



HAL
open science

Recherches sur la Motricité Colique chez le Chien

Rafael Garcia Villar

► **To cite this version:**

Rafael Garcia Villar. Recherches sur la Motricité Colique chez le Chien. Sciences du Vivant [q-bio]. Institut National Polytechnique (Toulouse), 1979. Français. NNT: . tel-02859520

HAL Id: tel-02859520

<https://hal.inrae.fr/tel-02859520>

Submitted on 8 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - ShareAlike 4.0 International License

N° d'ordre : 45

Rafael Garcia Villar

T H E S E

présentée à

L'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE TOULOUSE

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR DE 3^e CYCLE

Mention :

SCIENCES ET TECHNIQUES EN PRODUCTION ANIMALE

par

Rafael GARCIA - VILLAR

* * *

RECHERCHES SUR LA MOTRICITE COLIQUE CHEZ LE CHIEN

* * *

Soutenue le 25 Juin 1979
devant la Commission d'Examen :

MM. P. RAYNAUD

Président

Y. RUCKEBUSCH
M. CANDAU
L. BUENO

Examineurs

Rafael GARCIA - VILLAR

RECHERCHES SUR LA MOTRICITE COLIQUE CHEZ LE CHIEN

(2° édition)

Travail réalisé au Laboratoire de Physiologie et Pharmacodynamie
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

(Pr. Y. RUCKEBUSCH)

D E C I S I O N

Le Président de l'Institut National Polytechnique de TOULOUSE

VU les dispositions de l'article 10 de l'arrêté du 16 avril 1974
sur le DOCTORAT DE TROISIEME CYCLE

VU le rapport de thèse établi par un des membres du jury

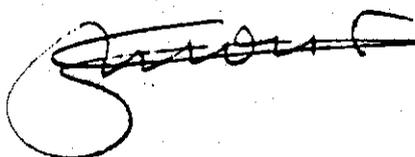
AUTORISE Monsieur GARCIA VILLAR Rafael

à présenter une thèse en soutenance pour l'obtention du grade de
DOCTEUR de TROISIEME CYCLE devant un jury composé de :

M. RAYNAUD, Professeur, Directeur Président
de l'E.N.S.A.T.

M. BUENO, Chargé de Recherches à } Membres
l'I.N.R.A.
M. CANDAU, Maître de Conférences à
l'I.N.P.T.
M. RUCKEBUSCH, Docteur vétérinaire,
Directeur de Recherches à
l'I.N.R.A. }

A TOULOUSE, le 29 mai 1979
Le Président de l'I.N.P.T.


Professeur G. MONTEL

INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE TOULOUSE

PRESIDENT D'HONNEUR

M. le Professeur ESCANDE
Membre de l'Institut

PRESIDENT

M. le Professeur MONTEL

VICE-PRESIDENTS

M. MARTY	Professeur
M. ENJALBERT	Professeur sans chaire
M. CONSTANT	Maître de Conférences
M. ANDRE	Maître Assistant

Directeur de l'E.N.S.A.T.
Directeur de l'E.N.S.C.T.
Directeur de l'E.N.S.E.E.I.H.T.
Directeur de l'I.G.C.

Monsieur le Professeur RAYNAUD
Monsieur le Professeur VOIGT
Monsieur le Professeur NOUGARO
Monsieur le Professeur GARDY

SECRETARE GENERAL

M. CRAMPES

PROFESSEURS HONORAIRES

M. ESCANDE - Membre de l'Institut
M. DIEHL
M. DUPIN

PROFESSEURS

M. ANGELINO	Génie Chimique
M. BUGAREL	Génie Chimique
M. DAT	Mécanique
M. GARDY	Génie Chimique
M. GRUAT	Mécanique
M. HOFFMANN	Electronique, Electrotechnique, Automatique
M. MARTY	Electronique, Electrotechnique, Automatique
M. MONTEL	Chimie Appliquée et Chimie des Matériaux
M. NOUGARO	Mécanique
M. THIRRIOT	Mécanique
M. VOIGT	Chimie Minérale

.../.

PROFESSEURS SANS CHAIRE

Melle	BERDUCOU	Biologie et Biochimie Appliquées, Sciences Agronomiques
M.	CALMON	Biologie et Biochimie Appliquées, Sciences Agronomiques
M.	DABOSI	Chimie Appliquée et Chimie des Matériaux
M.	ENJALBERT	Génie Chimique
M.	FABRE	Mécanique
M.	FALLOT	Biologie et Biochimie Appliquées, Sciences Agronomiques
M.	GILOT	Chimie Appliquée et Chimie des Matériaux
M.	LEFEUVRE	Electronique, Electrotechnique, Automatique
M.	MATHIEU	Chimie Analytique Appliquée et Chimie des Matériaux
M.	TRANNOY	Electronique, Electrotechnique, Automatique
M.	TRUCHASSON	Mécanique

MAITRES DE CONFERENCES

M.	ALBERTINI	Sciences Agronomiques
M.	BAJON	Electronique, Electrotechnique, Automatique
M.	BAUDRAND	Electronique, Electrotechnique, Automatique
M.	BOURGEAT	Minéralogie, Géochimie, Pétrographie et Géologie Appliquée
M.	BRUEL	Informatique fondamentale et appliquée
M.	BUIS	Biologie et Physiologie végétale
M.	CANDAU	Biologie et Biochimie Appliquée, Sciences Agronomiques
M.	CONSTANT	Chimie minérale
M.	COSTES	Electronique, Electrotechnique, Automatique
M.	COUDERC	Génie Chimique
M.	ECOCHARD	Biologie et Biochimie Appliquée, Sciences Agronomiques
M.	FOCH	Electronique, Electrotechnique, Automatique
M.	GASET	Chimie Organique Appliquée et Chimie des Matériaux
M.	GOURDENNE	Chimie Physique
M.	LABAT	Biologie et Biochimie Appliquée, Sciences Agronomiques
M.	LENZI	Chimie Appliquée et Chimie des Matériaux
M.	MASBERNAT	Mécanique
M.	MATHEAU	Electronique, Electrotechnique, Automatique
M.	MORELIERE	Electronique, Electrotechnique, Automatique
M.	TERRON	Zoologie et Ecologie

Liste établie le 24 janvier 1979

RECHERCHES SUR LA MOTRICITE COLIQUE CHEZ LE CHIEN

INTRODUCTION

PREMIÈRE PARTIE : DONNÉES ANATOMO-FONCTIONNELLES

I RAPPELS ANATOMIQUES

- A. Situation
- B. Structure de la paroi colique
- C. Innervation et vascularisation
- D. Histoenzymologie

II PHENOMENES DIGESTIFS

- A. Digestion et absorption
- B. Motricité et transit intestinaux
- C. Contrôle de la motricité
- D. Pathophysiologie

DEUXIÈME PARTIE : MÉTHODES D'ÉTUDE

I INTERVENTIONS CHIRURGICALES

- A. Implantation des électrodes intrapariétales chroniques
- B. Pose de ballonnets et de jauges de contrainte
- C. Mise en place de canules et de cathéters encoluminaux
- D. Interventions chirurgicales supplémentaires

à Solange
et Amandine ...

à ma famille ...

à mes amis ...

à Jean et Nicole FIORAMONTI,

sans lesquels ce mémoire serait toujours un manuscrit ...

INTRODUCTION

Les particularités de la nutrition des carnivores limitent l'importance digestive du côlon. Néanmoins, un temps de séjour prolongé des digesta en fait un site privilégié d'échanges hydro-électrolytiques avec une déshydratation progressive du chyme, la formation, la rétention, puis l'excrétion des matières fécales.

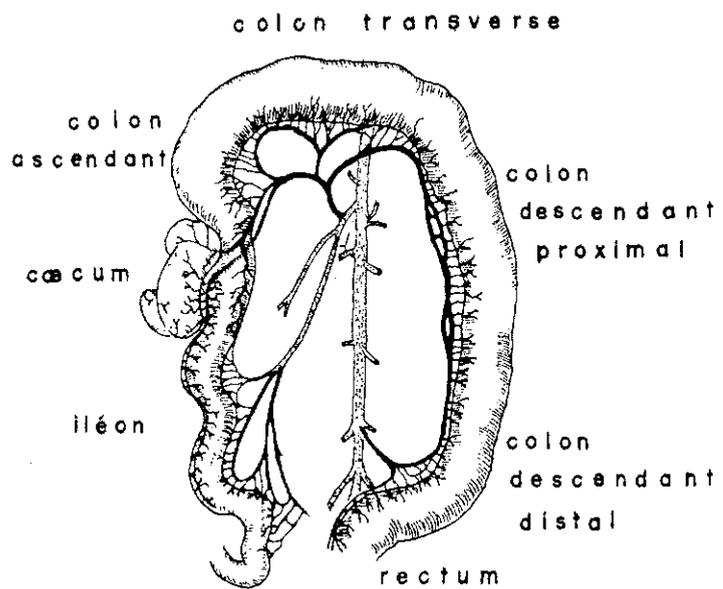
Le but de notre travail a été de déterminer :

- La nature et l'origine des phénomènes moteurs dont cet organe est le siège et les liaisons motrices avec l'intestin grêle ;
- Les variations d'origine alimentaire et la part des influences nerveuses et humorales dans le contrôle de cette motricité ;
- Enfin, les troubles moteurs associés à la constipation et à la diarrhée.

La méthodologie utilisée fait appel à l'électromyographie chronique et à l'enregistrement des contractions pariétales des organes digestifs concernés.

PREMIERE PARTIE

DONNEES ANATOMO FONCTIONNELLES



I - RAPPELS ANATOMIQUES

A. SITUATION

Le gros intestin fait suite à l'intestin grêle et débute à la jonction iléo-colique pour se terminer par un double sphincter anal (Fig. 1). Chez le chien, comme chez tous les carnivores, il est d'une grande simplicité anatomique et comprend successivement (Fig. 2) :

- un caecum de petite taille (5-7 cm), placé en dérivation de l'axe principal iléo-colique,
- un côlon (30-35 cm) divisé en trois parties suivant leur position topographique (ascendant, transverse, descendant),
- un rectum à musculature épaisse, débouchant sur un court canal anal (8-12 cm).

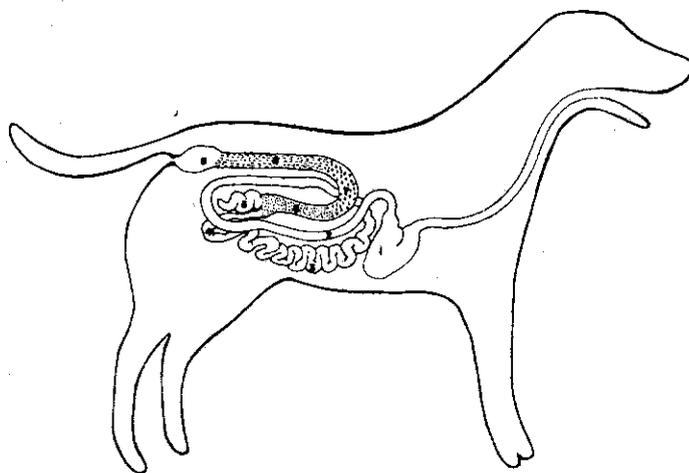


Fig. 1 : Localisation du tractus digestif

- | | | | |
|---------------------|--------------------|------------|---------------------|
| 1. estomac | 2. duodénum | 3. jejunum | 4. iléon |
| 5. caecum | 6. côlon ascendant | | 7. côlon transverse |
| 8. côlon descendant | | 9. rectum | |

La capacité relative des différentes parties du tractus digestif est très variable chez les animaux domestiques et chez le chien, le gros intestin représente seulement 14 % du volume total des réservoirs digestifs (tableau 1).

Tableau 1 : Répartition volumétrique des réservoirs digestifs chez plusieurs espèces types d'animaux domestiques (d'après Y. Ruckebusch, 1977).

	CARNIVORES	HERBIVORES		OMNIVORES
	Chien	Vache	Cheval	Porc
Estomac	63 %	71 %	9 %	29 %
Intestin grêle	23 %	18 %	21 %	33 %
Gros intestin	14 %	11 %	70 %	38 %

1. La jonction iléo-colique : Elle assure la continuité entre l'intestin grêle et le côlon : l'orifice iléo-colique (*Ostium ileocolicum*) permet la liaison avec le côlon (Fig. 2B). La couche musculaire circulaire s'organise pour former le sphincter iléo-colique (*M. Sphincter ileo-colicum*) faisant suite à un renflement iléal très localisé (2-3 cm).

2. Le caecum : Situé sur la droite du plan médian dans la boucle formée par le duodénum, entre la 2e et la 4e vertèbre lombaire, le caecum du chien est un diverticule hélicoïdal de petite taille (5 à 7 cm), placé perpendiculairement à l'axe iléo-colique.

On distingue une extrémité aveugle, ou apex (diamètre 1 cm environ), une partie plus large, le corps et à la base l'orifice caeco-colique (*Ostium caecocolicum*) assure la communication avec le côlon ascendant. L'ensemble possède une épaisse tunique musculaire, renforcée au niveau de l'orifice formant un sphincter (*M. Sphincter caecocolicum*). Des replis péritoneaux (*Flica ileo-caecalis*) donnent une forme très complexe à cet organe chez l'adulte et assurent son adhésion à la partie terminale de l'iléon.

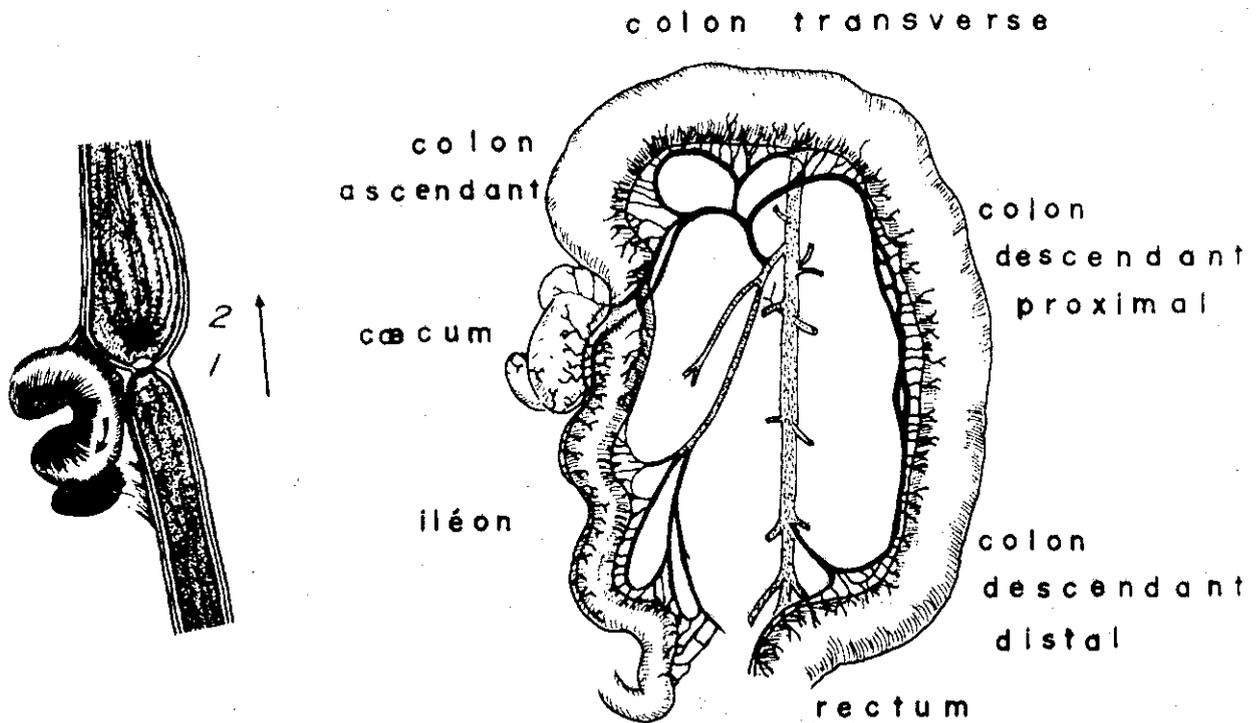
3. Le côlon : D'un diamètre à peine supérieur à celui de l'intestin grêle, le côlon des carnivores est court (30 à 35 cm chez le chien vs. 7 à 8 m chez le mouton) et ne présente ni haustrations (*Haustra coli*), ni bandelettes longitudinales (*Taenia coli*), ni partie sigmoïde. Situé dorsalement dans la cavité abdominale, il se divise en trois parties d'inégale importance :

- le côlon ascendant (*Colon ascendens*) limité par la jonction iléo-colique et l'angle hépatique. Segment peu mobile et de dimensions stables (5-7 cm), il présente des adhérences conjonctives avec le duodénum.

- le côlon transverse (*Colon transversum*), en arc de cercle, traverse le plan médian de droite à gauche au niveau de la 12e vertèbre thoracique ; il débute à l'angle hépatique et se termine à l'angle splénique. Sa longueur, variable selon les individus, est comprise entre 10 et 15 cm.

- le Côlon descendant (*Colon descendens*) est le plus long des trois segments (15-20 cm). De l'angle splénique, il descend tout droit vers le rectum.

- le rectum, solidaire des muscles recto-coccygiens droit et gauche, précède le canal anal limité par deux sphincters. Le sphincter anal interne (*M. Sphincter ani internus*) est une prolongation épaissie de la couche musculaire circulaire du canal anal et le sphincter anal externe (*M. Sphincter ani externus*) est constitué essentiellement par une bande de muscles striés.



(d'après MILLER et al, 1964)

Fig. 2 : Schéma de droite - vue ventrale du gros intestin

Le caecum est une diverticule helicoidal. Le côlon ascendant (5-7 cm) est placé directement dans l'axe de l'iléon. Le côlon transverse (10 à 15 cm) est délimité par des zones hépatiques (droite) et spléniques (gauche).

Le côlon descendant (20 à 25 cm) atteint directement le rectum.

Schéma de gauche - Coupe longitudinale, mettant en évidence la communication directe entre l'iléon et le côlon par l'orifice iléo-colique (1). Le caecum est relié au côlon ascendant par l'orifice caeco-colique (2).

B. STRUCTURE DE LA PAROI COLIQUE

La constitution de la paroi colique est analogue à celle de l'ensemble du tractus digestif. On distingue cinq couches, en partant de la lumière : (Fig. 3) :

- la muqueuse (*Tunica mucosa*),
- la muscularis mucosae (*Lamina muscularis mucosae*);
- la sous-muqueuse (*Tela submucosa*),
- la musculuse (*Tunica muscularis*),
- la séreuse (*Tunica serosa*).

1. La texture de la muqueuse colique (500 à 800 μm) est plus simple que celle de l'intestin grêle : il n'y a pas de valvules conniventes (des villosités ne sont présentes que chez l'embryon), les plaques de Peyer ont disparu et on ne trouve que quelques follicules lymphatiques isolés. Les cryptes de Lieberkühn y sont moins nombreuses mais plus larges et plus longues que dans l'intestin grêle. La surface relativement lisse de la muqueuse colique contient de nombreuses cellules à plateau absorbant.

2. La muscularis mucosae (20 à 50 μm) matérialise la base de la muqueuse. Elle est formée de cellules musculaires lisses disposées en deux strates, une circulaire interne plus fine et une longitudinale externe plus épaisse.

3. La sous-muqueuse est formée de tissu conjonctif lâche richement innervé et vascularisé.

4. La couche musculaire est double. Son épaisseur est environ dix fois plus importante chez les carnivores (chien ou chat) que chez les herbivores (CAREY, 1921). Elle comprend :

- une couche interne de fibres lisses disposées circulairement, donnant la forme tubulaire de l'organe ;
- une couche de fibres lisses longitudinales plus fine vient recouvrir la couche circulaire.

5. La séreuse, formation du péritoine viscéral, est lisse et ne présente pas d'haustrations ou de bandelettes.

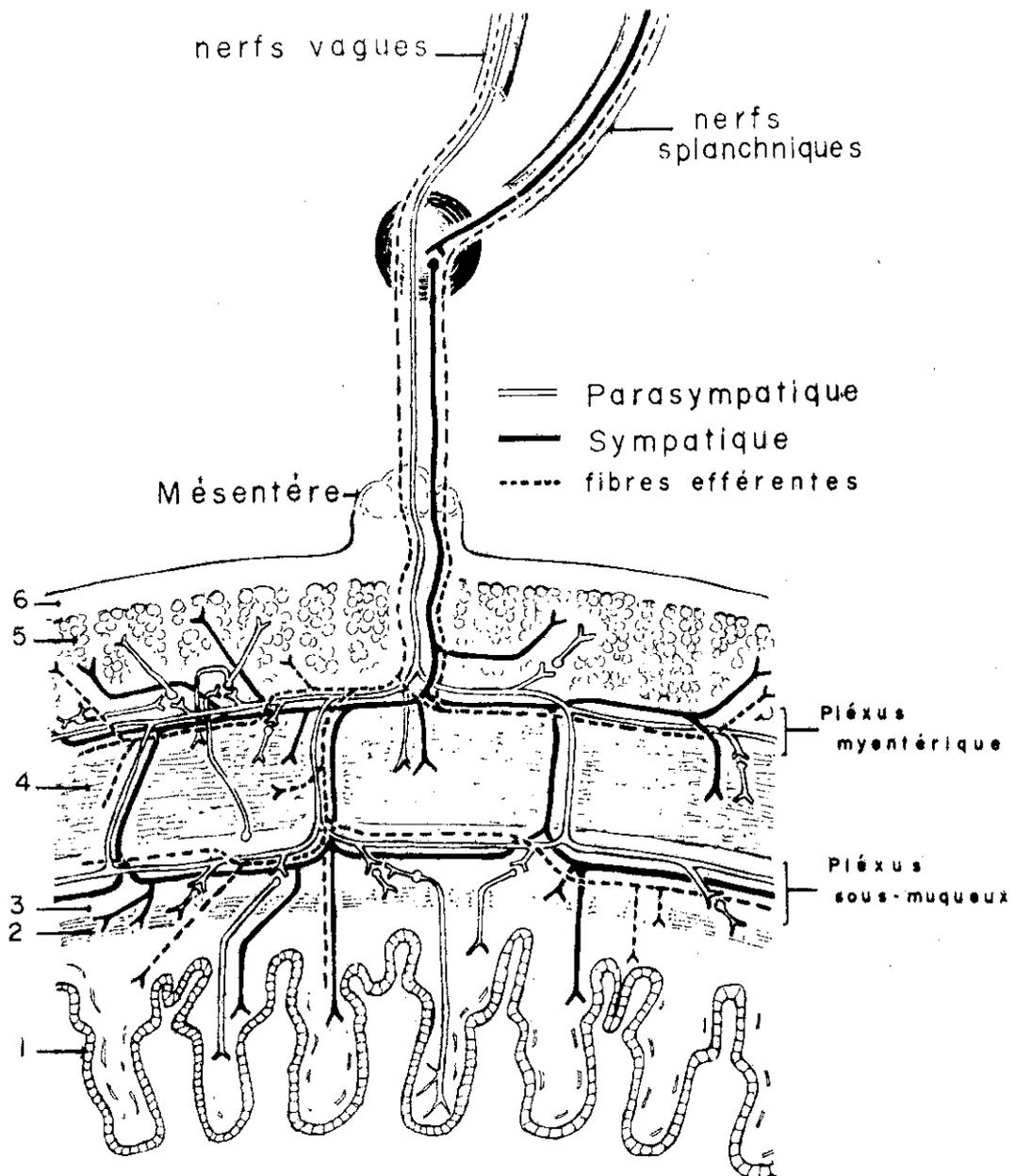


Fig. 3 : Structure et innervation de la paroi colique

Le côlon possède une paroi stratifiée avec une muqueuse (1) limitée à sa base par la muscularis mucosae (2) ; une sous-muqueuse (3), puis deux couches musculaires épaisses à fibres respectivement circulaires (4) et longitudinales (5). Enfin, une couche séreuse (6) recouvre l'ensemble.

L'innervation intrinsèque est assurée par les plexus sous muqueux de MEISSNER et les plexus myentériques d'AUERBACH, qui sont en relation avec les fibres afférentes motrices et les fibres éfférentes sensibles du S.N.A. (essentiellement n. vague et n. splanchnique) (schéma d'après F. NETTER) 1962).

C. INNERVATION ET VASCULARISATION

1. Innervation intrinsèque

A l'instar de l'ensemble du tractus digestif retrodiaphragmatique, le côlon possède une innervation intrinsèque assurée par :

- les plexus sous muqueux, ou plexus de MEISSNER dont les fibres se ramifient dans la muscularis mucosae et les glandes muqueuses ;

- les plexus myentériques, ou plexus d'AUERBACH, situés entre les couches musculaires circulaires et longitudinales (Fig. 3).

2. Innervation extrinsèque

Un double contrôle s'exerce par l'intermédiaire du système nerveux autonome (LEARMONTH ET MAKOWITZ 1930)

- l'innervation parasympathique est assurée par (i) le pneumogastrique droit (nerf vague) pour la partie proximale de l'organe ; (ii) le nerf pelvien, issu des 1, 2 et 3e vertèbres sacrées innervant le tiers postérieur.

- l'innervation sympathique intervient par (i) le grand splanchnique, issu de la moelle thoracique et parvenant au côlon ascendant via la chaîne paravertébrale et le ganglion coeliaque ; (ii) le nerf colique lombaire empruntant les ganglions mésentériques, supérieur pour le côlon proximal et inférieur pour le côlon distal.

3. L'artériographie de la masse intestinale chez le chien (Fig. 4), après injection d'une suspension de sulfate de baryum dans l'aorte abdominale met en évidence la distribution de l'artère mésentérique supérieure (ou craniale) a. mesenterica cranialis - qui irrigue, d'une part l'intestin grêle (artères pancréatico-duodénales et artères jéjunales) et d'autre part la valvule iléo-caeco-colique, le côlon ascendant et transverse (artère colique commune donnant naissance à l'artère iléo-caeco-colique, artère colique droite et artère colique moyenne).

En région pelvi-rectale, l'artère mésentérique inférieure irrigue le rectum (artère rectale supérieure) et remonte le long du côlon gauche (artère colique gauche) pour rejoindre l'artère colique moyenne.

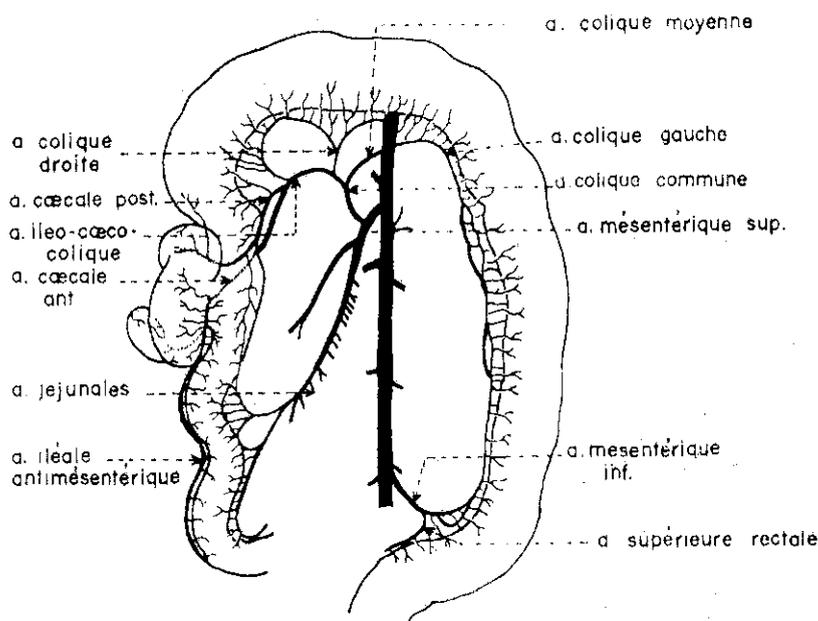


Fig. 4 : Système artériel

(Schéma d'après MILLIER et al, 1964).

4. Les veines et les vaisseaux lymphatiques suivent des trajets sensiblement parallèles à ceux des artères.

La veine mésentérique inférieure (*v. mesenterica caudalis*) assure le retour du sang colique vers la veine porte : elle reçoit la veine colique gauche et la veine colique commune formée des veines iléo-caeco-colique, colique droite et colique moyenne, la veine mésentérique supérieure assurant le retour du sang provenant de l'intestin grêle.

Le péritoine viscéral colique (mésocôlon) porte un réseau complexe de vaisseaux et de nodules lymphatiques. Un nodule est accolé au côlon droit (*Nodus lymphaticus colicus dexter*) face à la jonction iléo-colique, un ou deux près du côlon transverse (*N. l. c. medius*), deux à cinq le long du mésocôlon descendant (*N. l. c. sinistri*).

D. HISTOENZYMOLOGIE

La densité du réseau nerveux intramural est déterminante de la motricité intestinale (MASLENNIKOVA, 1962 - WOOD, 1975) et partant de la plus ou moins grande "réactivité" de chaque portion de l'intestin (SANTINI, 1974). Le but de cette étude préliminaire, travail effectué en collaboration avec M. J.P. FERRE (1977), est de mettre en évidence les plexus myentériques (AUERBACH) du côlon canin, par la détermination de l'activité cholinestérasique totale, i.e. cholinestérase vraie ES.3.1.1.7. et pseudo-cholinestérase ES.3.1.1.8. (FLORKIN et STOTZ, 1964).

La technique histochimique de KOELLE et FRIEDENWALD (1949) modifiée par COUTEAUX et TAXI (1952) a été utilisée à cet égard. Elle fait appel au clivage de l'acétylthiocholine par l'enzyme en acide acétique et en thiocholine : cette dernière, en présence de glycolate de cuivre, précipite in situ en sulfate de cuprothiocholine.

Essais personnels

Méthodologie

Des lambeaux d'iléon et de divers niveaux du côlon sont prélevés sur trois chiens sacrifiés par injection intraveineuse de pentobarbital sodique (100 mg/kg).

Les tissus sont fixés par le formol (10 %) neutralisé par le carbonate de sodium (20 %) pendant 3 heures à 25°C puis rincés à l'eau pendant un temps équivalent.

Après délamination, les musculatures sont mises en présence de substrat : une solution aqueuse d'iodure d'acétylthiocholine (100 mg pour 4 ml) où

- l'iodure est précipité par 7 ml de sulfate de cuivre (vert de gris),*
- centrifugé 15 mn à 4 000 t/mn,*
- 10 ml de surnageant (vert) sont mis en présence de 62 mg de glycooelle et le pH ajusté à 6,5 par l'acétate de Na en solution molaire (bleu intense).*

Un rinçage intervient après 4 à 5 heures d'incubation à température ambiante et les sites actifs visualisés sous forme d'un précipité blanc ou colorés en brun par le sulfure d'ammonium (20 %).

Les coupes éclaircies au toluène sont montées au baume du Canada entre lame et lamelle et observées à la loupe binoculaire.

Résultats

Seuls les lambeaux de couche musculaire circulaire ont fourni des résultats reproductibles. Le réseau nerveux intrinsèque (Plexus d'AUERBACH) est plus faible sur l'iléon (1) que sur le côlon ascendant (2), puis décroît au niveau du côlon transverse (3). La densité maximale est observée sur le côlon descendant (4) tandis que les ganglions nerveux de taille maximale sont observés sur le rectum (5), Fig. 5.

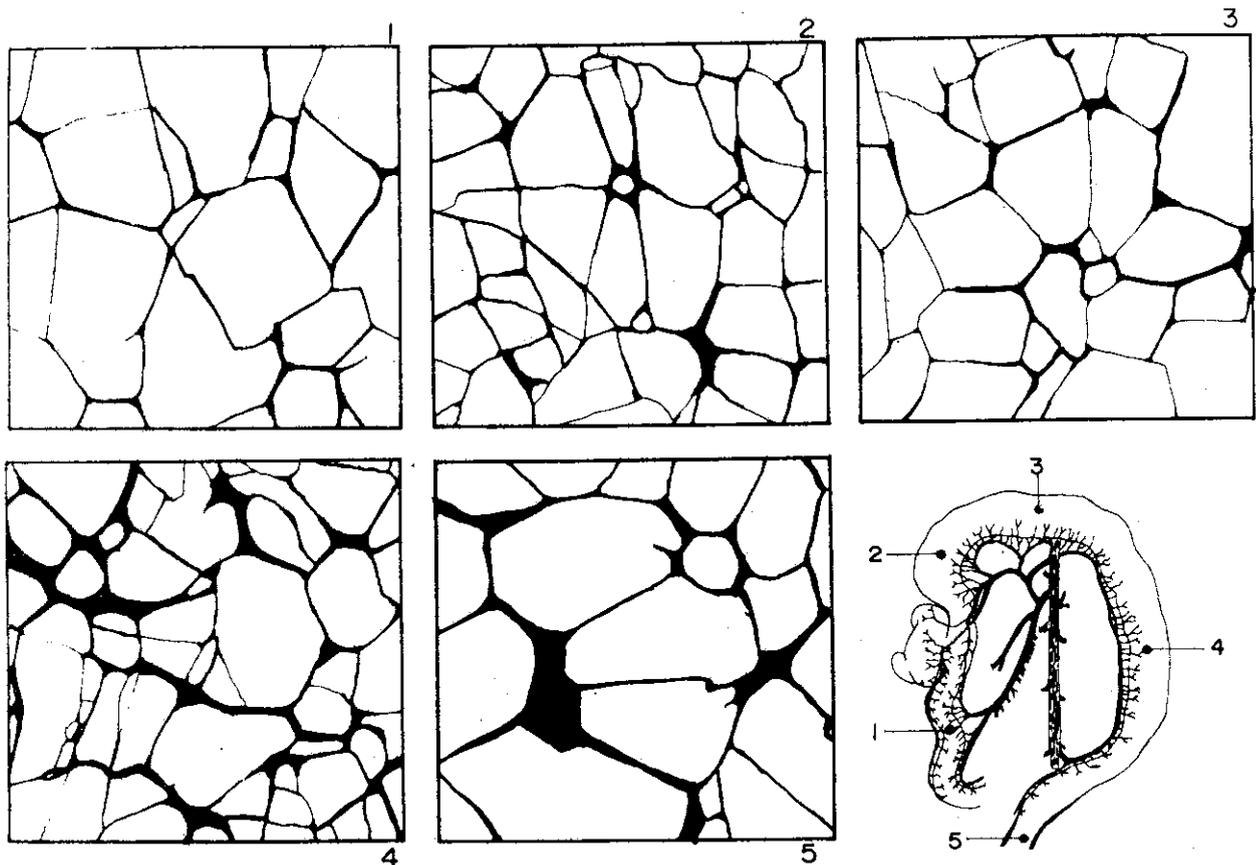


Fig. 5 : Histoenzymologie colique

Représentation schématique des sites de réactivité cholinestérasique sur des lambeaux de couches circulaires prélevés à différents niveaux :
 1. iléon 2. côlon ascendant 3. Côlon transverse
 4. côlon descendant 5. rectum.

