Visualisation des phénomènes électriques

Les phénomènes électriques sont convenablement amplifiés ; ils sont visualisés sur un enregistreur BECKMAN R611 ou sur un enregistreur GOULD dont les différentes vitesses de défilement permettent l'étalement souhaité du phénomène.

V - TECHNIQUES DE STIMULATION

La stimulation des nerfs vagues est réalisée grâce à des électrodes constituées par des fils d'argent en crochet, espacés de 5 mm et inclus dans une gouttière de plexiglass. Le nerf est placé dans la gouttière et recouvert par de l'huile de paraffine maintenue à 38°C. Les chocs de stimulation sont des impulsions rectangulaires, réglables en durée, fréquence et intensité, délivrées par un stimulateur électronique conçu et construit au laboratoire (BOUS - DESLANDES). Les chocs sont isolés de la masse.

VI - TECHNIQUES HISTOLOGIQUES

Les ganglions plexiformes, fixés dans le liquide de Lépine-Sauter, sont débités en coupes longitudinales de 10 μ d'épaisseur. Les coupes

sont colorées par le crésyl violet, selon la technique de Kluver-Barrera.

La région gastroduodénale de la caillette est fixée par le formol à 10 %. Les coupes de 10 μ d'épaisseur sont colorées selon la technique du trichrome de Masson.

1er CHAPITRE

INFLUENCE DES AFFERENCES VAGALES SUR LA MOTRICITE ABOMASALE

La caillette est le compartiment gastrique dont la structure et les fonctions, chez les Ruminants, sont identiques à celles de l'estomac des Monogastriques. Les études consacrées à sa motricité sont moins nombreuses que celles concernant la motricité des préestomacs, réseau et rumen, compartiments situés en amont. On sait cependant que ses contractions ne dépendent pas d'un centre rythmique bulbaire, à la différence de celles du réseau et du rumen. Sa motricité, surtout étudiée chez le Veau préruminant, dépend de la nature des contenus et des conditions du transit gastro-intestinal. Des facteurs endocriniens et nerveux sont impliqués dans la régulation. La perfusion de pentagastriné chez le Veau provoque une inhibition de la motricité antrale et fundique (BEEL, TITCHEN et WATSON, 1977). Les modifications de la motricité gastrique, observées pendant la perfusion duodénale de différents métabolites, de solutions acides ou alcalines, peuvent être dues en partie à la libération d'hormones intestinales. Des réflexes longs, qui empruntent les voies de l'innervation extrinsèque, et des réflexes courts élaborés au sein des plexus en sont aussi responsables. La variété de la sensibilité duodénale est d'ailleurs démontrée par les expériences d'électrophysiologie chez le Chat (IGGO, 1957 ; MEI, 1978 ; JEANNINGROS et MEI, 1980). Aussi les expériences de déafférentation devraient-elles nous renseigner sur le rôle des afférences vagales et sur le degré de leur participation dans la régulation du rythme abomasal. Comme les premiers enregistrements chez l'animal éveillé ont révélé des variations de ce rythme, nous avons

d'abord défini l'activité de base de la caillette ; il nous fallait en effet une activité de référence pour juger des effets de la déafférentation. Nous avons également comparé les résultats de ces expériences chez l'animal éveillé à ceux de la stimulation électrique des afférences vagales, effectuée dans les conditions expérimentales aiguës.

I - L'ACTIVITE ELECTROMYOGRAPHIQUE DE LA CAILLETTE

1 - Résultats

A - *Description de l'activité EMG de l'antré et du pylore*

On sait que seules la partie antrale de la caillette et la jonction gastroduodénale présentent une activité motrice. L'activité électrique de l'antré et du pylore est caractérisée par des ondes lentes de 0,2 à 0,5 mV d'amplitude, qui se répètent au rythme de 5 à 6 par minute. Selon les constantes de temps utilisées, de 2 ou de 20 secondes, elles prennent la forme soit d'une onde triphasique brève, soit d'une onde monophasique de 10 à 12 secondes de durée (fig. 3). Elles peuvent être surchargées par des potentiels de pointe de 100 à 300 μ V d'amplitude, groupés en salves d'une durée maximum de 5 à 6 secondes. Ces salves n'apparaissent pas sur chaque onde lente, leur fréquence est au plus voisine de 6 par minute, mais le plus souvent inférieure à cette valeur et comprise entre $2,42 \pm 2,04/\text{mn}$ et $6,41 \pm 0,93/\text{mn}$. Des périodes de courte durée (1 à 3 minutes), pendant lesquelles on n'enregistre que des ondes lentes, sont observées de façon irrégulière, plusieurs fois par heure.

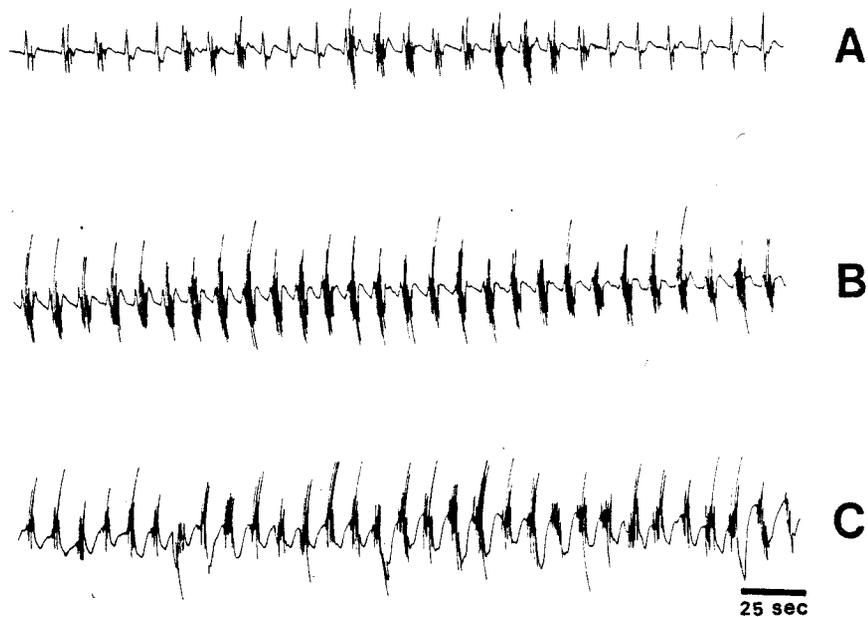


Figure 3 : Enregistrement de l'activité électromyographique de la caillette.

En A et B, les enregistrements sont réalisés avec une constante de temps de 2 secondes. Les ondes lentes sont différenciées en ondes triphasiques. Elles ne sont pas toutes surchargées par des potentiels de pointe en A, à la différence du tracé B.

En C, l'enregistrement est réalisé avec une constante de temps de 20 secondes. Les ondes lentes monophasiques sont toutes surchargées par des salves de potentiels de pointe.

Les ondes lentes se propagent le long de l'antra à la vitesse de 1 cm/seconde. En général, on recueille successivement des salves sous les 3 paires d'électrodes placées à 4 et 2 cm en amont du pylore et sur le pylore lui-même (fig. 4) : l'onde péristaltique antrale se propage jusqu'au pylore. De temps en temps, on observe des salves de 5 à 6 secondes de durée, sous les électrodes antrales et seulement une onde lente sur le pylore, laquelle peut être parfois surchargée d'un ou deux potentiels. Tout se passe comme si l'activité propagée n'atteignait pas la région sphinctérienne ou diminuait d'intensité au cours de sa propagation. Dans quelques cas, des salves sont recueillies sur le seul pylore, en l'absence de toute activité de potentiels de pointe sur l'antra.

B - Le rythme de base de l'activité EMG abomasale

On retiendra comme indice de la motricité de la caillette la fréquence des salves recueillies sur l'antra et le pylore. Ce rythme est calculé à partir d'enregistrements de 1 h 30 à 3 heures de durée effectués le matin chez 6 moutons, en dehors de toute période de comportement alimentaire et mérycique. Il est exprimé en nombre de salves par heure, par 5 minutes ou par minute, les deux derniers modes d'expression permettant de mieux rendre compte des fluctuations du rythme au cours du temps. Lorsqu'on considère l'activité recueillie pendant les jours qui suivent l'implantation des électrodes, on observe que les fréquences horaires maximales et minimales des salves antrales (N_A) et pyloriques (N_P) varient d'un animal à l'autre (tableau 1).

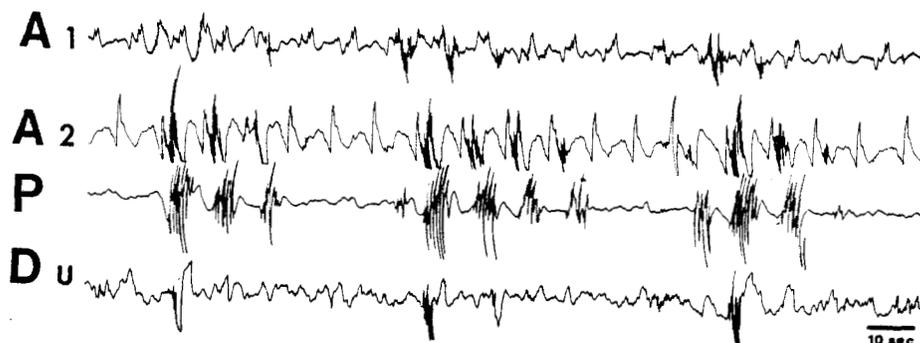


Figure 4 : Enregistrements simultanés de l'activité électromyographique de l'antra à 4 cm (A₁) et 2 cm (A₂) en amont du pylore, du pylore (P) et du duodenum (Du).

Les ondes lentes ne sont pas toutes surchargées par des potentiels de pointe groupés en salves. Lorsqu'elles existent, les salves apparaissent successivement sous les différentes électrodes.



N° mouton	N _A	N _P
1	118-145	138-184
2	120-148	140-146
3	186-212	300-321
4	181-387	224-414
5	330-357	278-357
6	259-344	248-360

tableau 1 : fréquence horaires maximales et minimales des salves antrales (N_A) et pyloriques (N_P) chez 6 moutons.

Les moutons 1 à 3 présentent une motricité plus faible que les moutons 4 à 6. La différence peut dépendre des moments d'enregistrement par rapport à la date de la mise en place des électrodes, l'activité pouvant être déprimée dans les 24 à 72 heures qui suivent l'opération. On recueille en effet l'activité de la caillette surtout pendant les 2 à 3 premiers jours chez les moutons 1 à 3. Les moutons 4 à 6 suivis pendant 6 jours après l'opération permettent une comparaison. Si l'on considère les 2ème et 3ème jours après l'implantation des électrodes pour chaque animal, le tableau 2 montre que les différences individuelles subsistent. La fréquence moyenne des salves antrales et pyloriques est plus élevée chez les moutons 4 à 6 que chez les moutons 1 à 3 dans les jours qui suivent l'intervention. Celle-ci n'est vraisem-

blablement pas la cause d'une dépression de l'activité abomasale chez les moutons 1 à 3. Chez le mouton 6, les variations de la fréquence des salves antrales et pyloriques autour de la moyenne sont moins à J_6 qu'à J_1 et paraissent s'atténuer lorsqu'on s'éloigne de la date de la pose des électrodes (fig. 5). Pourtant chez le mouton 1, la variabilité du rythme à J_1 n'est pas différente de celle observée à J_5 ($2,74 \pm 1,92$ salves par mn contre $2,42 \pm 2,04$, tableau 2). Tout se passe comme si l'importance des variations dépendait plutôt du niveau moyen de la fréquence des contractions, un niveau bas ($2,5/\text{mn}$ autorisant des variations plus importantes et plus fréquentes qu'un niveau élevé (5 à 6/mn).

*C - Influence de la prise alimentaire et de la rumination
sur l'activité EMG*

La privation de nourriture entraîne une dépression de la motricité abomasale. Chez le mouton 4, la fréquence des salves antrales est diminuée de 75 % et celle des salves pyloriques de 50 % après 24 heures de jeûne. Après 36 heures, l'activité antrale est toujours plus déprimée que l'activité pylorique (tableau 2).

Pour établir l'influence du repas, nous comparons la fréquence moyenne des salves antrales pendant le repas à celle calculée pendant la période de durée identique à celle du repas, précédant ce dernier. Les effets sont observés chez 4 moutons, à des jours différents par rapport au jour de la mise en place des électrodes. La fréquence des salves antrales est significativement accrue pendant la prise alimentaire, dans 9 repas sur 13 (tableau 3). L'apparition de salves sur

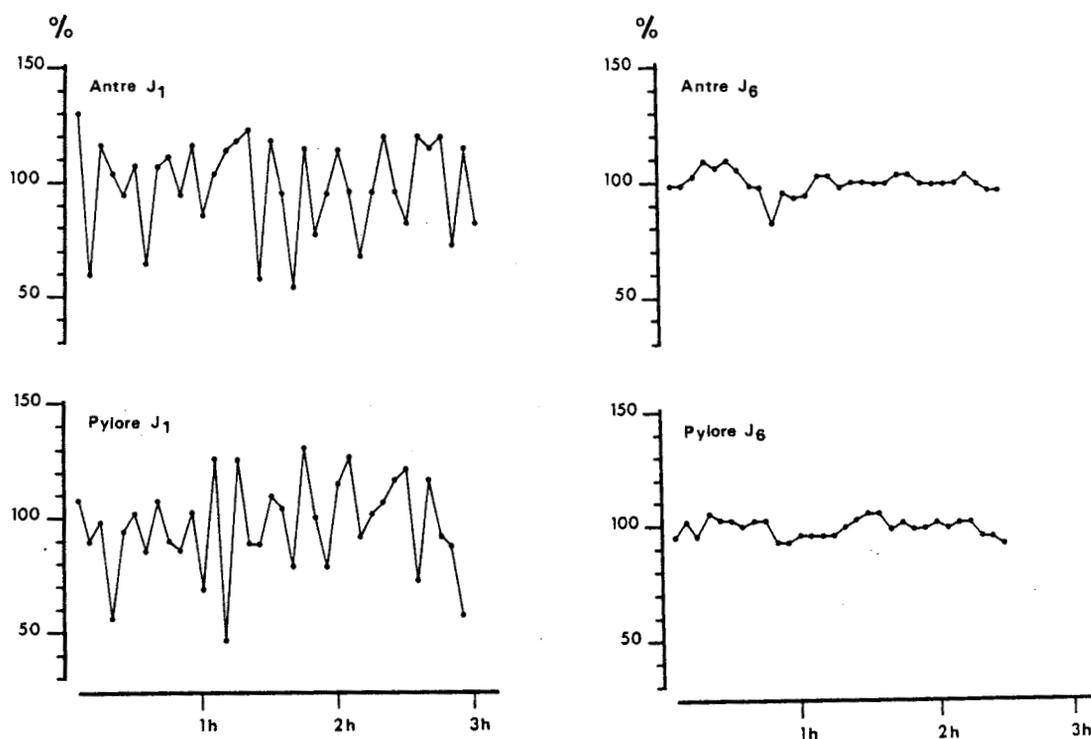


Figure 5 : Etude chez le mouton 6 des variations de la fréquence des salves antrales et pyloriques, 24 heures (J_1) et 6 jours (J_6) après la mise en place des électrodes sur la caillotte. Les variations sont évaluées pour des périodes successives de 5 min. et exprimées en pourcentage de la fréquence moyenne calculée sur toute la durée de l'enregistrement (3 heures). La variabilité de l'activité antrale et pylorique est nettement plus importante à J_1 qu'à J_6 .



moutons n°	J ₁	J ₂	J ₃	J ₄	J ₅	J ₆
1	2,74 ± 1,92 3,08 ± 1,11	1,97 ± 1,26 2,30 ± 1,04			2,42 ± 2,04 2,69 ± 1,76	
2		2,01 ± 1,32 2,44 ± 1,23	2,47 ± 1,37 2,35 ± 1,00	— 2,33 ± 1,02		
3	3,54 ± 2,42 5,00 ± 1,39	3,10 ± 2,04 5,35 ± 1,02				
4	3,01 ± 2,09 3,74 ± 1,43		6,45 ± 0,80 5,04 ± 1,10	*1,52 ± 1,30 2,67 ± 1,03	*1,12 ± 0,96 2,35 ± 1,12	6,09 ± 1,60 6,90 ± 0,50
5		5,95 ± 0,59 5,95 ± 0,66	5,50 ± 1,03 4,91 ± 0,95	5,73 ± 0,73 5,84 ± 0,52		— 4,64 ± 1,15
6	4,31 ± 1,70 4,14 ± 1,54	4,71 ± 1,55 5,13 ± 0,90	5,06 ± 2,10 5,91 ± 0,68	5,73 ± 1,06 5,96 ± 0,54	5,63 ± 0,83 5,65 ± 0,74	5,48 ± 0,61 6,00 ± 0,58

Tableau 2 : Variations de la fréquence moyenne des salves antrales et pyloriques par minute (m ± SD) chez 6 moutons intacts, au cours des 6 jours (J₁ à J₆) qui suivent la mise en place des électrodes. La fréquence moyenne des salves antrales et celle des salves pyloriques sont inscrites respectivement sur la première et la seconde lignes de chaque intersection du tableau. Elles sont calculées sur des périodes de 1 h 30 à 3 heures de durée.

* Le mouton n° 4 est à jeun depuis 24 heures (J₄) et 36 heures (J₅).

Moutons n°	J ₁	J ₂	J ₃	J ₄	J ₆
2			2,47 + 1,30 5,56 + 0,82 *** (n = 23)		
4	2,76 + 1,30 4,72 + 1,14 ** (n = 25)	6,00 + 0,47 6,31 + 0,46 (n = 16)	5,83 + 0,37 6,09 + 0,52 (n = 21)	5,54 + 0,89 6,16 + 0,36 ** (n = 25)	
5		5,06 + 1,31 4,65 + 2,07 (n = 29)	3,12 + 2,19 5,96 + 0,66 *** (n = 25)	3,75 + 2,28 6,16 + 0,5 *** (n = 36)	5,48 + 0,61 6,36 + 0,48 *** (n = 30)
6	3,72 + 1,99 5,02 + 1,06 ** (n = 47)	4,47 + 1,37 5,17 + 0,48 (n = 23)	2,38 + 2,03 6,28 + 0,88 *** (n = 21)	3,92 + 0,96 6,00 + 0,37 *** (n = 14)	

Tableau 3 : Effets de la prise alimentaire sur la fréquence moyenne des salves antrales par minute ($\bar{m} \pm SD$) chez 4 moutons, pendant les 6 jours (J) qui suivent l'implantation des électrodes. Les fréquences avant le repas et pendant le repas sont indiquées respectivement sur la première et la seconde lignes. De J₂ à J₄, chez le mouton 6, les résultats concernent l'influence de deux repas successifs.

n : durée en minutes du repas et de la période préprandiale du référence. ** : valeurs significativement différentes à .01 ; *** : valeurs significativement différentes à .001.



chaque onde lente est nettement visible sur la figure 6. La fin du repas peut coïncider avec une diminution de l'activité gastrique (fig. 7).

Les effets de la rumination sont beaucoup plus nets (tableau 4) : le comportement mérycique induit toujours une augmentation de la fréquence des salves, fréquence qui reste stable et voisine de la valeur maximale (6/mn) pendant toute la durée du phénomène. La variabilité de la fréquence est réduite. L'arrêt de la rumination s'accompagne régulièrement d'une chute de l'activité abomasale pendant 5 à 6 minutes, au cours desquelles les salves peuvent même ne pas apparaître (fig. 7).

D - Relations entre l'activité EMG abomasale et l'activité duodénale

Les salves recueillies sur le duodénum à 2 cm du pylore sont de deux types. Les unes sont isolées ; elles apparaissent à la fréquence de 26 à 53 par heure. Une salve pylorique sur 7 en moyenne est suivie d'une salve duodénale de ce type (tableau 5). Les secondes sont groupées en séries de 10 à 15 salves. Ces séries de 2 à 3 minutes de durée, apparaissent toutes les 90 à 110 minutes ; elles sont toujours contemporaines d'une augmentation de la fréquence des salves pyloriques, mais d'une disparition des salves antrales (fig. 8).

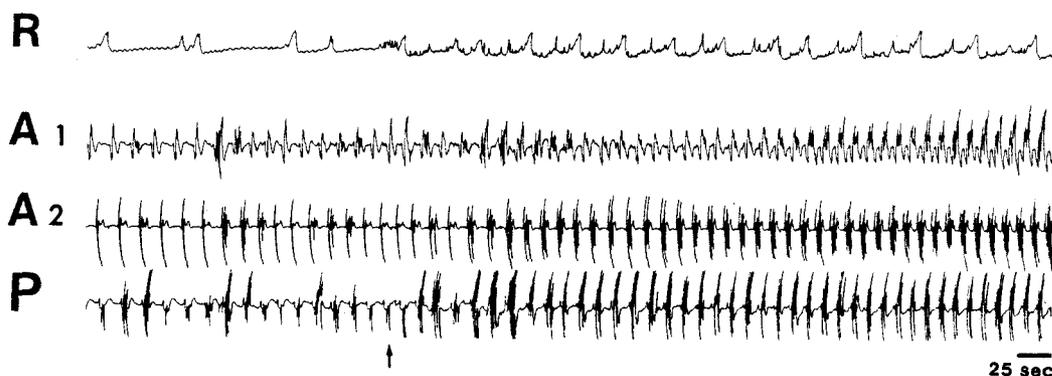


Figure 6 : Enregistrements simultanés de la pression intraruminale (R), de l'activité EMG de l'antre à 4 cm (A₁) et 2 cm (A₂) en amont du pylore, et du pylore (P). La prise alimentaire qui débute au niveau de la flèche entraîne une augmentation de l'activité gastrique. Les contractions du rumen sont plus fréquentes. La fréquence des salves recueillies sur l'antre et le pylore augmente du fait de l'apparition de salves sur chaque onde lente.

Mouton n° 6	J ₃	J ₄	J ₆
	3,12 + 2,19 5,54 + 0,57*** (n = 24)	3,75 + 2,28 5,91 + 0,61 *** (n = 34)	5,48 + 0,61 6,11 + 0,52 *** (n = 34)
	2,38 + 2,03 6,04 + 0,66*** (n = 25)	2,56 + 1,60 5,54 + 0,49 *** (n = 31)	

Tableau 4 : Effets de la rumination sur la fréquence moyenne des salves antrales par minute ($\bar{m} \pm SD$) chez le mouton 6, les troisième (J₃), quatrième (J₄) et sixième (J₆) jours après la mise en place des électrodes. Les fréquences avant et pendant la période de rumination sont inscrites respectivement sur la première et la seconde lignes. A J₃ et J₄, les résultats concernent deux périodes de rumination. n = durée en minutes de la période de rumination et de la période de référence précédant celle-ci. *** : valeurs significativement différentes à .001.



Moutons n°	N_P	N_D	N_P/N_D
1	165	40	4,1
2	153	28	5,4
3	283	46	6,1
3	298	34	8,7
4	281	37	7,6
4	141 (à jeun)	26	5,6
5	295	30	9,8
5	346	32	10,8
6	275	40	6,8
6	307	45	6,8
6	336	53	6,3
6	365	49	7,4
6	353	51	6,9
			$m = 7,1$

Tableau 5 : Fréquences horaires des salves recueillies sur le pylore (N_P) et le duodénum (N_D) au cours de divers enregistrements chez les moutons 1 à 6. Le rapport N_P/N_D indique le nombre moyen de salves pyloriques pour lequel apparaît une salve duodénale isolée. Un rapport de 4 signifie qu'une salve pylorique sur 4 est suivie d'une salve duodénale isolée.



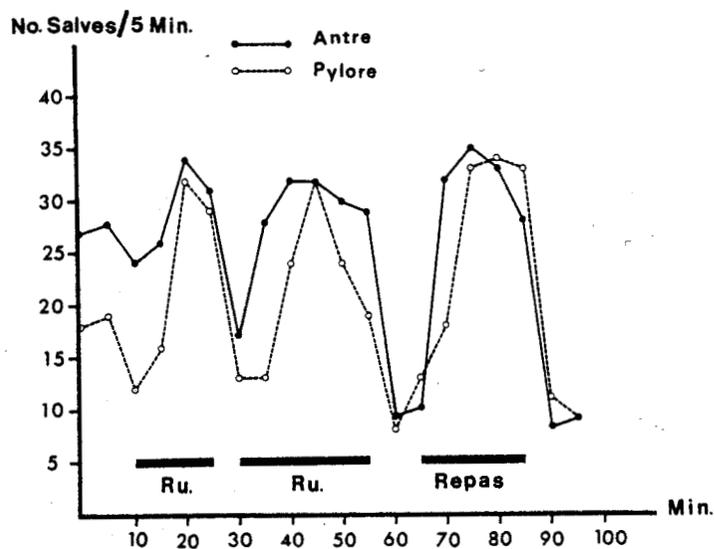


Figure 7 : Effets de la rumination (Ru) et de prise alimentaire (repas) sur le nombre des salves antrales et pyloriques par périodes de 5 minutes. On note une accélération du rythme des salves pendant les périodes de rumination et la prise alimentaire, suivie d'une dépression à la fin de celles-ci.

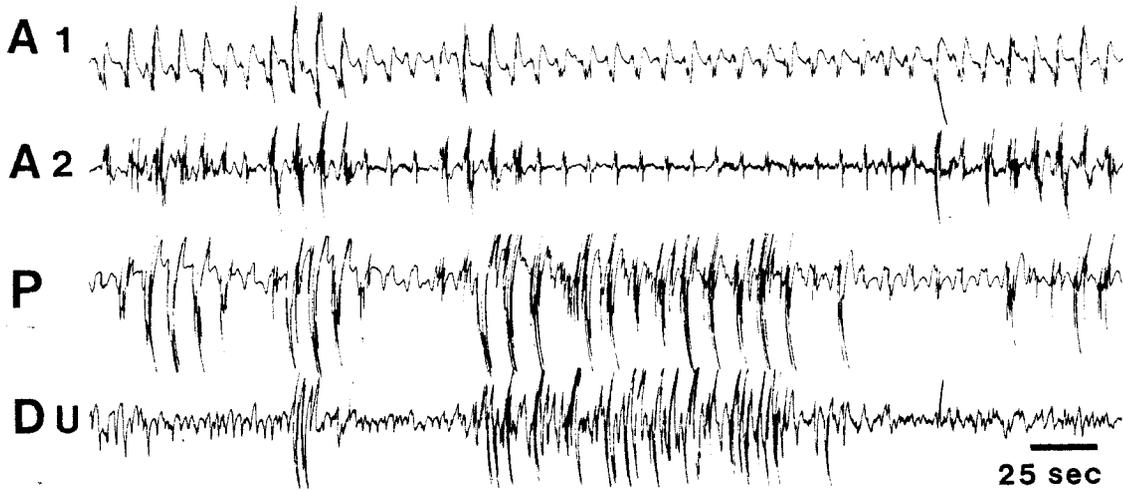


Figure 8 : Enregistrements simultanés de l'activité électromyographique de l'antra à 4 cm (A_1) et 2 cm (A_2) du pylore, du pylore lui-même (P) et du duodénum (Du) à 2 cm en aval du sphincter. On note pendant plus de 2 minutes une série de salves duodénales correspondant à une activation identique du pylore et accompagnée par les disparitions des salves antrales.



2. Discussion

A - Signification des activités EMG recueillies chez le mouton

L'activité EMG que nous recueillons sur l'antré et le pylore par des électrodes extracellulaires bipolaires est identique à celle déjà décrite. Les ondes lentes sont présentes dans cette région distale de la caillette à un rythme de 5 à 6 par minute ; ce rythme électrique de base est de 5 par minute chez la Vache (RUCKEBUSCH et KAY, 1971), 4 à 5 par minute chez le Veau préruminant (BELL et GRIVEL, 1975). La fréquence que nous observons est légèrement inférieure à celle de 7 par minute, montrée chez le Mouton par RUCKEBUSCH (1970) et LAPLACE (1970). Les ondes lentes sont identiques à celles trouvées sur l'antré gastrique du Cobaye, du Lapin, du Rat, sur l'intestin grêle de toutes les espèces, excepté du Cobaye. Lorsque de telles oscillations sont enregistrées à l'état pur, on n'observe pas de modifications de la pression intragastrique. Une très large population de fibres musculaires lisses possède cette propriété d'oscillateur ou pace-maker. Les oscillations ou ondes lentes engendrées par un pace-maker se propagent par voie électrotonique aux fibres voisines. Dans l'estomac, l'oscillateur dominant, qui impose son rythme aux autres, est situé sur la grande courbure, au niveau de l'incisura angularis. Les contractions gastriques ne sont présentes que lorsque les ondes lentes sont surchargées de potentiels de pointe (revue dans GONELLA, 1978 ; LAPLACE et ROMAN, 1979). Aussi, la fréquence des salves antrales et pyloriques que nous recueillons, est-elle un excellent indicateur du rythme des contractions abomasales. Elle ne peut être logiquement supérieure à celle des ondes lentes.

Chez les Polygastriques, l'antrum est le siège, comme chez les Monogastriques, de contractions péristaltiques périodiques (EHRLEIN, 1970 ; VAN BRUCHEM, 1977). L'enregistrement simultané de l'activité électrique et mécanique montre que les salves de potentiels de pointe sont associées à ces contractions. L'apparition séquentielle de salves sous des électrodes implantées dans la musculature, à différents niveaux de la partie distale de la caillette, permet donc de suivre dans le temps et l'espace la propagation des ondes péristaltiques. Ces vagues péristaltiques se propagent le plus souvent jusqu'au pylore ; de temps en temps, elles peuvent ne pas atteindre le sphincter ou diminuer d'intensité au cours de leur propagation. Si l'interprétation de l'électromyogramme en termes de motricité est admise, celle en termes de transit digestif doit être prudente, à moins que l'EMG ne soit corrélé avec la mesure, même qualitative, du débit gastroduodénal (DARDILLAT, 1977 ; RUCKEBUSCH et BUENO, 1977).

Les études radiologiques montrent que la vidange gastrique chez les Ruminants est toujours associée au développement d'un péristaltisme antral et à l'ouverture du pylore (EHRLEIN, 1970). Mais toute émission gastrique chez le Mouton n'est pas immédiatement suivie d'un péristaltisme duodénal : le bulbe duodénal se remplit progressivement et pour un niveau de distension, il évacue une partie de son contenu en donnant naissance à une onde propulsive, ce qui explique que des salves duodénales isolées font suite seulement à une salve pylorique sur 7 environ. La vidange totale du bulbe est contemporaine des séries de salves duodénales, qui sont accompagnées d'une hyperactivité de la région pylorique et d'une inhibition de l'activité antrale.

En ce qui concerne ce travail, l'électromyogramme de l'antra, de la caillette, et du phincter pylorique sera seulement considéré comme un indicateur mesurable de la motricité abomasale, dont on veut apprécier la dépendance vis-à-vis du système nerveux extrinsèque vagal.

B - Le rythme de base de la motricité abomasale et ses variations

Il importe de bien définir le rythme de base de la motricité antrale et pylorique, puisqu'il constitue le seul paramètre dont on veut suivre les modifications éventuelles, après la suppression des afférences vagales. La prise de nourriture et la rumination entraînent une augmentation de la fréquence des salves de l'antra et du pylore ; à l'arrêt de ces comportements, on observe une diminution de rythme, plus nette et plus constante à la fin des périodes de rumination qu'à la fin des repas. Ces résultats sont conformes à ceux déjà décrits par LAPLACE (1970) et VAN BRUCHEM (1977). Pour nous affranchir de l'influence du régime, les moutons n'ont pas accès à la nourriture pendant les enregistrements, en dehors des séquences destinées spécifiquement à l'étude de l'impact du repas ; les périodes de rumination sont exclues de l'analyse, pour le calcul de la fréquence moyenne des salves. Comme le jeûne déprime l'activité de la caillette, les enregistrements sont réalisés pendant des périodes de 1 h 30 à 3 heures de durée, une heure après la présentation du repas du matin. Malgré ces précautions, on constate cependant une très grande variabilité du rythme de base de l'antra et du pylore, d'un animal à l'autre et pour le même mouton,

d'un jour à l'autre. De telles variations sont également observées par VAN BRUCHEM (1977), malgré des conditions expérimentales très contrôlées, concernant notamment le régime alimentaire et l'éclairage. Chez un même mouton dont la motricité abomasale est enregistrée chaque jour par cet auteur pendant 12 heures consécutives, les fréquences moyennes horaires des contractions antrales et pyloriques, calculées pour 14 enregistrements différents, varient de 218 à 334 pour l'antra, de 177 à 359 pour le pylore, soit respectivement de 3,6 à 5,7 contractions par minute et de 3 à 6 contractions par minute. D'un jour à l'autre, la fréquence des contractions abomasaes peut donc varier de 100 %, et ce dans des conditions expérimentales apparemment plus rigoureuses que les nôtres.