Nos résultats obtenus sur un nombre restreint d'animaux suggèrent un accroissement progressif de la densité du réseau nerveux intrinsèque du côlon. Ils sont en accord avec les travaux de IRWIN (1931) effectués chez l'homme et ceux de SANTINI (1974) qui, malgré l'existence d'un gradient décroissant du duodénum à l'iléon, remarque un net accroissement de la densité des plexus au niveau colique chez le chat et le lapin.

II - PHENOMENES DIGESTIFS

A. DIGESTION ET ABSORPTION

Le tractus digestif du chien est anatomiquement et physiologiquement adapté à la digestion de la viande crue. L'estomac y est le réservoir le plus important (2/3 du volume total), la sécrétion acide abondante (1 à 2,5 l par jour) initie les processus de dégradation des protéines. La quasi-totalité des glucides et des lipides est digérée et absorbée dès la première moitié d'un intestin grêle court (2,5 à 3 m), de ce fait, peu ou pas de substances nutritives passent la jonction iléo-colique.

Le côlon ne produit pas de suc digestif et les sécrétions des glandes de Lieberkühn de sa muqueuse ne contiennent pas d'enzymes.

Les fibres indigestibles (cellulose brute) n'entrent que pour une faible part dans la ration alimentaire du carnivore, ce qui limite le développement d'une flore bactérienne semblable à celle du gros intestin des herbivores ; selon MATSUMOTO et al (1972), les groupes prédominants dans le contenu rectal sont : *Streptococcus*, *Lactobacillus*, *Bifidobacterium* et *Clostridium* - La fermentation glucidique (cellulose) par *Bacillus Cellulæ Dissolvens* est peu importante en regard des fermentations protidiques, ou putréfaction, dues à des bactéries anaérobies - *Bactériae putrificus*, *B. perfringens* et *B. sporogenes*, donnent naissance à des produits très divers : ammoniac, phénols, scatol et indol responsables de l'odeur caractéristique des fèces chez les carnivores. La couleur des selles provient de la transformation d'un pigment biliaire - la bilirubine - en stercobiline, couleur ocre brun (ou marron dans les régions riches en viandes).

Parallèlement, le côlon est le siège d'échanges hydroélectrolytiques. L'eau du contenu iléal est absorbée passivement par des phénomènes osmotiques, tandis que le Sodium et le Chlore sont absorbés contre un gradient de concentration à plus de 96 % - Le potassium et les bicarbonates sont excrétés ainsi que le calcium et le magnésium. L'équilibre de ces échanges aboutit à la formation du bol fécal, dont la progression est assurée par les phénomènes moteurs associés à la sécrétion de mucus par les cellules basales de la muqueuse.

L'accumulation des matières fécales et la distension du côlon terminal qu'elle provoque sont à l'origine d'un réflexe moteur d'expulsion qui peut être volontairement bloqué, empêchant le passage des fèces dans le rectum. Dans le cas contraire, la défécation se produit, faisant appel à la combinaison coordonnée des contractions rectocoliques, avec relâchement du sphincter anal externe, des muscles abdominaux et du diaphragme (phénomène de l'effort).

La consistance et la forme des fèces du chien sont comparables à celles de l'homme. Elle sont modifiées au cours de deux syndromes pathologiques : la diarrhée, qui consiste en l'expulsion rapide de selles trop liquides, et la constipation qui est l'évacuation trop lente et difficile de fèces dures et sèches.

B. MOTRICITÉ ET TRANSIT INTESTINAUX

Les phénomènes moteurs de la paroi intestinale peuvent être détectés par l'enregistrement des variations de potentiels concomitantes de l'initiation des contractions. En effet, localement, il existe une étroite relation entre l'occurrence de potentiels rapides et les déformations pariétales qui autorise la confusion des deux termes, étayée par l'enregistrement de mécanogrammes et d'électrogrammes associés (DANIEL et CHAPMAN, 1963 ; BASS et WILEY, 1965 ; RUCKEBUSCH, 1970).

1. Intestin grêle

L'activité électrique de la paroi de l'intestin grêle est constituée (Fig. 6) :

(i) de variations lentes et rythmiques de potentiels de fréquence proche de 18 cycles par minute ($c. mn^{-1}$) en région duodénale et de 13-14 $c. mn^{-1}$ en zone iléale. Ces variations ou rythme électrique de base (R.E.B.) résultent d'une propriété des cellules musculaires lisses de se dépolariser cycliquement par populations. La fréquence caractérise chaque partie anatomique : elle évolue selon un gradient décroissant oral-aboral sur l'ensemble de l'intestin grêle.

(ii) de salves de potentiels rapides surimposées au R.E.B. et résultant de mouvements ioniques rapides ($Na +$ et $Ca +$) de part et d'autre de la membrane cellulaire ; elles sont responsables des contractions pariétales - A l'inverse des ondes lentes leur présence n'est pas permanente sur les enregistrements.

Chez l'animal à jeun, l'activité rapide se répartit par périodes de 40 à 60 minutes appelées complexes myoélectriques ou, suivant la terminologie anglo-

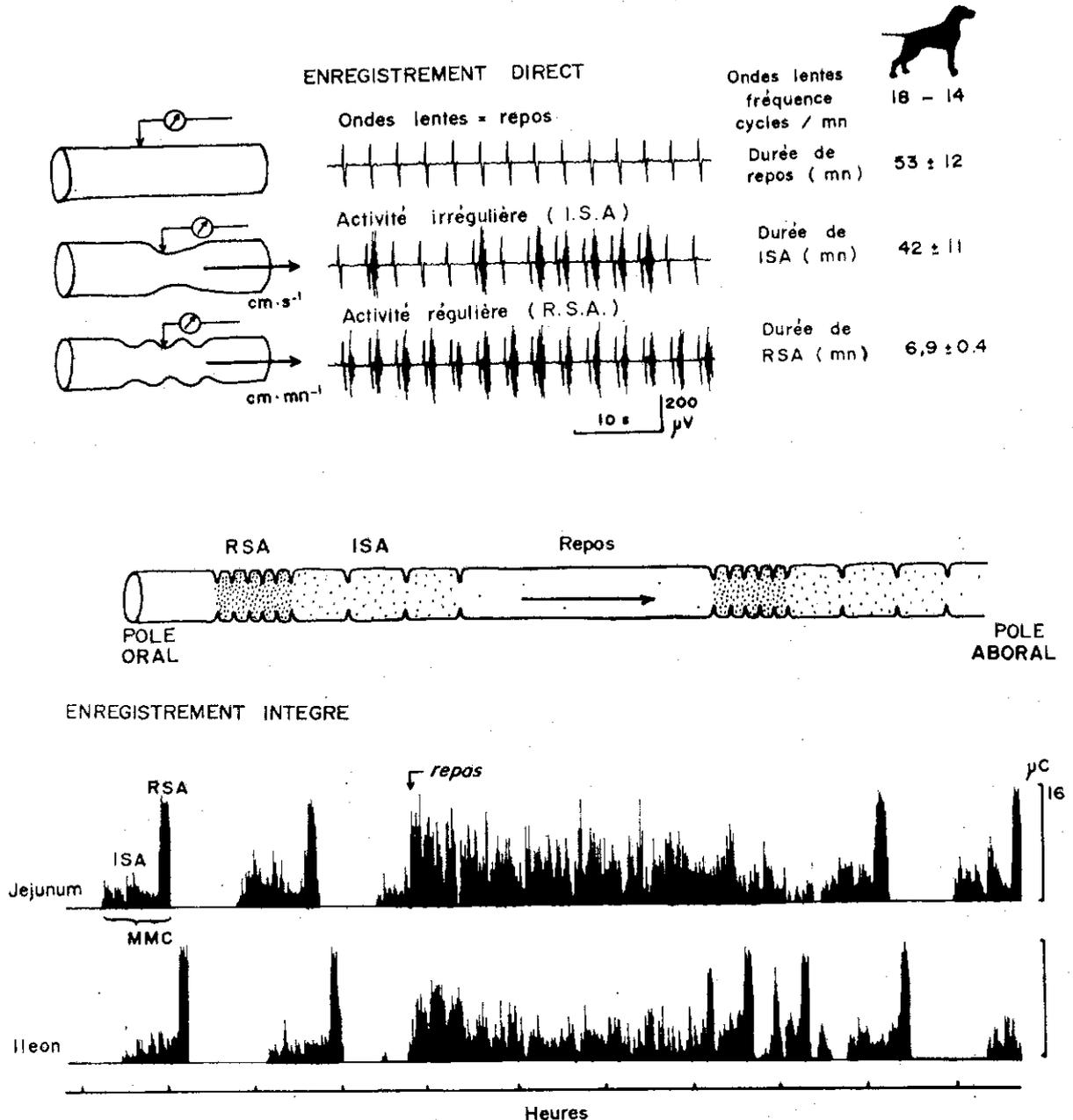


Fig. 6 : Electromyogramme intestinal chronique (E.M.G.)

Capté à partir d'électrodes intrapariétales chroniques, l'EMG présente d'étroites relations avec la motricité intestinale :

a) L'enregistrement "direct" qui s'inscrit à grande vitesse (5 cm.mn^{-1}) peut présenter 3 états en rapport avec l'activité de l'organe :

- (i) des ondes lentes seules (repos 50%)
- (ii) des potentiels d'occurrence aléatoire sur ces ondes lentes : activité irrégulière rapidement propagée (40%).
- (iii) des potentiels surchargeant toutes les ondes lentes (10%) : activité régulière lentement propagée.

b) La succession de ces états détermine le "profil moteur de l'intestin grêle" constitué par la propagation orale-aborale des phases d'activité irrégulière puis régulière formant un "Complexe Myoélectrique Migrant" (MMC) séparé par une phase de repos du complexe suivant.

c) L'enregistrement "intégré" qui s'inscrit à faible vitesse (5 cm.h^{-1}) permet de suivre l'évaluation du profil à long terme et met ici en évidence sa désorganisation à la suite de l'ingestion du repas.

saxonne, "migrating myoelectrical complex" (MMC) (SZURZEWSKI, 1969), comprenant successivement :

(i) une phase d'activité "irrégulière" ou irregular spiking activity (I.S.A.) pendant laquelle 30 à 70 % des ondes lentes sont surchargées de potentiels rapides (durée 45 min. env.).

(ii) une phase d'activité "régulière" ou regular spiking activity (R.S.A.), où chaque onde lente supporte une salve de potentiels - (durée 5 à 10 minutes). Les MMC s'observent sur le duodenum à intervalles de 90 à 120 minutes et "migrent" lentement (2 - 4 cm/min.) le long de l'intestin grêle ; en règle générale lorsqu'un complexe atteint l'iléon un autre débute sur le duodenum (CODE et MARLETT, 1975). Ils déterminent les modalités de propulsion des digesta, celle-ci s'effectue essentiellement lors de la transition entre I.S.A. et R.S.A. (BUENO et al, 1975 ; SUMMERS et al, 1976), et constituent le profil moteur "interdigestif" de l'intestin grêle, commun à de nombreuses espèces animales (RUCKEBUSCH, 1977) et à l'homme (FLECKENSTEIN, 1978).

La période digestive est caractérisée chez le chien par la "désorganisation" du profil MMC, pendant les 8 à 10 heures qui suivent le repas quotidien, au profit d'une activité irrégulière continue sur l'ensemble du duodenum-jejunum (BUENO et RUCKEBUSCH, 1976). L'iléon présente la particularité d'une période intermédiaire, (entre 6 et 10 h après le repas) où s'individualisent des salves d'activité mixte ISA et RSA de courte durée (5 à 10 min.), séparées par des périodes de silence. Enfin, le profil MMC peut être perturbé au cours de troubles fonctionnels de l'intestin grêle et particulièrement de diarrhées. Le rétablissement du profil par le biais d'une thérapeutique réorganisatrice (BUENO et al, 1976) précédant la disparition de la diarrhée.

2. Gros intestin

A l'inverse de l'intestin grêle, il n'existe pas, à l'heure actuelle de profil typique de la motricité colique commun à plusieurs espèces et cela malgré un grand nombre de tentatives effectuées tant chez l'animal que chez l'homme.

a) Phénomènes moteurs de la sphère iléo-caeco-colique

Les travaux concernant la jonction iléo-caecale (BAUHIN, 1597) débutent avec BAYLISS et STARLING (1900) qui observent la propagation d'une onde motrice de l'iléon au côlon chez le chien, puis avec l'enregistrement de variations de pression à la jonction iléo-caecale chez le chat (ELLIOTT, 1904). Les observations de HERTZ (1913) puis TÖNNIS (1924) suggèrent l'existence d'un véritable sphincter, ouvert chez le chien à jeun, fermé en période digestive ou lorsque le côlon est rempli. HINRICHSSEN et IVY (1931) décrivent cette jonction comme une "barrière" de pression qui ne s'ouvre que lorsque le volume du contenu iléal est suffisant, tandis que RENDLEMAN et al (1958) confèrent à la jonction iléo-caecale un simple rôle de valve unidirectionnelle. ALVAREZ (1948), puis KELLE et al (1965) signalent une zone de haute pression entre l'iléon terminal et le côlon ascendant : la jonction iléo-colique, terme préférable à iléo-caecal chez cette espèce, dont la fonction sphincterienne a été confirmée *in vitro* (GAZET et JARRETT, 1964), et *in vivo* par les réponses spécifiques aux agents pharmacologiques (JARRETT et GAZET, 1966) ou par l'étude des influences du système nerveux autonome (PAHLIN et KEWENTER, 1975 et 1976). De même chez l'homme, la jonction iléo-caecale présente des caractéristiques manométriques semblables à celle du sphincter oesophago-gastrique (COHEN et al, 1968). Aucun travail ne fait cependant référence à l'activité myoélectrique du sphincter.

Le caecum des carnivores a été peu étudié. Dès 1918, ALVAREZ et STARKWEATHER qualifiaient la motricité caecale chez l'homme de "paresseuse et incoordonnée". De par l'importance digestive du caecum, les études de motricité ont été axées sur les herbivores monogastriques, en particulier le lapin (FIORAMONTI, 1974) et le cheval (VIGROUX, 1976). Ces auteurs définissent le profil moteur caecal, étudié par le biais de l'électromyographie, comme la succession de contractions phasiques propagées dont la fréquence d'apparition est fonction de l'état digestif.

b) Phénomènes moteurs du côlon

- Mécanogrammes

Dès 1900, au moyen de ballonnets endoluminaux, BAYLISS et STARLING enregistrent des mouvements du côlon isolé de chien et décrivent l'existence de contractions rythmiques propagées d'une durée de 10 à 40 secondes, auxquelles se surimposent parfois de plus petites contractions de 2 à 4 secondes.

L'existence d'une motricité essentiellement antipéristaltique sur le côlon ascendant a été décrite chez le chat par CANNON (1901) : utilisant les rayons X, il observe ainsi le "gavage" du caecum. ELLIOTT et BARCLAY-SMITH (1904) confirment l'existence de contractions antipéristaltiques chez les espèces à caecum volumineux (e.g. lapin), mais les considèrent d'importance insignifiante chez le chien à caecum vestigial.

Au moyen de ballons placés en tandems, et introduits à différents niveaux du côlon à travers une caecostomie, TEMPLETON et LAWSON (1931) envisagent l'existence de 3 types de mouvements coliques : des contractions rapides et de faible amplitude (type I), des contractions lentes et soutenues (type II), des variations du tonus de base accompagnant les 2 types précédents (type III). Cette classification a été appliquée à l'homme où des contractions à $2-3 \text{ c.mn}^{-1}$ et $12-13 \text{ c.mn}^{-1}$ ont été enregistrées (SPRIGGS et al, 1951 ; CODE et al, 1952). Cependant, des études plus récentes mettent en évidence des variations du profil moteur colique chez l'homme, en rapport avec des troubles fonctionnels (CHAUDHARY et TRUELOVE, 1961 ; CONNELL, 1961 et 1962 ; HARCASLE ET MANN 1968)



Fig. 7 : Motricité colique normale captée à l'aide de ballonnets endoluminaux par CONNELL (1962). Le type moteur prédominant est constitué par des ondes de pression lentes et soutenues (30 sec.) qui se groupent en périodes d'activité en alternance avec des périodes silencieuses ou avec des ondes de pression de faible amplitude et de haute fréquence. Les enregistrements obtenus correspondent au côlon sigmoïde (25 cm) ou rectosigmoïde (20 cm) et à la partie supérieure du rectum (15 cm) (distances à l'anus).

L'absence actuelle de classification universelle des contractions coliques a été soulignée (CONNELL et al, 1965 ; CHRISTENSEN, 1978). Radiologiquement, seulement deux types de mouvements ont été décrits par WOLF (1966) chez l'homme : l'un sur le côlon proximal qui privilégie le "mixage" du contenu par des contractions segmentaires localisées, l'autre sur le côlon distal qui favorise la propulsion des matières fécales par des mouvements de "masse" propagés. Pour MISIEWICZ (1975), il existe deux types de mouvements coliques, enregistrés à l'aide de microballonnets radiotéléométriques, l'un segmentaire localisé, l'autre propulsif propagé.

- Electromyogrammes

L'électromyographie étaye les hypothèses d'une dualité motrice pour le côlon chez l'homme : TAYLOR et al (1975) et SNAPE et al (1976 et 1977), à l'aide d'électrodes placées sur la muqueuse, enregistrent des ondes lentes à deux fréquences distinctes 3 et 6 c. mn⁻¹ qu'ils associent à des mouvements pariétaux.

L'enregistrement de l'activité électrique rapide, réellement associée aux mécanogrammes, révèle l'existence de deux types d'activité rapide : des potentiels courts localisés (12 à 14 c. mn⁻¹) et des potentiels longs propagés (1 à 1,5 c. mn⁻¹) (BUENO et al, 1979).

Les enregistrements électromyographiques chez l'animal concernent essentiellement le côlon du chat. Ainsi, *in vitro* CHRISTENSEN et al (1969) mettent en évidence des ondes lentes à une fréquence proche de 4 c. mn⁻¹, tandis que CAPRILLI et al (1970 et 1972) en déterminent l'origine circulaire et non longitudinale comme pour l'intestin grêle. Indépendamment des ondes lentes, CHRISTENSEN et al (1974) enregistrent des "oscillations sinusoïdales" propagées le long de l'organe et les appellent potentiels migrants (Migrating Spike Bursts ; M.S.B.). *In vivo*, WIENBECK (1972 a et b) enregistre des potentiels de même nature sur le côlon du chat, dont le correspondant mécanique est retrouvé par ROSTAD (1973) à l'aide de jauges de contrainte sereuses.

C. CONTRÔLE DE LA MOTRICITÉ COLIQUE

1. Influences nerveuses : Bien que l'absence ou la destruction des plexus nerveux intrinsèques aboutisse à des troubles graves associés à la présence d'un mégacôlon (Syndrome de Hirschsprung), leur rôle coordinateur dans la motricité n'est pas établi. Selon BAYLISS et STARLING (1900), la "loi de l'intestin" qui s'applique au côlon, fait appel à des réflexes locaux contrôlés par les plexus myentériques, tandis que RAIFORD et MULINOS (1934) évoquent l'existence de récepteurs sensitifs sur la muqueuse colique dont la stimulation contracte le muscle longitudinal. Ce dernier point, confirmé par BULBRING et al (1958), prend une importance considérable en regard des mécanismes de propulsion du contenu colique, variable tant dans sa consistance que dans sa taille (HOWARD et GARRETT, 1973).

Un rôle de relais ou de filtres a également été évoqué pour les plexus myentériques qui intégreraient les informations d'origine centrale véhiculées par les innervations extrinsèques parasymphatique et sympathique (HULTEN, 1969 et ROSTAD, 1973).

La stimulation du système sympathique par des salves itératives est inhibitrice vis-à-vis de la motricité colique, tandis que le parasymphatique stimulé par chocs uniques se révèle excitomoteur (GILLESPIE, 1962 a et b) ; GARDETTE et GONELLA (1974) ; GONELLA et GARDETTE (1974). Le rôle majeur des afférences parasymphatiques dans le contrôle de la défécation a été établi par DE GROAT et KRIER (1976 et 1978). L'existence de réflexes inhibiteur intestino-colique (YOUMANS, 1944) et excitateur gastro-colique (TANSY et al, 1972 a, b et c) est aujourd'hui admise pour expliquer le fonctionnement coordonné du tractus digestif. Enfin, les influences corticales s'exercent de manière privilégiée sur le gros intestin particulièrement chez l'homme pour lequel bon nombre de troubles coliques ont une origine psychique ou sociale : colite ulcéreuse, côlon irritable (WOLFF, 1950 ; CHAUDHARY et TRUELOVE, 1961 c).

2. Influences humorales : Des réponses motrices à des stimuli pharmacologiques ou alimentaires persistant après énérvation du côlon (CONNELL et al, 1963) des voies humorales ont été recherchées dont le rôle *in vivo*, serait de renforcer la commande nerveuse.

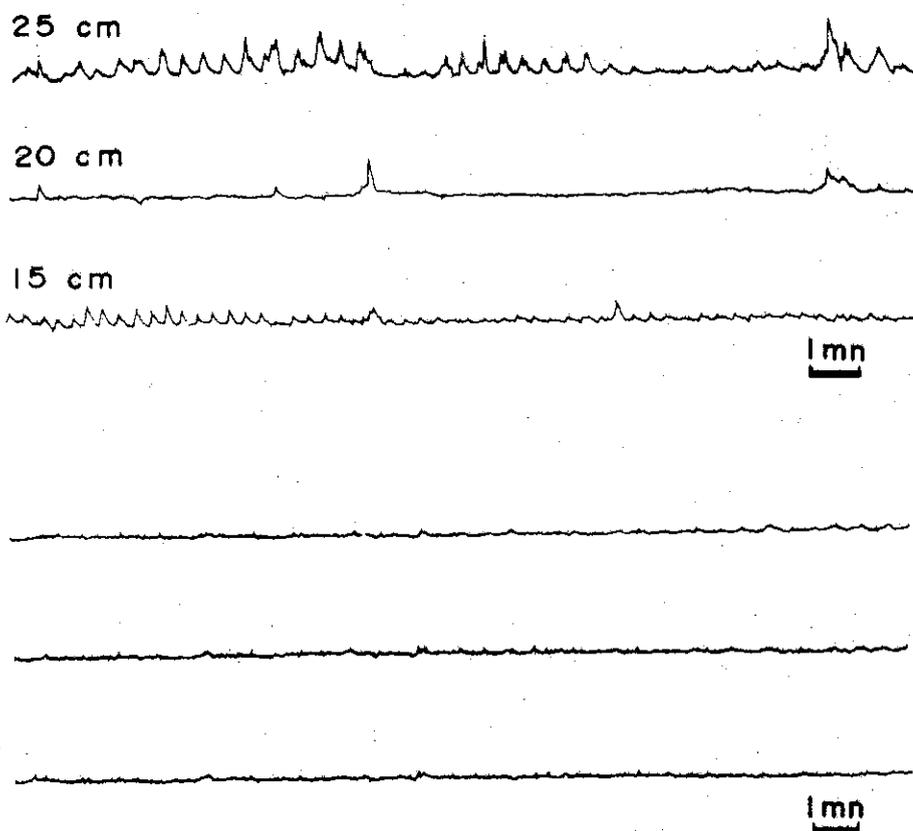
Des évolutions postprandiales parallèles du niveau de motricité du côlon et du taux de gastrine sérique ont été observées chez l'homme (KIRWAN et SMITH, 1976), tandis que des réponses excitomotrices à la gastrine et la CCK, et inhibitrices à la secretine ont été établies pour le rectosigmoïde (DINOSO et al, 1973 ; SNAPE et al, 1977). De même, peu de travaux se rapportent aux effets coliques des hormones pancréatiques : le glucagon réduit l'hyperactivité induite par la morphine *in vitro* (CHOWDHURY et LORBER, 1977), alors que l'administration d'insuline renforce l'activité colique au même titre que celle de l'intestin grêle *in vivo* (BUENO et RUCKEBUSCH, 1976) d'où l'idée d'un rôle majeur de ces hormones dans le contrôle de la motricité colique et en particulier, en phase postprandiale.

D. PATHOPHYSIOLOGIE ET TRANSIT COLIQUES

1. Le côlon irritable englobe nombre de manifestations du dysfonctionnement colique chez l'homme : une caractéristique est l'absence de causes organiques à ces troubles caractérisés par des douleurs abdominales épisodiques avec diarrhée ou constipation (WANGEL et DELLER, 1965). Dès 1919, HURST définit la constipation comme une rétention anormalement prolongée dans le côlon, ou plus rarement un retard rectal à l'évacuation des selles (dyschésie). La diarrhée est définie comme "l'expulsion trop rapide de selles trop liquides". La constipation "modérée" se retrouve fréquemment chez le chien de laboratoire trop sédentaire et ingérant un repas quotidien à base de viande alors que les syndromes diarrhéiques, d'importance considérable chez d'autres espèces (veaux), sont peu fréquents chez les carnivores, mais peuvent être obtenues expérimentalement : laxatifs, suralimentation, ...

In vivo, STEWART et BASS (1976) ont noté une réduction de la motricité de l'ensemble du tractus digestif après administration de cathartiques chez le chien. *In vitro*, CHRISTENSEN et al (1972) observent une altération de la forme et de la fréquence des ondes lentes du côlon proximal du chat diarrhéique.

Chez l'homme, des études manométriques associent la diarrhée à de faibles pressions endoluminales tandis que de hautes pressions caractérisent la constipation (CONNELL, 1962 et 1968). (Fig. 8 a et b).



(d'après CONNELL, 1962).

Fig. 8 : Motricité au cours de dysfonctionnements coliques

- A. Chez un sujet constipé, seules persistent les ondes rapides de pression à caractère localisé (sigmoïde, (25 cm) et rectum, (15 cm) + tandis que le rectosigmoïde, (20 cm) est silencieux : (distances à l'anus).
- B. Chez le sujet présentant une diarrhée profuse, on observe une hypomotricité généralisée de la zone pelvienne.

Cependant, les preuves expérimentales manquent et les critères objectifs, outre l'appréciation qualitative et quantitative des selles émises, restent mal définis (WALLER et al, 1972). L'exploration fonctionnelle du côlon par l'électromyographie se révèle prometteuse à cet égard : les deux types de mouvements coliques enregistrés par BUENO et al (1979) chez l'homme ont en effet des répartitions très différentes au cours des troubles fonctionnels.

2. Les mesures de temps de transit colique revêtent une importance considérable en regard des mécanismes qui sous-tendent les syndrômes de diarrhée et de constipation. Les techniques classiques en clinique humaine fournissent des résultats très variables pour le transit oro-anal. ALVAREZ et FREEDLANDER (1924) qui mêlent des particules de verre au repas, et MULINOS (1935) qui utilise des capsules de rouge carmin, rapportent des valeurs allant de quelques heures à plusieurs jours.

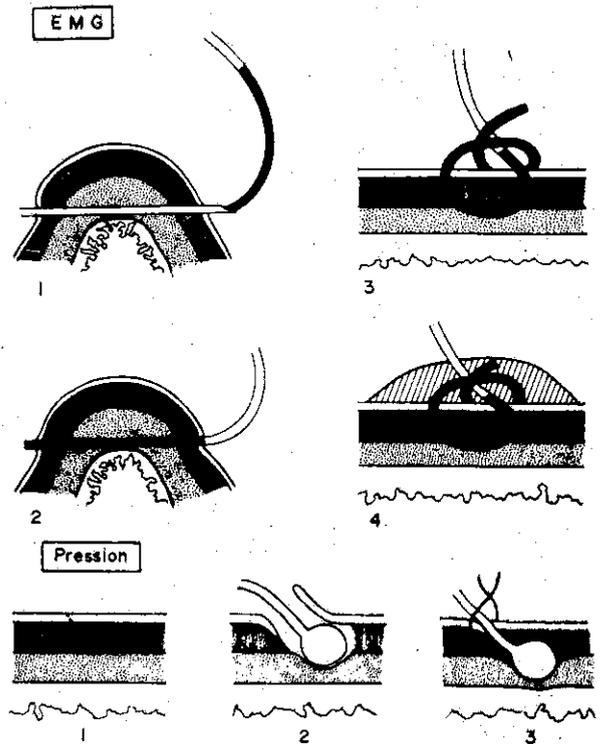
Le contrôle radiologique d'un bol baryté a permis à GUENAUX et VASSELLE d'estimer le temps de transit oro-caecal à 3-6 heures, le transit colique du bol variant entre 24 et 48 heures, (1938).

Récemment, l'utilisation de pellets radiopaques a permis de confirmer ces résultats (HINTON et al, 1969).

Les mesures différentielles ont été rendues possibles par la mise au point de capsules mixtes radiotéléométriques (^{51}Cr) et barosensibles (MISIEWICZ et al, 1969) dont le transit intestinal est semblable à celui des pellets classiques (HOLDSTOCK et al, 1970) : ainsi, WALLER (1975) observe que le temps de transit oro-caecal n'est pas significativement différent au cours de la diarrhée et de la constipation, tandis que le temps de transit colique varie dans un rapport de 1 à 6. De fait, les diarrhées impliquant une accélération du transit de l'intestin grêle sont très peu fréquentes chez l'homme (LABAYLE et al, 1977).

DEUXIEME PARTIE

METHODES D'ETUDE



Le muscle lisse intestinal est à l'origine de signaux électriques qui, enregistrés à l'aide d'électrodes pluricellulaires, définissent l'électromyogramme intestinal (E.M.G.). L'étroite relation qui existe entre l'activité électrique et l'activité mécanique autorise le choix de l'E.M.G. comme technique d'étude de la motricité colique chez le chien. Dans ce travail, la signification des signaux électriques a été discutée en rapport avec la nature des variations de la pression endoluminale ou intrapariétale.

I - INTERVENTIONS CHIRURGICALES

A. MISE EN PLACE DES ÉLECTRODES

a) L'étude chronique de l'activité électrique de l'intestin et/ou du côlon nécessite la mise en place d'électrodes permanentes. Celles-ci sont constituées d'un fil souple émaillé, de faible diamètre (120 μ) et de 1 mètre de long, fait d'un alliage comprenant 80 % de Nickel et 20 % de chrome. Une mince pellicule d'un ester de polyimide (TRIMEL, N.D.) assure l'isolation du fil sur toute sa longueur.

L'implantation est réalisée au cours d'une intervention chirurgicale aseptique. L'animal, anesthésié par une injection intraveineuse unique de pentobarbital sodique à 6 % (dose de 30 mg/kg), est placé en décubitus dorsal et une laparotomie xypho-ombilicale permet l'accès à l'ensemble du tractus digestif inférieur. L'implantation est effectuée par groupes numérotés de trois électrodes insérées dans la paroi en utilisant une aiguille hypodermique (5/10e) en guise de trocart selon un procédé décrit par RUCKEBUSCH (1973), (Fig. 9A).

La position des électrodes est repérée par rapport à des points anatomiques faciles à identifier :

- le pylore pour l'implantation de la zone gastro-duodénale,
- le ligament de Treitz pour les électrodes jéjunales,
- La valvule iléo-caeco-colique pour l'étude de la motricité de l'iléon et du côlon.

La distance inter-électrodes est évaluée *in situ* avec un maximum de précautions et corrigée par les contrôles *post mortem*.

Le faible diamètre et la souplesse de ces fils les rendent inoffensifs pour le viscère. De plus, la réaction fibroséreuse qui se développe en 24 à 48 h solidarise l'électrode à l'intestin et garantit une isolation parfaite du fil dans son trajet intra-abdominal. Aucune réaction de type inflammatoire n'apparaît, contrairement à d'autres techniques faisant appel à des fils gainés ou à des électrodes séreuses montées sur des socles de résine polymérisées.