Les conséquences de la laparotomie et de la mise en place des électrodes sur la motricité gastrique sont difficiles à apprécier. Chez la Vache, le rythme des salves pyloriques est de $4,5 \pm 0,5$ /mn 24 heures après la pose des électrodes, de $3,8 \pm 0,2$ au bout d'une semaine (RUCKEBUSCH et KAY, 1971). Dans nos expériences, les fréquences moyennes des salves antrales et pyloriques, observées chez le même animal, ne sont pas significativement différentes d'un jour à l'autre après la pose des électrodes. Nous pensons que le rythme de base normal peut osciller entre 3 et 6 contractions par minute. Les variations sont d'autant moins amples et fréquentes que la fréquence moyenne des salves tend vers 5 à 6 par minute. A l'inverse, le rythme varie souvent, dans de larges écarts, lorsque la fréquence moyenne est faible.

Enfin, il est important de toujours considérer la fréquence des salves recueillies par la même paire d'électrodes. Celles placées sur l'antra à 4 cm du pylore peuvent ne détecter aucune activité EMG de salves, à la différence de celles placées plus en aval. La fréquence des salves pyloriques est en général plus élevée que celle des salves antrales. Cette dernière observation s'explique facilement par le fait qu'on enregistre régulièrement pendant 2 à 3 mn, une forte activité pylorique associée à un silence électrique antral dont l'origine est à rechercher dans un réflexe inhibiteur duodéno-gastrique lors de la vidange périodique du bulbe duodéнал (RUCKEBUSCH et BUENO, 1977).

II - ROLE DES AFFERENCES VAGALES DANS LE CONTROLE DE LA MOTRICITE DE LA CAILLETTE

1. Résultats

A - Effets de la suppression des afférences vagues

Les effets sont étudiés seulement sur le rythme de base tel que nous l'avons défini précédemment. La déafférentation vagale entraîne généralement un arrêt de la rumination et de la prise alimentaire ; il est donc impossible d'en apprécier les effets sur les modifications du rythme de base déclenchées par le repas ou la rumination. La technique repose sur l'hypothèse que la section unilatérale d'un vague entier ne modifie pas la motricité de la caillette, comme c'est le cas pour les préestomacs, réseau et rumen (DUNCAN, 1953 ; FALEMPIN, 1981). Aussi les animaux sont-ils séparés en deux groupes. Dans le premier

(groupe I), les moutons 1 à 3 ont d'abord subi une vagotomie thoracique droite, suivie après plusieurs jours de la suppression des afférences vagales du côté gauche. Les deux mêmes interventions sont pratiquées dans l'ordre inverse chez les moutons 4 et 5 du groupe II. Le mouton 6 est à inclure dans le premier groupe, car il a subi une vagotomie cervicale droite dont on a apprécié les effets sur la caillette. Sa mort, lors de la mise en place du fil de section sur le ganglion pleuriforme gauche, ne nous a pas permis de poursuivre l'expérience.

a/ Résultats obtenus chez les moutons du groupe I

Le tableau 6 et sa comparaison avec le tableau 2 montrent que l'effet de la section complète d'un seul vague est une accélération du rythme de base. Celle-ci est nette et significative chez les moutons 1 et 2 ; la fréquence moyenne des salves antrales et pyloriques de 2 à 3 par minute, passe à 5 à 6 par minute. Chez le mouton 3, l'augmentation affecte seulement le rythme antral, surtout dans les 3 à 5 jours qui suivent la section (fig. 9). La faible augmentation de la fréquence des salves antrales observée après la section unilatérale du vague droit chez le mouton 6 est également significative. Lors de la mise à jeun des animaux, on note une diminution du rythme de l'antra et du pylore, moins prononcée cependant que celle observée avant la vagotomie.

La section consécutive des afférences contralatérales produit toujours un arrêt de l'activité antrale et pylorique pendant une à deux minutes (fig. 10). Cet effet immédiat semble spécifique car sur deux animaux témoins, la section d'afférences laryngées ou glossopharyngiennes n'est pas suivie de modifications du rythme abomasal.

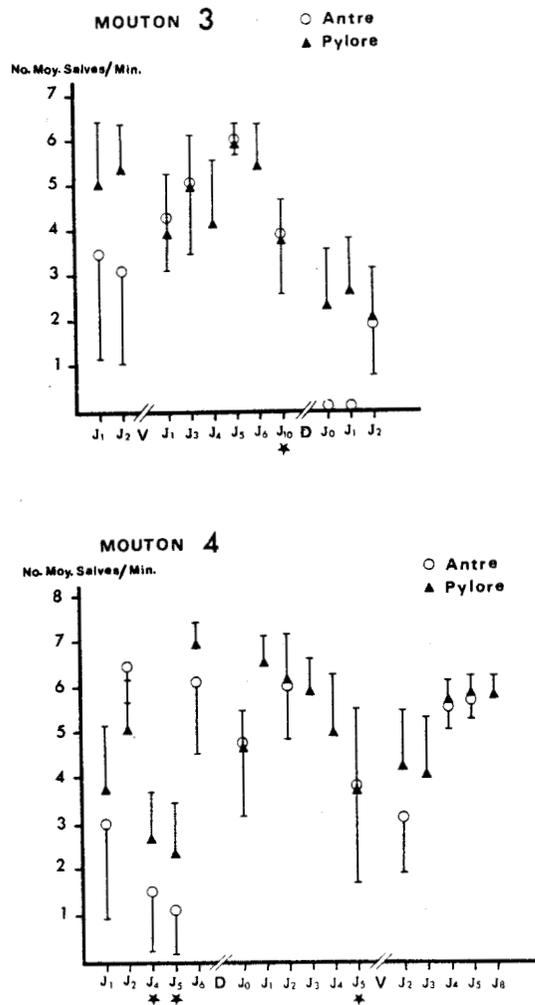


Figure 9 : Influence des sections vagues de différents types sur l'évolution de la fréquence moyenne par minute des salves antrales et pyloriques chez deux moutons.

Chez le mouton 3, la section unilatérale du vague droit (V) précède la suppression spécifique des afférences vagues contralatérales (D). On note l'augmentation de la fréquence des salves antrales après la vagotomie V, la disparition de l'activité antrale et la chute de la fréquence des salves pyloriques après la déafférentation consécutive (D). Chez le mouton 4, on n'observe pas de modifications significatives du rythme après la suppression des afférences vagues gauches (D). La vagotomie contralatérale (V) réalisée ultérieurement entraîne une diminution du rythme pendant 24 à 48 heures, rythme qui retrouve sa normale par la suite. Les périodes de jeûne des animaux sont signalés par une étoile (*).



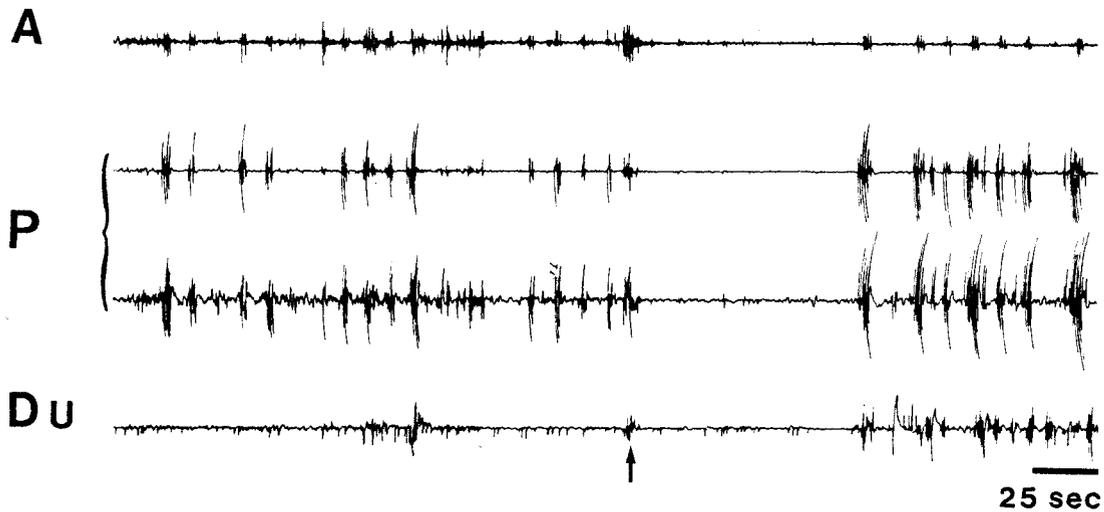


Figure 10 : Enregistrements simultanés de l'activité EMG de l'antre (A), du pylore (P) en deux points différents, et du duodénum (Du). La suppression des afférences vagues gauches chez l'animal éveillé (flèche), entraîne une inhibition immédiate de l'activité EMG, qui dure 75 secondes chez ce mouton.

Au-delà de cette brève inhibition, les effets varient selon les animaux et le moment de l'enregistrement. Le jour même de la déafférentation (D Jo), on n'observe pas de changement dans l'activité EMG abomasale chez les moutons 1 et 2 (tableau 6). Par contre, un silence électrique sur l'antrae accompagne une diminution de la fréquence des salves pyloriques chez le mouton 3 (fig. 9). Dans les 48 heures qui suivent, seul le mouton 1 a survécu ; il présente une activité pylorique de salves dont la fréquence est de 2,5 à 4 par minute, toujours plus faible qu'avant la section des afférences. On ne retrouve le rythme antérieur que 25 jours après la déafférentation. En définitive, si on exclut le mouton 2 qui n'a pas survécu plus de 24 heures, le fait de supprimer le reste des afférences vagues provoque dans les 48 heures une chute de l'activité gastrique.

b/ Résultats obtenus chez les moutons du groupe II

La section unilatérale des afférences vagues gauche entraîne immédiatement un arrêt de la motricité gastrique pendant plusieurs minutes. On note une faible diminution du rythme à DJo, jour de la section chez les deux animaux 4 et 5 (tableau 7). Les jours suivants, les fréquences des salves antrales et/ou pyloriques ne sont pas différentes de celles observées avant la déafférentation unilatérale. Chez le mouton 4, l'effet de la privation de nourriture est moins prononcé après la suppression unilatérale des afférences qu'avant celle-ci (fig. 9). Par rapport au rythme de l'animal normal, la diminution de la fréquence des salves antrales est de 75 % avant la déafférentation unilatérale contre 36 % après celle-ci.

M_1	M_2	M_3	M_6
2,42+2,04 2,69+1,76	2,47+1,37 2,35+1,00	3,10+2,04 5,35+1,02	5,48+0,61 6,00+0,58
V A G O T O M I E U N I L A T E R A L E			
VJ ₁ 4,72 ± 1,92 4,43 ± 1,26	VJ ₁ 6,35 ± 0,47 6,15 ± 0,72	VJ ₁ 4,23 ± 1,20 3,92 ± 1,36	VJ ₄ 6,13 ± 0,43
VJ ₂ * 2,51 ± 1,77 3,42 ± 1,58	VJ ₂ — 5,87 ± 0,72	VJ ₂ —	VJ ₅ 5,96 ± 0,46
VJ ₃ pose du fil	VJ ₃ — 4,42 ± 1,56	VJ ₃ 5,06 ± 1,58 4,95 ± 1,23	VJ ₆ 6,08 ± 0,33
VJ ₄ 5,96 ± 0,32	VJ ₄ —	VJ ₄ — 4,11 ± 1,45	VJ ₇ pose du fil mort
DJ ₀ 6,05 ± 0,59 5,71 ± 0,72	VJ ₅ pose du fil	VJ ₅ 6,01 ± 0,35 6,03 ± 0,34	
DJ ₁ — 1,34 ± 1,44	DJ ₀ 5,58 ± 0,53	VJ ₆ — 5,41 ± 0,94	
DJ ₂ — 2,56 ± 1,33	DJ ₁ mort	VJ ₁₀ * 3,92 ± 1,38 3,75 ± 0,91	
DJ ₃ — 4,02 ± 1,18		VJ ₁₁ pose du fil	
DJ ₄ — 2,52 ± 1,23		DJ ₀ 0 2,31 ± 1,25	
DJ ₂₅ 5,08 ± 0,45 4,94 ± 0,66		DJ ₁ 0 2,59 ± 1,25	
sacrifice		DJ ₂ 1,92 ± 1,14 2,07 ± 1,08	
		DJ ₃ mort	

Tableau 6 : Evolution des fréquences moyennes, par minute, des salves antrales (1ère ligne) et pyloriques (2ème ligne), après vagotomie unilatérale droite et suppression des afférences vagues gauches. VJ_i est le ième jour après la vagotomie et DJ_i, le ième jour après la section des afférences gauches. La déafférentation (DJ₀) est réalisée respectivement les 5ème, 6ème et 12ème jours après la vagotomie chez les moutons 1, 2 et 3.

* animal à jeun.



M ₄		M ₅	
6,09 ± 1,60		5,73 ± 0,73	
6,90 ± 0,50		5,84 ± 0,52	
D E A F F E R E N T A T I O N U N I L A T E R A L E			
DJ ₀	4,73 ± 1,57 4,71 ± 1,16	DJ ₀	— 3,49 ± 1,86
DJ ₁	— 6,50 ± 0,61	DJ ₁	— 5,35 ± 1,19
DJ ₂	6,0 ± 1,19 6,05 ± 1,1	VJ ₁	— 1,95 ± 1,19
DJ ₃	— 5,83 ± 0,78	VJ ₂	— 2,27 ± 1,17
DJ ₄	— 4,93 ± 1,3	VJ ₈	— 2,33 ± 1,02
DJ ₅	3,83 ± 2,14 3,8 ± 1,68	VJ ₉	— 3,65 ± 1,01
*		VJ ₁₀	— 4,56 ± 1,18
VJ ₂	3,11 ± 1,22 4,23 ± 1,25		Sacrifice
VJ ₄	5,53 ± 0,54 5,61 ± 0,52		
VJ ₅	5,70 ± 0,47 5,71 ± 0,49		
	Sacrifice		

Tableau 7 : Evolution des fréquences moyennes par minute des salves antrales (1ère ligne) et pyloriques (2ème ligne) après suppression unilatérale des afférences vagales gauches et section thoracique du nerf vague droit. DJ_i est le ième jour après la suppression des afférences gauches et VJ_i le ième jour après la section du vague droit. La déafférentation totale est réalisée le 6ème jour après la section unilatérale des afférences gauches chez le mouton 4, le 5ème chez le mouton 5. * animal à jeun.



Lorsqu'on complète la déafférentation par la section du vague droit thoracique, la fréquence des salves est diminuée chez le mouton 4, dans les premières 48 heures (fig. 9). Elle est plus déprimée chez le mouton 5. On observe chez les 2 animaux, une augmentation progressive de la fréquence au fur et à mesure du temps après la déafférentation (tableau 7).

B - Effets de la stimulation des afférences vagales

La déafférentation étant suivie d'une dépression initiale de la motricité de la caillette, nous avons pensé confirmer l'effet excitateur global des afférences vagales par les expériences de stimulation. Nous stimulons l'extrémité centrale du nerf vague chez 4 moutons (n° 7 à 10) dans des conditions expérimentales aiguës. Sous anesthésie, il s'est avéré difficile de recueillir une activité spontanée de salves indépendante de tout stimulus évident, sauf chez un animal, le mouton n° 10. On enregistre le plus souvent des ondes lentes au rythme de 5 à 6 par minute. Aussi évoque-t-on une activité de salves sur l'antré, le pylore et le duodénum par la stimulation de l'extrémité périphérique d'un nerf vague sectionné au cou. Celle-ci est efficace si on délivre des trains de chocs de 1 à 2 ms de durée, à la fréquence de 10 Hz. On évoque alors des salves sur l'antré, le pylore et le duodénum, à un rythme de 3 à 4 par minute, pendant toute la durée de la stimulation (fig. 11). Une telle activité évoquée chez deux moutons est généralement inhibée par la stimulation de l'extrémité centrale du nerf vague sectionné, le nerf contralatéral restant intact (fig. 12). Les salves sont totalement

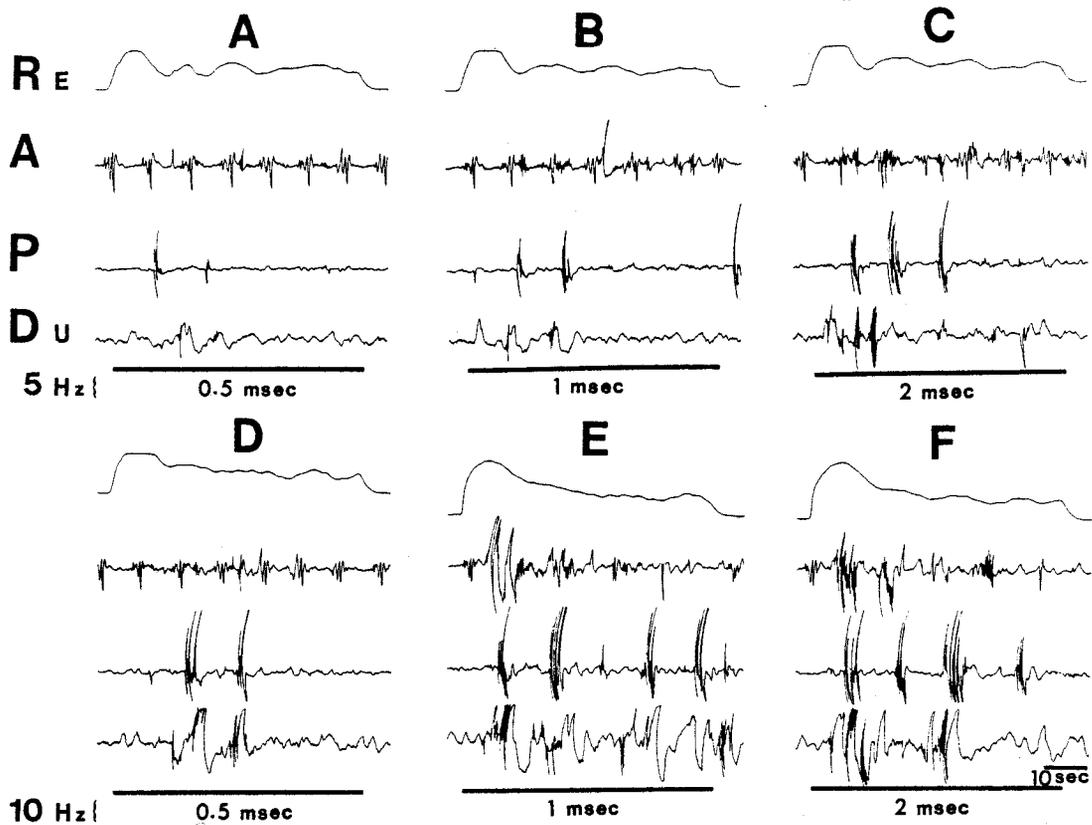


Figure 11 : Effets de la stimulation du bout périphérique d'un nerf vague en fonction des paramètres de stimulation. On enregistre de haut en bas la pression intraréticulaire (R_E), l'activité EMG de l'antre (A), du pylore (P), du duodénum (Du), sur chaque panneau de A à F.

L'intensité des chocs de stimulation est constante (5 mA), de même que la durée des trains de chocs (1 mn). Leur fréquence varie de 5 à 10 Hz et leur durée de 0,5 à 2 ms. L'effet moteur de la stimulation périphérique est net, pendant toute la durée de la stimulation, pour une fréquence de chocs de 10 Hz et une durée de 1 ou 2 msec (E - F).

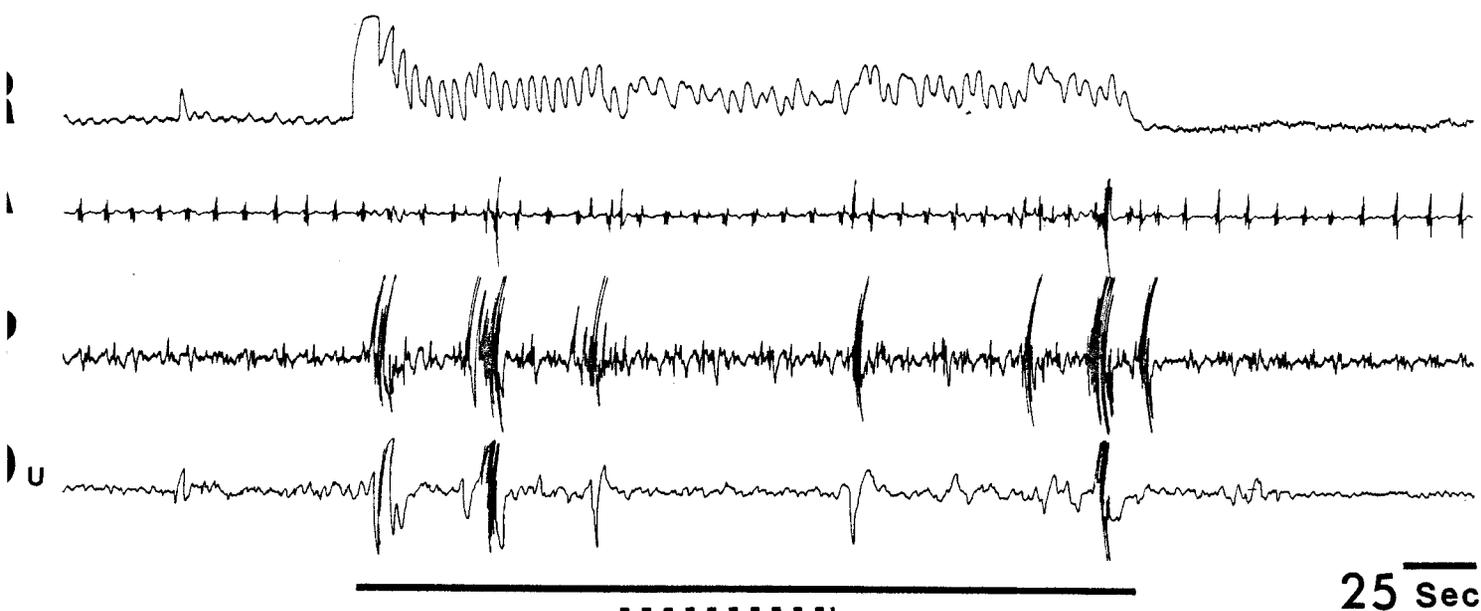


Figure 12 : Enregistrements simultanés de la pression intraréticulaire (R), de l'activité électromyographique de l'antre (A), du pylore (P) et du duodénum (Du).

La stimulation du bout périphérique d'un nerf vague sectionné au cou (5 Hz, 1 ms, 5 mA, trait plein) évoque des contractions du réseau et une activité de salves, principalement sur le pylore et le duodénum. La stimulation du bout central du même nerf (10 Hz, 2 ms, 5 mA, traits pointillés) provoque l'inhibition de l'activité pylorique et duodénale.



inhibées pendant toute la durée (2 mn) de la stimulation des afférences dans 11 essais sur 18 (60 % des cas). Elles échappent à l'inhibition et réapparaissent avant la fin de la stimulation des afférences dans 6 essais (33 %). La stimulation est sans effet dans un seul essai (tableau 8).

n° moutons	nombre de stimulations de l'extrémité centrale d'un nerf vague	effets sur l'activité EMG évoquée		
		inhibition totale	inhibition suivie d'échappement	sans effet
7	9	6	3	-
8	9	5	3	1

tableau 8 : Effets de la stimulation des afférences vagales sur l'activité EMG antrale et pylorique évoquée par la stimulation des afférences du même côté, chez deux moutons sous anesthésie.

Chez le mouton 9, les stimulations périphériques du nerf vague sectionné déclenchent des périodes d'activité en salves, qui persistent plusieurs dizaines de minutes, après l'arrêt du stimulus. Cette activité n'est pas spontanée, mais résulte vraisemblablement de l'excitation des

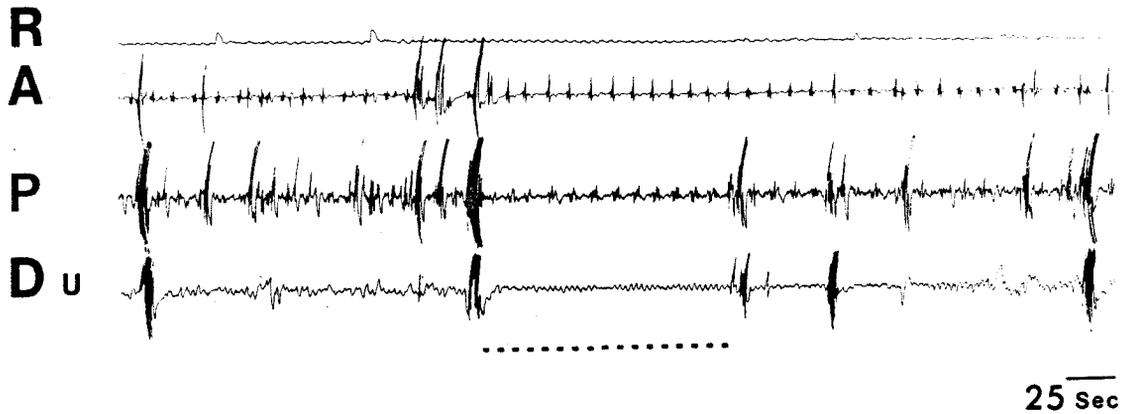


Figure 13 : Enregistrements simultanés de la pression intraréticulaire (R), de l'activité électromyographique de l'antré (A), du pylore (P) et du duodénum (Du).

La stimulation du bout central d'un nerf vague sectionné au cou (10 Hz, 2 ms, 5 mA, traits pointillés) provoque l'inhibition de l'activité EMG de l'antré, du pylore et du duodénum, activité qui est apparue en cours d'expériences, à la suite de stimulations répétées du bout périphérique du même nerf vague.

neurones des plexus myentériques, qui prolonge l'effet de la stimulation des afférences vagales. Dans 7 essais sur 8, la stimulation des afférences vagales par un train de chocs de 2 ms de durée, 5 mA d'amplitude, délivrés à la fréquence de 10 Hz pendant 2 mn, provoque l'inhibition de cette activité permanente tant sur l'antré que sur le pylore (fig. 13) : les ondes lentes subsistent, mais les salves cessent d'apparaître pendant toute la durée de la stimulation centrale. Dans un essai, on observe seulement un ralentissement du rythme des salves.

Nous recueillons, chez le mouton 10, une activité spontanée de salves, au rythme de 5 à 6 par minute. La stimulation des afférences vagales gauches, par des chocs de 1 à 5 ms, délivrés à la fréquence de 10 à 20 Hz, détermine un effet moteur sur l'antré. Il résulte de ces expériences sous anesthésie que l'effet le plus constant des afférences vagales est d'inhiber l'activité EMG évoquée de l'antré et du pylore chez le Mouton. On ne peut toutefois ignorer que dans le seul essai où on a recueilli une activité spontanée, la stimulation centrale a provoqué un effet moteur.

2. Discussion

La motricité de la caillette est normale dès les 3ème et 4ème jours qui suivent la section au cou des deux nerfs vagues (DUNCAN, 1953). Elle est peu affectée par la section des deux troncs vagues, dorsal et ventral dans leur trajet thoracique (PATYRA et al., 1972). Par contre, à la suite de ces mêmes sections, l'activité des préestomacs est définitivement suspendue ; l'éructation et la rumination sont arrêtées, le transit des digestas, des réservoirs vers le feuillet et la caillette, est perturbé

puisque ces deux derniers compartiments restent vides de tout ingesta. Comme ces interventions entraînent d'importantes perturbations et généralement à court terme la mort des animaux, l'effet spécifique de la suppression des influences vagues sur la motricité abomasale est mieux appréhendé par la section sélective des 3 branches qui innervent la caillette. Cette section laisse subsister des ondes péristaltiques dont le rythme diminué pourrait expliquer le retard de la vidange gastrique (DUNCAN, 1953). Il faut donc retenir que la motricité de la caillette est nettement moins dépendante du système vagal que celle des préestomacs, laquelle est strictement contrôlée par un centre rythmique bulbaire (DUSSARDIER, 1960). La motricité de la caillette est plutôt à comparer à celle de l'estomac des Monogastriques, chez lesquels la vagotomie complète entraîne une perturbation temporaire du rythme des contractions antrales, le retour à la normale s'effectuant grâce à l'intervention de l'innervation intrinsèque (revue dans ROMAN et GONELLA, 1981). Le rôle du système vagal est vraisemblablement de moduler le rythme de ces contractions, qui peut être par ailleurs modifié par des influences hormonales ou par des réflexes courts excluant les centres gastriques bulbaires.

Nos expériences permettent-elles de préciser la part des afférences vagues dans l'ensemble de ces régulations ? La méthodologie proposée pour la déafférentation repose sur le fait que la section unilatérale du vague ne modifie pas le comportement de l'effecteur que l'on étudie ; c'est le cas pour le réseau et le rumen (FALEMPIN, 1981). Or il apparaît, dans nos expériences, une augmentation de la fréquence des salves antrales et pyloriques, plus ou moins marquée, chez les 4 moutons qui ont subi la

vagotomie unilatérale à droite. Dans tous les cas, les différences sont significatives et l'augmentation de la motricité abomasale peut être interprétée comme la conséquence d'une suppression d'efférences inhibitrices et/ou d'afférences mettant en jeu un mécanisme inhibiteur. Il existe effectivement dans le nerf vague des fibres efférentes préganglionnaires, faisant synapse avec des neurones postganglionnaires non-cholinergiques, non-adrénergiques inhibiteurs. Mais ces fibres à haut seuil de stimulation sont surtout responsables du relâchement musculaire de la partie fundique de l'estomac chez le Chat (MARTINSON et MUREN, 1963, MARTINSON, 1964, 1965). Le rôle d'un tel système est cependant possible dans l'inhibition de la motricité antrale (MIOLAN et ROMAN, 1971 ; ANDREWS et SCRATCHERD, 1980). Quant à l'existence d'afférences vagues à action inhibitrice, elle est démontrée dans la majorité des expériences de stimulation que nous avons réalisées : la stimulation du bout central d'un nerf vague sectionné entraîne un arrêt des contractions antrales. On peut supposer que l'augmentation de l'activité abomasale consécutive à la section d'un vague entier résulte principalement de la suppression du contingent de fibres sensibles à effet inhibiteur. Les conséquences de la déafférentation unilatérale chez les moutons 4 et 5, à savoir une faible et temporaire diminution de la fréquence des salves, ne permettent cependant pas une telle interprétation. L'augmentation de la motricité abomasale observée après la section complète d'un vague résulterait plutôt en première analyse d'un déficit d'efférences inhibitrices. La comparaison des résultats consécutifs à la déafférentation unilatérale



et de ceux obtenus lors de la stimulation des afférences a cependant des limites car les deux types d'expériences ne sont pas réalisés dans les mêmes conditions expérimentales. Le système nerveux s'adapte chez l'animal éveillé à un déficit partiel des afférences vagues et est capable de le compenser. La stimulation des afférences est pratiquée chez l'animal anesthésié dont le niveau d'excitabilité centrale n'est pas contrôlé. On a vu par exemple que la stimulation des afférences pouvait entraîner l'augmentation de l'activité abomasale spontanée. On peut par ailleurs se poser la question : les effets observés après la section complète d'un vague ou après la déafférentation unilatérale sont-ils réellement la conséquence de ces sections ? Les variations du rythme, consécutives à ces deux interventions, sont du même ordre que celles observées d'un jour à l'autre chez le même animal normal, nourri dans des conditions strictement identiques. VAN BRUCHEM (1977) montre en effet que la fréquence moyenne des contractions, calculée sur des périodes d'enregistrements de 12 heures, varie sur 14 jours consécutifs, de 3 à 6 salves pyloriques par minute et de 3,6 à 5,6 salves antrales par minute. On doit donc être prudent dans l'interprétation des résultats, lorsque les modifications obtenues entrent dans la gamme de ces variations.