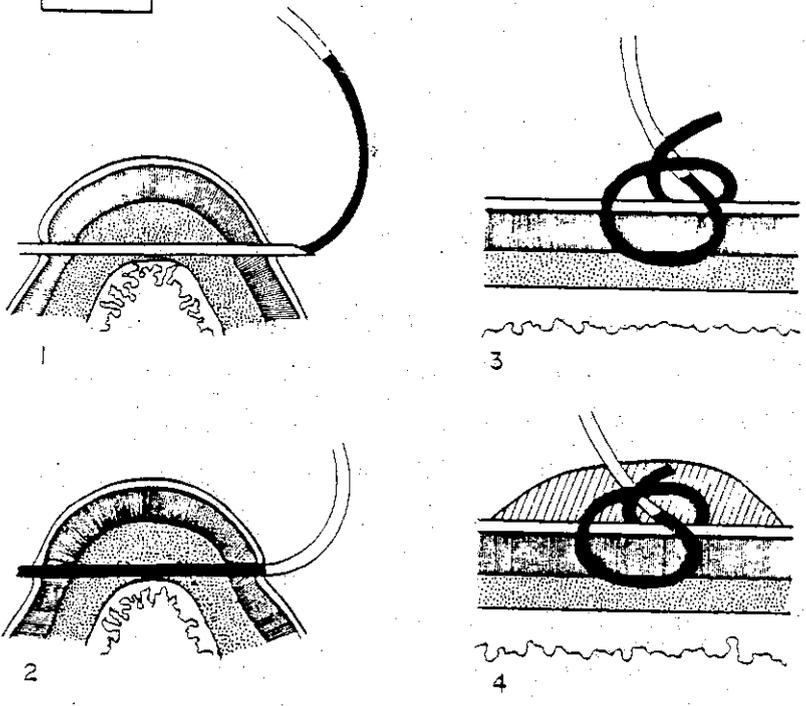
Les zones d'implantation varient peu d'un animal à l'autre et la majeure partie des animaux a été munie de 10 à 12 groupes d'électrodes répartis sur l'iléon, la jonction iléo-colique, le caecum, le côlon ascendant, transverse et descendant, parfois le rectum. De plus, les sphincters anal interne et anal externe ont été implantés chez deux animaux.

En fin d'intervention, les extrémités libres des électrodes sont tunélisées sous la peau et extériorisées en région dorso-scapulaire. L'animal reçoit 1 200 000 UI d'Extencilline par voie intrapéritonéale. L'antibiothérapie à raison de 600 000 UI/24 h est maintenue tant que la température centrale n'est pas revenue à la normale et dans tous les cas pendant 3 jours.

b) L'E.M.G. colique a également été enregistré à l'aide d'électrodes fixées sur une sonde de Faucher (Fig. 9B), vaselinée puis introduite par voie rectale. Les électrodes, en alliage Nickel - Chrome (200 μ m de diamètre), sont placées par groupes de 3 anneaux équidistants (5 mm) disposés tous les 5 centimètres. Cette méthode qui ne nécessite pas d'intervention chirurgicale, est appliquée chez l'homme (BUENO et al, 1979). Le contact s'effectue directement sur la muqueuse de l'organe à la manière des électrodes utilisées par FLECKENSTEIN, (1978) pour l'intestin grêle et ne fait pas appel à un dispositif de succion traumatisant pour le viscère (CIVALERO, 1978).

EMG

A



B

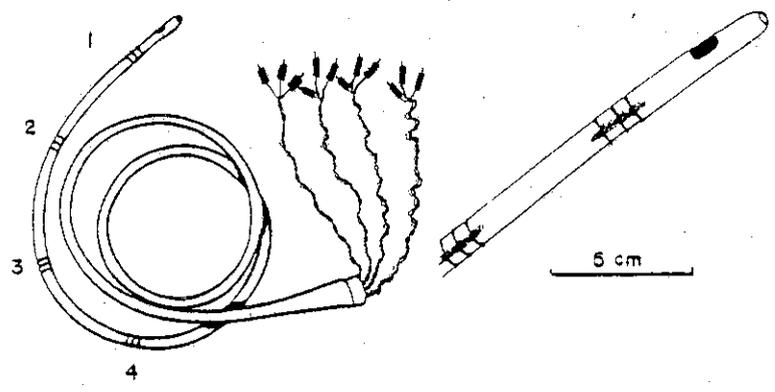


Fig. 9 : Enregistrement de l'EMG colique

- A. Mise en place des électrodes intrapariétales chroniques selon la technique décrite par RUCKEBUSCH (1973). (1) l'électrode dénudée sur quelques mm est insérée dans le fût d'une aiguille hypodermique utilisée en guise de trocard, jusqu'à la limite de l'émail isolant (2). L'aiguille est retirée et l'électrode solidarisée à la paroi par une boucle (3), enfin une réaction fibro-séreuse assure l'isolation de l'ensemble (4).
- B. Sonde porteuse d'électrodes pour l'enregistrement de l'activité électrique du côlon, vasélinée et introduite par voie rectale, cette sonde permet l'enregistrement de l'EMG colique par contact muqueux sans nécessité d'intervention chirurgicale.

B. POSE DE BALLONNETS ET JAUGES DE CONTRAINTE

a) Les corrélations électromécaniques sont mises en évidence sur des animaux porteurs simultanément d'électrodes chroniques et de microballonnets intrapariétaux, réalisés selon la méthode imaginée par AUFFRAY (1967), mise au point et utilisée par RUCKEBUSCH et al (1972) et BUENO (1974).

Un cathéter en polyéthylène PE 90 est obturé à la flamme. Une zone de 1 cm environ est uniformément chauffée près de l'extrémité fermée : dès le début de la dilatation, le cathéter est retiré de la flamme ; une injection d'air (0,5 ml environ) provoque la formation d'une petite sphère de quelques millimètres de diamètre. L'ensemble est rempli d'eau à l'aide d'un très fin cathéter (PE 10) et obturé à la flamme.

Lors de l'intervention, de tels ballonnets, au préalable trempés dans une solution d'ammonium quaternaire (ISTAM, ND) sont introduits entre les couches musculaires circulaire et longitudinale à proximité d'un groupe d'électrodes. Ils sont fixés à la paroi colique par un ou deux points de ligature (Fig. 10A), le long du cathéter et extériorisés en région dorso-scapulaire en même temps que les électrodes.

b) La force contractile du muscle colique a également été mesurée par la technique d'extensométrie ohmique . Des jauges de contrainte placées dans un bloc de Silastic (12 x 5 x 1,5 mm) sont fixées sur la séreuse par 4 ligatures. (Fig. 10B).

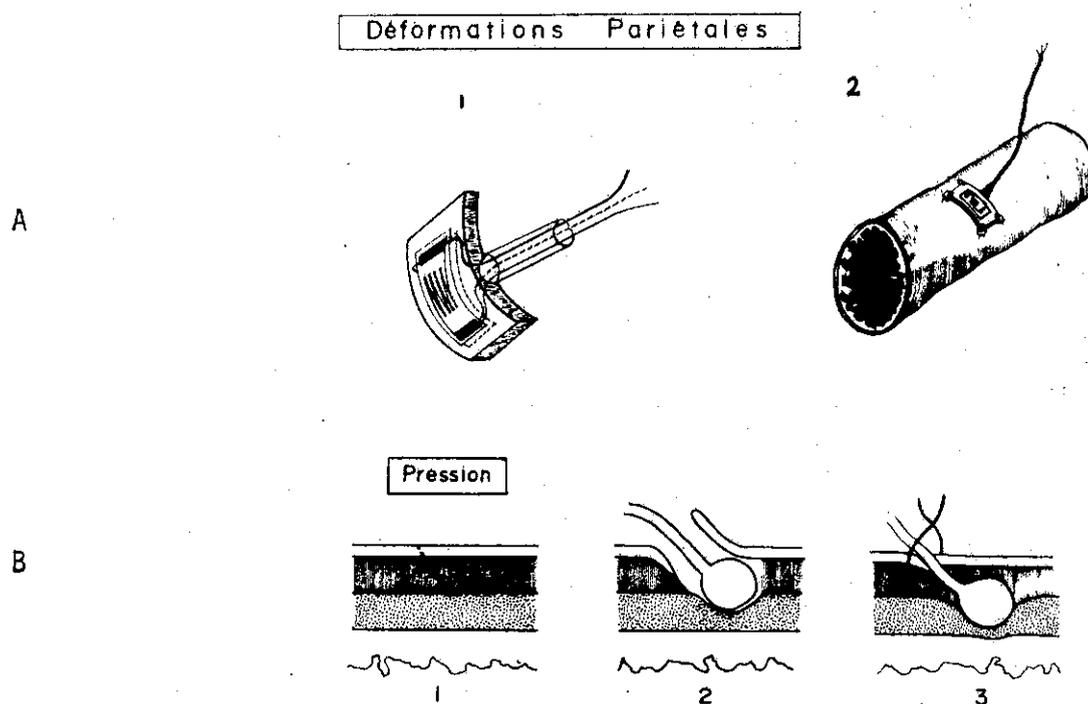


Fig. 10 : Enregistrements des mécanogrammes

- A - Les déformations pariétales sont captées par un système de 2 jauges de contrainte placées dos à dos, dans un bloc de silastic (1) (5 x 12 mm). Ce dernier, légèrement incurvé est solidarisé à la paroi par 4 ligatures (2); placées dans le sens indiqué sur le schéma les jauges enregistrent les mouvements circulaires pendant plusieurs semaines.
- B - Les pressions intrapariétales sont captées à l'aide de microballonnets introduits à demeure entre les couches musculaires circulaires et longitudinale et reliés par veine liquide à un capteur de pression constituant un système de grande précision, mais de durée limitée.

C. MISE EN PLACE DE CANULES ET DE CATHÉTERS ENDOLUMINAUX

Les expériences faisant appel à la dérivation du contenu digestif ou aux mesures de temps de transit ont nécessité la mise en place, parallèlement aux électrodes (i) de canules (diamètre intérieur 18 à 28 mm) à pavillon plat pour l'estomac et cylindrique pour l'intestin.

(ii) de cathéters endoluminaux (diamètre intérieur 2 à 5 mm) introduits après perforation de l'organe et solidarisé par une suture en bourse. Le Silastic médical utilisé à cet égard présente l'avantage d'être très souple et de constituer une gêne minime au fonctionnement des viscères concernés. De plus, il ne produit pas d'irritations ou de réactions de rejet de la part de l'organisme.

D. INTERVENTIONS SUPPLÉMENTAIRES

a) Isolements fonctionnels

- L'isolement fonctionnel de la jonction iléo-colique a été obtenu par anastomose iléo-colique (Fig. 11). Une section est effectuée 2 cm en amont de l'extrémité de l'artère iléale et la continuité de la lumière intestinale est assurée par une anastomose termino-latérale sur le côlon ascendant. La partie restante de l'iléon terminal est suturée, formant une courte anse aveugle.

- L'isolement du caecum *in situ* a été réalisé chez 3 autres chiens par section au niveau de la jonction avec le côlon, l'innervation et la vascularisation étant intactes. L'ouverture du côlon est suturée tandis que celle du caecum est extériorisée et solidarisée aux plans sous-cutanés par 4 points de suture.

b) Sections et résections coliques

1. La continuité myentérique a pu être interrompue par la section de la paroi colique. Deux niveaux ont été retenus pour ce type d'intervention : la section du côlon transverse à 12 cm de la jonction iléo-colique (section haute), la section du côlon descendant à 12 cm de la jonction pelvi-rectale (section basse). Ces sections sont suivies par la réanastomose termino-terminale à l'aide d'une suture enfouissante. (Fig. 11).

2. La résection du tiers médian du côlon (transverse et descendant proximal) permet d'approcher les mécanismes de régulation myentérique sous réserve de la réalisation d'une anse de Thiry (extériorisée en région abdominale) ou de la transposition du segment sur l'intestin grêle (après section du jejunum à 100 cm en amont de la jonction iléo-colique). Ce type d'intervention permet également d'étudier les influences extrinsèques par le biais de l'énervation sélective des segments considérés.

3. La rétention fécale par le rectum a été supprimée pour l'étude du transit colique. Un anus artificiel, ou colostomie, est réalisé par section du côlon entre 10 et 12 cm en amont de la jonction pelvi-rectale et abouchement en région pelvienne. L'extrémité aborale est suturée par points enfouissants.

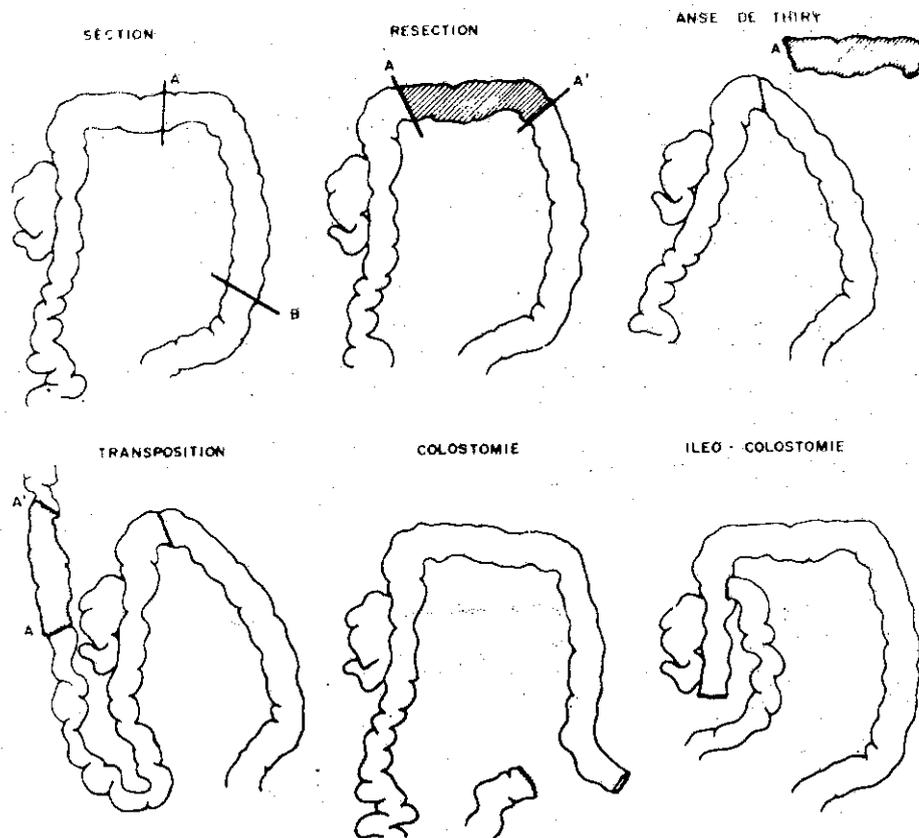


Fig. 11 : Interventions chirurgicales complémentaires

L'étude de facteurs liés à l'intégrité pariétale ou à la présence de contenu font intervenir des sections et des résections coliques, avec conservation du segment excisé (anse de Thiry ou "transposition" sur l'intestin grêle). La suppression des rétentions rectales est obtenue par la colostomie tandis que l'iléocolostomie aboutit à l'isolement fonctionnel de la jonction iléo-colique.

II - ENREGISTREMENTS

A. SIGNAUX ÉLECTRIQUES

1. Electromyogramme direct

La technique employée est la dérivation bipolaire avec amplification différentielle des signaux recueillis aux bornes d'un même groupe de deux électrodes, l'animal étant relié à la terre. L'extrémité libre des électrodes est connectée au panneau d'entrée d'un enregistreur polygraphe (Reega VIII ou XII, Alvar, Paris) (Fig. 12 A&B). Un sélecteur permet le choix, pour un même groupe d'électrodes, du couple qui donne l'électromyogramme le plus satisfaisant. Les deux signaux surviennent ainsi séparément aux bornes d'un amplificateur symétrique à haute impédance d'entrée et à liaisons résistance-capacité (RC) entre étages. La constante de temps est en général de 0,1 s et le tracé dit "direct" de l'activité électrique intestinale d'inscrit généralement à la vitesse de défilement du papier de 4,5 cm/mn, mais une gamme de vitesse entre 2,0 et 18,0 cm/mn peut être utilisée.

2. Traitement et analyse des signaux EMG

a) Dispositif d'intégration : Le pourcentage d'ondes lentes surchargées de potentiels rapides définit, pour une période donnée, le niveau d'activité de l'organe. Pour apprécier à long terme les variations de niveau de cette activité rapide, nous avons utilisé un procédé de sommation sélective de l'activité rapide après élimination des ondes lentes, mis au point au laboratoire (LATOUR, 1973) : les ondes lentes sont éliminées par un filtre passe-haut placé en série avec une diode ; le signal recueilli est amplifié et sert à la charge d'un condensateur aux bornes duquel est branché un enregistreur potentiométrique (Fig. 12 A&B). Un chronorupteur assure la décharge périodique de la capacité (en l'occurrence toutes les 20 secondes) et le rappel à la ligne de base du stylet de l'enregistreur potentiométrique dont le papier défile à faible vitesse (Physiograph Narco Biosystems ou RIKADENKI Toshin).

A.

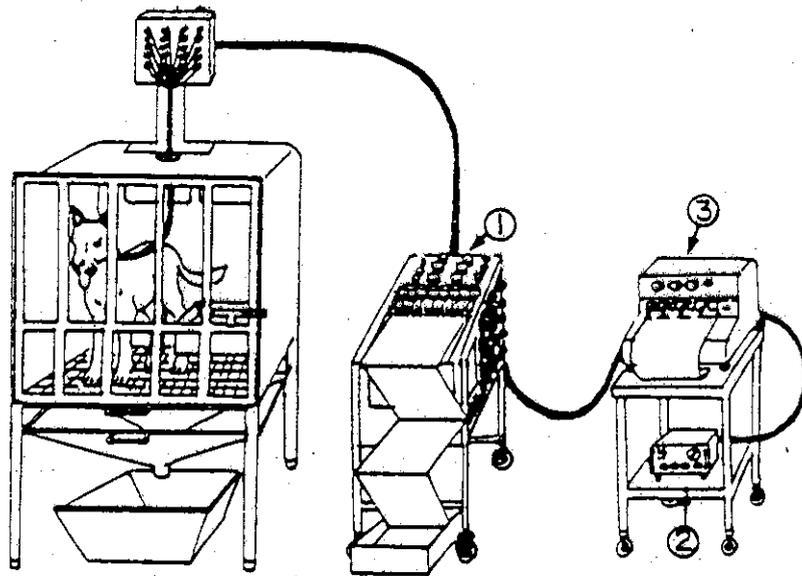
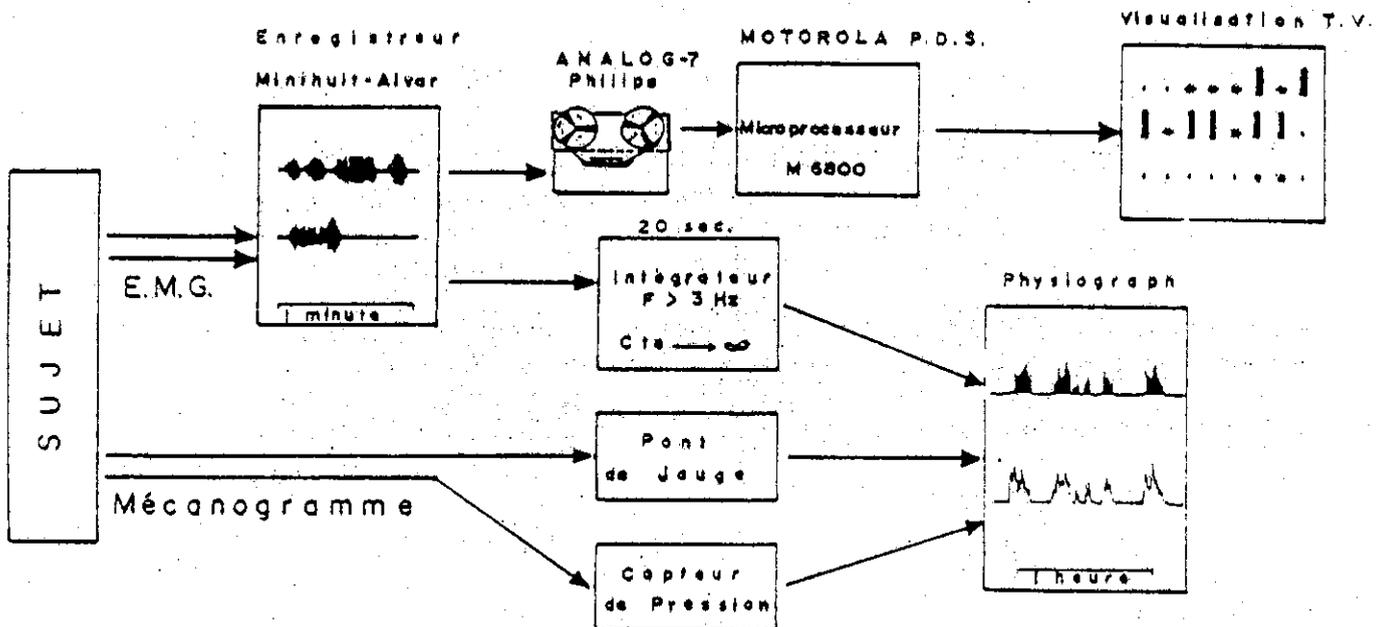


Fig. 12 : A- Schéma d'un poste d'enregistrements de l'EMG colique

1. enregistreur minihuit ALVAR (5 cm. mn⁻¹)
2. intégrateur de l'activité électrique rapide
3. enregistreur potentiométrique (5 cm. h⁻¹)

B- Organigramme présentant les différentes possibilités d'enregistrement chronique de l'activité EMG et des mécanogrammes associés. Un système de lecture automatique en temps différé complète l'analyse quantitative de l'activité rapide fournie par l'intégration.

B.



b) Lecture automatique en temps différé : L'utilisation d'enregistreurs magnétiques analogiques capables d'enregistrer des signaux continus (ANALOG 7 PHILIPS - SCHLUMBERGER PM 5521) permet le stockage des informations recueillies pendant 12 h et leur lecture en temps différé accélérée 8 à 32 fois : (Fig. 13). Un microcalculateur (Polyvalent Development System : PDS) comprenant un microprocesseur MOTOROLA 6800, permet la discrimination à l'aide de 2 seuils entre 3 états moteurs i.e. inactivité, activité de type SSB, activité de type MSB. Ces états se distinguent les uns des autres par le nombre de bouffées de potentiels (Bursts of Spikes) qui les constituent par unité de temps (ici, 20 secondes) (Fig. 13) ; (LATOURE, 1978, résultats non publiés).

ORGANIGRAMME

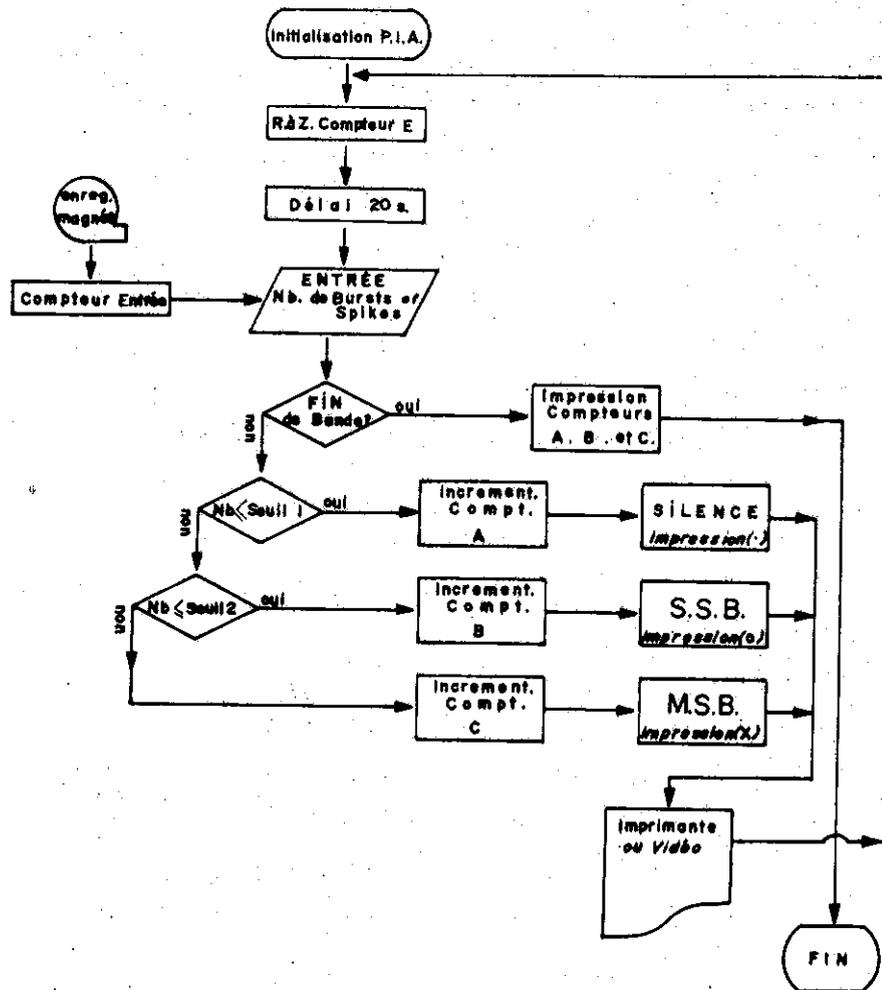


Fig. 13 : Programme d'analyse automatique de l'EMG colique

Les signaux EMG enregistrés sur bande magnétique sont caractérisés en fonction du nombre de bouffées de potentiels qui les constituent : les signaux les plus longs incrémente le compteur C (X), les signaux les plus courts, le compteur B (0), tandis que l'absence de signal incrémente le compteur A (.). Un signal de fin de bande commande l'impression des résultats obtenus par les 3 compteurs et donne ainsi les proportions relatives de chaque état moteur.

B. MÉCANOGRAMMES

1. Manométrie

L'extrémité libre des microballonnets intrapariétaux est reliée à un capteur de pression (P.T. P.1000.A., Narco-Biosystems) connecté à un enregistreur polygraphique (physiograph, Narco-Biosystems). Les enregistrements continus peuvent ainsi être obtenus pendant plusieurs jours (Fig. 12B).

Fixés dans la paroi, ces ballonnets enregistrent les variations de la pression intrapariétale correspondant aux contractions des couches musculaires néanmoins, leur passage progressif dans la lumière intestinale limite leur durée d'utilisation (7 à 15 jours).

2. Extensométrie ohmique

Les jauges de contrainte utilisées (VISHAY 062.EN ou PHILIPS PR 9833), sont identiques dans leur conception et leur taille à celles utilisées pour l'intestin grêle par BASS et WILEY (1962). Elles sont fixées dos à dos pour éviter des dérives d'origine thermique et interviennent pour un quart dans un pont de Wheatstone (ou pont de jauge) auquel sont connectés les cables de sortie (Strain Gage Coupler, - Narco-Biosystems). Les enregistrements peuvent être obtenus en continu pendant plusieurs semaines, parallèlement à l'EMG direct ou intégré, (Fig. 12B).

C. TECHNIQUES ANALYTIQUES

1. Mesure du transit colique et dosage de la P.S.P.

Le temps de transit colique moyen des digesta a été estimé à l'aide d'une technique dérivée de celle de BARREIRO et al, 1968. Celle-ci fait appel à l'injection d'un bol de marqueur dans la lumière colique au moyen d'un cathéter implanté à demeure 2 cm en aval de la jonction iléo-colique. Le marqueur utilisé est le rouge phénoï ou PSP, 1 ml de solution contenant 10 mg de phénoï-sulfonephthaléine. Un mélange plus ou moins homogène s'effectue dans la partie proximale avec le chyme provenant de l'iléon : l'ensemble est déshydraté au cours du trajet colique. Le transit du contenu peut ainsi être mesuré sous réserve de la suppression des résistances aval par une colostomie laissant le rectum et le canal anal hors circuit.

Le temps de transit moyen est estimé comme le suggère ZIERLER (1958) par la cinétique d'évacuation du marqueur dans les selles, le dosage colorimétrique de la PSP étant effectué à 523 nm (SMITH, 1969). Une quantité connue de fèces est mise en suspension dans 5 ml d'eau distillée, puis filtrée. Le filtrat est dilué au 1/6 dans un tampon NaHPO_4 (27,5 g/l), centrifugé 10 mn à 2.000 t/mn.

Les surnageants sont passés au colorimètre parallèlement à une gamme étalon ayant subi les mêmes traitements que les échantillons.

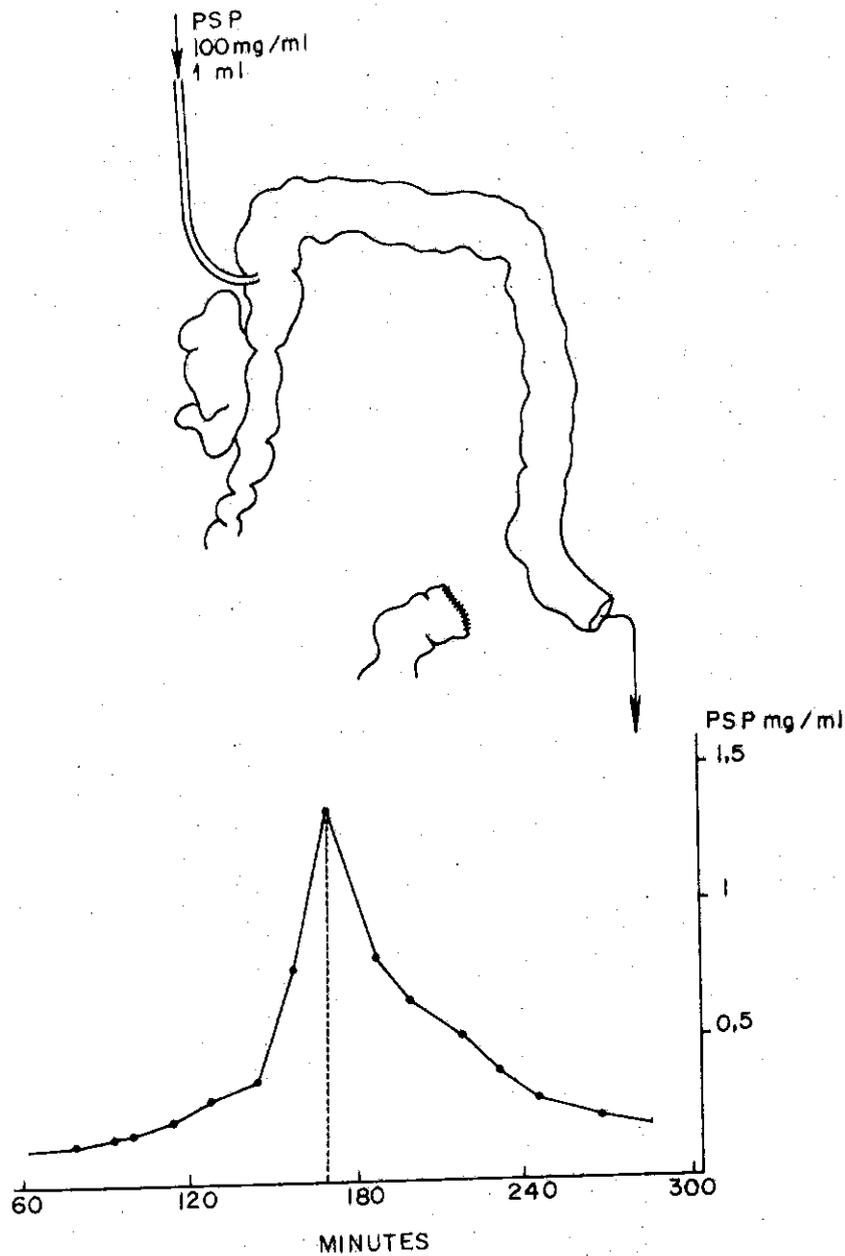


Fig. 14 : Mesure du transit colique chez l'animal colostomisé

Le marqueur, introduit dans la lumière colique au moyen d'un cathéter laissé à demeure dans le côlon ascendant, est dosé dans chaque échantillon de selles prélevé à la colostomie. Le temps de transit colique moyen (TTCM) correspond à la sortie de l'échantillon contenant la plus forte concentration de PSP.

2. Autres techniques utilisées

a) Les taux plasmatiques des hormones pancréatiques ont été estimés à l'aide de techniques radioimmunologiques :

. le taux plasmatique d'insuline immunoréactive (IRI) a été déterminé par une méthode dérivée de celle de BASSETT et THORNBURN (1971).

. le glucagon immunoréactif (IRG) est déterminé par une méthode dérivée de celle de HEDING (1971) qui nécessite l'extraction éthanolique du polypeptide avant le dosage.

b) Le dosage des sucres réducteurs du sang a été effectué suivant la méthode de HOFFMAN (1937) appliquée à l'Auto-Analyzer Technicon (Tarrytown, USA) qui fournit des valeurs de glycémie comparables à celles de la méthode manuelle de Nelson-Somogyi.

D. CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

1. Choix des animaux

Les chiens sont choisis indépendamment du sexe, de l'âge et de la race, un examen sanitaire préalable permettant seulement le rejet d'animaux présentant des troubles pathologiques. Dans tous les cas, l'âge des chiens utilisés se situe entre 3 et 7 ans, leur poids est compris entre 11 et 24 kg. Les femelles sont choisies de préférence pour la mise en place des canules et des cathéters intestinaux. Les animaux sont vermifugés dès leur arrivée au laboratoire, par administration per os de Fenbendazol à 2,5 % (15 mg/kg) et leur régime alimentaire est standardisé. (VAISSAIRE 1972)

2. Alimentation

Deux types d'aliment chien ont été utilisés:

a) Aliment FIDO (Quimperlé, France) ou aliment I, présenté en boîtes de 400 g de patée à base de viandes :

Analyse moyenne :	Protides	8 %
	Glucides	7 %
	Lipides.....	4,5 %
	Mat. minérales ...	2 %

b) Aliment ROYAL CANIN N.D. (Nîmes, France) ou aliment II, sous forme de granulés secs à base de viandes et de flocons de céréales.

Analyse moyenne :	Protides	20 %
	Glucides	51 %
	Lipides	6 %
	Mat. Minérales .	6 %
	Eau	14 %

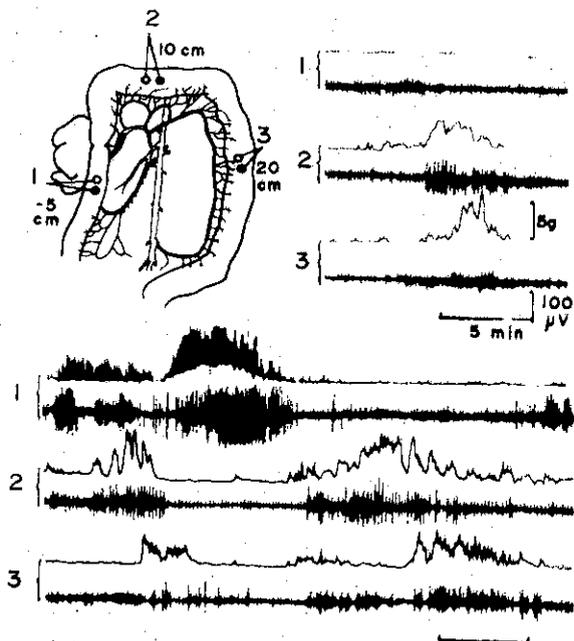
La ration quotidienne, distribuée à 17 heures, comprend pour un chien de 15 kg et sauf impératifs expérimentaux, 1 boîte d'aliment FIDO et 100g de granulés secs ROYAL CANIN réhydratés avant consommation ; les quantités respectives de matière sèche étant identiques (85 g environ). Cette ration assure l'apport de 800 Kcal au minimum par jour et de vitamines (A,D,E,C,K, Groupe B, H) (ALIMENT STANDARD I + II).

3. Conditions d'enregistrement

Pour l'enregistrement continu, 24 heures sur 24, les chiens sont placés dans des cages à métabolisme (Iffa-Credo) modifiées, à point d'attache antérieur sur l'encolure limitant les mouvements de rotation (Fig. 12A). Lorsque l'expérimentation le permet, l'enregistrement est suspendu pendant une (ou deux) période (s) quotidienne (s) de 15 à 20 minutes, pendant laquelle l'animal est laissé en liberté dans un parc annexe au laboratoire. Inversement, lors d'expériences délicates demandant des enregistrements plus ponctuels (mesures de débit, repas fictifs, canule ouverte, mesure de pression intra-luminale, etc...), les animaux peuvent être maintenus plusieurs heures sur un "statif" assurant une contrainte plus importante.

TROISIEME PARTIE

RESULTATS



CHAPITRE I

PHENOMENES MOTEURS

Introduction

La première partie de notre travail vise la définition du profil moteur du côlon chez l'animal éveillé et ses relations avec la motricité de l'intestin grêle. A cet égard, l'existence d'une zone anatomiquement bien définie à l'interface de ces deux organes a nécessité l'étude préalable de la sphère iléo-caeco-colique.

Protocole expérimental

Seize chiens cornicauds, mâles et femelles (12 à 25 kg) ont été utilisés au cours de cette étude. Ils ont été munis d'électrodes intestinales chroniques placées à 50 et 10 cm en amont, 2,5, 10, 15, 20 et 25 cm en aval de la jonction iléo-colique. Le sphincter lui-même a été implanté chez 10 animaux avec pour 6 d'entre eux 2 à 3 groupes d'électrodes sur le caecum. Les enregistrements parallèles de mécanogrammes ont été effectués chez 4 chiens porteurs de ballonnets intrapariétaux sur l'iléon, la jonction et à différents niveaux du côlon, ainsi que chez 3 chiens porteurs de jauges de contrainte sur la séreuse colique.

L'analyse de l'E.M.G. colique a été effectuée de visu sur les enregistrements directs et/ou intégrés.

A. MOTRICITÉ DE LA JONCTION ILÉO-COLIQUE

1. Variations lentes de potentiel

Des électrodes placées sur le sphincter iléo-colique permettent l'enregistrement d'un rythme électrique de base (REB) élevé de $19,2 \pm 0,6$ cycles

par minute (c.mn^{-1}) chez huit chiens sur les 10 utilisés dans cette étude, les deux autres animaux présentant des ondes lentes de fréquence voisine de 13 c.mn^{-1} semblable à celle de l'iléon terminal.

Le REB du sphincter est supérieur à celui des parties anatomiques adjacentes : iléon ($13,6 \pm 0,48 \text{ c.mn}^{-1}$), côlon proximal ($17,5 \pm 1,0 \text{ c.mn}^{-1}$, fréquence élevée), base du caecum ($16,5 \pm 0,44 \text{ c.mn}^{-1}$). Cependant, les ondes lentes qui y sont enregistrées présentent généralement une amplitude plus faible ($50-75 \mu\text{V}$) que celles des rythmes iléal et colique (fréquence lente), ($100-200 \mu\text{V}$), mais une amplitude semblable à celle du rythme colique de fréquence élevée (Fig. 15).

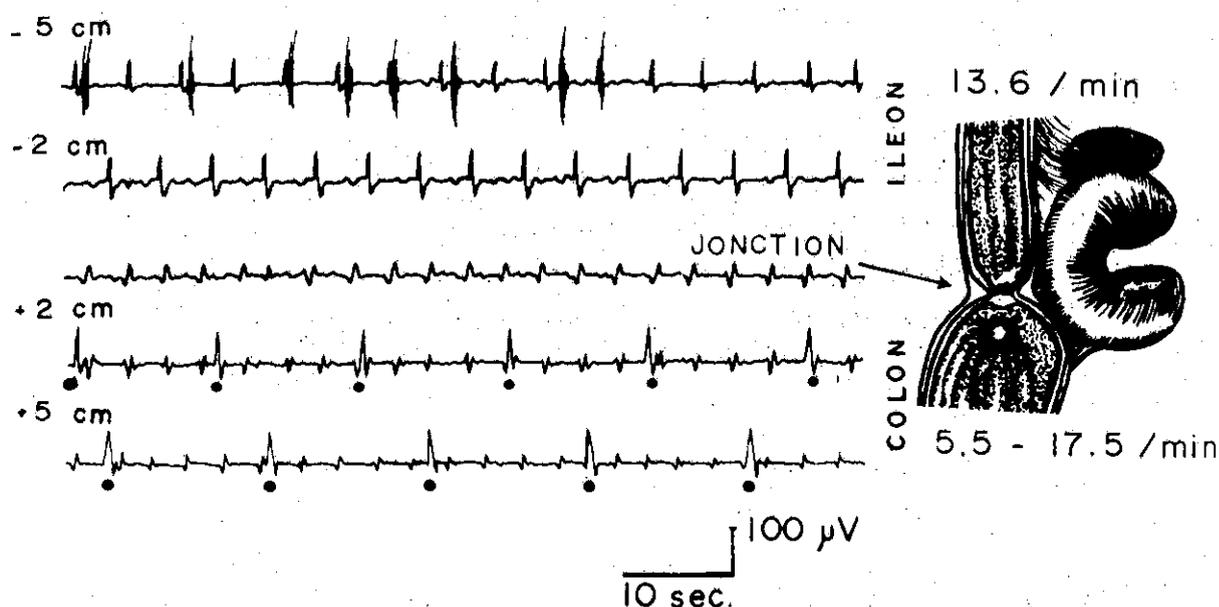


Fig. 15 : Rythmes électriques de base à la jonction iléo-colique

Les ondes lentes de fréquence élevée ($19,2 \pm 0,6 \text{ c.mn}^{-1}$) sont enregistrées sur le sphincter iléo-colique à l'instar du côlon proximal ($17,5 \pm 1,1 \text{ c.mn}^{-1}$) où cependant une deuxième fréquence plus lente proche de 5 c.mn^{-1} est observée.

L'origine purement sphinctérienne du REB à $19,2 \text{ c.mn}^{-1}$ est mise en évidence par la lecture des fréquences enregistrées sur les parties adjacentes et leur évolution en fonction de l'éloignement du sphincter.

Tableau 2 : Evolution de la fréquence des ondes lentes en fonction de l'éloignement du sphincter iléo-colique.

Distance à la J.I.C. (cm)	JEJUNUM		ILEON	JONCTION ILEO- COLIQUE (J.I.C.)		COLON
	50	10	2	0	2	5
REB à jeun (c.mn ⁻¹)	15,7*** ± 1,1	14,0*** ± 0,9	13,6*** ± 0,48	19,2 ± 0,6	17,5* ± 1,0	18,4 ± 1,1
REB en période digestive (c.mn ⁻¹)	15,6*** ± 1,0	14,0*** ± 1,2	13,4*** ± 0,8	19,3 ± 0,9	17,5* ± 0,9	18,6 ± 1,0

(\bar{m} + écart-type obtenues chez 8 chiens et au minimum 3 enregistrements, la période digestive correspondant aux 4 heures qui suivent le repas).

* : Significativement différent ($P \leq 0,05$) de la valeur obtenue à la J.I.C.

** : Significativement différent ($P \leq 0,01$) de la valeur obtenue à la J.I.C.

2. Activité électrique rapide

a) Période interdigestive

Chez l'animal à jeun depuis plus de 12 heures, la jonction iléo-colique présente une activité électrique rapide qui se distribue suivant trois modèles ou "patterns" (Fig. 16), occupant plus de 50 % du temps d'enregistrement.

(i) De courtes salves de potentiels de 1 à 2 secondes, surimposées de manière irrégulière au REB pendant 4 à 8 mn alors que l'iléon ou le côlon proximal sont silencieux. Ces séquences se produisent de façon aléatoire et ne se retrouvent que rarement (20 %) sur le caecum et/ou sur le côlon ascendant.

(ii) Des salves plus longues de potentiels de 7 à 11 secondes, distribuées sans relation apparente avec le REB, par séries de 10 à 20 cycles groupés en phases de $6,9 \pm 2,3$ minutes.

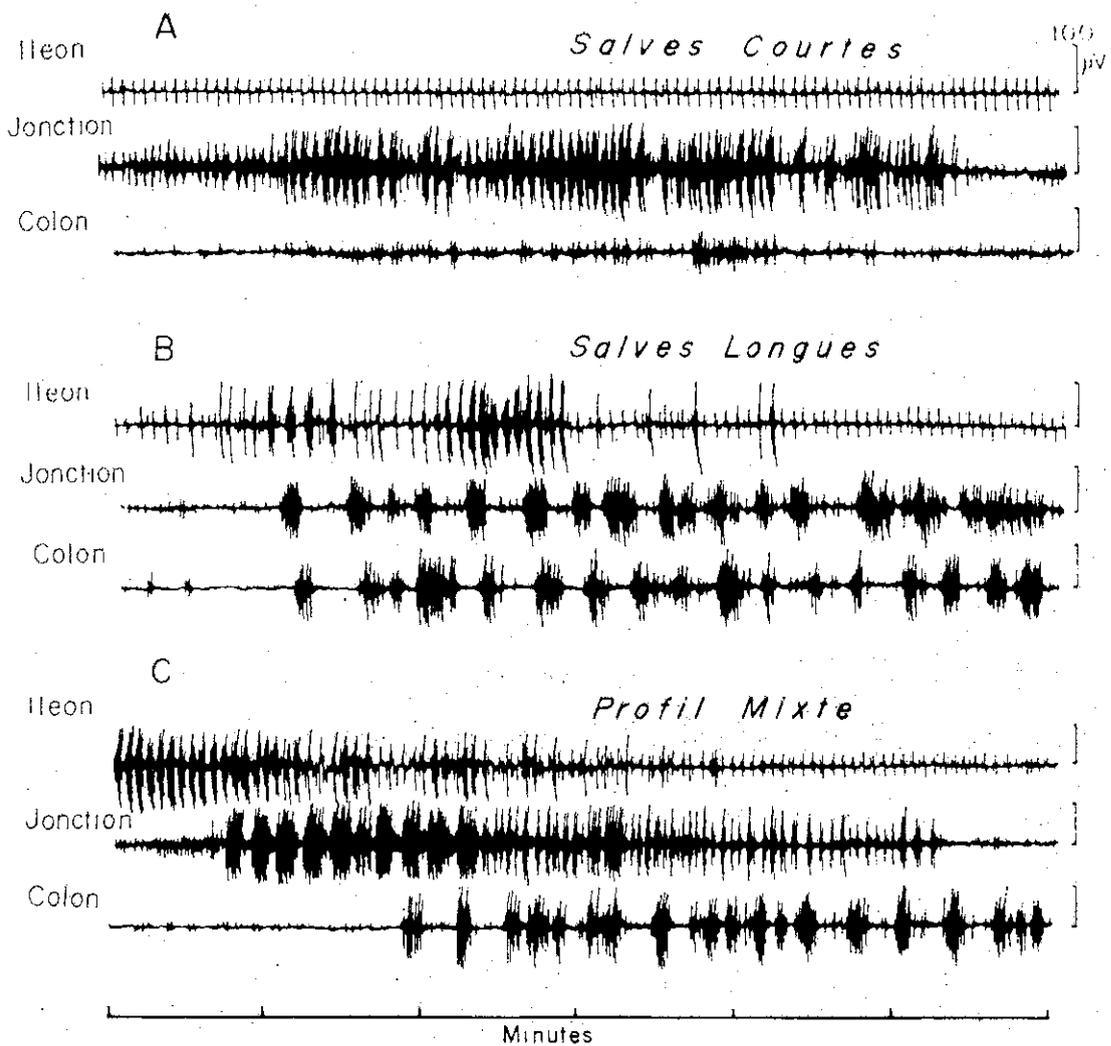


Fig. 16 : Modèles types d'activité rapide à la jonction iléo-colique

- A. Salves courtes en série (18 .min^{-1}) intervenant en absence d'activité iléale ou colique.
- B. Salves longues ($3-4 \text{ .min}^{-1}$) consécutives à une activité iléale et propagées sur le côlon proximal.
- C. Profil d'activité mixte concomitante de la phase d'activité régulière d'un complexe myoélectrique de l'iléon. La première composante (Salves longues) se propage sur le côlon proximal.

Ces phases ont un intervalle de récurrence régulier (20 à 30 mn). Leur présence fait suite à des périodes d'activité rapide de l'iléon terminal et ce profil se retrouve dans 75 % des cas sur le côlon proximal et sur le caecum.

(iii) Une activité mixte caractéristique où les deux types précédents sont présents pendant 7 à 10 minutes avec une distinction nette entre une phase de potentiels courts suivant immédiatement une phase de potentiels longs. Ce "pattern" intervient lorsqu'un complexe myoélectrique (MMC) envahit la portion terminale de l'iléon et détermine sur la jonction un niveau maximal d'activité. Il est suivi d'une période de silence ou de faible activité. Seule la composante formée de potentiels longs se propage sur le côlon et le caecum, (65 % des cas) ; l'activité en potentiels courts n'est jamais propagée.

b) Période digestive

L'ingestion du repas abolit l'organisation en MMC au profit d'une activité irrégulière continue pendant 6 à 10 heures sur l'intestin grêle. Le sphincter iléo-colique présente une activité électrique postprandiale biphasique (Fig. 17) :

(i) Le repas déclenche une activité rapide continue constituée aussi bien de potentiels longs que de potentiels courts pendant $4,9 \pm 2,1$ mn. Une réponse motrice similaire peut être obtenue par simple présentation de l'aliment.

(ii) Une réponse secondaire intervient après 20 à 60 minutes et se prolonge pendant 4 à 5 heures, essentiellement sous la forme de potentiels longs. Cette période est constituée par la présence d'activité rapide pendant plus de 60 % du temps d'enregistrement.

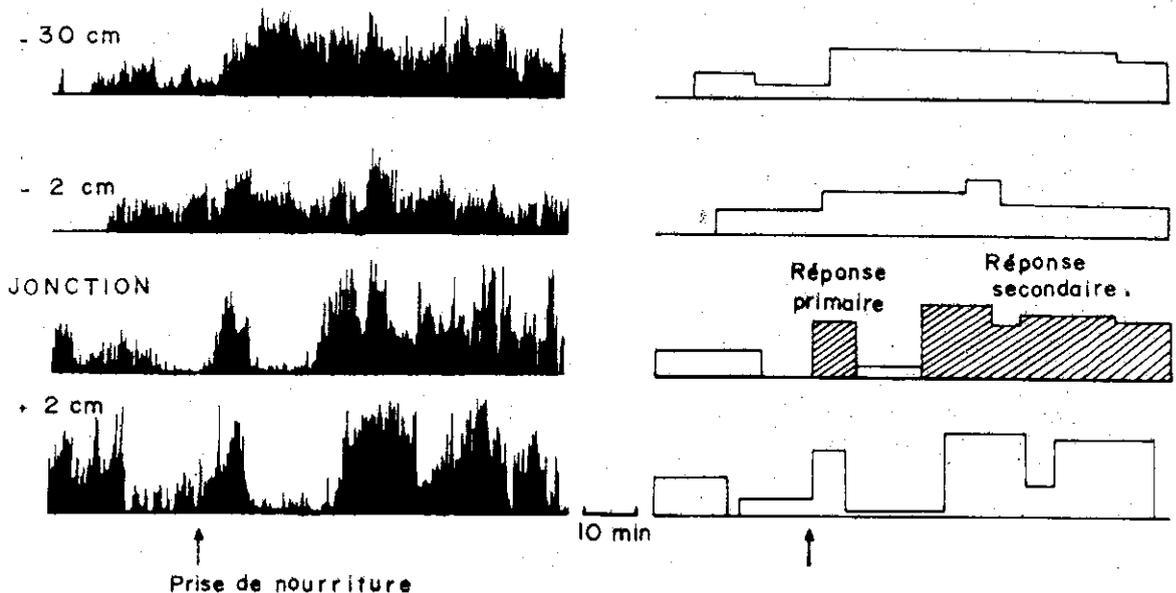


Fig. 17 : Réponse motrice de la jonction iléo-colique à la prise de nourriture (enregistrement intégré et diagramme). Une réponse primaire débute dès la fin du repas sur le sphincter et sur le côlon. Une réponse secondaire est observée après 30 mn environ et persiste pendant plusieurs heures.

3. Corrélations électromécaniques

Les différents types d'activité électrique enregistrés à la jonction iléo-colique sont étroitement liés à des variations de pression intramurales concomitantes des mouvements sphinctériens (Fig. 18).

(i) Les salves longues sont associées à des variations lentes mais soutenues de pression (30 cm H₂O). Ce type de mouvements pariétaux prédomine pendant la phase irrégulière d'un MMC iléal (Fig. 18A).

(ii) L'occurrence de la phase régulière du MMC iléal (Fig. 18B) est associée à un profil moteur mixte purement sphinctérien avec une première phase de pression soutenue correspondant à la présence de salves longues et une deuxième phase d'oscillations amples de la pression intramurale dont la fréquence est celle des salves courtes. (Fig. 18C).

(iii) Les salves courtes, intervenant seules, sont associées à des oscillations de pression semblables à la deuxième partie du profil mixte.

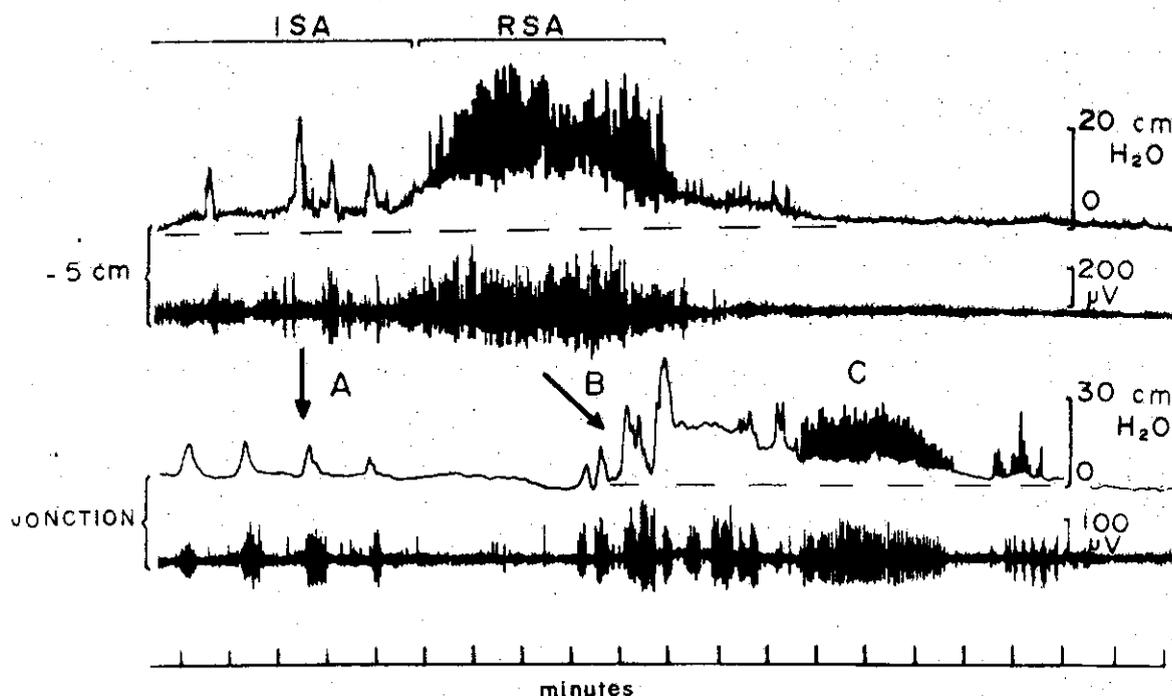


Fig. 18 : Corrélations électromécaniques à la jonction iléo-colique

Les variations de la pression sphinctérienne sont enregistrées parallèlement à l'EMG chez le chien à jeun. Les salves longues déterminent des élévations lentes de pression (A) tandis que l'occurrence d'un MMC induit une activité mixte typiquement sphinctérienne (B).

L'onde de pression lente et soutenue associée aux potentiels longs se propage sur le côlon ascendant, alors que les variations rapides de pression restent localisées à la jonction iléo-colique.

La prise de nourriture induit un accroissement de pression concomitant de la réponse électromyographique primaire. Le type d'élévation soutenue prédomine sur les mouvements cycliques rapides. De même, à la réponse secondaire correspondent des variations de pression intramurale liées à l'apparition de potentiels électriques.

B, MOTRICITÉ DU CAECUM

1. Variations lentes de potentiel

Un REB (16.18 c.mn^{-1}) est présent pendant plus de 60 % du temps d'enregistrement chez les 6 chiens utilisés dans cette étude : 3 d'entre eux présentent un gradient de fréquence croissant de la base vers l'apex (Tableau 3) tandis que la propagation apparente des ondes lentes s'effectue dans le sens apex - base.

L'amplitude des ondes lentes est variable d'un animal à l'autre, mais sensiblement identique à la base et à l'apex (80 à 140 μV) chez le même animal.

Tableau 3 : REB du caecum

Position des électrodes	Fréquence du REB (c.mn^{-1})	
	A	B
Base	$16,5 \pm 0,42$	$17,4 \pm 0,90$
Corps	$17,0 \pm 0,31$	$17,7 \pm 0,95$
Apex	$17,8 \pm 0,60$ *	$17,5 \pm 0,84$

Moyenne \pm écarts types pour 5 enregistrements de 24h pour 2 groupes (A et B) de 3 chiens. Colonne A : 3 animaux présentant un gradient croissant de la base vers l'apex, et une propagation apparente inverse des ondes lentes.

Colonne B : 3 animaux ne présentant pas de gradient et sans propagation apparente des ondes lentes

* Significativement différent ($P < 0,05$) de la valeur obtenue à la base.

2. Activité électrique rapide

a) Chez l'animal à jeun depuis plus de 12 heures, l'activité électrique rapide occupe seulement 15 à 20 % du temps d'enregistrement et se présente soit sous forme de salves courtes (2 s) surimposées au REB, soit en salves "regroupées" de 4 à 10 s et de grande amplitude, survenant indépendamment des ondes lentes et se propageant de la base vers l'apex et inversement. Les premières correspondent à une activité dispersée et représentent 41,5 % de l'activité totale. Les secondes sont groupées en phases de 5 à 8 minutes, dont l'occurrence correspond aux trois rythmes suivants (Fig. 19) :

(i) Une activité autonome du caecum qui se développe en l'absence d'activité sur les parties anatomiques adjacentes et qui se propage généralement sur le côlon ascendant. Une telle activité se retrouve 3 à 8 fois par 24 heures.

(ii) Une activité iléo-dépendante, consécutive à une activité irrégulière de l'iléon (53 % des cas) ou à l'occurrence de la phase régulière du complexe myoélectrique (21 %). Dans ce cas, l'activité caecale suit celle de la jonction iléo-colique qui se propage sur le côlon ascendant. L'occurrence est liée en période interdigestive à celle des MMC, soit 90 à 120 minutes, mais aussi à celle plus aléatoire des activités iléales individualisées (26 % des cas).

(iii) Une activité d'origine colique, débutant sur les premiers centimètres du côlon ascendant et parvenant au caecum après un court trajet antipéristaltique. Dans ce cas, la jonction iléo-colique reste silencieuse ou présente (45 % des cas) une activité sous forme de salves courtes ; la période de récurrence est comprise entre 20 et 50 minutes.

b) En période postprandiale, on observe une augmentation globale de l'activité rapide de 33 % pendant les premières heures après le repas, mais seule l'activité formée de potentiels courts surimposés au REB est significativement accrue ($P \leq 0,01$). Entre 6 et 12 heures après la prise de nourriture et coïncidant avec l'apparition de salves propulsives iléales individualisées, on observe un accroissement significatif du nombre de salves regroupées, ($P \leq 0,01$), le niveau d'activité rapide étant accru de 54 % (Tableau 4).

Tableau 4 : Evolution postprandiale de l'activité électrique du caecum. L'accroissement global (43 %) du niveau d'activité rapide est dû à l'élévation différentielle de l'un et l'autre des types d'activité, respectivement les salves courtes pendant les 6 premières heures, puis les salves regroupées.

	- 6h Témoin	0 ⁺ Début état digestion	+ 6h + 6h Fin état digestion	+ 12h
Activité totale (mm)	72,0 ± 18,4	95,7 ± 26,9	110,8 ± 31,9	
Activité en potentiels courts (mm)	29,8 ± 11,2	56,7 ± 14,9 *	36,1 ± 10,9	
Activité en salves regroupées (mm)	42,1 ± 10,1	39,0 ± 7,6	74,7 ± 21,3 *	

Moyennes + écarts-types pour 5 enregistrements de 24 h chez 6 chiens
 + Le temps 0 correspond à l'ingestion de la ration alimentaire standard
 * Significativement différent par rapport à la période témoin (- 6h à 0).

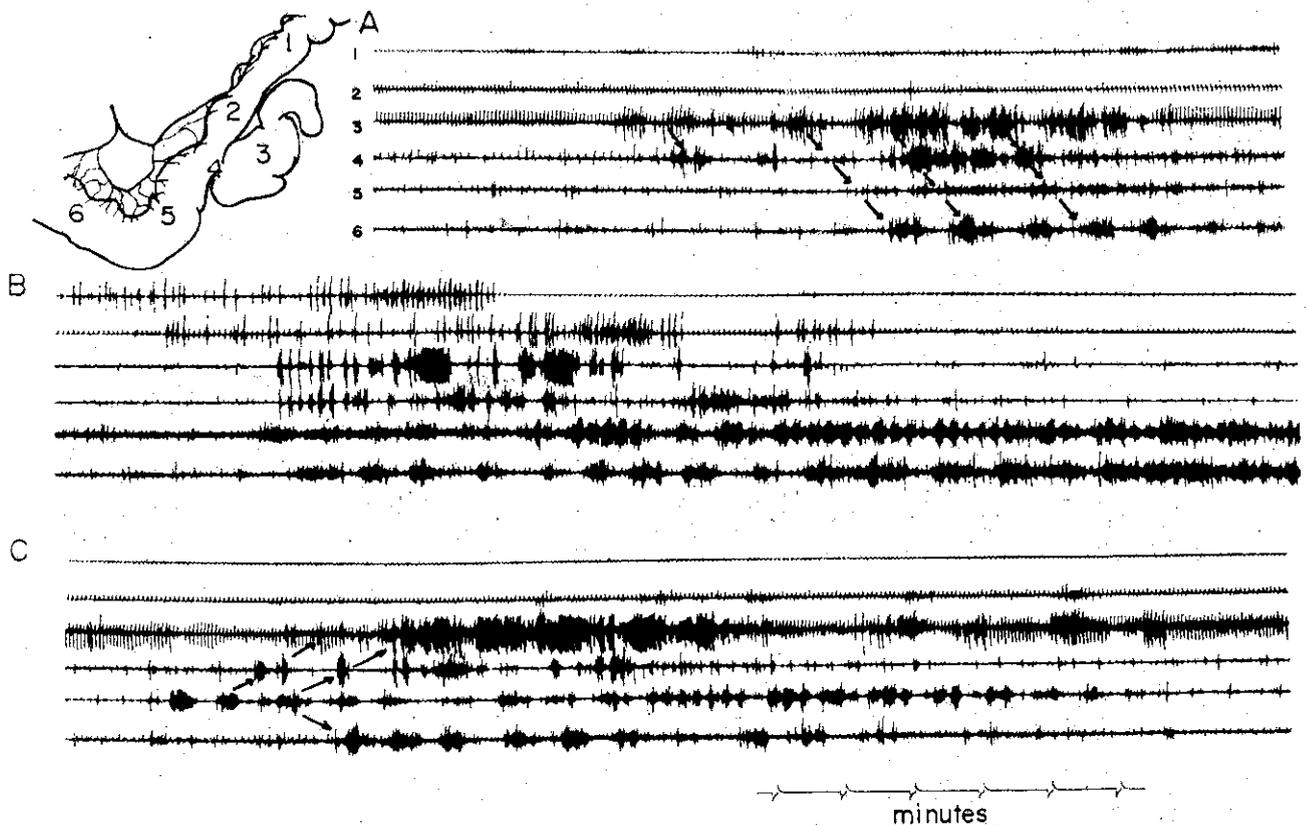


Fig. 19 : Mise en jeu de l'activité rapide du caecum

L'occurrence des phases d'activité caecale toutes les 20 à 50 minutes obéit à (A) une activité autonome, propagée sur le côlon (20 %).
 (B) Une activité iléo-dépendante (50 %) propagée sur le côlon.
 (C) Une activité d'origine colique, remontant sur le caecum (30 %).

C. MOTRICITÉ DU CÔLON

1. Variations lentes de potentiel

Contrairement à l'intestin grêle, le côlon du chien ne présente pas un rythme électrique de base (REB) unique et caractéristique d'une portion anatomique, mais deux fréquences bien distinctes d'ondes lentes, non permanentes, mais pouvant être observées isolément ou simultanément sur les enregistrements (Fig. 20).

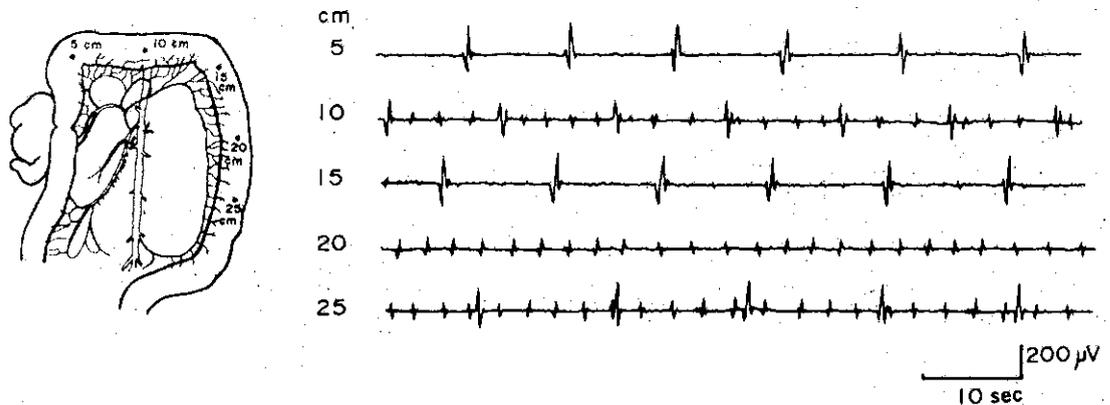


Fig. 20 : Rythmes électriques de base du côlon

Des électrodes intrapariétales chroniques implantées tous les 5 cm recueillent deux types d'ondes lentes distincts tant par leur fréquence que par leur amplitude.

a) Un rythme de base "lent" (REB. L) de fréquence voisine de 5 cycles par minute ($c. mn^{-1}$) et d'amplitude généralement élevée (100 à 200 μV) est capté à tous les niveaux de l'organe (Tableau 5). Il ne présente pas de gradient comparable à celui des ondes lentes de l'intestin grêle.

b) Un rythme de base "rapide" (REB. R) de 17 à 20 cycles par minute, qui présente chez 7 chiens sur les 10 utilisés un gradient croissant entre le côlon proximal et le côlon distal.