La déafférentation totale entraîne par contre, chez les moutons qui ont survécu plus de 24 heures, une nette diminution du rythme, voire un arrêt des contractions antrales. Cet effet est spécifique, puisque la section des afférences laryngées ou glossopharyngiennes ne provoque pas de modifications du rythme abomasal. L'influence globale des afférences vagues sur ce rythme serait plutôt facilitatrice.

Ces résultats sont opposés à ceux obtenus chez le Porc (DARCY et al. 1979 ; LAPLACE, 1980) où la déafférentation totale ou subtotale provoque l'augmentation de la fréquence des salves antrales. L'explication de cette contradiction peut être recherchée dans la nature du paramètre contrôlé. Chez le Porc, les effets de la déafférentation sont étudiés dans la période qui suit le repas, en fait sur l'adaptation de la motricité gastrique à la prise alimentaire. Nous étudions au contraire les effets sur le rythme de base de l'activité abomasale, en dehors de tout comportement. Cette orientation nous est d'ailleurs imposée par les faits, puisque le mouton totalement déafférenté ne mange pas et ne rumine plus (FALEMPIN, 1981). Enfin, il est à remarquer que l'activité abomasale retrouve son rythme normal dans les jours qui suivent la déafférentation. Cela peut être dû à une déafférentation incomplète chez les moutons 1 et 5, mais une récupération est également observée après la section bilatérale des deux vagues, chez le Ruminant (DUNCAN, 1953) et chez le Lapin (DELOOF, 1979). Il est probable que la caillette, comme l'estomac des Monogastriques s'adapte rapidement à un déficit de l'innervation vagale par une compensation de nature hormonale ou grâce au système nerveux intrinsèque qui permet la réalisation de réflexes courts. La densité des amas ganglionnaires est d'ailleurs plus élevée dans la caillette que dans les autres compartiments (HABEL, 1956). Enfin nous nous posons la question de savoir si les effets de la déafférentation sur la motricité abomasale sont primitifs. La déafférentation entraîne un arrêt de la prise alimentaire ; or le jeûne déprime le rythme abomasal. La chute du rythme observée après la déafférentation pouvait ne pas en être la conséquence immédiate ; elle apparaîtrait parce que l'animal ne mange plus ou mange peu.

En conclusion, la motricité de la caillette est caractérisée par un rythme de salves électromyographiques traduisant les contractions péristaltiques qui parcourent l'antre jusqu'au pylore. Ce rythme de base varie de 3 à 6 salves par minute et ses variations sont d'autant plus amples qu'il est faible. Les repas ou la rumination augmentent généralement ce rythme ; la privation de nourriture le diminue. Il est difficile d'affirmer que les modifications du rythme observées après la section complète d'un vague ou après la déafférentation unilatérale sont effectivement dues à ces interventions ; on peut cependant penser que la chute importante du rythme qui suit immédiatement la déafférentation bilatérale est bien la conséquence de la suppression totale des afférences. La récupération ultérieure du rythme, l'effet principalement inhibiteur obtenu lors de la stimulation centripète du nerf vague montrent que les afférences vagues jouent un rôle complexe, peut être pas essentiel, dans la régulation du rythme de base de la caillette.

2^{ème} CHAPITRE

INFLUENCE DES AFFERENCES VAGALES SUR LA MOTRICITE OESOPHAGIENNE

La déglutition est un acte complexe et séquentiel qui se réalise en trois temps :

- un temps buccal volontaire,
- un temps réflexe pharyngé au cours duquel le bol est poussé vers l'oesophage par les contractions successives des muscles constricteurs du pharynx et pendant lequel la fermeture de la glotte et des choanes isole les voies respiratoires du canal digestif,
- un temps oesophagien, caractérisé par un péristaltisme primaire, au cours duquel les contractions oesophagiennes amènent le bol dans l'estomac. Chez le Mouton, la musculature de l'oesophage est constituée de fibres striées, sur toute sa longueur.

Lors de la déglutition, la propagation de l'onde péristaltique oesophagienne résulte de l'activation séquentielle de motoneurones vagues innervant les différentes parties de l'oesophage (ROMAN, 1967). Ces neurones constituent l'étage effecteur du centre déglutiteur bulbaire polarisé, dont on commence à bien connaître l'organisation (CAR et JEAN, 1971 ; JEAN, 1978). Ce centre est mis en jeu par la stimulation d'afférences d'origine différente, buccopharyngée (DOTY, 1968), laryngée (SINCLAIR, 1970), vagale (ROMAN et CAR, 1970). La suppression du contingent sensitif des nerfs vagues doit permettre d'apprécier la part des afférences vagues dans la régulation du transit oesophagien, par rapport à celle de l'organisation centrale dont

on peut penser à priori qu'elle est prédominante.

I - RESULTATS

Les résultats sont obtenus chez 6 moutons (n° 11 à 16) qui ont subi le protocole habituel de déafférentation : la section complète du nerf vague droit au cou ou dans son trajet thoracique, suivie de la suppression sélective des afférences vagues à gauche. La technique repose sur le fait que la section unilatérale d'un vague ne modifie pas la motricité oesophagienne, ni le transit d'un bol. Il convient donc de décrire les événements oesophagiens, lors de la déglutition de salive ou d'un ballonnet gonflé par 10 à 30 ml d'air, chez l'animal normal, puis chez cet animal ayant subi la section complète d'un vague. Si on n'observe pas de différence dans l'exécution du programme déglutiteur après la vagotomie unilatérale, toute modification apparaissant après la section des afférences contralatérales pourra être rapportée à la suppression de celles-ci.

1 - La déglutition et la motricité oesophagienne chez l'animal normal

A/ Le péristaltisme primaire

La déglutition de salive se produit spontanément et régulièrement. Elle peut être déclenchée par taxis externe du larynx ou par le gonflement d'un ballonnet dans la cavité oro-pharyngée. Lorsqu'elle est déclenchée par taxis du larynx, l'animal déglutit une faible quantité de salive ; ce sont des déglutitions "à vide". On enregistre successi-

vement l'activité électromyographique du muscle mylo-hyoïdien synchrone du début de la déglutition, celle de l'oesophage à ses différents niveaux, cervical haut, cervical bas et thoracique. Au cours d'une série de déglutitions "à vide", les activités EMG des différentes régions de l'oesophage témoignent de la propagation de l'onde péristaltique primaire (fig. 14). On peut recueillir l'augmentation de la pression intraoesophagienne contemporaine du passage de l'onde péristaltique, grâce à un ballonnet faiblement gonflé, maintenu captif dans l'oesophage thoracique par exemple. Dans ce cas, l'augmentation de la pression est synchrone de la salve recueillie sur l'oesophage thoracique (fig. 15 A).

Lorsque la déglutition est provoquée par le gonflement d'un ballonnet dans la cavité oro-pharyngée, celui-ci est propulsé dans l'estomac par l'onde péristaltique oesophagienne. Il s'agit d'une déglutition "avec bol" (fig. 15 B). Le mécanogramme enregistré dans ces conditions, présente une succession d'accidents qui caractérisent le tracé dynamique de pression. Le passage du ballonnet dans l'estomac est signalé par la dernière augmentation de pression, encore appelée accident "C" (ROMAN, 1967). On note, sur la figure 15 B, une première succession (1) de salves recueillies à 3 niveaux de l'oesophage, cervical haut, cervical bas et thoracique, lors d'une telle déglutition. Elle témoigne de l'onde péristaltique qui pousse le ballonnet vers l'estomac. La salve recueillie sur l'oesophage précède juste l'accident "C". La seconde succession (2) de salves, de moindre importance, traduit le passage d'une onde péristaltique lors de la déglutition spontanée de salive, qui a suivi celle du ballonnet. Il est normal de ne pas

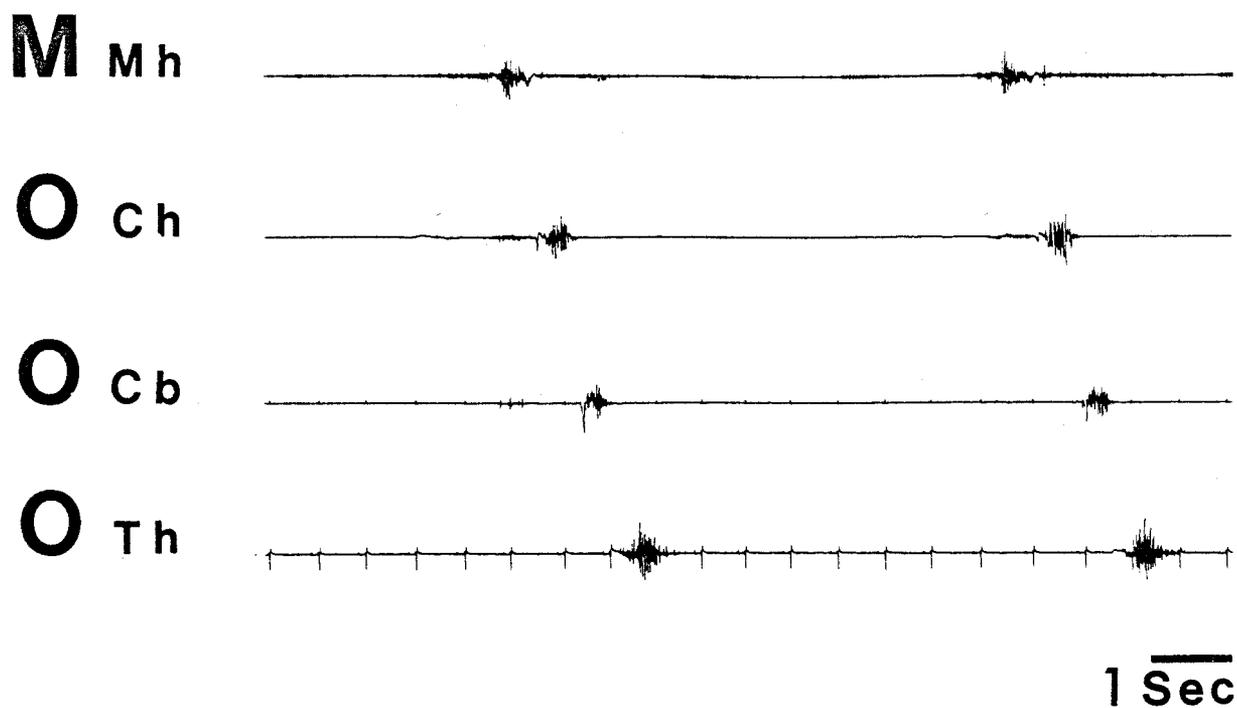


Figure 14 : Enregistrements chez le mouton normal de l'activité électromyographique du muscle mylohyoïdien (M Mh), de l'oesophage cervical haut (OCh), cervical bas (Ocb) et thoracique (OTh) lors de deux déglutitions de salive spontanées. L'activité EMG du muscle mylohyoïdien marque le début de chaque déglutition. Les salves recueillies successivement aux trois niveaux de l'oesophage traduisent la propagation de l'onde péristaltique primaire.



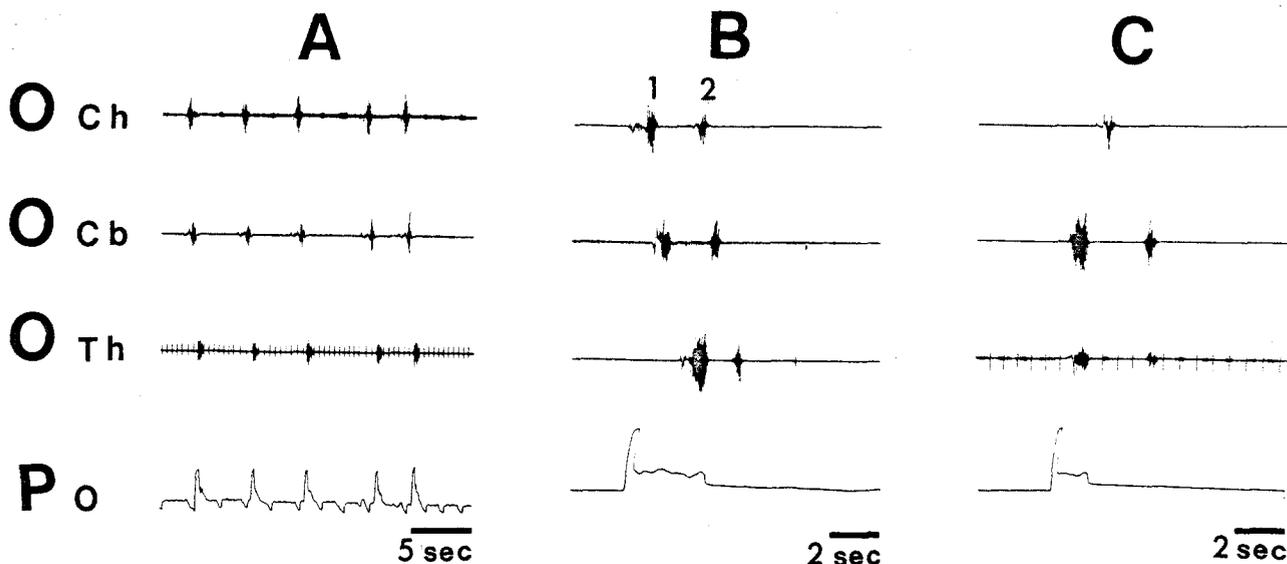


Figure 15 : On enregistre de haut en bas chez le mouton normal l'activité électromyographique de l'oesophage cervical haut (OCh), celles de l'oesophage cervical bas (OCb) et de l'oesophage thoracique (OTh), la pression intraoesophagienne (P O).

En A, le ballonnet est faiblement gonflé dans l'oesophage thoracique. On enregistre 5 déglutitions à vide. Le passage de l'onde péristaltique provoque à chaque fois une augmentation de la pression oesophagienne.

En B, un ballonnet, gonflé par 20 ml d'air dans le pharynx, est poussé vers l'estomac par le péristaltisme primaire (1). Les salves sont recueillies successivement aux trois niveaux de l'oesophage ; l'électromyogramme de l'oesophage thoracique précède l'augmentation de pression, contemporaine du passage du ballonnet dans l'estomac. Un second péristaltisme primaire, consécutif à une déglutition à vide (2), se produit juste après la déglutition du ballonnet. On note une moindre importance des décharges oesophagiennes.

En C, le ballonnet, gonflé dans l'oesophage cervical bas, provoque un péristaltisme secondaire qui l'entraîne vers l'estomac. On recueille seulement la décharge de l'oesophage cervical bas, suivie de celle de l'oesophage thoracique. Cette dernière précède l'accident de pression témoignant du passage du ballonnet dans l'estomac.

Le péristaltisme secondaire est suivi d'une déglutition à vide, au cours de laquelle on recueille une activité aux 3 niveaux de l'oesophage.

observer à ce moment là de variations de la pression dans le ballonnet, puisque celui-ci est déjà dans l'estomac. La durée du transit oesophagien lors des déglutitions avec bol est d'environ 2 à 2,5 secondes.

B/ Le péristaltisme secondaire

La distension de l'oesophage, par un ballonnet, à un niveau quelconque, déclenche, en dehors de toute déglutition, une contraction réflexe. Si le ballonnet est laissé libre, la contraction est péristaltique : le péristaltisme, appelé secondaire, le propulse jusque dans l'estomac. Le passage dans l'estomac se traduit également par l'accident "C" du tracé dynamique de pression. La durée du transit oesophagien dépend de la localisation de la distension. La figure 15 C montre un exemple de péristaltisme secondaire. La distension de l'oesophage cervical bas déclenche à ce niveau une contraction qui se propage, comme l'attestent la présence d'une salve sur l'oesophage thoracique et les variations du tracé dynamique de pression. Le péristaltisme secondaire est suivi par une déglutition à vide, matérialisée par les enregistrements successifs des activités EMG sur les 3 régions de l'oesophage interrogées.