Chez ces animaux, il existe une relation entre la valeur du REB. R et la distance à la jonction iléo-colique, concrétisée par la droite de régression donnant les valeurs de cette fréquence (Y) exprimée en c. mn^{-1} par rapport à la distance à la jonction exprimée en $\text{cm}(X)$: $Y = 0.154 x + 16,7$ qui représente un gradient linéaire positif. L'amplitude de ces ondes lentes est généralement faible (50 à 75 μV).

L'enregistrement de l'un ou l'autre REB est privilégié selon la nature des électrodes utilisées. Ainsi, les électrodes chroniques intrapariétales captent préférentiellement le rythme lent. A l'inverse, des électrodes de surface muqueuse montées sur une onde endoluminale enregistrent surtout le rythme rapide (Tableau 6).

Tableau 5 : Distribution de la fréquence des ondes lentes le long du côlon :
Le REB rapide (REB. R) est enregistré à l'aide d'électrodes endoluminales (E.L.), le REB lent (REB. L) à l'aide d'électrodes intrapariétales chroniques (I.P.).

Distance de la jonction iléo-colique (cm)	Côlon ascendant		Côlon transverse		Côlon descendant	
	2	5	10	15	20	25
REB-R(E.L.)	16,7 [†] ± 1,0	17,4 ± 1,1	18,4 ± 0,8	19,5 ± 1,0	20,1 ± 0,8	20,0 ± 0,6
REB-L(I.P.)	5,42 ± 0,55	5,33 ± 0,40	5,5 ± 0,50	5,36 ± 0,65	5,44 ± 0,80	4,85 ± 0,97

† Valeurs moyennes ± écarts-types obtenus au cours de 3-5 enregistrements de 8 heures chez 10 chiens.

Tableau 6 : Durée et répartition des deux types de REB selon la nature des enregistrements de 14 à 24 heures après un repas.

	Côlon proximal		Côlon transverse		Côlon distal	
	mn	%	mn	%	mn	%
<u>REB lent</u>						
-EMG (IP)	168 ± 27 [†]	(28)	105 ± 23	(17)	42 ± 13	(7)
-EMG (EL)	15 ± 13*	(2,5)	13 ± 11*	(2,2)		
<u>REB rapide</u>						
-EMG (IP)	266 ± 40	(44)	317 ± 49	(52,8)	367 ± 51	(61,2)
-EMG (EL)	506 ± 22*	(84)	564 ± 21*	(94)	552 ± 18*	(92)

EMG (IP) et (EL) respectivement électromyogrammes obtenus par électrodes intrapariétales ou endoluminales.

† Valeurs moyennes ± écarts-types obtenus par 5 périodes d'enregistrement chez 3 animaux.

* Significativement différent ($P < 0,05$) des valeurs correspondantes obtenues avec des électrodes intrapariétales.

2. Activité électrique rapide

La présence de 2 REB constitue un double support pour une activité rapide correspondant à des salves de potentiel de durée très variable. On peut cependant établir une classification simplifiée en 2 types majeurs : des salves courtes et des salves longues occupant au total 30 à 40 % du temps d'enregistrement.

a) Les salves courtes (1 à 2 s) ou, d'après la terminologie anglo-saxonne "Short Spike Bursts" (SSB), se surimposent aux ondes lentes de fréquence élevée (REB.R) et donc se succèdent au rythme de 17 à 20 par minute. Les SSB interviennent soit en activité dispersée, soit groupés pendant 5 à 10 minutes. Leur enregistrement est, à l'instar des ondes lentes correspondantes, privilégié lors de l'utilisation d'électrodes muqueuses. Ce type d'activité, d'occurrence aléatoire, n'est pas propagé sur les segments coliques adjacents (activité localisée) et n'a pas de correspondant mécanique comparable à celui du deuxième type de salves coliques (Fig. 21A).

b) Les salves longues (4 à 40 s) sont captées préférentiellement par des électrodes intrapariétales et ne présentent pas de relation univoque avec les ondes lentes. Elles sont surimposées au REB.L sur le côlon proximal, mais en deviennent indépendantes en se propageant à un niveau plus distal, par l'allongement de leur durée. Leur caractère propagé est souligné dans la terminologie "Migrating Spike Bursts" (MSB) utilisée pour les désigner. Outre ces caractéristiques communes, les MSB peuvent être de 3 types différents sur la base de leur physiologie, mais aussi des modifications mécaniques induites (Fig. 21B).

(i) TYPE I : des potentiels rapides de 4 à 10 s surchargent le REB lent pendant 4 à 7 mn, et ceci à une fréquence d'environ 4 à 5 c.mn⁻¹. Ce type de salves se rencontre sur le côlon ascendant où il induit des élévations rapides de la pression intramurale, de fréquence comparable à celle d'apparition des potentiels électriques. Cette activité maintient en outre une pression basale élevée.

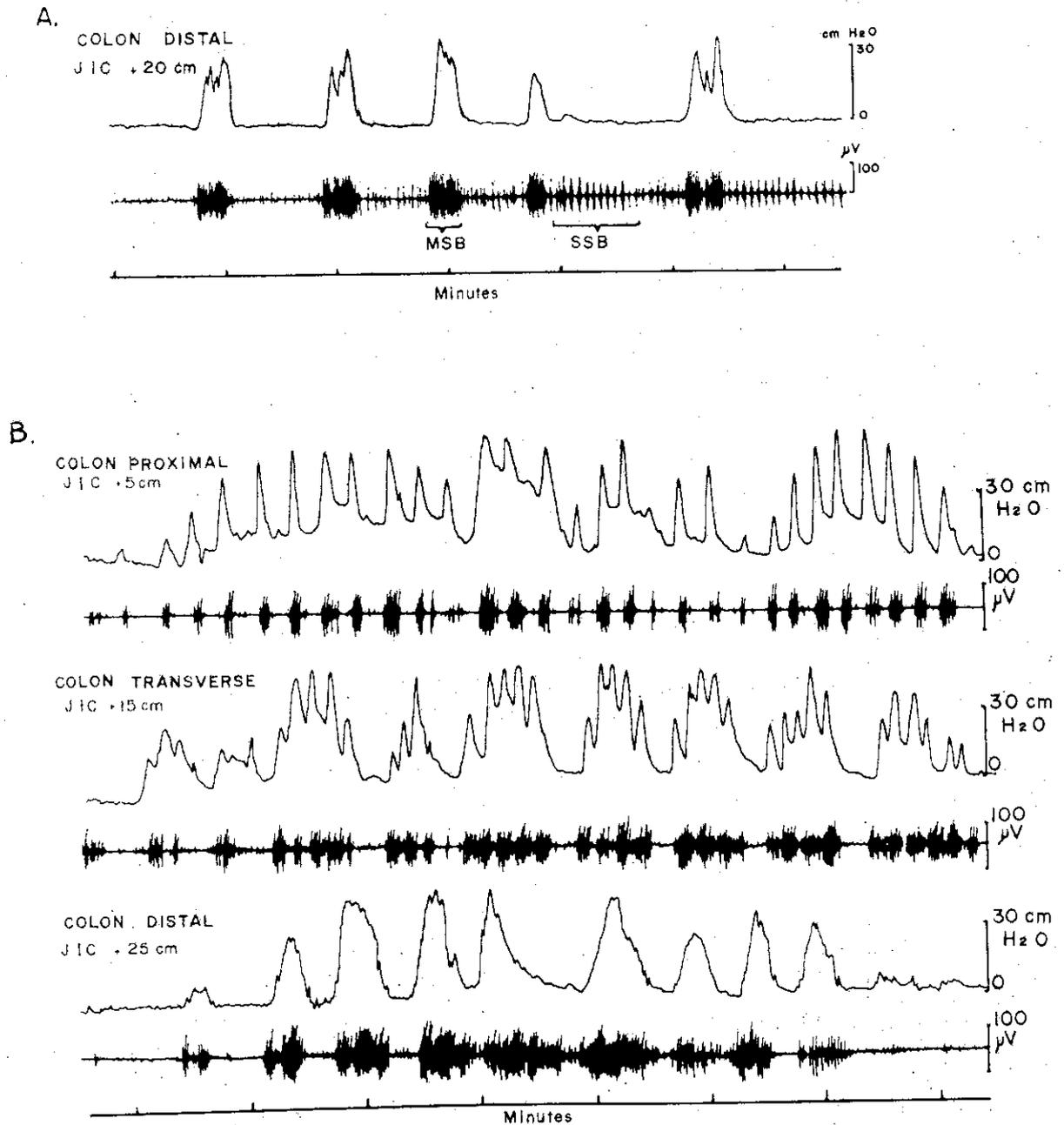


Fig. 21 : Corrélations électromécaniques du côlon

Les différents types de potentiels rapides (SSB et MSB) sont enregistrés parallèlement aux variations de pression intramurales captées par des microballonnets insérés entre les couches musculaires à 5, 15, 20 et 25 cm de la jonction iléo-colique.

- (A) Les MSB sont associés à des élévations importantes de pression tandis que les SSB ne présentent aucun correspondant mécanique.
- (B) Suivant une "physionomie" correspondant à chaque portion anatomique les MSB déterminent trois types de variations de pression intrapariétales : type I pour la colon proximal, type II pour le colon distal, type III, intermédiaire, pour le colon transverse.

(ii) TYPE II : des potentiels sinusoïdaux de type oscillatoire, sans relation avec les REB, se présentent sous la forme de longs fuseaux de 40 secondes groupés en périodes de 5 à 15 minutes à raison d'un fuseau par minute. Cette activité électrique se rencontre généralement sur le côlon descendant. Elle est à l'origine de hautes pressions intramurales (env. 30 mm de Hg) dont le décours correspond à la succession de 6 à 15 élévations durables de pression (25 à 45 secondes) séparées par des retours à la pression de base.

(iii) TYPE III : rencontré sur le côlon transverse, il est un véritable intermédiaire entre les types I et II. Trois à cinq salves de type I fusionnent plus ou moins intimement pour donner de longs fuseaux de 30 à 50 secondes au cours desquels, la pression basale est élevée et présente 3 à 5 élévations supplémentaires rapides de la pression intrapariétale avant le retour à la ligne de base et l'initiation d'un nouveau cycle.

3. Le profil moteur colique

a) Organisation à "moyen terme"

Les salves longues (MSB) s'organisent en phases d'activité débutant sur le côlon proximal et propagées généralement dans le sens péristaltique (Fig. 22A). Leur durée est de $4,9 \pm 2,0$ mn sur la partie ascendante de l'organe et plus élevée sur la partie descendante ($12,7 \pm 5,0$ mn) ($n = 26$ enregistrements sur un total de 8 chiens ; voir tableau 12, chapitre III). La période de récurrence de ces phases d'activité est de $18,4 \pm 9,0$ mn.

Les salves courtes (SSB) ne constituent pas une activité cyclique et se présentent généralement de manière dispersée. Néanmoins, des périodes d'activité SSB groupées sont enregistrées chez la majorité des animaux sur le côlon transverse (Fig. 22B) dont l'intervalle de récurrence est de $38,4 \pm 16,9$ mn ($n = 16$ enregistrements chez 7 chiens).

Enfin, les activités MSB et SSB peuvent apparaître intimement liées sur les enregistrements (Fig. 22C).

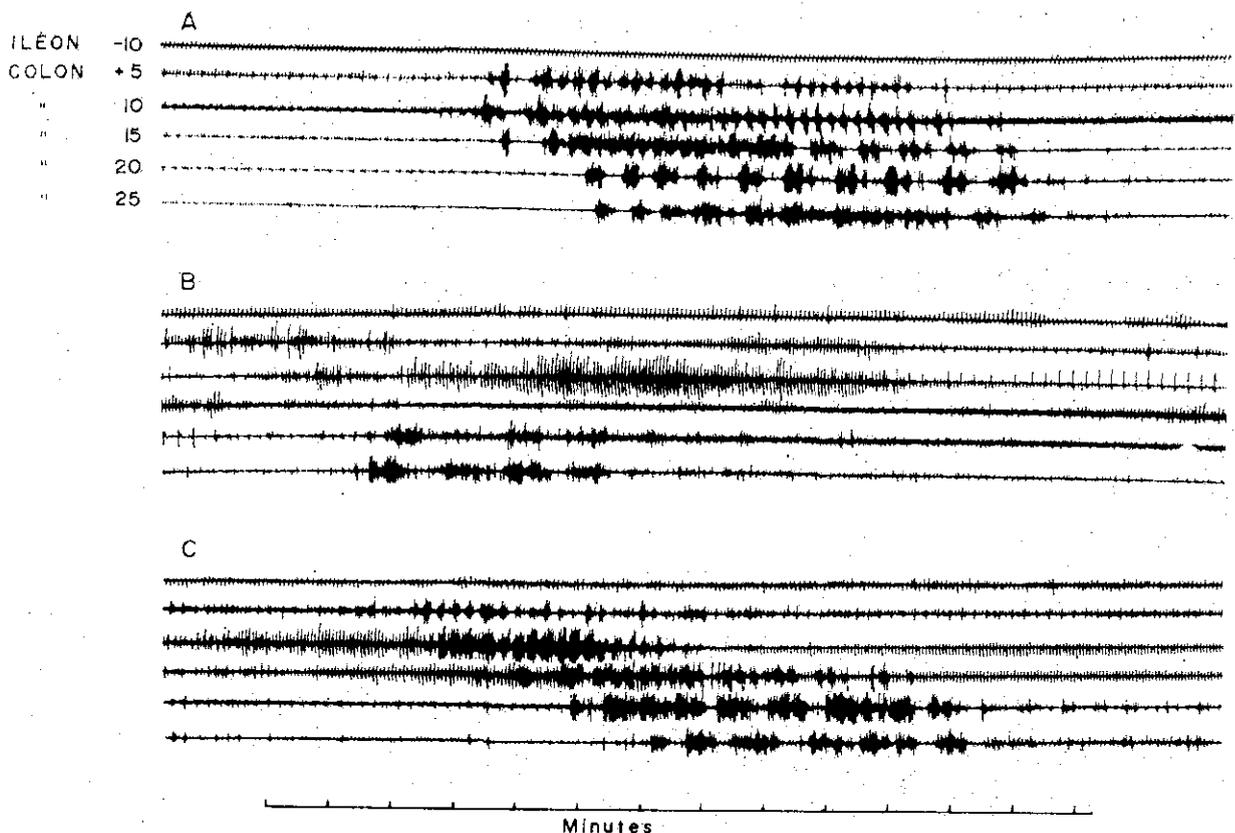


Fig. 22 : Organisation de l'activité rapide du côlon

- (A) L'activité MSB s'organise en périodes de quelques minutes intervenant cycliquement 3 fois par heure propagée à l'ensemble de l'organe.
 (B) L'activité SSB plus dispersée peut se présenter également en périodes groupées de quelques minutes localisées à un seul niveau du côlon.
 (C) Enfin les 2 types d'activité peuvent apparaître simultanément sur les enregistrements.

b) Organisation à "long terme"

- En période interdigestive, les phases d'activité MSB dont l'occurrence est de 3-5 par heure sont particulièrement identifiables sur un tracé "intégré" obtenu sur un enregistreur potentiométrique à faible vitesse de déroulement du papier (Fig. 23). Ce type d'enregistrement met en évidence deux rythmes distincts :

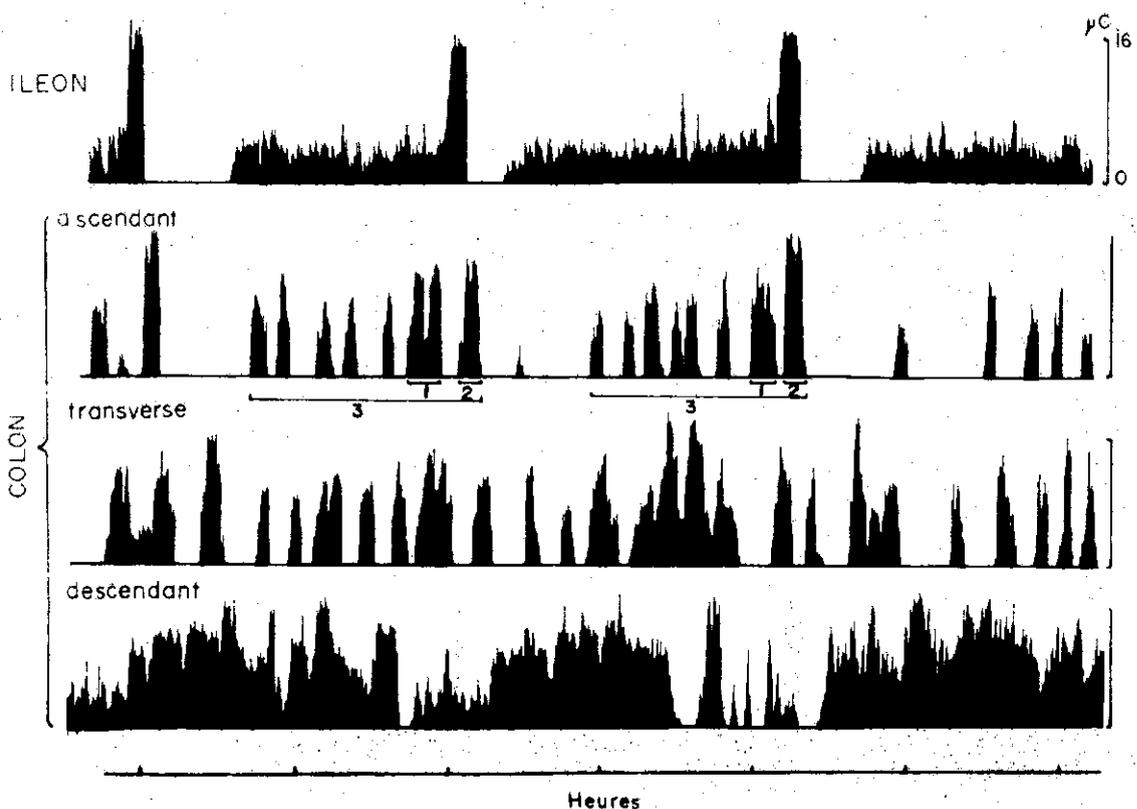


Fig. 23 : Profil moteur colique (enregistrements intégrés)

Le caractère cyclique régulier de la motricité colique est particulièrement bien observé au niveau du côlon transverse. Le côlon ascendant subit plus nettement l'influence iléale sous la forme d'une double réponse (1-2) à l'occurrence de la phase RSA d'un complexe myoélectrique et d'un rythme de plus longue période (3) lié à l'activité irrégulière de l'iléon. La perte du caractère cyclique sur le côlon distal est liée à une élévation globale du niveau moteur.

(i) Un rythme iléo-dépendant en relation avec les MMC apparaissant sur les derniers centimètres de l'intestin grêle, particulièrement net sur le côlon proximal, où la phase régulière (RSA) du complexe myoélectrique iléal détermine une réponse biphasique (Fig. 23 (1-2)) d'amplitude maximale (dont nous verrons plus avant le correspondant mécanique). Par ailleurs, l'ensemble du MMC iléal (ISA + RSA) induit un cycle de période plus longue (Fig. 23 (3)) qui accentue l'unité de fonctionnement de la sphère iléo-colique, en rapport avec le transit des digesta; des périodes silencieuses du côlon ascendant pouvant correspondre à l'intervalle entre deux complexes myoélectriques

(ii) Un rythme autonome prépondérant sur le côlon transverse où les périodes d'activité se produisent avec la plus grande régularité, par l'apparition de phases surnuméraires par rapport au côlon ascendant. Mais aussi sur le tiers distal du côlon où, en règle générale, les périodes de salves longues apparaissent de manière indépendante ou décalée par rapport à l'onde propagée à laquelle elles ne se synchronisent que dans 15 à 30 % des cas. De plus, le côlon distal est le siège d'une forte activité SSB immiscée entre les MSB, qui contribue à l'aspect d'activité continue et non cyclique de cette zone.

- Période digestive

L'ingestion du repas modifie le profil moteur de façon caractéristique à l'instar de l'activité du sphincter iléo-colique.

(i) une réponse primaire rapide $12,6 \pm 6,7$ mn probablement réflexe, aboutit à une exacerbation de la motricité colique avec des variations importantes de la pression intrapariétale. Cette hypermotilité débute généralement pendant la prise de nourriture (durée 1 à 2 mn).

(ii) une réponse secondaire tardive, survient après 76 ± 28 minutes, liée à une recrudescence de la motricité iléale. Ces variations cycliques fréquentes sont observées sur les mécanogrammes pendant 4 à 6 heures.

MSB et SSB se partagent les deux réponses motrices au repas qui sont séparées par une période reproductible de silence colique; l'un ou l'autre des types d'activité est privilégié chez certains animaux et/ou chez le même animal d'un repas à l'autre. Ainsi, il apparaît sur un total de 140 repas répartis entre 10 chiens (au moins 10 repas par chien) que les réponses motrices au repas privilégient: (1) les longues salves de potentiels dans 61,4 % des cas (86 prises de nourriture); (2) les salves courtes de potentiels dans seulement 38,6 % des cas (54 prises de nourriture).

Le caractère biphasique de la réponse motrice au repas est plus net dans le premier cas de par l'existence d'une période d'inhibition plus marquée entre les phases primaire et secondaire. Dans le deuxième cas, la période intermédiaire est plus courte et présente une activité dispersée de faible niveau. L'influence du type d'alimentation sur la nature de la réponse motrice postprandiale du côlon est envisagée dans ce travail (Voir chapitre II).

4. Relations motrices iléo-coliques

a) Période interdigestive

L'enregistrement des corrélations électromécaniques iléales et coliques (Fig. 24) met en évidence l'incidence des complexes myoélectriques de l'intestin grêle sur le gros intestin. L'occurrence de la phase RSA, correspondant à d'amples mouvements pariétaux (Fig. 24B), détermine une réponse biphasique, précédemment observée sur les EMG intégrés.

(i) la transition ISA - RSA coïncide avec une forte activité MSB du côlon ascendant, rapidement propagée à l'ensemble du côlon ($6,25 \pm 0,95 \text{ cm. mn}^{-1}$) et correspond à de fortes contractions pariétales.

(ii) la phase RSA induit quelques minutes plus tard une seconde réponse motrice d'amplitude et de durée maximale, en général de type mixte SSB et MSB. L'onde contractile se propage sur les parties distales à une vitesse significativement inférieure à la précédente ($1,25 \text{ cm. mn}^{-1}$).

Ces deux périodes d'activité du côlon s'harmonisent en se propageant, avec les phases autonomes (Fig. 24A) qu'elles dominent néanmoins par leur intensité et par leur durée (Voir Fig. 23, 1.2.3.).

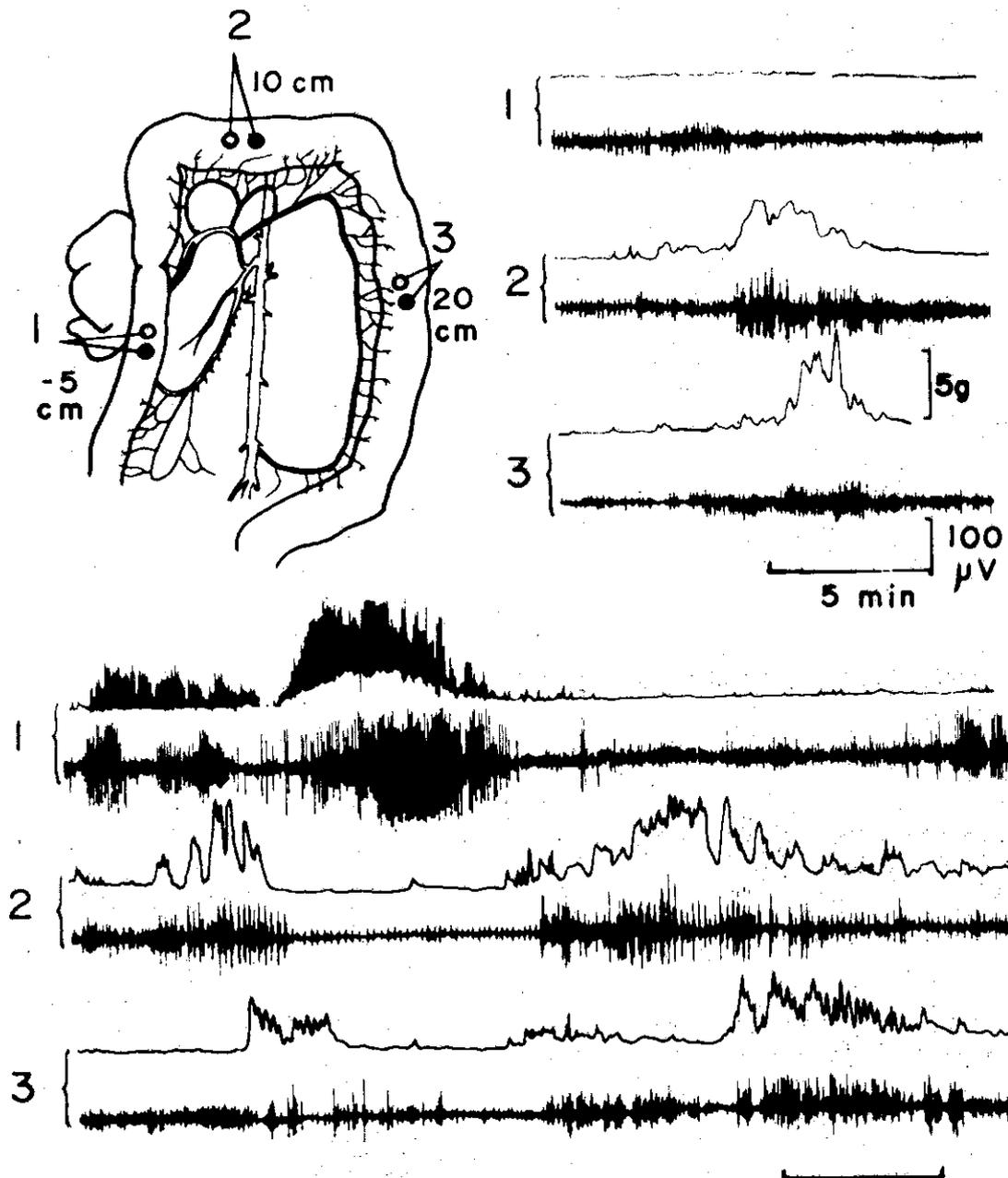


Fig. 24 : Relations motrices iléo-coliques en période interdigestive

Les mouvements pariétaux sont enregistrés parallèlement à l'EMG intestinal 10 cm en amont et 10 et 20 cm en aval de la jonction iléo-colique. L'occurrence de la phase régulière d'un MMC sur l'iléon induit une réponse colique biphasique de grande amplitude (panneau inférieur). Dans l'intervalle des MMC, des périodes motrices autonomes prennent naissance au niveau proximal et se propagent au niveau distal (panneau supérieur).

b) Période digestive

Les variations mécaniques postprandiales sont en étroite relation avec les phénomènes électriques enregistrés à la suite de l'ingestion du repas (Fig. 25A).

(i) La réponse primaire, correspond à des déformations importantes et soutenues de la paroi colique, l'onde se propageant à partir du côlon proximal vers les parties distales.

(ii) La réponse secondaire correspond à une recrudescence de l'activité, après une période de silence colique, sous forme de contractions pariétales soutenues et propagées pendant 4 à 8 heures. La deuxième moitié de cette période est caractérisée par l'occurrence sur l'iléon, alors que l'ensemble de l'intestin grêle est désorganisé, de phases motrices individualisées (les "chasses" iléales) comprenant de courtes phases d'activité régulière (Fig. 24C), synchronisées avec la motricité colique propagée.

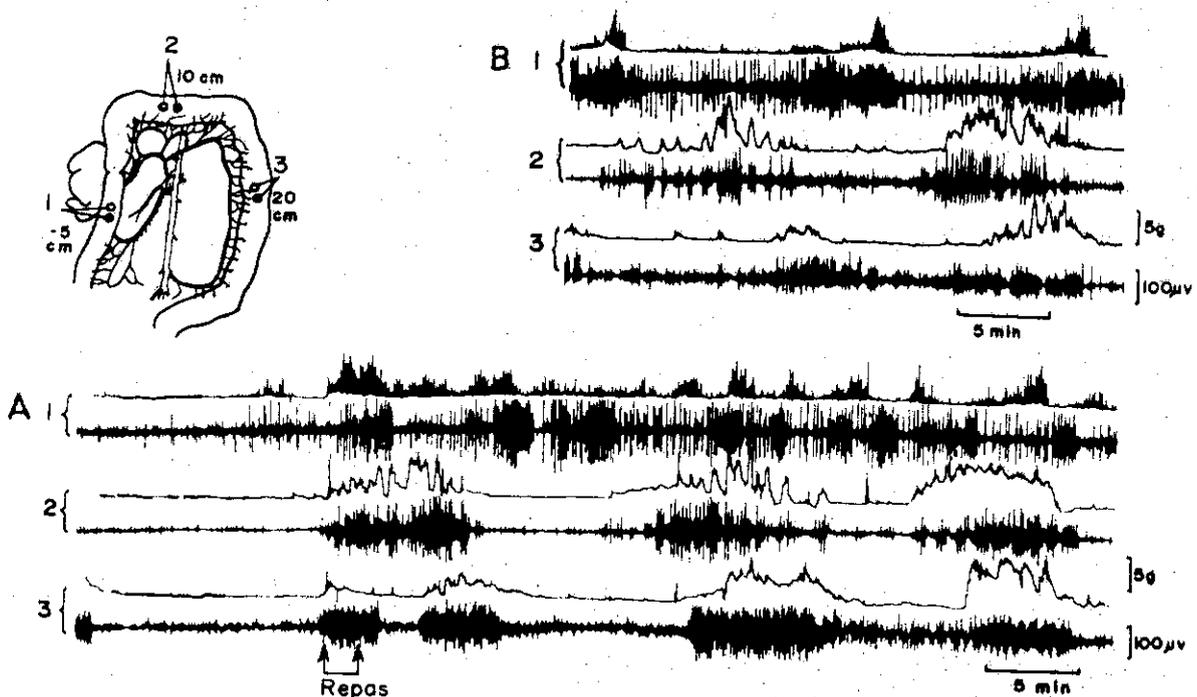


Fig. 25 : Relations motrices iléo-coliques en période digestive

(L'emplacement des électrodes et des jauges de contrainte est le même que pour la Fig. 24).

- (A) La prise de nourriture détermine une réponse motrice colique d'allure biphasique : une réponse primaire (5-10 mn) puis une réponse secondaire (plusieurs heures)
- (B) En fin de période digestive (4 à 8 h après le repas) la présence d'activités motrices individualisées sur l'iléon et synchronisées aux phases propagées du côlon, constitue une étape intermédiaire avant la période digestive.

DISCUSSION

L'approche électromyographique de la motricité intestinale est compatible avec les études à long terme (RUCKEBUSCH, 1973) et permet dans le cas présent de définir le profil moteur du gros intestin chez le chien.

Sphère iléo-caeco-colique

a) La mise en évidence d'une activité EMG propre à la jonction iléo-colique (J.I.C.) est en désaccord avec l'hypothèse récente selon laquelle la J.I.C. est une zone isoélectrique isolant les activités électriques iléales et coliques (BALFOUR et HARDCASTLE, 1975 et 1978). Le fait que la jonction puisse présenter une activité spontanée lorsque l'iléon et le côlon sont silencieux est un point nouveau fondamental, lié à l'autonomie motrice de cette zone. De plus, le REB y est plus élevé que sur les parties adjacentes, mais selon MIZHOROKOVA et PAPASOVA (1976), l'existence d'une zone pace-maker à ce niveau, n'est pas démontrée, comme cela est le cas à la jonction gastro-duodénale (DANIEL et CHAPMAN, 1963 ; DIAMANT et BORTOFF, 1969). Cependant, l'activité électrique (SSB) surimposée à ce REB, détermine l'apparition cyclique de pressions maximales à oscillations rapides (18 c. mn^{-1}), correspondant à celles mises en évidence par KELLEY et al (1965) qui font état de la récurrence d'ondes de pression de $37,5 \text{ cm H}_2\text{O}$. Ces pressions maximales sont généralement associées à l'arrivée des MMC iléaux, véhiculant les digesta principalement à la transition entre les phases ISA et RSA (BUENO et al, 1975) et qui induisent un profil mixte à la jonction iléo-colique formé de MSB, puis de SSB :

- la première composante qui correspond à une élévation soutenue de la pression intrapariétale et qui est propagée sur le côlon, correspondrait probablement à la prise en charge du contenu iléal.