Si on maintient le ballonnet captif, la distension de l'oesophage provoque une série de contractions réflexes locales non propagées. A chaque augmentation de l'activité EMG, correspond une augmentation de la pression dans le ballonnet.

2 - Effets de la vagotomie unilatérale sur la déglutition et la motricité oesophagienne

Chez 4 moutons (n° 11 à 14), la vagotomie unilatérale est réalisée en sectionnant le nerf vague droit dans son trajet thoracique. Chez les moutons 15 et 16, elle est pratiquée au niveau cervical bas (mouton n° 15) ou cervical haut (n° 16). Les activités électromyographiques de l'oesophage, les variations de la pression intraoesophagienne pendant les déglutitions "à vide" et avec "bol" sont recueillies 48 heures après l'intervention. Lors des déglutitions avec bol, les ballonnets sont gonflés par des volumes de 10, 20 et 30 ml d'air.

La déglutition de salive n'est jamais perturbée. On enregistre toujours les activités successives de l'oesophage cervical haut, de l'oesophage cervical bas, puis de l'oesophage thoracique : l'onde péristaltique primaire parcourt tout l'organe.

Par contre, la déglutition d'un ballonnet gonflé dans le pharynx par des volumes de 10 à 30 ml d'air n'est pas toujours complète. Dans ce cas, on recueille bien des salves successives aux différents niveaux de l'oesophage, cervical haut, cervical bas et thoracique, comme pour les déglutitions de salive. Mais, l'oesophage thoracique présente une série de salves accompagnées d'augmentations concomittantes de la pression dans le ballonnet. L'accident "C" n'apparaît pas. L'onde péristaltique propulse le ballonnet jusque dans l'oesophage thoracique où il est immobilisé et où il déclenche des contractions réflexes (fig. 16 A). Si le ballonnet

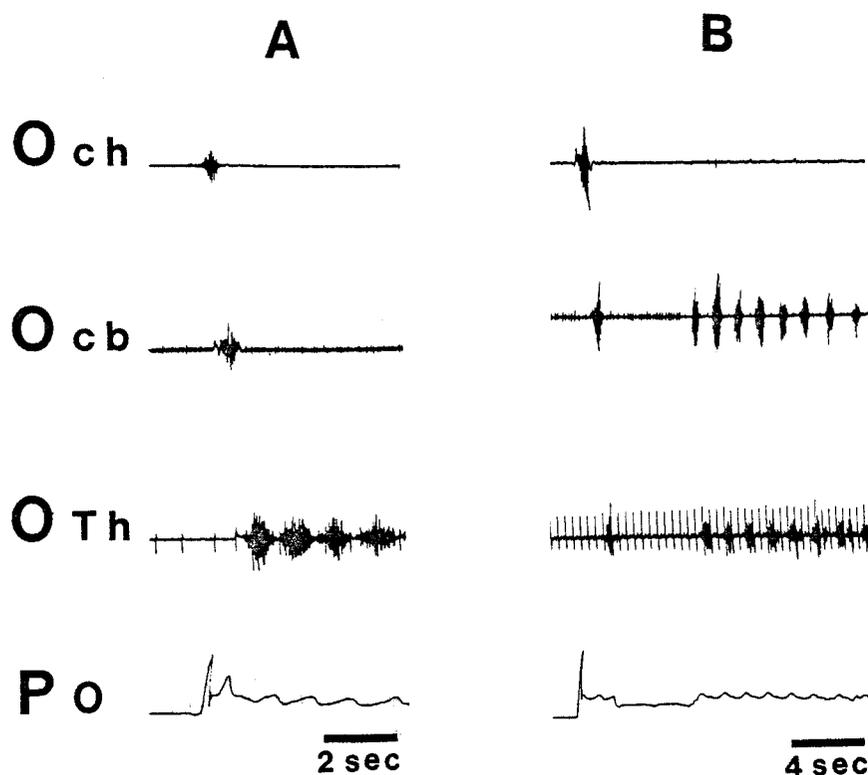


Figure 16 : Cas où la déglutition d'un ballonnet gonflé dans le pharynx est incomplète, chez deux moutons porteurs d'une section unilatérale d'un vague au niveau thoracique chez l'un (A), au niveau cervical bas chez l'autre (B).

On enregistre de haut en bas l'électromyogramme de l'oesophage cervical haut (OCh), ceux de l'oesophage cervical bas (Ocb) et de l'oesophage thoracique (OTh), le tracé dynamique de pression (Po).

En A, le péristaltisme primaire pousse la ballonnet jusque dans l'oesophage thoracique où il est arrêté. Le maintien du ballonnet à ce niveau déclenche des contractions réflexes, comme en témoigne l'enregistrement synchrone des salves sur l'oesophage thoracique et des variations de pression.

En B, le ballonnet est arrêté dans l'oesophage cervical bas, où sa présence déclenche une succession de péristaltismes secondaires, comme en témoigne l'enregistrement de salves à la fois sur l'oesophage cervical bas et l'oesophage thoracique.

est arrêté dans l'oesophage cervical bas, sa présence à ce niveau déclenche des ondes péristaltiques secondaires, qui se propagent sur le reste de l'organe, comme l'attestent les salves recueillies à la fois sur l'oesophage cervical bas et l'oesophage thoracique (fig. 16 B). Selon les animaux, l'arrêt du ballonnet se produit dans 4 à 16 % des déglutitions.

n° moutons	nombre d'essais	nombre de cas où le ballonnet est arrêté	%
11	63	8	13
12	82	6	7
13	58	6	10
14	105	17	16
15	93	7	7,5
16	80	3	4

Tableau 9 : Pourcentage de cas où le péristaltisme primaire n'assure pas le passage, dans l'estomac, d'un ballonnet de 10 à 30 ml, chez 6 moutons porteurs d'une vagotomie unilatérale droite.

L'étude du transit oesophagien pendant le péristaltisme secondaire est réalisée chez les moutons 11 à 14. Le ballonnet est gonflé dans l'oesophage cervical moyen par 20 ml d'air. Il franchit le cardia dans tous les cas chez tous les moutons (tableau 10). Si on le retient dans l'oesophage thoracique, celui-ci est alors le siège de contractions réflexes locales.

n° moutons	nombre d'essais	nombre de cas où le ballonnet est arrêté	%
11	42	0	0
12	17	0	0
13	7	0	0
14	9	0	0

Tableau 10 : Pourcentage de cas où le péristaltisme secondaire n'assure pas le passage dans l'estomac d'un ballonnet de 20 ml, chez 4 moutons porteurs d'une vagotomie unilatérale droite.

En conclusion, on peut affirmer que généralement la section d'un seul nerf vague n'altère pas le transit d'un ballonnet dans

l'oesophage, que le péristaltisme déclenché par la distension soit primaire ou secondaire. Le pourcentage de cas où le péristaltisme primaire n'assure pas le transit du ballonnet reste faible.

3 - Effets de la suppression des afférences vagales sur la déglutition et la motricité oesophagienne

La déafférentation totale est obtenue en associant à la vagotomie unilatérale, la section spécifique des afférences contralatérales, au niveau du ganglion plexiforme. La section des afférences est réalisée 11 jours après la vagotomie thoracique chez le mouton 11, 9 jours chez le mouton 12, 14 et 5 jours chez les moutons 13 et 14. Elle est pratiquée le même jour que la vagotomie cervicale chez les moutons 15 et 16.

A/ Effets de la déafférentation sur le transit oesophagien

a/ Cas des moutons 11 à 14 (vagotomie thoracique)

Lorsqu'on gonfle un ballonnet dans la cavité oro-pharyngée par 10 à 30 ml d'air, nous recueillons, lors de la déglutition qui entraîne le ballonnet vers l'estomac, des salves successives sur l'oesophage cervical haut (Och), sur l'oesophage cervical bas (Ocb), puis sur l'oesophage thoracique (Oth) (1 fig. 17 B). Cette séquence

Figure 17 : Effets de la déafférentation vagale sur le transit oesophagien. On enregistre de haut en bas l'électromyogramme de l'oesophage cervical haut (OCh), ceux de l'oesophage bas (OCb), de l'oesophage thoracique (OTh) et le tracé dynamique de pression (Po).

En A, déglutition d'un ballonnet gonflé par 20 ml d'air (1), suivie d'une déglutition à vide (2), chez un mouton normal.

En B, déglutition d'un ballonnet gonflé par 20 ml d'air (1) suivie d'une déglutition à vide (2), chez un mouton ayant subi la section du nerf vague droit dans son trajet thoracique et la suppression des afférences vagales à gauche. Les 10 à 15 derniers centimètres de l'oesophage sont déafférentés. Le ballonnet ne franchit pas le cardia (absence de l'accident C sur le tracé dynamique de pression) ; il reste localisé dans l'oesophage thoracique, où il est incapable de déclencher des contractions réflexes. Quelques unes d'entre elles apparaissent après une déglutition spontanée de salive (2).

En C, déglutition d'un ballonnet gonflé par 20 ml d'air (1) suivie d'une déglutition à vide (2), chez un mouton ayant subi la section du nerf vague droit dans un trajet cervical bas et la suppression des afférences vagales à gauche. L'oesophage thoracique est alors entièrement déafférenté. Le ballonnet reste localisé dans l'oesophage cervical, à l'antré de la poitrine. On note l'absence d'activité électromyographique de l'oesophage thoracique. La déglutition de salive (2) est suivie d'une série de contractions réflexes localisées à l'oesophage cervical bas.

ressemble dans sa chronologie à celle observée chez l'animal normal (1 fig. 17 A). Le tracé dynamique de pression est cependant perturbé. On enregistre toujours l'artéfact qui correspond au gonflement du ballonnet, puis la variation de pression contemporaine de la contraction de l'oesophage cervical, mais l'accident "C" n'apparaît pas (fig. 17 B). Le ballonnet reste bloqué dans l'oesophage. Pendant cet arrêt, des déglutitions de salive se produisent, comme l'attestent l'enregistrement de salves successives sur l'oesophage cervical haut, cervical bas puis thoracique, ainsi que la faible augmentation de pression recueillie sur le ballonnet, pratiquement contemporaine de la salve de l'oesophage thoracique (2 fig. 17 B). L'existence de deux ou trois contractions, chaque fois précédées par une salve du seul oesophage thoracique, confirme l'arrêt de ballonnet à ce niveau. Généralement le ballonnet franchit le cardia au bout de 2 à 5 minutes.

Le tableau 11 montre qu'au cours de 246 déglutitions de ballonnets gonglés par 10 à 30 ml d'air, chez 4 moutons (11 à 14), nous n'observons jamais de transit normal : le ballonnet est toujours bloqué dans l'oesophage thoracique pendant plusieurs minutes. Il en est de même lorsque le ballonnet est gonflé dans l'oesophage cervical ; le péristaltisme secondaire ainsi déclenché pousse le ballonnet jusque dans l'oesophage thoracique où il demeure immobilisé.

	n° moutons	nombre d'essais	nombre de cas où le ballonnet est arrêté	%
péristaltisme primaire déclenché par le gonflement d'un ballonnet dans la cavité oro-pharyngée	11	71	71	100
	12	42	42	100
	13	92	92	100
	14	41	41	100
		<hr/>	<hr/>	
		246	246	
péristaltisme secondaire déclenché par le gonflement d'un ballonnet dans l'oeso- phage cervical	11	7	7	100
	12	37	37	100
	13	15	15	100
		<hr/>	<hr/>	
		59	59	

Tableau 11 : Pourcentage de cas où ni le péristaltisme primaire ni le péristaltisme secondaire n'assurent le transit normal d'un ballonnet, après déafférentation bilatérale chez les moutons 11 à 14.

Des repères, placés sur la sonde à ballonnet au moment de l'arrêt du transit, permettent de vérifier après la mort de l'animal, que le ballonnet est resté immobilisé à 12-15 cm en amont du cardia, soit approximativement au niveau de la vagotomie thoracique.

b/ Cas des moutons 15 et 16 (vagotomie cervicale)

Chez le mouton 15, le nerf vague droit est sectionné dans son trajet cervical bas juste avant son entrée dans la poitrine ; la section du ganglion plexiforme gauche le même jour entraîne la déafférentation bilatérale. Lorsqu'un ballonnet est gonflé par 10 à 30 ml d'air dans la cavité oro-pharyngée, une onde péristaltique l'entraîne vers l'estomac : on enregistre successivement une salve sur l'oesophage cervical haut (Och) et sur l'oesophage cervical bas (Ocb) ; aucune activité électromyographique n'est recueillie sur l'oesophage thoracique (1 fig. 17 C). Le tracé dynamique de pression montre l'artéfact dû au gonflement du ballonnet et l'augmentation de la pression, synchrone de la salve recueillie sur l'oesophage cervical bas, mais l'accident "C" n'apparaît pas dans les délais normaux. Pendant l'arrêt du transit, l'animal déglutit spontanément sa salive (2 fig. 17 C). On recueille alors l'activité de l'oesophage cervical haut (Och) et bas (Ocb), ainsi qu'une faible activité sur l'oesophage thoracique (Oth) ; puis apparaissent des contractions de l'oesophage cervical bas, comme l'attestent l'enregistrement de l'activité EMG à ce niveau et les variations de la pression sur le ballonnet. Pendant ces contractions, on n'enregistre aucune salve sur l'oesophage thoracique. Le ballonnet est donc immobilisé dans l'oesophage cervical bas et le péristaltisme ne se propage pas au-delà. Cet arrêt du transit est observé dans les 33 essais de déglutition effectués chez le mouton 15 (tableau 12). Dans tous les cas,

le ballonnet ne franchit le cardia qu'au bout de 4 à 8 minutes.
L'utilisation de repères sur la sonde à ballonnet permet de localiser après la mort de l'animal la zone d'arrêt du transit dans l'oesophage, à l'entrée de la poitrine.

	n° moutons	nombre d'essais	nombre de cas où le ballonnet est arrêté	%
péristaltisme primaire déclenché par le gonflement d'un ballonnet dans la cavité oro-pharyngée	15	33	33	100
	16	38	38	100
péristaltisme secondaire déclenché par le gonflement d'un ballonnet dans l'oeso- phage cervical	16	3	3	100

Tableau 12 : Pourcentage de cas où ni le péristaltisme primaire ni le péristaltisme secondaire n'assurent le transit normal d'un ballonnet après déafférentation bilatérale chez les moutons 15 et 16.

Chez le mouton 16, la vagotomie cervicale est réalisée à mi-hauteur du cou, à 15 cm en avant de l'entrée de la poitrine. Après déafférentation, on observe strictement les mêmes résultats

que chez le mouton 15 porteur d'une vagotomie cervicale basse (tableau 12). Le ballonnet reste toujours bloqué dans l'oesophage cervical bas, à l'entrée de la poitrine.

Chez ces deux animaux, il est impossible d'enregistrer des contractions réflexes de l'oesophage thoracique lorsqu'on distend celui-ci.

B/ Effets de la déafférentation sur la motricité oesophagienne

Les résultats précédents montrent que le transit d'un bol est perturbé, dès que l'on supprime la totalité des afférences vagues. D'ailleurs, l'animal mange difficilement, limite ses repas à quelques feuilles de foin. Par contre, on n'observe pas d'écoulement de la salive à l'extérieur de la bouche : les déglutitions spontanées de salive se produisent régulièrement et correctement. Si le programme moteur central n'assure pas la déglutition complète d'un bol sans le secours des réafférentations, on peut supposer qu'il est suffisant pour permettre la déglutition de la salive, au cours de laquelle les afférences devraient être moins sollicitées. Pour étudier ce point, nous pouvons apprécier l'importance de la commande centrale par les enregistrements de l'électromyogramme et de la pression oesophagienne. Que deviennent l'activité électromyographique et la pression endoluminale en un point de l'oesophage dépourvu de ses afférences ?

Chez le mouton 14, dont le vague droit est sectionné dans son trajet thoracique, on place des électrodes sur l'oesophage, plusieurs centimètres en arrière du lieu de la section du nerf. La déglutition d'un ballonnet gonflé par 20 ml d'air est normale et on recueille une salve importante traduisant la contraction de cette région de l'oesophage, juste avant l'accident "C" (1 fig. 18 A). Si on retient le ballonnet en regard du site des électrodes, on enregistre alors une série de contractions réflexes (1 fig. 18 B) pendant tout le temps où il est maintenu captif. Dans les deux cas, on recueille, après le passage du ballonnet dans l'estomac, une ou deux salves de plus faible importance (2 fig. 18 A et B), traduisant la contraction de cette partie de l'oesophage thoracique et le passage du péristaltisme primaire à ce niveau, lors de déglutitions de salive. La section des afférences vagues gauches est alors réalisée le même jour, juste après les enregistrements montrés par la figure 18 A et B. La déglutition d'un même volume est perturbée ; on recueille une salve de courte durée, dont les potentiels sont de faible amplitude (1 fig. 18 C), salve nettement moins importante que celle observée avant la déafférentation (1 fig. 18 A). Le ballonnet est immobilisé dans l'oesophage thoracique et on n'observe pas de contractions réflexes comme dans la figure 18 B. Pendant l'arrêt du transit, deux déglutitions de salive se produisent (2 fig. 18 C) ; on recueille aussi une activité EMG nettement plus faible en amplitude et en durée que celle observée avant la déafférentation (2 fig. 18 A et B). Le péristaltisme primaire déclenché par la déglu-

Figure 18 : Effets de la déafférentation sur l'activité électromyographique de la portion déafférentée de l'oesophage thoracique. Les électrodes sont placées sur l'oesophage, plusieurs centimètres en arrière de la section du vague droit thoracique.

On enregistre l'électromyogramme de cette région (OTh) et le tracé dynamique de pression (Pr).

En A et B, les enregistrements sont réalisés, juste avant la déafférentation unilatérale, chez le mouton dont le vague droit est sectionné dans son trajet thoracique.

En A, on recueille une salve importante sur l'oesophage thoracique, au moment de l'accident "C" du tracé dynamique (1), qui traduit le passage du ballonnet dans l'estomac, au cours de sa déglutition.

L'oesophage thoracique est à nouveau le siège d'une activité lors d'une déglutition de salive (2). A ce moment, aucune variation de pression n'est enregistrée sur le ballonnet, qui est déjà dans l'estomac (flèche). En B, le maintien artificiel du ballonnet dans l'oesophage thoracique entraîne une série de contractions réflexes (1), qui cessent lorsque le ballonnet est laissé à nouveau libre (2). Le ballonnet est bien passé dans l'estomac puisque aucune variation de pression n'est visible lors des deux déglutitions de salive qui suivent (flèche).

En C, les afférences vagales gauches viennent juste d'être sectionnées sur le même mouton. Lors de la déglutition d'un ballonnet de même volume, on recueille une activité nettement plus faible de la partie maintenant déafférentée de l'oesophage thoracique (1). Le ballonnet est bloqué à ce niveau comme en témoignent les variations de pression contemporaines des deux déglutitions de salive qui suivent (flèches). Les salves recueillies à ces deux instants sont également moins importantes (2) qu'avant la déafférentation totale (comparer avec A et B, flèches).

tition d'un bol ou de salive se poursuit donc dans la partie déafférentée de l'oesophage ; la contraction y est plus faible, même dans le cas de la déglutition de salive.

Cette diminution dans l'intensité du péristaltisme primaire est également démontrée par les mesures de pression. Alors qu'en 3 points distincts de l'oesophage, les contractions oesophagiennes présentent la même amplitude, de 24 mm de Hg lors d'une déglutition de salive chez le mouton intact, ce n'est plus le cas dès que l'animal est déafférenté (fig. 19 A et B). Les pressions recueillies dans la partie déafférentée de l'oesophage, à 10 et 5 cm en aval du cardia ne sont plus que de 16 et 13 mm de Hg, soit une diminution de 33 et 55 %, par rapport aux valeurs recueillies avant la déafférentation. Par contre, la pression enregistrée à 30 cm en aval du cardia, dans une région normalement pourvue de ses afférences, n'est pas modifiée.

Des résultats du même ordre sont obtenus dans des conditions expérimentales aiguës sous anesthésie, chez le mouton 15 dont l'oesophage thoracique est déafférenté. La stimulation du bout central du nerf laryngé supérieur déclenche des déglutitions réflexes dont 4 exemples sont donnés dans la figure 20. On recueille des salves successives sur l'oesophage cervical haut (Och) et bas (Ocb), mais aucune activité n'est décelable sur l'oesophage thoracique (Oth). Tout se passe comme si la stimulation induisait un péristaltisme primaire, se propageant seulement le long de la partie non déafférentée de l'oesophage. Pourtant, si on maintient un ballonnet captif dans l'oesophage thoracique (1 fig. 20), on recueille une

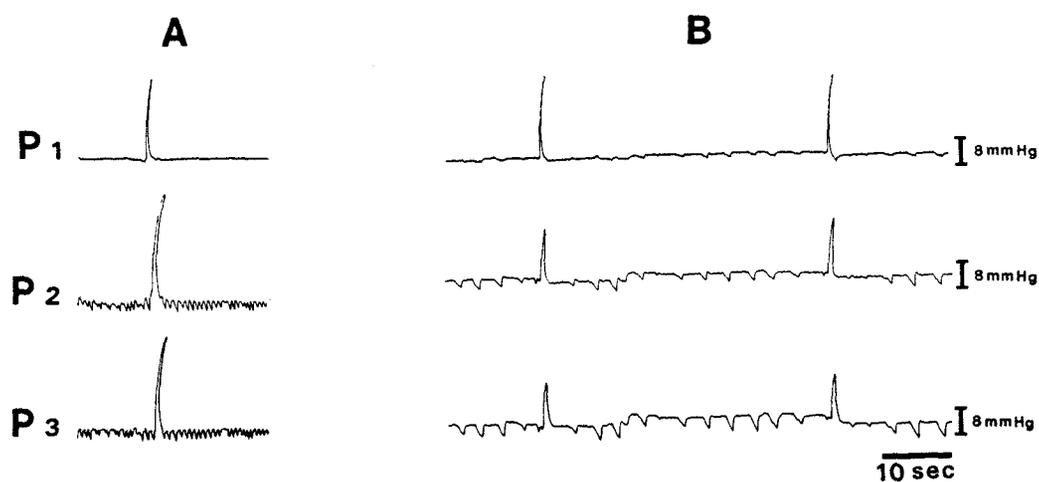


Figure 19 : Effets de la déafférentation sur la pression intraoesophagienne.

On recueille les variations de pression à 3 niveaux de l'oesophage par des microballonnets localisés respectivement à 30 cm (P₁), 10 cm (P₂) et 5 cm (P₃) du cardia. En A, la déglutition spontanée de salive chez l'animal normal détermine un péristaltisme primaire : l'augmentation de pression recueillie aux 3 niveaux est identique. En B, le mouton a subi la section de vague thoracique droit associée à celle des afférences vagues gauches. Les variations de pression, mesurées en P₂ et P₃ dans la partie distale de l'oesophage, sont d'amplitude plus faible qu'en P₁. L'onde péristaltique s'atténue dans la partie d'oesophage dépourvue de ses afférences.

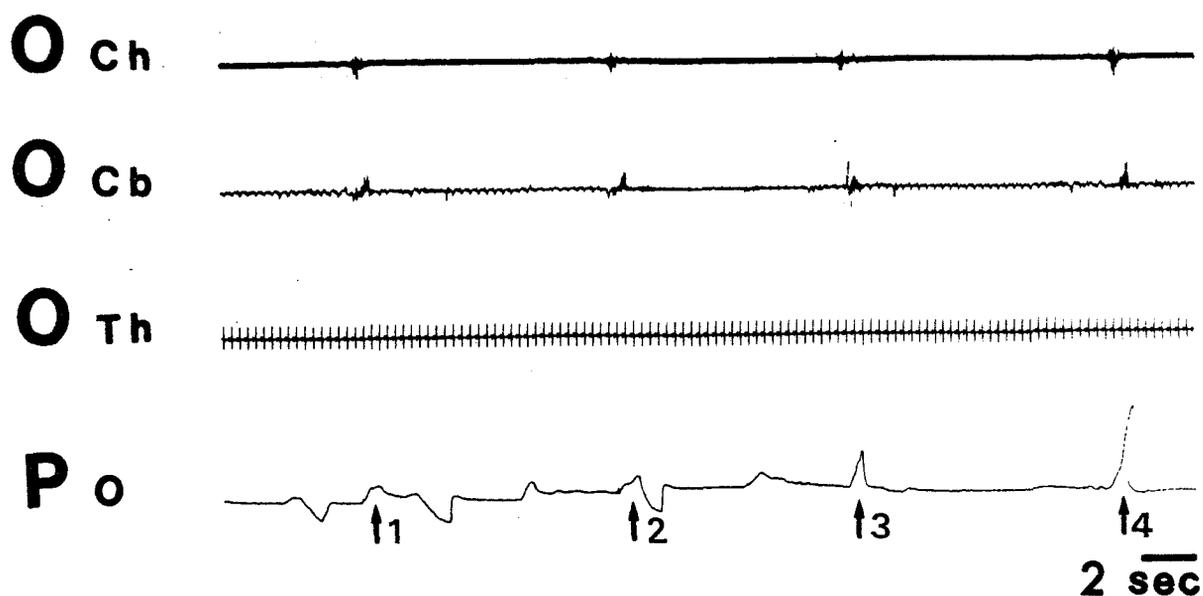


Figure 20 : Effets de la déafférentation sur la pression oesophagienne. On recueille l'activité électromyographique de l'oesophage à 3 niveaux, cervical haut (OCh), cervical bas (OCb), thoracique (OTh) ainsi que la pression intraoesophagienne. Le mouton a subi la section du nerf vague droit à la base du cou et celle des afférences vagues gauches.

Sous anesthésie, on déclenche en 1, 2, 3 et 4 une déglutition par la stimulation du nerf laryngé supérieur. Dans tous les cas, on recueille une activité EMG sur l'oesophage cervical haut et bas. Apparemment, l'onde péristaltique ne se propage pas au-delà du niveau de la déafférentation. Pourtant un ballonnet faiblement gonflé dans l'oesophage thoracique postérieur (1) et moyen (2) recueille une faible augmentation de pression. Si le ballonnet est retiré dans l'oesophage cervical bas (3), la pression recueillie lors de la déglutition est plus importante. Elle est normale si le ballonnet est retenu dans l'oesophage cervical haut (4). On note donc, malgré l'absence d'activité EMG sur l'oesophage thoracique, une variation de la pression qui augmente au fur et à mesure que l'on retire le ballonnet de la partie déafférentée de l'oesophage.

faible augmentation de la pression, attestant que cette partie déafférentée est aussi le siège d'une contraction. Le même résultat est observé en (2) lorsque le ballonnet, remonté de 10 cm vers la bouche, demeure encore localisé dans l'oesophage thoracique. Lorsqu'on retire le ballonnet dans l'oesophage cervical bas, à l'entrée de la poitrine (3), ou dans l'oesophage cervical haut (4), les augmentations de la pression recueillie lors des déglutitions réflexes sont respectivement multipliées par 2 et par 5. La variation de pression dans l'oesophage cervical haut (4) est d'une amplitude normale. Ces résultats montrent qu'au cours de péristaltismes primaires provoqués, la partie déafférentée de l'oesophage - l'oesophage thoracique dans son ensemble dans cette expérience - est quand même le siège de contractions de faible amplitude. L'onde péristaltique se propage donc tout le long de l'oesophage et s'atténue dans sa partie dépourvue de sensibilité. Le fait de ne pas recueillir de salves EMG sur l'oesophage thoracique déafférenté n'est pas une preuve de l'absence de contractions de cette région.

En conclusion, la déafférentation n'empêche pas l'expression du programme moteur central lors d'une déglutition à vide. On note seulement une diminution de l'amplitude des contractions péristaltiques dans la partie déafférentée de l'oesophage.

II - DISCUSSION

1 - Rôle des afférences vagales dans le contrôle de la déglutition "à vide"

La déglutition relève d'un programme nerveux central, élaboré par des interneurons localisés au niveau du noyau du faisceau solitaire et de la réticulée bulbaire avoisinante. Selon JEAN (1978), ce programme est principalement mis en jeu par les afférences contenues dans le nerf laryngé supérieur ; il peut se dérouler de façon séquentielle, sans le secours des phénomènes de réafférentation, puisque l'activité des interneurons bulbaires persiste après la curarisation de la préparation. Par des expériences de déafférentation vagale, FALEMPIN et ROUSSEAU (1979) montrent effectivement que le déficit d'information afférente n'empêche pas la déglutition de salive de se réaliser. Pourtant l'innervation sensitive de l'oesophage du mouton est très riche (FALEMPIN, MEI et ROUSSEAU, 1978). FALEMPIN (1981) montre, chez le mouton éveillé, que des récepteurs oesophagiens sont activés de façon séquentielle par la contraction, lors de la propagation de l'onde péristaltique primaire ; la décharge existe pendant les déglutitions spontanées de salive, mais reste minimale.

Nos résultats apportent des données complémentaires. Lors de la déglutition de salive, l'onde de contraction parcourt tout l'oesophage, y compris sa partie déafférentée. Le programme central ini-

tialement programmé se déroule donc dans son ensemble. Mais l'activité électromyographique et l'augmentation de la pression intraoesophagienne, recueillies dans la partie déafférentée de l'oesophage, sont plus faibles que dans les conditions normales. L'onde péristaltique se poursuivrait sur l'oesophage déafférenté en s'atténuant. Même au cours d'une déglutition de salive, où l'oesophage ne semble pas distendu, les afférences oesophagiennes renforcent donc le programme moteur initial. Elles ne sont apparemment pas nécessaires, puisque la déafférentation n'empêche pas la salive de passer dans l'estomac. Ces afférences seraient normalement mises en jeu par la contraction, comme celles dont FALEMPIN recueille l'activité chez le mouton éveillé, au cours des déglutitions de salive. Ce résultat apparaît en contradiction avec celui de JEAN (1978), montrant que la curarisation de l'oesophage, donc l'absence de contractions ne modifie pas la décharge séquentielle des interneurons du centre déglutiteur. On peut expliquer cette opposition par la différence des conditions expérimentales : la sensibilité des neurones du centre déglutiteur aux messages afférents pourrait être moins importante chez l'animal anesthésié que chez l'animal éveillé. Une autre hypothèse est que les afférences sensibles à la contraction oesophagienne se projettent plutôt sur les neurones effecteurs vagues que sur les interneurons de l'étage intégrateur, qui eux, répondent à la distension (JEAN, 1972 a).

2 - Rôle des afférences oesophagiennes dans la déglutition d'un bol

Le transit d'un ballonnet de 10 à 30 ml d'air est perturbé chez tous les animaux déafférentés. Puisque ce transit est pratiquement toujours assuré chez les moutons ayant subi la seule vagotomie unilatérale, les perturbations observées après la section des afférences sont bien liées à leur déficit. Le ballonnet reste bloqué dans l'oesophage thoracique chez les moutons 11 à 14. La déafférentation affecte les 10 à 15 derniers centimètres de l'oesophage, puisque la suppression des afférences vagues gauches est, chez ces animaux, associée à la section complète du vague droit dans son trajet thoracique. Quelle que soit la hauteur de la vagotomie cervicale droite, basse chez le mouton 15, moyenne chez le mouton 16, le niveau où est bloqué le ballonnet, après la section consécutive des afférences vagues gauches, est le même chez les deux moutons : dans l'oesophage cervical bas, à l'entrée de la poitrine. En fait, d'après HWANG (1954), la sensibilité de l'oesophage cervical est essentiellement véhiculée par des fibres du nerf laryngé inférieur, qui rejoignent le vague par le nerf laryngé supérieur, à un niveau nettement plus haut que celui où sont réalisées les vagotomies unilatérales. Elle est entièrement préservée chez les deux animaux 15 et 16. On comprend alors que le ballonnet s'arrête chez ces 2 moutons à l'extrémité inférieure de l'oesophage cervical là où commence le déficit de la sensibilité oesophagienne. Le transit du bol est interrompu à partir de l'endroit où l'oesophage est complètement dépourvu de ses afférences.