- la deuxième composante (SSB) qui détermine des oscillations importantes de la pression intrapariétale après le passage du contenu, serait chargée de empêcher le reflux du côlon vers l'intestin grêle.

Ces hypothèses sont étayées par le fait que la distension iléale provoque l'apparition de MSB c'est-à-dire d'une activité propagée à la jonction, tandis que la distension colique fait apparaître des salves SSB localisées au sphincter (résultats rapportés dans le chapitre suivant). Ces résultats, non seulement confirment l'existence de contractions réflexes dues à la distension des parties adjacentes déjà mises en évidence chez le chat par PAHLIN et KEWENTER (1975) et reproduite par des agents pharmacologiques (JARRETT et GAZET, 1966), mais également expliquent leurs effets sur le transit en fonction de leur nature (MSB, SSB ou mixte).

b) Le déterminisme de la motricité caecale reste mal connu et, compte tenu du caractère vestigial de cet organe chez les carnivores, on comprend mal la signification des contractions propagées ascendantes et descendantes, sans relations directes avec le type de motricité des segments adjacents. Par contre la similitude des réactions motrices avec celles de la J.I.C., mais surtout du côlon ascendant à l'arrivée des complexes myoélectriques prévient, quels que soient par ailleurs la motricité de la jonction caeco-colique, l'engorgement de cet organe par le contenu iléal. Cette synchronisation persiste après isolement fonctionnel du caecum et préjuge d'interventions nerveuses extrinsèques que nous verrons plus avant dans ce travail.

Côlon

La présence de 2 types d'ondes lentes et de 2 types d'activité rapide caractérise l'EMG colique chez le chien.

a) L'existence d'ondes lentes à une fréquence proche de 5 c. mn^{-1} est reconnue par la majorité des auteurs, in vivo et in vitro (DANIEL et CHAPMAN, 1963 ; BUENO et al, 1977 ; ELSHARKAWY, 1978). Le REB rapide (18.20 c. mn^{-1}) a été signalé pour la première fois par CAPRILLI et al (1975) et interprété comme une interférence des ondes lentes duodénales. Pour MZHOROKOVA et PAPASOVA (1976) le côlon posséderait effectivement 2 types de cellules musculaires : l'un pulsant à 5 c. mn^{-1} , l'autre à 18.20 c. mn^{-1} , ce dernier débutant dès l'iléon terminal serait enregistré à la jonction iléo-colique.

Nos résultats montrent l'existence d'un gradient croissant pour le REB.R le long du côlon, mais une fréquence significativement plus élevée pour le sphincter, ce qui suppose une origine différente pour les REB.R de ces deux zones. VANASIN et al (1971) ont suggéré l'existence de deux gradients pour les deux fréquences d'ondes lentes enregistrées chez l'homme.

Une origine à partir de la muscularis mucosae, épaisse et bien isolée chez le chien, est l'hypothèse séduisante avancée par BUENO et al (1977), basée sur l'enregistrement privilégié du REB de fréquence rapide par des électrodes endoluminales et étayée par les observations de COUTURIER et al (1967) d'ondes lentes de fréquence élevée sur le côlon d'homme, exploré in situ par rectosigmoidoscopie. Cependant, les enregistrements complémentaires réalisés in vitro n'ont pas permis d'apporter à ce jour la preuve directe d'une motricité spontanée pour l'ensemble muqueuse - muscularis-mucosae dont seules des réponses mécaniques aux agents contracturants du muscle lisse ont été observées. In vitro, seule la couche musculaire circulaire présente un REB et toujours à un rythme lent (CAPRILLI, 1972 ; EL SHARKAWY, 1978).

CAPRILLI et al signalaient en 1970, la présence d'ondes lentes à 18 c. mn^{-1} sur des lambeaux mixtes (couche circulaire et couche longitudinale). In vivo, l'implantation sélective de chaque couche musculaire n'a pas permis l'enregistrement sélectif de l'une ou l'autre fréquence d'ondes lentes, tendant à prouver qu'ils ne proviennent pas de chacune des couches, mais que l'intégrité de la paroi en est responsable, la muscularis-mucosae pouvant intervenir par le biais de "ponts conducteurs" la reliant à la couche circulaire et qui ont été observés au Laboratoire sur des coupes histologiques.

La présence transitoire d'ondes lentes de fréquences "atypiques" a été signalée chez le chat (WIENBECK et KREUTZPANTER, 1978), également observées par ONELLA et GARDETTE (1974) et interprétées comme des "harmoniques" du REB lent chez le lapin, tandis que RUCKEBUSCH et FIORAMONTI (1976) enregistrent chez cette espèce in vivo un REB de fréquence élevée ($16 \text{ à } 20 \text{ c. mn}^{-1}$). LINKENS et al (1976) et BOWES et al (1978) proposent des "modèles" électroniques théoriquement satisfaisants pour expliquer la "multiplication" des REB à partir d'une fréquence de base, par la désynchronisation des oscillateurs responsables des ondes lentes (SARNA et al, 1971).

Au niveau colique, ces oscillateurs ne seraient pas suffisamment couplés (CHRISTENSEN, 1975) et pourraient se "décaler" multipliant par 2 ou 3 la fréquence des ondes lentes (LINKENS, 1976). De tels "modèles" ne rendent cependant pas compte des phénomènes suivants observés *in vivo*, chez le chien :

- (i) La stabilité du REB à $18,20 \text{ c. mn}^{-1}$ et l'existence d'un gradient pour ce seul rythme ;
- (ii) L'absence de fréquences intermédiaires entre le REB.L et le REB.R chez l'animal normal ;
- (iii) La présence simultanée des 2 rythmes évoluant indépendamment l'un de l'autre, sur les enregistrements.

En définitive, l'hypothèse d'une origine muqueuse (*muscularis-mucosae*) reste plausible, mais doit être confirmée par l'enregistrement de l'activité électrique *in vitro*.

b) La dualité d'activité rapide mise en évidence dans ce travail, sous forme de salves longues propagées (pour lesquelles nous avons adopté le sigle MSB proposé par CHRISTENSEN, (1974) et de salves courtes localisées (SSB) est en accord avec les observations chez l'homme qui font état de deux types de variations de pressions endoluminales coliques (CONNELL, 1962). Les SSB peuvent se rapprocher de l'activité segmentaire et les MSB des mouvements de masse péristaltiques décrits par MISIEWICZ (1975) ou plus rarement antipéristaltiques sur le côlon ascendant à l'instar de ceux décrits par CANNON (1901) et ELLIOT et BARCLAY-SMITH (1904).

L'enregistrement des mécanogrammes associés à l'EMG se révèle satisfaisant vis-à-vis des MSB pour lesquels 3 types de variations de pression ont été reliés à 3 "physionomies" différentes rattachées aux différentes portions de l'organe. Par contre, les techniques manométriques ou d'extensométrie ohmique utilisées n'ont pas permis l'enregistrement concomitant des SSB et des mouvements pariétaux associés et, cela contraste avec la jonction iléo-colique où les SSB correspondent à des variations importantes de pression, intervenant au rythme des salves de potentiels.

Cette absence de mouvements pariétaux associés aux SSB pourrait s'expliquer par l'épaisseur de la paroi colique du chien, si leur origine à partir de la muscularis-mucosae était confirmée.

Le problème reste posé quant à la participation de l'une et l'autre composantes rapides à la propulsion fécale (ce point est étudié au Chapitre III). L'intégration de l'activité électrique rapide (MSB + SSB) permet de suivre les évolutions à moyen et à long terme du niveau d'activité motrice de l'organe. Chez le chien, il n'existe pas de rythme circadien, autre que celui lié à l'ingestion d'un repas quotidien, semblable à celui mis en évidence chez le chat (WIENBECK et KREUTZPANTER, 1976 et 1978) pour le côlon et pour la sphère iléo-caecale. Par ailleurs, aucune relation avec les états de sommeil n'a été observée par l'enregistrement simultané de l'activité corticale (ECOG) et de l'EMG colique. Chez l'homme, une inhibition de la motricité colique a été observée pendant le sommeil (ADLER et al, 1941; CONNELL, 1961).

Dans la suite de ce travail, nous ferons appel parallèlement à l'intégration de l'activité rapide, à la lecture automatique en temps différé à l'aide d'un microprocesseur qui permet de différencier l'activité MSB de l'activité SSB (LATOIR, 1978, technique non publiée) et d'approcher ainsi leur rôle respectif dans le fonctionnement colique.

CHAPITRE II

FACTEURS DE VARIATION ET/OU DE CONTROLE DE LA MOTRICITE COLIQUE

La motricité du côlon est sous la dépendance de facteurs neuro-humoraux qui la modulent selon les conditions alimentaires et digestives. Nous nous sommes attachés dans ce chapitre à définir la nature de ces modifications, avant d'envisager isolément l'influence de facteurs nerveux et hormonaux.

A. INFLUENCES ALIMENTAIRES

Introduction

L'intervention des digesta sur la motricité intestinale est déterminée par la fréquence des prises de nourriture, mais aussi par la nature physique et chimique des aliments ingérés.

Au cours du chapitre précédent, nous avons vu que la prise de nourriture déterminait des variations caractéristiques du niveau d'activité colique, d'allure biphasique plus ou moins marquée selon les individus et/ou les repas.

Protocole expérimental

Les effets moteurs liés à la fréquence des prises de nourriture ont été étudiés chez 2 chiens pour les 2 types d'aliments constitutifs de la ration standard (I et II ; cf. Chapitre méthodes) alternativement distribués une semaine sur deux. Par ailleurs, le niveau d'activité colique en régime standard a été comparé à celui induit par des régimes expérimentaux complétés en fibres alimentaires, en "gommes" indigestibles ou des régimes lactés.

1. Influence de la fréquence des repas

a) Effet d'un repas quotidien

Aliment I

Il comprend à l'ingestion quotidienne de 800 g d'aliment FIDO (160 gm.S.).

La réponse primaire débute dès la vue et/ou l'olfaction de l'aliment et atteint un niveau maximal en 2 à 3 minutes, donc le plus souvent en période prandiale (Fig. 26A).

Des potentiels de type MSB et SSB, intimement liés apparaissent sur l'enregistrement pendant $5,8 \pm 1,2$ minutes, correspondant à l'occurrence de 7 à 11 salves longues quasi simultanément sur l'ensemble des groupes d'électrodes et accompagnées de bouffées de potentiels courts. Des enregistrements à grande vitesse ont permis de mettre en évidence une double localisation de l'origine des MSB de cette phase primaire :

(i) le côlon ascendant dont les salves de MSB se propagent sur les deux premiers tiers de l'organe ;

(ii) le côlon descendant distal où des potentiels MSB prennent naissance dès la vue du repas. Ils interviennent sur une faible portion distale (zone pelvienne) quelques secondes avant l'arrivée de l'onde contractile originaire de la région proximale. Par ailleurs, les potentiels SSB apparaissent au cours de cette phase postprandiale primaire sans localisation privilégiée.

Une phase hypomotrice suit la fin de la riposte primaire alors que l'intestin grêle présente un niveau maximal d'activité ; elle dure en moyenne $29,6 \pm 11,4$ minutes, ponctuée çà et là de bouffées de potentiels SSB.

L'arrivée massive des digesta est marquée par une nouvelle augmentation motrice du côlon parallèlement à celle de l'iléon terminal. Celle-ci intervient pendant $4,8 \pm 0,7$ heures (extrêmes 3,6 - 6,0 heures) sous une forme mixte MSB et SSB où ces derniers prédominent. L'amplitude globale de cette réponse mesurée sur des enregistrements intégrés est de 30 à 50 % plus faible que celle de la riposte primaire.

Entre 12 et 24 heures après le repas (période interdigestive), l'activité rapide du côlon représente 22 ± 6 % du temps d'enregistrement. Les SSB y prédominent occupant 54 ± 11 % de l'activité motrice (Tableau n° 7).

Aliment II

Il correspond à l'ingestion quotidienne de 200 g d'aliment ROYAL CANIN (160 g M.S.). L'ingestion de l'aliment "réhydraté" est à l'origine d'une faible réponse motrice prandiale, le niveau maximal de la riposte primaire étant observé $3,6 \pm 0,9$ m n. après la fin du repas, pour une durée semblable à celle de l'aliment I (Fig. 26B).

Une phase intermédiaire d'inhibition prolongée ($41,8 \pm 7,4$ min.) est suivie d'une exacerbation progressive de la motricité. Des phases de MSB de durée et d'amplitude croissantes interviennent dès la deuxième heure, tandis que les SSB sont pratiquement absents. De 3 à 7 heures après le repas, la fréquence des phases MSB est doublée par rapport à la période préprandiale, le retour à la fréquence de base est obtenu entre 7 et 9 heures après le repas. En période interdigestive (12 à 24 h après le repas), le niveau moyen d'activité colique (60 ± 7 %) est significativement différent ($p \leq 0.01$) de la valeur obtenue pour l'aliment I. Les MSB y prédominent, occupant 70 ± 8 % de l'activité rapide totale aux dépens de l'activité SSB (30 ± 14 %).

b) Effet d'une alimentation ad. libitum

Chez les animaux ayant libre accès à leur nourriture, le côlon possède un haut niveau d'activité aussi bien avec l'aliment I (FIDO) dont la consommation se stabilise après quelques jours à 96 ± 21 g frais par kg et par jour, que pour l'aliment II (ROYAL CANIN) (29 ± 10 g.M.S. par kg et par jour).

Cependant, des différences sont observées sur les enregistrements (Fig. 26 A & B) : elles concernent la régularité d'occurrence et l'amplitude des phases motrices propagées (MSB). Ces deux paramètres étant optimums dans le cas de l'aliment II contrairement à l'aliment I qui privilégie à long terme l'activité localisée (SSB), (Tableau n° 7). De même, une meilleure synchronisation motrice de l'ensemble du côlon est de règle avec l'aliment II.

c) Effet du jeûne prolongé

Le jeûne prolongé au-delà de 48 h réduit de manière significative la fréquence d'apparition et l'amplitude des phases d'activité motrice du côlon (Fig. 26C). Cette réduction suppose l'intervention d'un facteur supplémentaire : la défécation. En effet, l'absence de vidange de l'organe assure un niveau normal d'activité à moyen terme. Des expériences à plus long terme n'ont pas été menées, mais l'observation d'animaux anorexiques (cas pathologiques) a montré une chute du nombre de phases motrices propagées dès le 3^e jour de jeûne, malgré l'absence de défécation et un profil MMC normal sur l'intestin grêle.

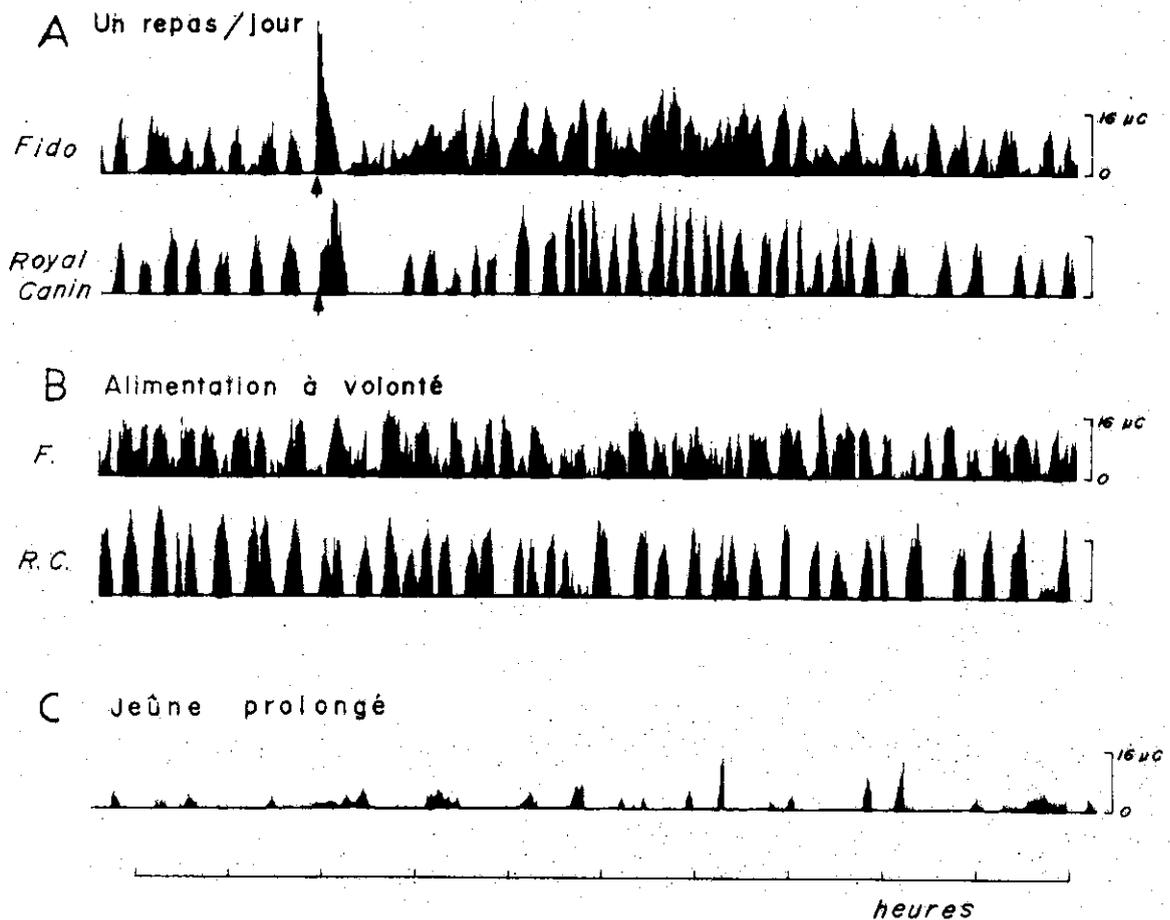


Fig. 26 : Variation d'origine alimentaire du profil d'activité colique
(Enregistrements intégrés)

- A. Les deux aliments constitutifs de la ration standard déterminent des variations caractéristiques du profil moteur colique d'allure biphasique, lorsqu'ils sont administrés à la fréquence de 1 repas par jour. L'existence d'une période hypomotrice entre les réponses primaire et secondaire (Fig. 25) est mieux perçue avec l'aliment II (ROYAL CANIN) qui induit en outre une motricité plus séquentielle que l'aliment I (FIDO).
- B. L'alimentation ad-libitum abolit le profil biphasique au profit d'une activité continue de haut niveau. Le caractère séquentiel et l'amplitude des phases d'activité colique sont exacerbés pour l'aliment II.
- C. Au cours du jeûne prolongé au-delà de 48 h, la fréquence et l'amplitude des phases motrices sont fortement réduites chez l'animal présentant une défécation normale.

2. Influence de la nature de la ration

L'activité électrique est évaluée entre 12 et 24 h après la prise de nourriture, les 5^e et 6^e jours après l'installation de chaque régime chez 2 chiens (tableau n° 7).

a) Ration alimentaire standard

Elle correspond au mélange équipondéral (en M.S.) des aliments I et II : 160 g in toto (voir chapitre méthodes) qui aboutit à une riposte motrice intermédiaire entre celles de ces deux aliments, avec des activités rapides MSB et SSB représentées dans un rapport 3 / 2 environ.

En période interdigestive, l'activité rapide occupe $38,4 \pm 7,5$ % du temps d'enregistrement (n = 28 expériences): La part des MSB est de $58,9 \pm 10,8$ % et celle des SSB de $41,0 \pm 19,2$ %, ces dernières présentent une grande variabilité intra et interindividuelle.

b) Accroissement du "ballast"

Le remplacement de la moitié (en MS) de la ration standard par du son, riche en hemicellulosés, ou par de la cellulose pure, aboutit à une augmentation très significative du taux de MSB, pour un niveau d'activité légèrement inférieur (non significatif) au témoin. Dans les mêmes conditions, l'amidon se révèle sans effet, tandis que l'utilisation d'un polymère indigestible (gomme Sterculia - NORMACOL N.D.) accroît très significativement le niveau d'activité rapide (64 ± 13 %) et le pourcentage de MSB (89 ± 6 %), (n = 6 expériences).

Des résultats du même type sont obtenus avec l'aliment II (ROYAL CANIN) (Tableau n° 7).

c) Diminution du "ballast"

Le remplacement, dans la ration standard, de l'aliment II par du lait en poudre, ou bien, un régime composé uniquement de lait, provoque une baisse significative du niveau d'activité colique (22 % contre 38.5 % chez le témoin) et favorise l'apparition des SSB.

Des résultats similaires sont obtenus lorsque l'aliment I (FIDO) est le seul constituant de la ration. Inversement, l'adjonction de lait en poudre dans la ration standard (50-50 % en M.S.) est sans effet sur le niveau moteur (37 ± 7 % du temps d'enregistrement) et/ou sur le taux de MSB (54 ± 11 % de l'activité rapide).

Tableau 7 : Variations de la motricité colique liées à la nature du régime alimentaire, les régimes "expérimentaux" sont alternés avec le régime standard, une semaine sur deux.

REGIME	ACTIVITE RAPIDE (A. R.) [†]	MSB	SSB	<u>MSB</u> SSB
	(% du temps d'enregistrement)			
Standard I + II (100)	31,2 \pm 8,6	20,7	10,3	2,0
Std. (50) + SON(50)	37,6 \pm 11,7	31,2*	6,4	4,8
Std. (50) + Cellulose(50)	35,4 \pm 9,1	25,8*	9,5	2,7
Std. (50) + Amidon(50)	32,6 \pm 7,2	18,9	13,7	1,4
Std. (50) + Normacol(50)	64,6 \pm 13,9	57,5*	7,1	<u>8,0</u>
Std. (50) + Lait (50)	37,6 \pm 7,2	20,3	17,3*	1,2
I (25) + Lait (75)	20,5 \pm 3,1	8,8	11,7	<u>0,7</u>
Lait (100)	22,3 \pm 2,6	6,7	15,6*	<u>0,4</u>
I (100)	22,0 \pm 6,1	10,1	11,9	<u>0,8</u>
II (100)	60,7 \pm 7,9	42,5*	18,2*	2,3

† : Valeurs moyennes (\pm écart-type pour l'activité rapide totale) obtenues au cours d'enregistrements de 10h, les 5ème et 6ème jours après l'installation de chaque régime (3 expériences par type d'alimentation chez les 2 chiens utilisés ; EMG côlon transverse).

() : Pourcentage en M.S. de chaque composant dans le régime donné.

* et . : Respectivement accroissement et baisse significatifs ($p \leq 0,05$) par rapport à la valeur témoin correspondante.

3. La défécation

a) Animal "intact"

La motricité du côlon n'est pas directement impliquée dans les mécanismes moteurs de l'expulsion fécale qui reste sous la dépendance de phénomènes volontaires et involontaires : renforcement du tonus rectal, compression abdominale et relâchement des sphincters anaux interne et externe. Une difficulté supplémentaire à l'étude chronique de son incidence sur la motricité colique tient au caractère social du chien face à l'exonération fécale. Des enregistrements ont, néanmoins, été effectués chez des animaux porteurs d'électrodes supplémentaires sur le rectum et les sphincters anaux et ne présentant aucun comportement restrictif, ou habitude, à l'élimination fécale.

A court terme, la défécation est précédée par la synchronisation d'une phase motrice propagée depuis le côlon ascendant, et d'une phase motrice du côlon descendant distal. Cette synchronisation intéresse 7 à 10 MSB et se répercute au niveau rectal par l'occurrence de potentiels rapides propagés vers le sphincter anal interne. De même, une forte activité EMG (muscle strié) est observée sur le sphincter anal externe (Fig. 27).

Ces modifications intéressent la portion distale de l'organe et peu de perturbations sont notées dans les parties plus proximales où la phase MSB qui aboutit à la défécation ne se différencie pas de l'ensemble des autres phases motrices.

A plus long terme, la défécation s'avère un facteur de relaxation de la motricité colique sous réserve d'une vidange plus ou moins complète de l'organe : la réduction de l'amplitude et de la fréquence d'apparition des phases motrices du côlon est très significative après un jeûne de 48 heures où l'arrivée du chyme iléal ne compense pas l'excrétion fécale (Fig. 26C), mais moins nette chez les animaux recevant un repas par jour.

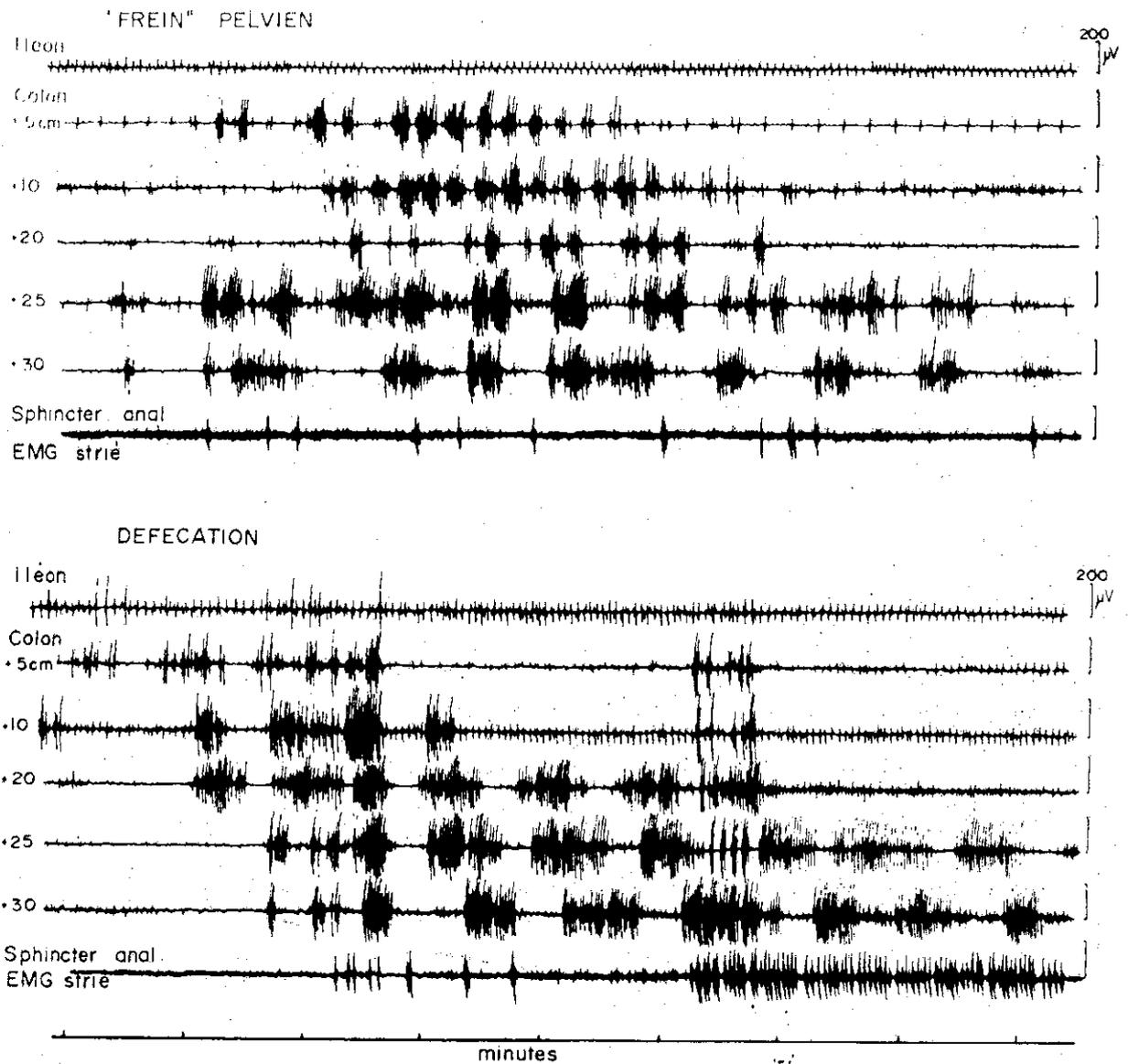


Fig. 27 : Motricité colique et défécation chez le chien "intact"

- A. L'activité MSB propagée depuis le côlon ascendant (5 cm) trouve au niveau distal (20 - 25 cm) une activité du même type, désynchronisée ou antipéristaltique : le "frein pelvien".
- B. L'activité MSB du côlon distal se synchronise à celle des parties proximales permettant la propagation de l'onde contractile colique. Une telle contraction peut aboutir à l'expulsion fécale : dans ce cas, le sphincter anal présente une forte activité EMG.

b) Animal colostomisé

La suppression des rétentions rectales aboutit à une défécation directement liée aux phénomènes moteurs du côlon, sans interventions volontaires.

1. Les MSB propagés depuis le côlon ascendant se synchronisent à ceux de la partie distale et sont à l'origine des expulsions fécales observées au niveau de l'anus artificiel (Fig. 28). L'arrêt de l'expulsion est marqué par une inversion de la propagation des MSB et/ou l'apparition de SSB sur les groupes d'électrodes proches de la colostomie.

2. A long terme, la motricité colique est régularisée par un tel "comportement" d'excrétion. Ainsi, la période de récurrence des phases de MSB est de $16,5 \pm 5,2$ minutes chez l'animal colostomisé contre $18,4 \pm 9,0$ minutes chez l'animal intact. Ces valeurs ne sont pas significativement différentes ($p \leq 0,05$, cf. tableau n° 12), mais les écarts à la moyenne sont moins importants chez l'animal porteur d'un anus artificiel. Ce phénomène qui aboutit à un fonctionnement plus régulier de l'ensemble du côlon est supprimé par la distension modérée permanente du rectum isolé *in-situ*.

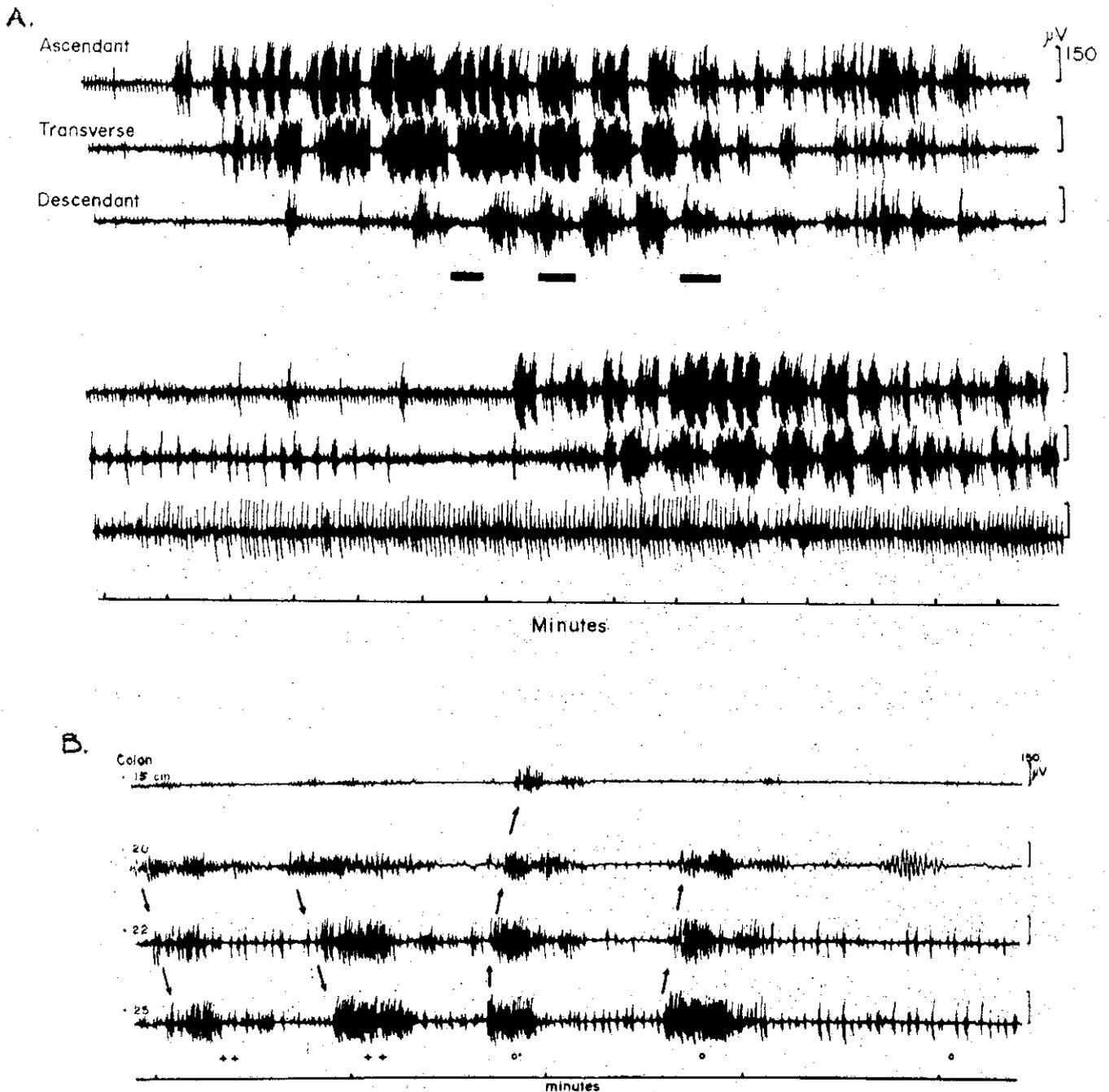


Fig. 28 : Motricité colique et défécation chez l'animal colostomisé

- A. La propagation d'une phase d'activité MSB jusqu'à l'anus artificiel détermine l'expulsion de contenu colique - inversement, lors d'une propagation incomplète ou de l'apparition de potentiels SSB, l'expulsion n'a pas lieu, mettant ainsi en évidence le caractère propulsif des seuls MSB.
- B. L'expulsion fécale est concomitante de contractions de type MSB synchronisées sur les derniers centimètres de l'organe (++) , mais cesse lorsque les MSB se désynchronisent et montrent une inversion apparente de leur propagation (0+ et 0). Ce phénomène est également observé chez l'animal intact.