Dans toutes nos expériences la distension de l'oesophage déafférenté est incapable d'évoquer un péristaltisme secondaire ou des contractions locales réflexes. L'absence de telles réponses, normalement induites par les afférences oesophagiennes (ROMAN, 1967, ROMAN et GONELLA, 1981, JEAN, 1972 a), signe sans ambiguïté la réalité de la déafférentation.

Les afférences oesophagiennes sont indispensables pour que se réalise correctement la déglutition d'un bol. Comme l'ont supposé ROMAN (1967) et JEAN (1978), elles modulent le programme moteur central et permettent d'ajuster l'amplitude des contractions péristaltiques au volume dégluti. L'oesophage du Mouton (FALEMPIN, 1981), comme celui du Chat (MEI, 1965 a) présente deux zones où la densité des récepteurs est plus importante. L'une est localisée à l'entrée de la poitrine, l'autre dans les 10 à 15 derniers centimètres. La majorité des récepteurs innervant ces deux zones sont sensibles au volume dégluti (FALEMPIN, 1981). On peut supposer, dans les conditions normales, qu'une fois le programme central mis en jeu, l'onde péristaltique oesophagienne amène le bol dans la première zone de l'oesophage, riche en récepteurs. La stimulation de ceux-ci entraîne un premier ajustement du programme et une contraction adaptée au volume en transit pousse le bol dans la seconde zone richement innervée. L'onde péristaltique dont l'intensité est à nouveau réajustée par un mécanisme identique, assure alors le transit du bol dans l'oesophage terminal et dans l'estomac. Tout déficit d'afférences, à quelque niveau que ce soit, supprime cet ajustement de l'ordre moteur. Dans ce cas, la contraction qui affecte

la partie déafférentée de l'oesophage est minimale, comme l'attestent les enregistrements de l'activité EMG et de la pression. Elle résulte d'un ordre moteur minimum programmé centralement et demeure insuffisante pour assurer le transit du bol.

* * *

*

En conclusion, il apparaît que la déglutition résulte de la mise en jeu d'une circuiterie neuronale programmée et polarisée, responsable de l'expression d'une onde péristaltique oesophagienne, d'intensité minimale. Les afférences oesophagiennes jouent un rôle fondamental dans l'ajustement, au volume en transit, de l'ordre moteur central et par suite de l'intensité de la contraction. Elles sont nécessaires pour que la déglutition d'un bol soit efficace. Par contre, la déglutition de la salive dépend moins des afférences : elle est en effet assurée par l'oesophage déafférenté ; ses contractions traduisant alors le niveau de sortie du programme central, sont suffisantes pour permettre la progression de la salive le long de l'oesophage.

CONCLUSIONS GENERALES

La richesse de la sensibilité du tube digestif est attestée d'abord par la mise en évidence des réflexes digestivo-digestifs, puis par la démonstration électrophysiologique de récepteurs sensibles, le plus souvent spécifiques ; elle pose le problème du rôle de l'information intéroceptive dans le contrôle de la motricité digestive. Nous nous sommes proposé d'évaluer la participation de ce message afférent pour deux organes, dont la motricité ne présente pas le même degré de dépendance vis à vis du système nerveux central. La caillette, l'équivalent chez le Mouton de l'estomac des Monogastriques, extériorise dans sa partie antrale une motricité qui persiste après la section des nerfs effecteurs que sont les nerfs vagues. Par contre, la motricité oesophagienne dépend essentiellement de l'intégrité de l'innervation extrinsèque, pour assurer l'efficacité de la déglutition.

Nous avons supprimé les afférences vagales tout en maintenant intact le contingent de fibres effectrices. Il est possible de sectionner les seules fibres afférentes, là où elles se distinguent anatomiquement du contingent moteur, c'est-à-dire au niveau du ganglion plexiforme, ganglion viscéral sensitif du nerf vague. Pourtant la section bilatérale des ganglions est la plupart du temps suivie de la mort brutale des animaux. La technique proposée par FALEMPIN et ROUSSEAU (1979), puis FALEMPIN (1981) consiste à préserver une

partie des afférences cardio-vasculaires et pulmonaires. Pour ce faire, on associe à la section complète du nerf vague d'un côté, généralement dans son trajet thoracique, la section des seules afférences, au niveau du ganglion plexiforme contralatéral, chez l'animal éveillé. La caillette et l'oesophage thoracique sont ainsi privés de leur innervation sensitive et conservent en principe la moitié de leur innervation effectrice. Si la motricité de ces deux organes n'est pas modifiée par la section unilatérale d'un vague, tout changement observé après la suppression consécutive des afférences contralatérales est attribué au déficit sensitif.

En ce qui concerne la caillette, les premiers enregistrements électromyographiques de la motricité antrale et pylorique ont révélé de grandes variations du rythme, chez l'animal normal. La fréquence des salves antrales varie de $2,42 \pm 2,04$ à $6,41 \pm 0,41$ par minute, selon les animaux. Pour un même mouton, les variations instantanées sont d'autant plus importantes que la fréquence moyenne des salves est plus basse. Comme la prise alimentaire, le comportement mérycique et la privation de nourriture affectent le rythme de base des contractions antrales, les enregistrements sont réalisés pendant des périodes de 1 h 30 à 3 heures, une heure après la présentation d'un repas. La section complète d'un vague est suivie de l'accélération de ce rythme; la déafférentation totale, de sa chute progressivement compensée chez les animaux qui ont survécu plus de 24 heures. Les résultats sont difficiles à interpréter. Globalement les afférences vagues joueraient un rôle facilitateur du rythme de base de la motricité antrale; pourtant leur stimulation, chez l'animal anesthésié, provoque le plus souvent

l'inhibition de cette motricité. On peut seulement conclure que la suppression des afférences n'empêche pas le rythme de base de se rétablir progressivement. Cette récupération résulterait de la prépondérance d'un contrôle périphérique de la motricité, par l'intermédiaire des plexus et/ou de la persistance d'une régulation hormonale. Le retour vers la normale de la fréquence des contractions péristaltiques ne signifie cependant pas que le transit gastro-duodéal est normalement réalisé. Il faudrait ultérieurement reprendre les mêmes expériences en appréciant ce paramètre, en plus de la motricité.

Les résultats sont plus démonstratifs en ce qui concerne la motricité oesophagienne. La section d'un seul vague ne modifie pratiquement pas les péristaltismes primaire et secondaire. Toute modification qui suit la déafférentation est ainsi attribuée au déficit des afférences.

- Le bol est toujours immobilisé à l'entrée de la portion oesophagienne dépourvue d'afférences. Il met de 5 à 8 minutes pour franchir cette partie, vraisemblablement grâce à des déglutitions spontanées et successives de salive. L'activité EMG de la portion déafférentée est nettement plus faible qu'avant l'intervention. Nous pouvons conclure que, lors de la déglutition d'un bol, les afférences sont nécessaires pour permettre au centre déglutiteur de réajuster le niveau de commande. Le programme central existe, mais il est insuffisant pour assurer le transit du bol dans la partie déafférentée.

- La déglutition de salive est par contre apparemment réalisée. Toutefois nous montrons, par les mesures de pression et les enregistrements électromyographiques, que l'intensité de la contraction péristaltique s'atténue dans la partie déafférentée de l'oesophage. La réafférentation du programme moteur intervient même pendant la déglutition "à vide"; les afférences responsables pourraient être celles stimulées spécifiquement par la contraction.

Si la motricité de la caillette peut s'affranchir, pour son contrôle, des afférences véhiculées par le nerf vague, il n'en est pas de même pour le péristaltisme oesophagien. Un programme central, polarisé, assure l'exécution minimale de la motricité oesophagienne ; les afférences stimulées pendant le transit permettent, à tous les niveaux, de réajuster la commande centrale au volume en transit.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDREWS P.L.R. and SCRATCHERD T. (1980). The gastric motility patterns induced by direct and reflex excitation of the vagus nerves in the anesthetized ferret.
J. Physiol., London, 302, 369-378.
- ASH R.W. and KAY R.N.B. (1959). Stimulation and inhibition of reticulum contractions, rumination and parotid secretion from the forestomach of conscious sheep.
J. Physiol., London, 149, 43-57.
- BELL F.R. and GRIVEL M.L. (1975). The effect of duodenal infusion on the electromyogram of gastric muscle during activation and inhibition of gastric emptying.
J. Physiol., 248, 377-391.
- BELL F.R., TITCHEN D.A. and WATSON D.J. (1977). The effects of the gastrin analogue, Pentagastrin, on the gastric electromyogram and abomasal emptying in the calf.
Research in Veterinary Science, 23, 165-170.
- BOIVIN R. and BOST J. (1975). Vagotomie thoracique chez le mouton éveillé.
20th world Veterinary Congress, 1, 94.
- CAR A. et JEAN A. (1971). Potentiels évoqués dans le rhombencéphale du mouton par la stimulation du nerf laryngé supérieur. Contribution à l'étude de la localisation du centre déglutiteur.
J. Physiol., Paris, 63, 715-735.

- DARCY B., FALEMPIN M., LAPLACE J.P. et ROUSSEAU J.P. (1979). Importance de la voie vagale sensitive : recherche d'une technique de déafferentation sélective chez le Porc et le Mouton.
Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 19, 881-888.
- DARDILLAT C. (1977). Analyse électromyographique et débitmétrique du transit alimentaire chez le Veau nouveau-né.
J. Physiol., Paris, 73, 925-944.
- DELOOF S. (1979). La motricité antropylorique chez le Lapin. Rôle de l'innervation vagale.
Thèse Doct. 3ème cycle, Lille, 111 p.
- DOTY R.W. (1968). Neural organization of deglutition. In : Handbook of physiology ; section VI, vol. IV, Alimentary canal.
American physiological soc., Washington, 1861-1902.
- DUNCAN D.L. (1953). The effects of vagotomy and splanchnotomy on gastric motility in the sheep.
J. Physiol., London, 119, 157-169.
- DUSSARDIER M. (1960). Recherches sur le contrôle bulbaire de la motricité gastrique chez les ruminants.
Thèse Doct. sci., Paris, 199 p.
- EHRLEIN H.J. (1970). Untersuchungen über die Motorik des Labmagens der Ziege unter besonderer Berücksichtigung des Pylorus.
Zbl. Vet. Med., 17, 481-497.
- FALEMPIN M., MEI N. et ROUSSEAU J.P. (1978). Vagal mechanoreceptors of the inferior thoracic oesophagus, the lower oesophageal sphincter and the stomach in the sheep.
Pflügers Arch., 373, 25-30.
- FALEMPIN M. and ROUSSEAU J.P. (1979). Vagal digestive deafferentation in sheep.
Ann. Rech. Vet., 10 (2/3), 186-188.

- FALEMPIN M. (1981). Contribution à l'étude des afférences vagues digestives chez l'animal éveillé.
Thèse Doct. sci., Lille, 195 p.
- GONELLA J. (1978). La motricité digestive et sa régulation nerveuse.
J. Physiol., Paris, 74, 131-140.
- HABEL R.E. (1956). A study of the innervation of the ruminant stomach.
Cornell Vet., 46, 555-633.
- HAGIWARA S. (1961). Nervous activities of the heart in Crustacea.
Ergeb. Biol., 24, 287-311.
- HWANG K. (1954). Mechanisms of transportation of the content of the oesophagus.
J. Appl. Physiol., 6, 781-796.
- IGGO A. (1957). Gastric mucosal chemoreceptors with vagal afferent fibers in the cat.
Quart. J. Exp. Physiol., 42, 398-409.
- JEAN A. (1972 a). Localisation et activité des neurones déglutiteurs bulbaires.
J. Physiol., Paris, 64, 227-268.
- JEAN A. (1978). Contrôle bulbaire de la déglutition et de la motricité oesophagienne.
Thèse Doct. sci., Marseille, 278 p.
- JEANNINGROS R. et MEI N. (1980). Données préliminaires sur la réponse des chémorécepteurs intestinaux aux acides aminés.
Reprod. Nutr. Develop., 20, 1615-1619.
- LAPLACE J.P. (1968). Sur les phénomènes mécaniques et électriques du tractus digestif chez le Mouton.
Thèse Doct. 3ème cycle, Lyon, 200 p.

- LAPLACE J.P. (1970). Osmo-abomasal motility and feeding behaviour in sheep. A new concept.
Physiol. Behav., 5, 61-65.
- LAPLACE J.P. et ROMAN C. (1979). Activités de la musculature gastro-intestinale et mouvements des contenus digestifs.
Ann. Biol. Anim. Biophys., 19, 849-879.
- LAPLACE J.P. (1980). Surgical deprivation of vagal afferences from the gastrointestinal tract of the pig : clinical and EMG studies. Gastrointestinal motility, edited by J. Christensen. Raven Press, New-York.
- LEEK B.F. (1972). Abdominal visceral receptors. In : Handbook of sensory physiology. Vol. III/I. Enteroceptors, NEIL, ed., Springer Verlag, Berlin - Heidelberg - New-York, pp. 113-160.
- LEEK B.F. (1977). Abdominal and pelvic visceral receptors.
Br. Med. Bull., 33, 163-168.
- MARTINSON J. and MUREN A. (1963). Excitatory and inhibitory effects of vagus stimulation on gastric motility in the cat.
Acta Physiol. Scand., 57, 309-316.
- MARTINSON J. (1964). The effect of graded stimulation of efferent vagal nerve fibers on gastric motility.
Acta Physiol. Scand., 62, 255-262.
- MARTINSON J. (1965). Vagal relaxation of the stomach. Experimental re-investigation of the concept of the transmission mechanism.
Acta Physiol. Scand., 64, 453-462.
- MEI N. (1965 a). Etude électrophysiologique des récepteurs sensibles de l'oesophage thoracique du Chat.
C.R. Acad. Sci., Paris, 260, 302-305.

- MEI N. et DUSSARDIER M. (1966). Etude des lésions pulmonaires produites par la section des fibres sensibles vagales.
J. Physiol., Paris, 58, 427-431.
- MEI N. (1978). Vagal glucoreceptors in the small intestine of the cat.
J. Physiol., London, 282, 485-506.
- MEI N. (1981). La sensibilité viscérale.
J. Physiol., Paris, 77, 597-612.
- MIOLAN J.P. et ROMAN C. (1971). Modifications de l'électromyogramme gastrique du chien par stimulation des nerfs extrinsèques.
J. Physiol., Paris, 63, 561-576.
- PAINTAL A.S. (1965 a). Block of conduction in mammalian myelinated nerve fibres by low temperature.
J. Physiol., London, 180, 1-19.
- PAINTAL A.S. (1973). Vagal sensory receptors and their reflex effects.
Physiol. Rev., 53, 159-226.
- PATYRA S., KOPER B., KOSTYRA J. and KOPER S. (1972). The influence of vagotomy on the motor activity of rumen and stomach in sheep.
Ann. Univ. Mariae Curie - Sklodowska, sectio DD, Vol. XXVII, 8, Lublin.
- ROMAN C. (1967). La commande de la motricité oesophagienne et sa régulation.
Thèse Doct. sci., Marseille, 181 p.
- ROMAN C. et CAR A. (1970). Déglutitions et contractions oesophagiennes réflexes obtenues par la stimulation des nerfs vague et laryngé supérieur.
Exp. Brain Res., 11, 48-74.

ROMAN C. and GONELLA J. (1981). Extrinsic control of digestive, tract motility.

Physiology of the Gastrointestinal Tract, edited by Leonard R. Johnson, Raven press, New-York.

RUCKEBUSCH Y. (1970). The electrical activity of the digestive tract of the sheep as an indication of the mechanical events in various regions.

J. Physiol., London, 210, 857-882.

RUCKEBUSCH Y. and KAY R.N.B. (1971). Etude critique de la motricité gastrique chez des bovins.

Ann. Rech. Vet., 2, 99-136.

RUCKEBUSCH Y. and BUENO L. (1977). Origin of migrating myoelectric complex in sheep.

Am. J. Physiol., 233, E483-E487.

SINCLAIR W.J. (1970). Initiation of reflex swallowing from the naso and oropharynx.

Am. J. Physiol., 218, 956-960.

VAN BRUCHEM J. (1977). Abomasal secretion and motility in sheep.

Effect of diet and digesta components.

Agric. Res. Rep., Wageningen, 140 p.