Discussion

L'analyse de l'EMG colique indique (tableau n° 7) un accroissement de l'activité MSB au cours de régimes complétés en son (hemicellulose) ou en cellulose pure. Cette action stimulante sur le côlon confirme l'effet bénéfique de régimes riches en fibres indigestibles (High Fiber Diet) sur le fonctionnement physiologique du tractus digestif chez l'homme (CUMMINGS, 1973 ; THOMPSON, 1976 ; CUMMINGS et al 1978). Elle est liée :

(i) à l'accroissement du volume des digesta (effet "ballast") mis à profit dans le traitement de la constipation simple par le NORMACOL (N.D.). A cet effet, viennent s'ajouter :

(ii) les propriétés hydrophiles remarquables des pentosanes composant les hemicelluloses du son (4 à 5 g d'eau par g de son ; MATZKIES et BERG, 1978) qui contribuent à raccourcir le transit colique. Ce dernier aspect constitue une hypothèse de travail séduisante dans la prophylaxie anticancéreuse colique : les substances carcinogènes (WEISBURGER, 1971) demeurant moins longtemps en présence de la muqueuse intestinale (BURKITT et al., 1972 ; CHEN et al., 1978).

Outre leurs propriétés hydrophiles, les fibres alimentaires, particulièrement les hémicelluloses et les lignines, se lient aux sels biliaires et facilitent l'excrétion fécale des graisses (stéatorrhée) et partant se révèlent laxatives.

L'aliment II (ROYAL CANIN), riche en glucides membranaires, favorise l'activité MSB et en alimentation ad-libitum, il provoque une exacerbation telle de ce type de motricité qu'elle se traduit par une exonération fécale excessivement hydratée (11 à 16 % M.S.) et l'installation à terme d'un syndrome diarrhéique typique de la "suralimentation".

L'absence de "ballast" indigestible dans la ration (Low Fiber Diet) se révèle constipante à long terme (BURKITT, 1976) et explique nombre de troubles digestifs caractéristiques de la société occidentale (THOMPSON, 1976). L'aliment I (FIDO) donné seul ou complété (25 - 75 %) par du lait reconstitué privilégie l'activité SSB localisée aux dépens de l'activité propagée.

Par ailleurs, le jeûne prolongé au-delà de 48 heures qui suppose une diminution du volume des digesta se révèle inhibiteur de l'un et l'autre type d'activité, mais préférentiellement de l'activité propulsive.

La ration quotidienne normale ou standard qui suppose le mélange équ pondéral des deux aliments de base se justifie donc, par la nécessité d'équilibrer le rapport entre les activités MSB et SSB, en assurant un "ballast" cellulosique (aliment II) accélérateur du transit (MSB) et la présence de protéines et de graisses frénateurs du transit (SSB) colique facilitant ainsi la résorption d'eau et d'électrolytes.

En définitive, nos observations mettent en évidence l'intervention des MSB dans la propulsion fécale et dans la défécation : ce type d'activité prédomine dans le cas de transit colique accéléré (tendance à la diarrhée). L'activité de type SSB, à caractère localisé, est prédominante dans les régimes à faible taux de résidus fibreux et associée à un transit colique ralenti (tendance à la constipation). L'intervention de l'un et de l'autre type d'activité motrice dans le transit colique est envisagée dans ce travail (cf. partie III, Pathophysiologie et transit colique).

B. INFLUENCES NERVEUSES

Introduction

L'approche des mécanismes de contrôle nerveux de la motricité colique a été réalisée par :

- (i) la mise en jeu ou l'abolition des influences extrinsèques,
- (ii) la suppression de la continuité myentérique ou l'isolement fonctionnel de segments intestinaux.

Protocole expérimental

Quatre chiens (3 "intacts" et 1 colostomisé) porteurs d'une canule gastrique ont été munis d'électrodes chroniques de stimulation nerveuse constituées d'anneaux de platine placés au contact du nerf et isolées du milieu par une gaine de SILASTIC. Les n. vagues sont isolés en région thoracique, les n. splanchniques entre les muscles psoas en région dorso-lombaire. Des fibres pelviennes et des fibres lombaires coliques ont été isolées dans la cavité abdominale.

Par ailleurs, des chiens, chirurgicalement préparés, ont été utilisés pour la mise en évidence des influences myentériques (cf. chapitre méthodes).

1. Influences vagues

Classiquement, il est admis que la riposte motrice du côlon à l'ingestion du repas constitue un réflexe gastro-colique dont le nerf vague serait la voie efférente (TANSY et al, 1972 a, b et c).

a) Effets de l'alimentation intragastrique et du repas fictif

- La ration alimentaire standard broyée est introduite dans l'estomac à l'aide d'une pompe, par l'intermédiaire d'une canule permanente et à l'insu de l'animal : la réponse motrice primaire du côlon n'intervient qu'après $37,3 \pm 11,7$ mn (n = 7 expériences), alors que le profil moteur de l'intestin grêle est désorganisé comme lors d'une prise de nourriture normale. La réponse secondaire est semblable à celle des témoins.

- La ration alimentaire normalement ingérée est dérivée (+ de 70 %) par l'intermédiaire de la canule gastrique : la riposte motrice primaire du côlon est similaire à celle induite par une alimentation normale i.e. une hyperactivité (MSB et SSB) pendant $17,3 \pm 6,9$ mn (n = 11 expériences), tandis que la réponse secondaire est abolie.

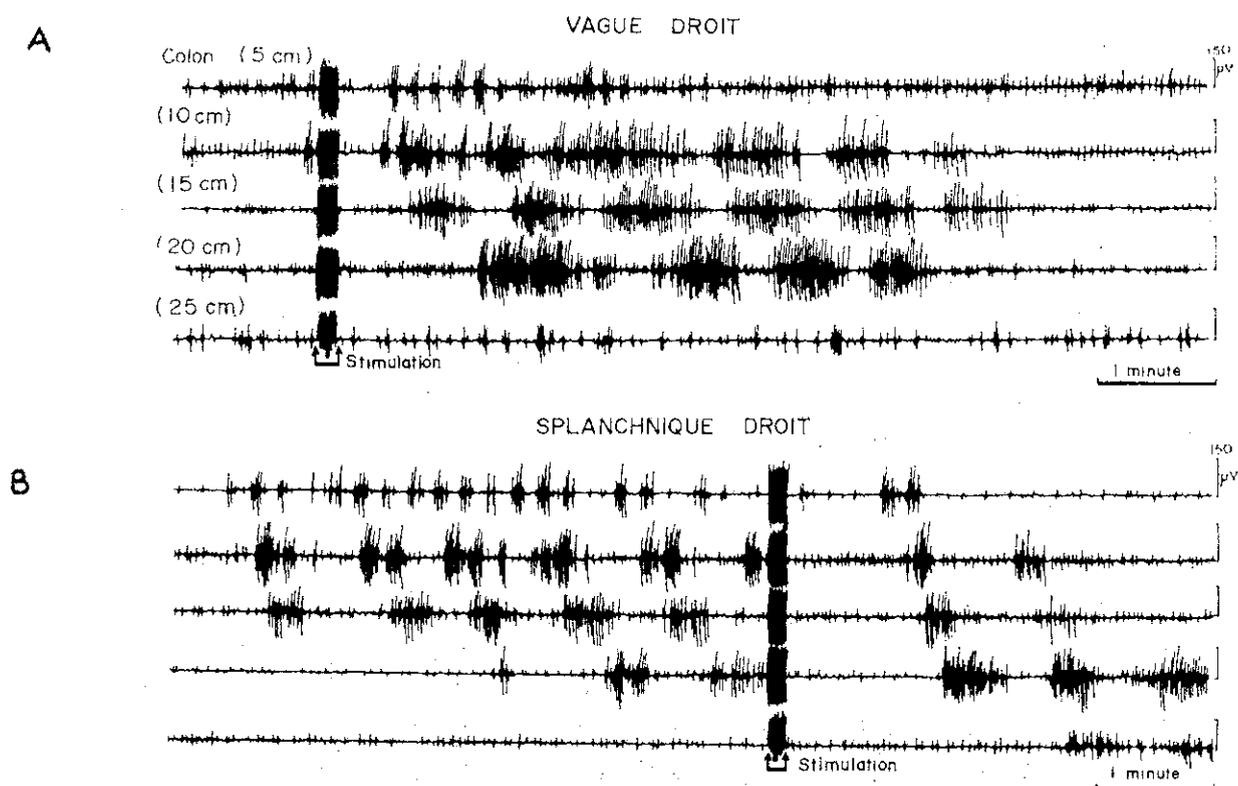


Fig. 29 : Stimulation des nerfs vague et splanchnique intacts

- A. La stimulation électrique du nerf vague droit est à l'origine d'une phase d'activité MSB dont la durée est fonction des paramètres utilisés et qui se propage depuis le côlon ascendant.
- B. La stimulation électrique du nerf splanchnique droit provoque une inhibition fugace de la motricité colique (arrêt d'une phase propagée) et s'avère sans effet sur l'organe au repos.

Tableau 8 : Effet des sections nerveuses sur la motricité iléale et colique (EMG Côlon transverse en 12 et 24 h après le repas).

	<u>ILEON</u> <u>MMC</u>		<u>COLON</u>			
	Nombre	Durée d'1 cycle	SSB (%temps)	MSB (%temps)	Nb de phases	Durée d'1 cycle
Témoin	6,0 ± 1,1	120 ± 14	15 ± 4	30 ± 7	36 ± 8	20 ± 7
Vagotomie	5,0 ± 0,8	144 ± 28	12 ± 5	26 ± 5	30 ± 4	24 ± 7
Splanchnicectomie	5,8 ± 0,7	124 ± 13	12 ± 3	29 ± 4	40 ± 8	18 ± 5
Splanchnicectomie + Vagotomie	9,5 ± 1,8	75 ± 17	14 ± 7	49 ± 11	55 ± 8	13 ± 4

(Valeurs moyennes + écarts-types calculés chez 2 chiens successivement pendant une période témoin, après vagotomie chez l'un et Splanchnicectomie chez l'autre et réciproquement, pour l'étude des effets conjugués des 2 sections : 5 enregistrements de 12 heures par chien et par période).

Les effets du repas fictif sur la riposte tardive ne sont que partiellement retrouvés lorsque le contenu est dérivé par une canule placée au niveau de l'iléon.

b) Stimulation électrique du nerf vague droit

La stimulation effectuée en région thoracique chez 3 chiens intacts et 1 chien colostomisé, aboutit à des réponses motrices propagées du côlon. L'importance de l'onde contractile induite (délai 2 à 4 secondes) varie en fonction des paramètres de stimulation utilisés : ainsi, un seul MSB prenant naissance sur le côlon ascendant est systématiquement obtenu chez l'un des chiens par stimulation itérative pendant 5 sec. (0,1 mA ; 50 Hz ; 1 ms) tandis que ces mêmes paramètres se révèlent inefficaces chez les 3 autres animaux ; une intensité supérieure (0,5 à 1 mA) provoque une réponse motrice constituée de 3 à 7 MSB propagés sur l'ensemble de l'organe et, chez l'animal colostomisé, à l'expulsion de matières fécales. (Fig. 29A).

c) Vagotomie thoracique bilatérale

La section des nerfs vagues en région thoracique résulte, chez l'animal à jeun, en une hypomotricité légère (non significative) concernant essentiellement l'activité iléo-dépendante : la période d'occurrence des complexes myoélectriques étant accrue sur l'intestin grêle. (Tableau n° 8).

Des perturbations nettes sont observées en période prandiale où la riposte motrice primaire est abolie dans tous les cas, tandis que subsiste seule une réponse secondaire retardée (délai 117 ± 21 mn contre 76 ± 28 mn chez le témoin).

2. Influences sympathiques

Les influences sympathiques s'exercent essentiellement par l'intermédiaire des nerfs splanchniques, qui interviennent physiologiquement dans le comportement émotionnel (WOLFF, 1950).

a) Effets du "stress" et de la douleur

Des bruits intenses et des éclairs lumineux violents provoquent, chez l'animal non averti à jeun, une inhibition motrice totale dans 65 % des cas (n = 29 expériences) tandis que l'effet inverse est observé dans 20 % des cas. Le traitement se révèle sans effet dans les 15 % restants.

Une injection intramusculaire douloureuse (e.g. solution de NaCl à 20 %) a un effet inhibiteur de durée très variable sur la motricité colique.

b) Stimulation des nerfs splanchniques

La stimulation électrique des n. grands splanchniques intacts, en région dorso-lombaire (nerf droit essentiellement), (1 mA ; 5 Hz ; 1 ms) exerce une action inhibitrice vis-à-vis d'une contraction colique propagée chez le chien à jeun. La stimulation se révèle sans effet sur l'organe au repos. (Fig. 29B).

La stimulation des n. splanchniques au cours de la prise de nourriture réduit de moitié la réponse motrice primaire au repas, tandis que la réponse secondaire n'est jamais altérée par la stimulation prolongée des nerfs.

c) Splanchnicectomie bilatérale

La section des nerfs grands splanchniques en région dorso-lombaire est sans effet sur la motricité colique à jeun. Par contre, un accroissement significatif de la fréquence des phases MSB est noté lorsque la splanchnicectomie est secondaire à la vagotomie thoracique bilatérale et correspond à l'augmentation des phases coliques iléo-dépendantes, en association avec un accroissement de la fréquence des complexes myoélectriques sur l'intestin grêle.

3. Influences myentériques

a) Effet des sections coliques

- La section "haute" du côlon (à 12 cm de la jonction iléo-colique), suivie de réanastomose, effectuée chez 5 chiens, modifie significativement ($p \leq 0.01$) le REB lent, tandis que le REB rapide n'est altéré que chez 2 animaux. En amont de la section, la fréquence du REB lent chute de $5,1 \pm 0,4 \text{ c. mn.}^{-1}$ chez les témoins, à $2,75 \pm 0,91 \text{ c. mn.}^{-1}$.

Chez les 2 chiens qui présentent une modification du REB rapide, la fréquence évolue de $17,1 \pm 0,4 \text{ c. mn.}^{-1}$ à $18,2 \pm 0,7 \text{ c. mn.}^{-1}$ (Fig. 30). L'activité rapide de MSB ou SSB n'est pas modifiée au-delà de l'évolution des fréquences des ondes lentes qui la distribuent. En aval de la section, les effets sont inconstants mais en règle générale, inversés par rapport à la partie amont : sur 3 des 5 chiens, le REB lent est significativement accru ($p \leq 0,01$; $6,95 \pm 1,1$ contre $5,20 \pm 0,30 \text{ c. mn.}^{-1}$) tandis que pour 2 chiens on note une réduction de 15 à 20 % du REB rapide : les SSB voient leur fréquence réduite parallèlement, tandis que les MSB ne sont pas altérés, de même la propagation de l'activité s'effectue à la section sans ralentissement ni délai ($2,9 \pm 1,1 \text{ cm. mn.}^{-1}$ contre $2,5 \pm 0,85 \text{ cm. mn.}^{-1}$ chez le témoin).

- La section "basse" du côlon (à 10 cm de la jonction colo-rectale) suivie de réanastomosé, s'avère sans effets majeurs chez 6 chiens, aussi bien sur les ondes lentes que sur l'activité rapide. Cette observation a été mise à profit pour l'étude de la propulsion fécale par le biais de la colostomie permanente.

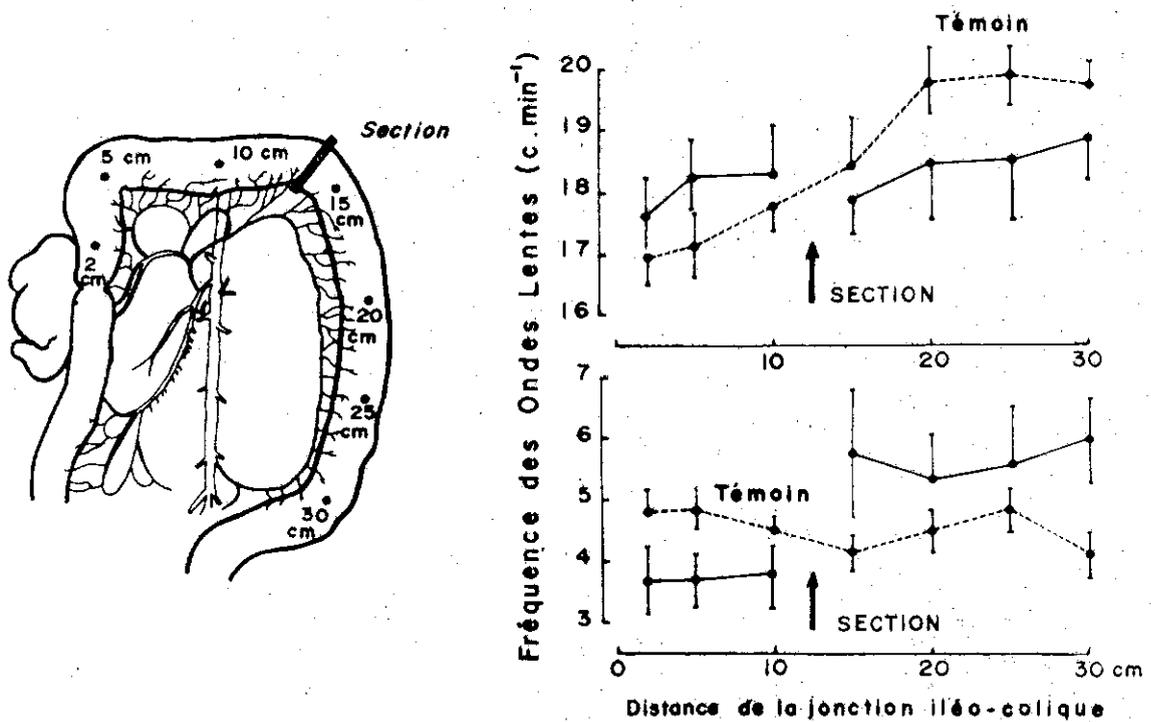


Fig. 30 : Effet de la section "haute" du côlon

La section du côlon (12 cm en aval de la jonction) induit (5 chiens) des modifications univoques du REB lent i.e. une chute de 25 % environ en amont et un accroissement équivalent en aval de la section (panneau inférieur). Le REB élevé (panneau supérieur) peut présenter (2 chiens) une évolution inverse avec un accroissement de fréquence (5 à 10 %) en amont et une diminution (10 à 15 %) en aval et partant la suppression du gradient observé chez le témoin.

b) Isolements fonctionnels

- L'isolement fonctionnel du sphincter iléo-colique par le biais d'une anastomose termino-latérale de l'iléon terminal sur le côlon transverse effectuée chez 2 chiens aboutit à la suppression des MSB à la jonction et sur le côlon ascendant et à l'enregistrement privilégié d'une activité de type SSB, notamment en relation avec les complexes myoélectriques qui se "propagent" sur le pôle iléal aveugle chez l'animal à jeun. Le REB n'est pas significativement modifié à la jonction par rapport aux enregistrements témoins ($p \leq 0.05$) : $19,9 \pm 0,71$ contre $19,2 \pm 0,50$ c. mn.⁻¹.

La prise de nourriture détermine une réponse primaire (3-9 mn) où persistent les MSB, tandis que la réponse secondaire est faible, voire inexistante et constituée exclusivement de SSB.

- L'isolement fonctionnel du caecum est réalisé chez 3 chiens par section au niveau de la jonction caeco-colique et extériorisé par sa base en conservant intactes la vascularisation et l'innervation. La fréquence des ondes lentes caecales n'est pas notablement modifiée par la section ($17,0 \pm 1,1$ contre $17,5 \pm 2,1$ c. mn.⁻¹) de même que l'activité rapide où persistent les salves courtes (SSB) et les salves regroupées (différentes des MSB). Ces dernières restent en relation avec les MMC iléaux et/ou avec les phases motrices du côlon, et interviennent cycliquement avec une grande régularité (27 ± 6 mn par cycle, n = 16 enregistrements de 8 heures).

c) Réséction de segments coliques

- Une anse colique de Thiry innervée et vascularisée est obtenue après réséction du tiers médian du côlon chez 3 chiens. Une suture à une extrémité détermine un pôle aveugle tandis que l'autre extrémité est extériorisée en région abdominale.

1) Les variations lentes de potentiel enregistrées au niveau de l'un ou l'autre de deux groupes d'électrodes implantées sur l'anse isolée, présentent une double fréquence $6,89 \pm 0,49$ c. mn⁻¹ et $17,2 \pm 0,9$ c. mn⁻¹.

2) Les deux types d'activité rapide du côlon sont présents sur l'anse isolée : MSB indépendants du REB proche de 7 c/mn et SSB surimposés au REB de fréquence voisine de 17 c/mn. L'activité survient, soit suivant un rythme autonome très variable (entre 30 mn et 2 h), soit synchronisée avec les phases motrices de l'ensemble du côlon : 40 % d'entre elles induisant une réponse motrice de l'anse chez le chien à jeun. Dans tous les cas, l'activité SSB se trouve privilégiée (Fig. 31B).

La prise de nourriture détermine sur l'anse isolée, à l'instar de l'ensemble du côlon, une hyperactivité fugace (2 à 4mn). La réponse secondaire persiste, mais nettement moins marquée que sur l'organe in situ.

- Chez 2 chiens, la réséction du tiers médian du côlon est suivie de la transposition du segment sur l'intestin grêle en conservant intactes la vascularisation et l'innervation.

1) Des variations lentes de potentiels, de fréquences voisines de 4 c/mn et de 18 c/mn sont enregistrées chez les 2 animaux, la fréquence lente étant prépondérante (+ de 75 % du temps). Le REB de l'intestin grêle en aval de l'anastomose est de $11,30 \pm 0,26$ c.mn⁻¹, tandis qu'en amont du segment transposé les ondes lentes battent à $16,06 \pm 0,17$ c.mn⁻¹

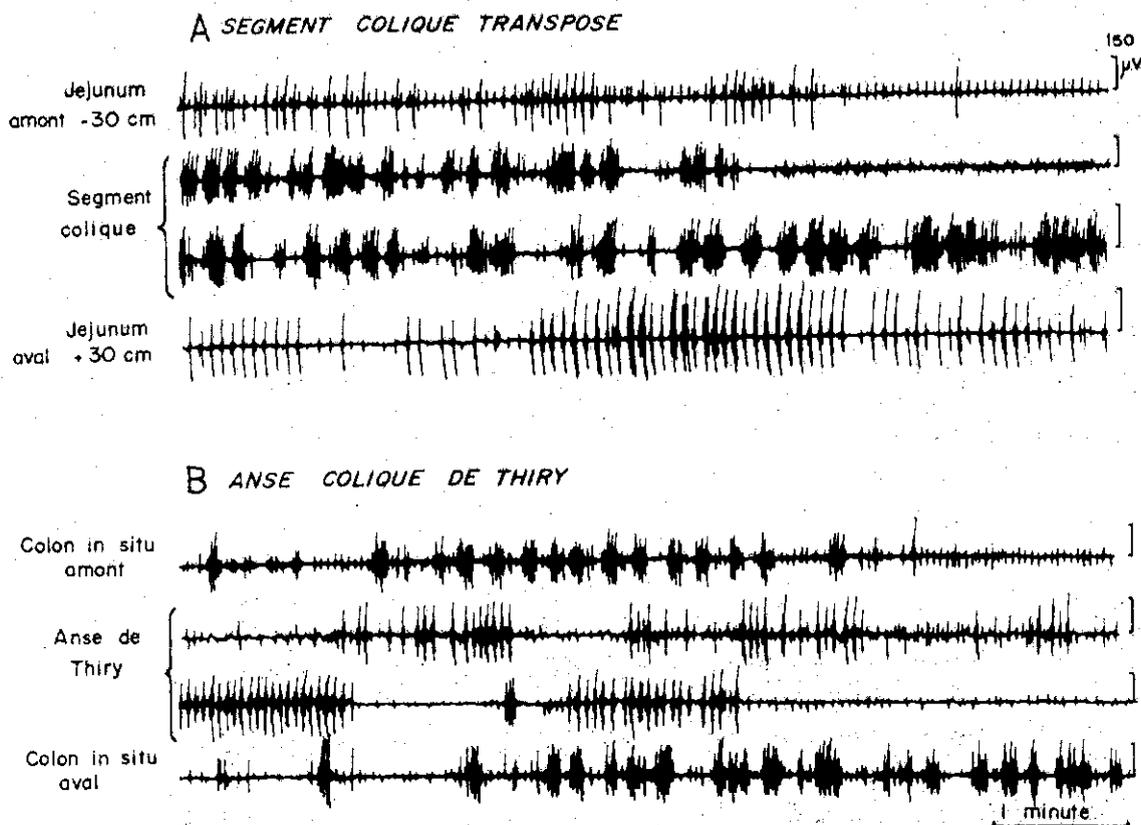


Fig. 31 : Motricité de segments coliques isolés après resection

A - Les MSB constituent la principale composante de l'EMG rapide d'un segment colique transposé dans l'intestin grêle.

B - Les SSB prédominent sur une anse de Thiry isolée (côlon transverse).

2) Les deux types d'activités rapides mis en évidence sur le côlon in situ, sont retrouvés sur le segment colique transposé.

Les MSB de 4 à 7 secondes surimposés au REB lent (3 à 4 par minute), constituent plus de 80 % de l'activité du segment (fig. 31A). Ils sont organisés en phases de quelques minutes survenant selon deux rythmes majeurs :

(i) un rythme jéjuno-dépendant, lié aux évènements moteurs de l'intestin grêle adjacent ; l'occurrence des MMC induit, chez l'animal à jeun, une contraction du segment colique transposé dans 85 % des cas. En période post-prandiale, le nombre de phases motrices est accru et en rapport avec des salves motrices de l'intestin grêle.

(ii) un rythme autonome et/ou colo-dépendant où 58 % des phases d'activité sont synchrones de contractions du côlon in situ déterminant une période de récurrence de $21,25 \pm 9,40$ mn.

Les SSB surviennent de façon aléatoire généralement groupés en phases de 2 à 4 minutes, sans relation avec l'intestin grêle adjacent ou avec le côlon in situ.

4. Réponses aux stimulations mécaniques et pharmacologiques

a) Effet des distensions

La distension modérée de la paroi intestinale est obtenue à l'aide de ballonnets introduits par une canule en T placée 20 cm en amont de la jonction iléo-colique, ou par le biais d'une colostomie fonctionnelle chez les animaux qui en sont pourvus, ou encore par voie intra-rectale.

Jonction iléo-colique et caecum :

La distension de l'iléon terminal provoque une réponse excito-motrice du sphincter, sous la forme de longues salves de potentiels qui se maintiennent tant que dure la stimulus. Une réponse du même type est obtenue par la distension spécifique du sphincter iléo-colique. Dans les deux cas, une contraction caecale est observée.

Lorsque la distension concerne les premiers centimètres du côlon, elle aboutit dans 57 % des cas à une réponse excito-motrice de la jonction iléo-colique, prenant un caractère mixte, i.e. 3 à 6 salves longues précédant une série de potentiels courts qui se maintiennent tant que dure la stimulus, tandis que le caecum n'est pas mis en jeu lors de ces distensions. La distension du caecum isolé in situ et extériorisé aboutit à sa propre contraction, mais aussi à l'arrêt de toute motricité sur l'iléon terminal tandis qu'elle semble sans effet sur le côlon.

Côlon

La distension du côlon ascendant est à l'origine dans 62 % des expériences effectuées chez 6 chiens d'une phase d'activité MSB. Cette contraction est propagée sur les deux premiers tiers de l'organe (71 %) ou sur l'ensemble de l'organe (29 %).

La distension du côlon transverse peut aboutir à des contractions semblables, mais dans un pourcentage nettement plus faible (32 %), la propagation de cette activité étant iso et antipéristaltique à partir du point distendu.

La généralisation à l'ensemble de l'organe du stimulus mécanique par perfusion forcée de sérum physiologique aboutit à une exacerbation de l'activité de type MSB à tous les niveaux (74 % des cas).

La distension du côlon descendant et/ou du rectum se révèle inhibitrice vis-à-vis des phases motrices des parties hautes du côlon. L'effet persiste tant que dure le stimulus et s'annule dès le relâchement de la distension. Cette inhibition réflexe est abolie par la destruction de la moëlle sacrée, mais persiste chez les animaux colostomisés où donc, la continuité myentérique est rompue.

b) Pharmacologie du système parasympathique

L'administration intraveineuse d'acétylcholine (2 mcg/kg), (ACECOLINE N.D.) résulte en une hypermotricité généralisée de l'ensemble du tractus digestif. La réponse colique se présente sous une forme mixte SSB et MSB où ces dernières prédominent. Cependant, les effets cardiaques peuvent s'avérer dangereux. C'est pourquoi, l'on administre préférentiellement la carbaminoylcholine (LENTINE N.D.), cholinomimétique direct qui, à des doses semblables à celles de l'acétylcholine, est dépourvue d'effets cardiovasculaires. Une relation dose-effet est obtenue vis-à-vis de l'amplitude de la réponse motrice du côlon telle qu'elle apparaît sur les enregistrements intégrés pour une gamme allant de 0.1 g/kg à 20 g/kg. Un effet stimulant doux est obtenu par l'utilisation d'un cholinomimétique indirect, la néostigmine (PROSTIGMINE N.D.), pour lequel on observe une relation dose-effet pour une gamme allant de 1 à 50 mcg/kg par voie IV et une action privilégiée sur le côlon descendant chez 60 % des chiens utilisés.

Ces effets sont abolis par l'administration préalable de sulfate d'atropine, à la dose de 0,1mg/kg IV ou d'un ganglioplégique, l'hexaméthonium (0,1 mg/kg IV). Tous deux se révèlent inhibiteurs d'une motricité colique normale (Tableau n° 9).

Tableau 9 : Effets moteurs des agonistes (+) et antagonistes (-) du S.N. parasymphatique sur le côlon transverse.

DROGUE			TÉMOIN (- 1h à 0)			TRAITEMENT (0 à + 1 h)		
Rôle	n° exp.	Dose IV (mcg/kg)	Activité [†] rapide	MSB (% du temps)	SSB	Activité [†] rapide	MSB (% du temps)	SSB
<u>ACETYLCHOLINE</u>			34,1	21,6	12,4	62,1*	31,2*	30,8*
(+)	17	2	± 9,2			± 7,8		
<u>CARBAMINOYLCHOLINE</u>			29,4	17,5	11,8	72,8*	36,9*	35,8*
(+)	26	2	± 9,7			± 11,7		
<u>NEOSTIGMINE</u>			22,1	12,6	9,4	44,4*	33,1*	11,2
(+)	23	20	± 7,8			± 9,6		
<u>ATROPINE</u>			27,7	16,8	10,8	3,6	1,3	2,2
(-)	20	100	± 4,4			± 0,4		
<u>HEXAMETHONIUM</u>			25,6	14,4	11,1	16,2	8,5	7,6
(-)	12	100	± 7,6			± 3,4		

Valeurs moyennes (± écarts-types) obtenus sur des échantillons d'enregistrements de 2 heures chez 3 chiens à jeun depuis 14 heures et pour 4 expériences au moins par animal et par substance testée.

Le temps 0 est celui de l'administration de la drogue.

● et * respectivement, baisse et accroissement significatifs ($p \leq 0,01$) par rapport à la valeur témoin correspondante.

c) Pharmacologie du système sympathique

L'administration intraveineuse de stimulants α -adrénergiques : phényléphrine (10 à 100 mcg/kg, NEOSYNEPHRINE N.D.) et noradrénaline (2 à 20 mcg/kg, LEVOPHED N.D.) provoque une inhibition fugace de la motricité iléale et colique à l'exception du sphincter iléo-colique pour lequel l'effet est inversé dans 40 % des cas. Des doses d'adrénaline allant de 0.1 à 4 mcg/kg aboutissent à un relâchement plus prononcé de la motricité colique ; l'isoprénaline (ISUPREL N.D.), agent β -stimulant, administrée aux mêmes doses que la phényléphrine, exerce une action relaxante prolongée du côlon et du sphincter iléo-colique.

Parmi les symbothomimétiques directs, seule la dopamine s'est révélée stimulante spécifique du côlon. Des doses croissantes de 10 à 50 mcg/kg IV aboutissent à des réponses motrices graduelles, les effets n'étant pas renforcés pour des doses supérieures ; les effets sont inverses sur l'intestin grêle et le sphincter iléo-colique pour lesquels une inhibition motrice est de règle.

Un effet stimulant est également obtenu par administration d'agents adrénolytiques α -bloqueurs. Ainsi, la phentolamine (REGITINE N.D.) à 2 mcg/kg/IV, mais surtout la phénoxybenzamine (DIBENZYLIN N.D.) à 2 mcg/kg/IV ou 10 mcg/kg per os, multiplient par 2 ou 3 la fréquence d'apparition des phases MSB pendant plusieurs heures et accroissent la réponse motrice à la prise de nourriture. Une hypermotricité colique fugace est obtenue par administration de fortes doses de propranolol (AVLOCARDYL N.D., 500 mcg/kg/IV), tandis qu'une hypermotilité colique soutenue pendant plusieurs jours caractérise l'animal résérpiné (100 mcg/kg/I.M. 24 h avant l'expérience - Tableau n° 10).

Tableau 10 : Effets moteurs des agonistes (+) et des antagonistes (-) du S.N. sympathique sur le côlon transverse.

DROGUE			TÉMOIN (- 1h à 0)			TRAITEMENT (0 à + 1 h)		
Rôle	n° exp.	Dose (mg/kg)	AR †	MSB	SSB	AR †	MSB	SSB
			(% du temps)			(% du temps)		
<u>NORADRENALINE</u>								
(+)	11	20	39,4 ± 6,6	23,4	15,5	22,0 ± 2,6	11,3	10,8
<u>ISOPRENALINE</u>								
(+)	9	20	36,6 ± 7,6	19,5	17,0	21,3 ± 8,4	11,0	10,2
<u>ADRENALINE</u>								
(+)	9	2	29,3 ± 7,9	17,3	11,9	26,2 ± 11,4	12,9	13,2
<u>DOPAMINE</u>								
(+)	15	20	32,4 ± 7,1	19,8	12,5	41,6* ± 12,1	25,9*	15,6
<u>PHENOXYBENZAMINE</u>								
(-)	16	20	30,6 ± 10,2	17,3	13,2	43,3* ± 7,6	31,3*	11,9
<u>PROPRANOLOL</u>								
(-)	15	500	37,7 ± 9,6	27,1	10,5	42,4 ± 7,2	26,9	15,8
<u>RESERPINE</u>								
(-)	9	100(IM)	36,9 ± 4,0	23,0	13,8	69,6* ± 12,3	46,9*	22,6*

Valeurs moyennes (± écarts-types pour l'activité rapide^(†)/totale) obtenus sur des échantillons d'enregistrements de 2 heures chez 3 chiens à jeun et au moins 3 expériences par animal et par substance testée.

Le temps 0 est celui de l'administration de la drogue, excepté pour la reserpine dont l'effet est évalué après 24 h.

● et * respectivement baisse et accroissement significatifs ($p \leq 0,01$) par rapport à la valeur témoin correspondante.

DISCUSSION

Innervation extrinsèque

Dans les mécanismes de contrôle de la motricité colique, le nerf vague semble jouer un rôle physiologique privilégié dans l'initiation des phases motrices propagées (MSB) et dans le déclenchement de la riposte primaire au repas (MSB et SSB). Celle-ci est semblable chez le chien à celle décrite pour l'homme (HOLDSTOCK et al., 1970). Selon TANSY et al (1972 a,b et c), le réflexe vago-vagal "gastro-colique" qui est à l'origine de la riposte colique, diffère du réflexe postprandial de défécation, lequel nécessite l'intégrité des nerfs pelviens.

Or, la stimulation électrique des racines pelviennes (0.5 mA ; 5 Hz ; 1ms) exacerbe la motricité du côlon distal, parfois propagée antipéristaltiquement et sans relation avec celle des parties proximales (résultats non rapportés). De fait, la "désynchronisation" motrice du côlon distal par rapport au proximal, constitue un frein physiologique à l'entrée des fèces dans le rectum, et l'on peut penser que l'action concertée des n. vagues et des n. pelviens aboutit à la coordination motrice nécessaire à l'expulsion (DE GROAT et KRIER, 1978). Inversement, l'abolition du "frein" pelvien par le biais de la colostomie ou de la destruction de la moëlle sacrée aboutit à la défécation automatique décrite par TRUELOVE (1966).

GARRY (1934) décrit l'action inhibitrice directe des nerfs splanchniques sur la motricité colique chez le chat, tandis qu'une action indirecte par l'intermédiaire des glandes surrénales a été mise en évidence chez l'homme en réponse au "stress" (WOLFF, 1950). De plus, les nerfs splanchniques interviennent dans le contrôle de la fréquence des complexes myoélectriques par un mécanisme non encore élucidé (RUCKEBUSCH et BUENO, 1975) et partant des phases motrices iléo-dépendantes du côlon.

L'influence sympathique est doublée par les nerfs lombaires dont la stimulation (0.5 mA ; 10 Hz ; 1 ms pendant 10 sec.) aboutit dans 70 % des essais (n = 27 expériences) à l'arrêt d'une contraction colique propagée (résultats non rapportés).

Nos résultats, en accord avec ceux obtenus par ROSTAD, 1973 chez le chat, suggèrent que l'action conjuguée des innervations extrinsèques para-sympathique et sympathique aboutit au fonctionnement harmonieux des différents aspects de la motricité colique (i.e. rétention-propulsion des digesta et expulsion fécale), en relation avec les phénomènes moteurs des parties hautes du tractus.

Innervation intrinsèque

La suppression de la continuité myentérique par le biais de la section "haute" du côlon, aboutit à des modifications de l'EMG qui concernent essentiellement des ondes lentes :

(i) le REB lent évolue de façon similaire à celle décrite par CHRISTENSEN et al (1974) pour le côlon de chat in-vitro ce qui suggère l'existence d'une zone pace-maker pour les ondes lentes au niveau du côlon transverse :

(ii) le REB rapide qui présente un gradient inverse par rapport à l'intestin grêle chez le témoin, évolue de façon telle après section qu'elle contredit l'existence supposée d'une zone pace-maker sur le côlon distal et d'une chaîne d'oscillateurs couplés (CHRISTENSEN, 1975). Une hypothèse est que les oscillateurs coliques "fonctionnent" à partir du côlon ascendant de manière inverse par rapport à l'intestin grêle, c'est-à-dire que l'oscillateur amont batte à une fréquence inférieure à celle de l'oscillateur aval.

La distension pariétale par les digesta comme facteur de contrôle de la motricité a été suggérée par KELLEY et al (1966) pour la J.I.C. et par HOLDSTOCK et MISIEWICZ (1970) pour le côlon de l'homme:

(i) l'isolement fonctionnel suppose la suppression de l'arrivée des digesta dans le segment considéré : ainsi, la J.I.C. et le côlon proximal dans l'iléocolostomie ou l'anse colique de Thiry se trouvent en dehors du "circuit" digestif : l'activité SSB y est privilégiée aussi bien à jeun, qu'en période digestive aux dépens d'une activité MSB très réduite. L'état de vacuité du gros intestin serait à l'origine de l'activité localisée(SSB) et inhiberait l'activité propagée ;

(ii) la transposition d'un segment colique sur l'intestin grêle, c'est-à-dire dans le "circuit" digestif, est à l'origine d'une activité MSB prédominante et d'une activité SSB réduite. Le même résultat est obtenu par la distension modérée du côlon :

l'état de réplétion, ou l'arrivée du contenu constituerait un facteur essentiel dans la mise en jeu de l'activité propagée (MSB).

Les agents du S.N.A. exercent sur la motricité colique des actions comparables à celles décrites pour l'intestin grêle, i.e. un effet inhibiteur pour les sympathomimétiques et excitomoteur pour les parasympathomimétiques, particulièrement la prostigmine, dont l'action spécifique du côlon distal observée à faibles doses confirme les effets coliques décrits chez l'homme (CHAUDHARY et TRUELOVE, 1961 b ; SNAPE et al, 1977) et qui peuvent s'expliquer par la densité du réseau nerveux intramural à ce niveau. La spécificité vis-à-vis du côlon distal semble également être une propriété de la dopamine qui se révèle excitomotrice et pour laquelle des récepteurs spécifiques ont été mis en évidence sur le côlon sigmoïde de l'homme (LABO et al, 1976). De fait, chez le chien, les zones les plus réactives aux stimuli neuro-humoraux, celles où prennent naissance des phases motrices propagées (e.g. défécation, "frein pelvien"), correspondent à celles où le réseau de plexus myentériques est le plus dense, i.e. le côlon proximal et le côlon distal.

C. INFLUENCES HORMONALES

Introduction

Les influences hormonales sur la motricité du côlon ont été étudiées
 (i) par le biais de l'administration intraveineuse d'extraits hormonaux
 ou d'analogues structuraux.
 (ii) par l'évaluation radioimmunologique des sécrétions endogènes (hormones
 pancréatiques), concomitantes des modifications électromyographiques.

Protocole expérimental

Les effets moteurs des hormones gastro-intestinales et pancréatiques
 ont été testés chez 4 chiens porteurs d'un cathéter à demeure dans la veine
 jugulaire, par l'administration de doses uniques ou au cours de perfusions
 lentes. Les expériences sont menées après 14-15 heures de jeûne chez des
 animaux en régime standard (I + II) bien établi.

Le dosage radioimmunologique des hormones pancréatiques a été effec-
 tué sur des échantillons de plasma prélevés 90, 60 et 30 minutes avant un
 repas standard (I + II), puis de 10 en 10 minutes pendant les 2 heures qui
 suivent la prise de nourriture, les prélèvements ultérieurs étant effectués
 d'heure en heure pendant 7-8 heures.

1. Hormones gastro-intestinales

a) Gastrine

L'administration d'une dose unique de Pentagastrine (1) (PEPTAVLON
 N.D.; 3 mcg. kg⁻¹ I.V.) provoque l'apparition de 4 à 7 salves de potentiels
 MSB sur le côlon ascendant, propagées sur l'ensemble de l'organe à la vi-
 tesse de $8,6 \pm 2,1$ cm.mn⁻¹ (n = 16 expériences).

La perfusion continue pendant 2 à 4 heures (3 mcg. kg⁻¹ . h⁻¹) exa-
 cerbe dans un premier temps la motricité colique qui occupe 55 % du temps d'en-
 registrement après 30 mn. de perfusion contre 30 % chez le témoin, sous une
 forme mixte où les SSB et les MSB apparaissent intimement liés. L'hyperactivi-
 té ne se poursuit pas au-delà de $47,6 \pm 8,9$ mn (n = 12 expériences) après le
 début de la perfusion et est remplacée par une activité de faible niveau
 comparable à celle des témoins (Fig. 32A).

(1) La Pentagastrine, PEPTAVLON N.D. (I.C.I. ; G.B.) est un analogue du tétra-
 peptide, c. terminal de la gastrine et en possède toutes les propriétés
 physiologiques.

b) Cholécystokinine - Pancréozymine (CCK.PZ)

A l'instar de la gastrine, l'administration I.V. d'une dose unique de CCK (2) (0,1 à 1 I.D.U. kg^{-1}) ou de CCK.OP (3) (20 mcg. kg^{-1}) est excitomotrice pour l'ensemble du côlon provoquant essentiellement une réponse de type MSB rapidement propagée depuis le côlon ascendant ($7,4 \pm 1,8 \text{ cm. mn}^{-1}$; $n = 16$ expériences).

La perfusion lente ($2 \text{ I.D.U. kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) de l'hormone naturelle est puissamment excitomotrice : le niveau d'activité rapide passe de 27 % à 76 % au cours des 30 premières minutes et reste élevé jusqu'à la fin de la perfusion (Fig. 32B).

L'analogue synthétique ($20 \text{ mg. kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) exerce une action stimulante moins soutenue, l'effet cessant après $82 \pm 19 \text{ mn.}$ ($n = 12$ expériences) malgré la poursuite de la perfusion.

c) Sécrétine

L'administration d'une dose unique de Sécrétine (4) (0,2 à 2 U.C. kg^{-1} I.V.) n'est suivie d'une altération de l'activité motrice que si elle est concomitante d'une contraction colique. Une inhibition est observée pendant 2 à 10 mn ; la progression étant liée à la dose injectée.

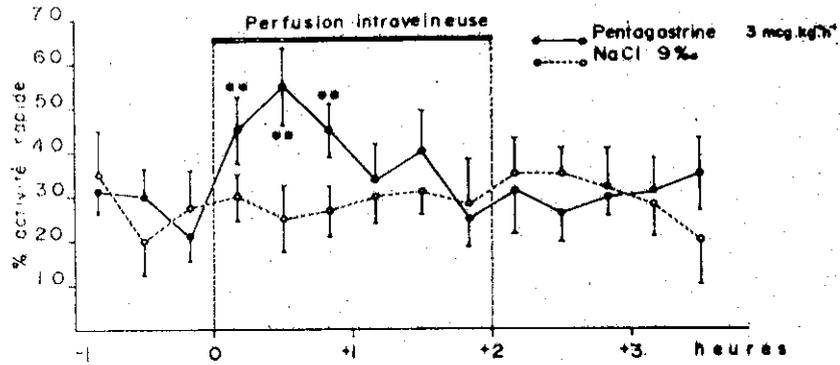
La perfusion lente de sécrétine ($4 \text{ U.C. kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) n'abolit pas le profil séquentiel d'activité colique, mais réduit significativement la fréquence d'apparition et l'amplitude des phases motrices pendant les deux heures ($n = 12$ expériences). Elle détermine un très faible niveau d'activité sur l'ensemble du côlon dès les premières minutes, les potentiels rapides n'occupant que 10 % environ du temps d'enregistrement, le retour au niveau moteur de base étant rapide à la fin de la perfusion (Fig. 32C).

(2) CCK.PZ : extrait d'hormone naturelle ; G.I.H. Res. Unit. Karolinska Institutet Suède (dosée en unités "chien" de IVY ou IVY Dog Unit I.D.U.).

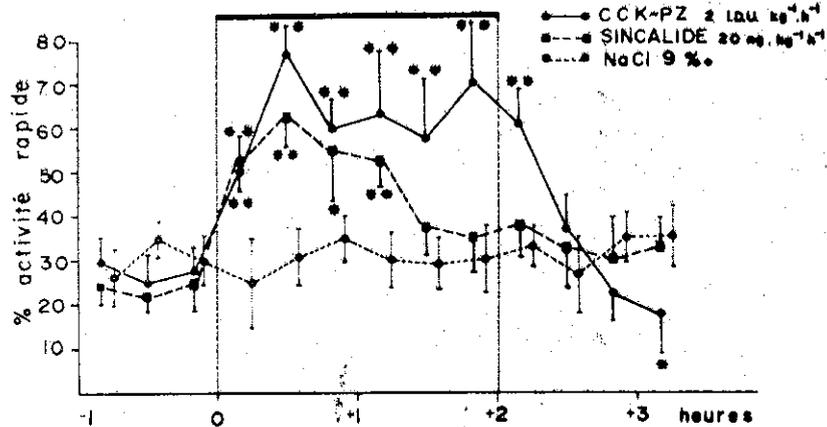
(3) Octapeptide.C.terminal synthétique ou Sincalide - (KINEVAC N.D. Lab. Squibb. U.S.A.).

(4) Sécrétine, extrait d'hormone naturelle porcine du G.I.H. Res. Unit. Karolinska Institutet Suède, dosée en Unités Cliniques.

A



B



C

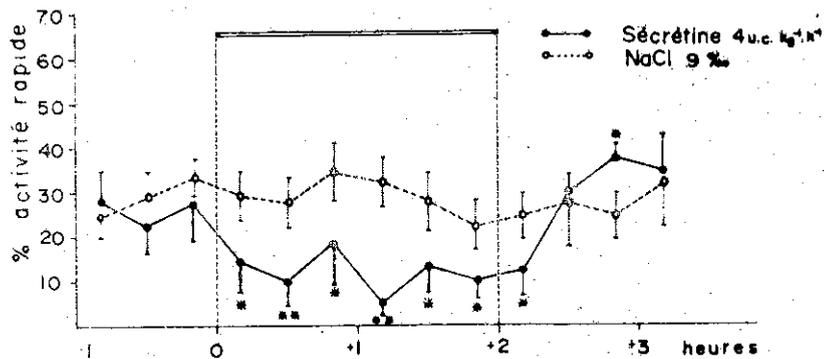


Fig. 32 : Effets moteurs des hormones gastrointestinales "exogènes"

La perfusion I.V. lente (2h) d'hormones naturelles ou d'analogues synthétiques est à l'origine de variations significatives ($p \leq 0,05$; $p \leq 0,01$) de l'activité rapide par rapport à une perfusion saline ($n = 4$ chiens).

- La pentagastrine n'accroît le niveau moteur que pendant la première heure de perfusion.
- La CCK.PZ exerce une action escotomotrice plus soutenue que celle de l'analogue synthétique le Sincalide.
- La Sécrétine s'avère fortement inhibitrice et l'effet est réversible dès la cessation de la perfusion.

(valeurs moyennes + écarts-types obtenus au cours de 3 perfusions hormonales et 1 perfusion saline par chien et par substance testée).

2. Hormones pancréatiques

a) Insuline

L'insuline porcine (5) ou l'insuline bovine (6) administrées par voie endoveineuse en dose unique (0.05 à 0.1 U.I. kg^{-1}) sous perfusion glucosée isotonique, sont fortement excitomotrices pour l'ensemble du côlon. La phase d'hyperactivité, constituée de MSB et de SSB intimement liés dure 185 ± 39 mn. ($n = 11$ expériences).

La perfusion lente de l'hormone n'a pas été effectuée, cependant, l'effet soutenu d'une forme "retard" d'insuline (7) aboutit à des modifications du profil moteur pendant plusieurs heures, prenant une allure biphasique : une première période (73 ± 29 mn) qui débute 1 heure environ après l'administration, est suivie d'une deuxième réponse différée de 30 à 100 mn. et s'étalant sur 207 ± 59 mn. ($n = 7$ expériences). Cette dernière réponse est essentiellement constituée de MSB en rapport avec une motricité iléale accrue.

b) Le glucagon

Les deux lots de glucagon (8) de porc qui ont été testés se sont révélés inhibiteurs vis-à-vis de la motricité colique, lorsqu'ils sont administrés en perfusion intraveineuse lente (5 à 10 mcg. $\text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$). L'occurrence des phases de MSB est significativement réduite au cours de la perfusion : $1,61 \pm 0,63$ phases par heure contre $3,17 \pm 0,92$ dans l'heure précédant l'administration de l'hormone. Néanmoins, des réponses motrices paradoxales ont été observées lors d'injections de doses uniques de glucagon ($0,1$ à 5 mcg. kg^{-1} I.V.), mais l'effet inhibiteur prédomine (60 % des cas).

(5) Insuline porcine ACTRAPID NOVO-France

(6) Insuline bovine SIGMA U.S.A.

(7) Insuline ZINC mixte NOVOLENTE NOVO-France

(8) Glucagon, NOVO France et Glucagon SERVA R.F.A.

c) Hormones pancréatiques endogènes

Les sécrétions postprandiales d'insuline et de glucagon ont été évaluées à l'aide de techniques radioimmunologiques chez les chiens en régime standard (I + II). Les évolutions de l'insulinémie et de la glucagonémie présentent d'étroites relations avec les phénomènes moteurs coliques (Fig. 33).

1. Le taux d'insuline plasmatique est porté de 15 ± 7 mc U. ml⁻¹ (niveau de base) à plus de 160 mc U. ml⁻¹ au cours des 20 minutes qui suivent le repas et cela parallèlement à une chute de 45 % de la glucagonémie de base qui détermine un "rapport" insuline sur glucagon élevé. Cette période correspond à une motricité maximale sur l'organe.

2. L'évolution du glucagon plasmatique s'inverse rapidement après 40 minutes (+ 49 % du niveau de base) tandis que l'insulinémie revient à sa valeur témoin ; le rapport insuline sur glucagon évolue favorablement pour ce dernier tandis qu'un faible niveau moteur est enregistré.

3. Une période tardive d'insulino-sécrétion est enregistrée parallèlement à l'accroissement secondaire de la motricité colique tandis que le glucagon reste en-dessous de son niveau de base.

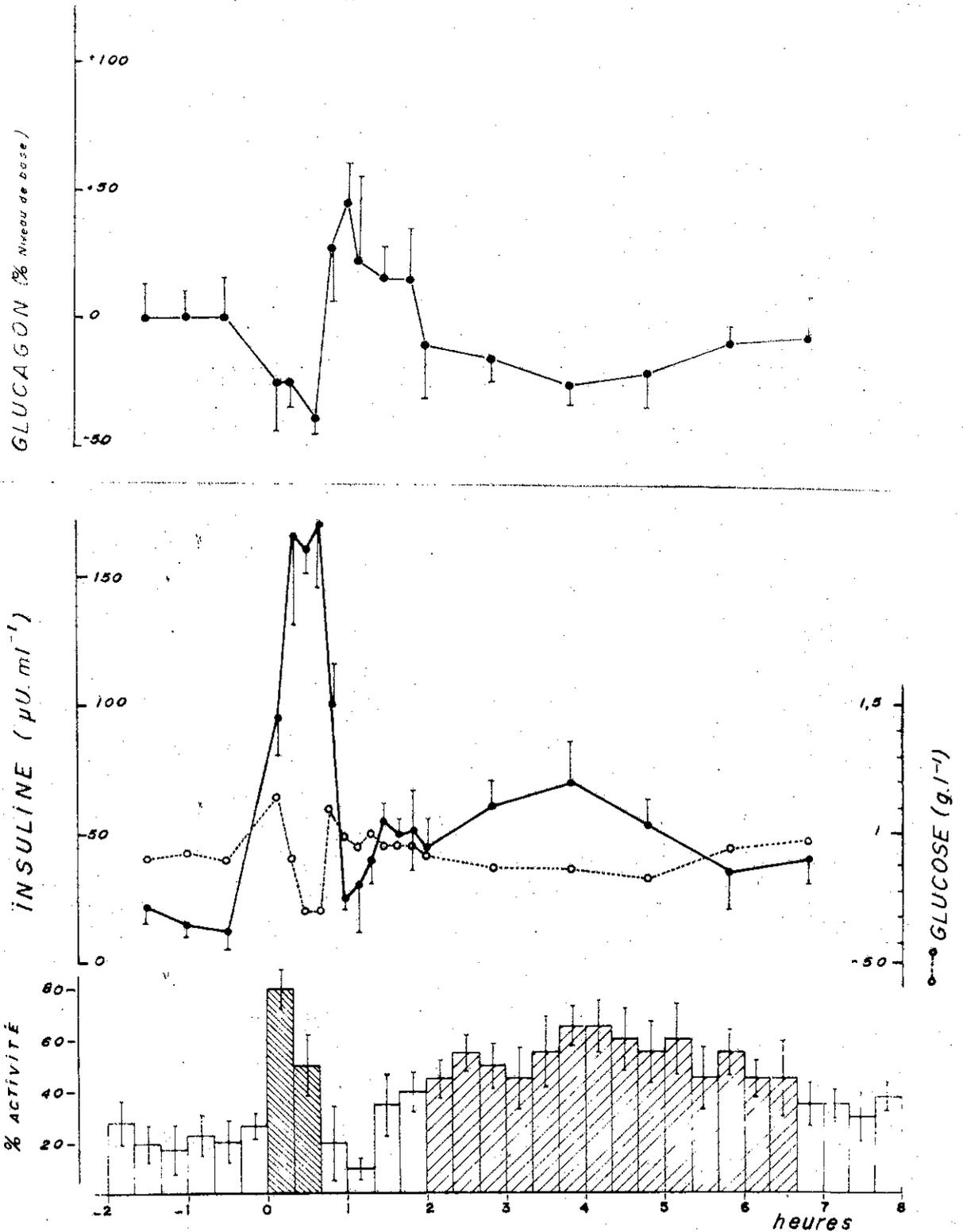


Fig. 33 : Evolutions postprandiales comparées de la motricité colique et du taux plasmatique des hormones pancréatiques

L'ingestion du repas provoque une élévation très importante du taux d'insuline immunoréactive concomitante du niveau maximal d'activité. Inversement, l'élévation du taux de glucagon immunoréactif correspond à une période d'inhibition.

L'élévation tardive de l'insulinémie est en rapport avec la réponse motrice secondaire du côlon, alors que la glucagonémie reste au-dessous de son niveau basal.

(valeurs moyennes \pm écarts types pour 2 prises de nourriture chez 2 chiens en régime standard)

DISCUSSION

La majorité des hormones gastro-intestinales "vraies" sont réputées agir principalement sur les parties hautes du tractus (GROSSMAN, 1974). Nous avons mis en évidence certains effets moteurs qui, s'ils n'en sont pas spécifiques, affectent le gros intestin de manière caractéristique. L'action excitomotrice de la gastrine également observée chez l'homme par SNAPE et al, 1977 permet de supposer l'intervention de cette dernière dans la réponse motrice du côlon au repas à l'instar des observations de KIRWAN et SMITH, 1976 chez l'homme. De même, la CCK exogène stimule la motricité colique chez l'homme (DINOSO et al, 1973 ; SNAPE et al, 1977) tandis que SAUNDERS et al, 1976 attribuent l'effet moteur colique du sulfate de magnésium à la libération de CCK par le duodénum ; sa libération liée à l'alimentation préjugent également de son intervention dans l'hypermotricité colique postprandiale, vis-à-vis de laquelle la Sécrétine exerce une influence inhibitrice (CHOWDHURY et LORBER, 1977).

Le rôle moteur des hormones pancréatiques dans la désorganisation postprandiale de l'intestin grêle est aujourd'hui bien établi (BUENO et RUCKEBUSCH, 1976 ; WINGATE, 1977). Nos résultats montrent que l'évolution de l'insulinémie postprandiale est strictement parallèle au niveau d'activité électrique du côlon alors que la glucagonémie atteint son niveau maximal au cours de l'inhibition motrice qui succède à la riposte primaire. Ce dernier point confirme l'effet inhibiteur du glucagon vis-à-vis d'une hyperactivité d'origine alimentaire chez l'homme (CHOWDHURY et LORBER, 1977). Chez le sujet rendu diabétique par l'alloxane, il y a cependant persistance d'une réponse motrice primaire et d'une réponse motrice secondaire atténuées : à l'instar des parties hautes du tractus, (BUENO et RUCKEBUSCH, 1976), l'insuline n'est pas le seul facteur impliqué dans les ripostes motrices, mais exerce son influence en synergie avec des facteurs nerveux (n. vague) pour la réponse primaire et avec des facteurs hormonaux (hormones G.I.) mais aussi myentériques liés au volume des digesta, pour la réponse secondaire.

CHAPITRE III

TROUBLES FONCTIONNELS COLIQUES

Introduction

L'observation princeps, chez l'animal colostomisé, de MSB associés à la propulsion fécale tandis que les SSB ne déterminent pas d'expulsions, suppose un rôle privilégié de chaque type d'activité vis-à-vis du transit.

Dans ce chapitre, nous nous sommes attachés à définir les profils moteurs du côlon au cours de troubles fonctionnels (diarrhée et constipation) et à établir des relations quantitatives entre les temps de présence de l'un et l'autre type d'activité et la durée du transit colique des digesta.

Protocole expérimental

Dix chiens cornicauds (14 à 25 kg) ont été utilisés au cours de cette étude. Outre les électrodes intestinales chroniques, six d'entre eux sont colostomisés et un cathéter de Silastic médical est inséré dans la lumière du côlon ascendant : les mesures de transit colique ont été obtenues par la cinétique d'évacuation d'un bol de rouge phénol, dans les selles recueillies à l'anus artificiel.

L'EMG est enregistré de façon continue et évalué en temps différé à l'aide d'un microprocesseur qui permet de quantifier la présence relative des activités MSB et SSB. Un délai de 14 à 15 heures après le repas est nécessaire pour obtenir des conditions de motricité stables et reproductibles.

(i) Le repas standard aboutit à un fonctionnement colique normal caractérisé par une exonération fécale comprise entre 50 et 120 g par jour de selles mouillées.

(ii) Une alimentation essentiellement carnée est génératrice d'une constipation et l'excrétion est inférieure à 40 g de fécès dures, en valeur ramenée à 24 heures.

(iii) Des diarrhées expérimentales, caractérisées par l'expulsion de grandes quantités de matières fécales fortement hydratées (+ de 150 g/j) peuvent être provoquées :

1. Diarrhée alimentaire par apport excessif brutal d'un régime riche en résidus indigestibles (ration standard complétée en son et en cellulose pure (500,550 g M.S. contre 160 g en régime normal).

2. Diarrhée profuse par administration orale de laxatifs, tels que des anthraquinones extraites de séné (senosides à la dose de 5 à 20 mg.kg⁻¹).

Résultats

L'utilisation de chiens colostomisés est autorisée par l'absence de modifications significatives du profil moteur par rapport à l'animal intact (Tableau 11). Le niveau d'activité rapide (39,0 %) ainsi que les intervalles de récurrence de 26,5 ± 5,2 mn observés, ne sont pas significativement différents de ceux des chiens intacts non colostomisés (41,5 % et 28,4 ± 9,0 mn par cycle), mais démontrent une plus grande régularité de fonctionnement.

Le fonctionnement "normal" du côlon aboutit au cours de cette étude à une excrétion fécale de 92 ± 36 g par jour (21,0 % de M.S. ; n = 38 expériences) et sur le plan EMG, à la présence des activités SSB et MSB occupant respectivement 8 à 15 % et 20 à 40 % du temps d'enregistrement (côlon transverse). Le rapport entre ces deux types d'activité évolue chez l'animal normal entre 1,5 et 5 et reste donc toujours favorable à la composante propagée (MSB).

Tableau 11 : Effet de la colostomie sur les caractéristiques des composantes rapides de l'EMG colique normal.

	<u>Chiens intacts</u>			<u>Chiens colostomisés</u>		
	Asc.	Transv.	Desc.	Asc.	Transv.	Desc.
Activité rapide (% du temps)	41,5 ± 8,6 [†]			39,0 ± 7,1		
SSB (% du temps)	5,8 ± 2,1	11,0 ± 4,4	19,2 ± 6,9	3,3 ± 1,4	10,7 ± 5,1	15,9 ± 7,4
MSB (% du temps)	12,5 ± 7,8	30,5 ± 7,7	20,9 ± 5,5	15,4 ± 4,2	28,3 ± 7,0	31,7* ± 6,6
Durée des phases (mn)	4,9 ± 2,0	7,4 ± 3,8	12,7 ± 5,0	4,3 ± 3,1	6,9 ± 4,4	8,9 ± 5,2
Intervalle de récurrence (mn)	28,4 ± 9,0			26,5 ± 5,2		

† Valeurs moyennes ± écarts-types calculés sur des enregistrements de 8h chez 8 chiens intacts et 6 chiens colostomisés à jeun depuis 14 heures.

* Significativement différent (P ≤ 0,01) de la valeur correspondante chez l'animal intact

A. CONSTIPATION

Les symptômes de la constipation ont été observés à plusieurs reprises chez 7 animaux (4 intacts et 3 colostomisés) soumis à des régimes alimentaires exclusivement carnés : i.e. l'expulsion chez les colostomisés de 30 ± 7 g de selles fortement déshydratées par jour (32,6 % M.S. ; n = 20 expériences).

L'EMG colique est dominé par l'activité de type localisé (SSB) qui représente 41,6 % du temps d'enregistrement. A l'inverse, l'activité MSB (9,5%) est significativement réduite par rapport à l'animal normal (Fig. 34). Cette évolution inverse des 2 composantes de l'EMG rapide, aboutit à un rapport MSB sur SSB inférieur à 1, parallèlement à une augmentation significative du niveau d'activité de l'organe 51,1 % du temps d'enregistrement contre 39,0 % chez le témoin normal. Le niveau maximal est atteint cycliquement lors de l'occurrence de la phase régulière d'un complexe myoélectrique près de la jonction iléo-colique : les relations motrices persistent entre l'intestin grêle et le gros intestin, avec une riposte colique privilégiant l'activité SSB.

B. DIARRHÉE

Les perturbations de la motricité colique ne sont pas univoques et dépendent de la nature de la diarrhée.

1. La diarrhée par suralimentation aboutit à un accroissement significatif de l'expulsion de matières fécales fortement hydratées (183 ± 42 g par jour ; 11,4 % M.S. ; n = 16 expériences). Parallèlement, est enregistrée une augmentation du niveau d'activité rapide : 51,7 % du temps d'enregistrement où 47,6 % sont occupés par les MSB qui interviennent en longues périodes de plusieurs dizaines de minutes, notamment en rapport avec les MMC de l'iléon terminal. La composante SSB est fortement inhibée (4 % seulement du temps d'enregistrement) (Fig. 35A). Le rapport MSB sur SSB est toujours élevé et ce profil d'activité détermine des expulsions fécales très fréquentes chez le colostomisé.

2. La diarrhée profuse aux sennosides ($5 \text{ à } 20 \text{ mg.kg}^{-1} \text{ p.o.}$) administrés 14 heures avant l'expérience, se caractérise par une chute du niveau d'activité colique par rapport au témoin normal : 16,0 % contre 39,0 %. La quasi-totalité de cette activité est constituée par des MSB intervenant en salves très courtes, rapidement propagées, dont les principales sont liées à la phase régulière des complexes myoélectriques (Fig. 35B). Ce type d'activité détermine des expulsions aqueuses séquentielles ($51 \pm 36 \text{ g}$; 6,5 % M.S. ; $n = 2$ expériences). L'activité SSB est abolie pendant la phase aiguë du trouble et ne réapparaît qu'entre 24 et 36 heures après l'administration du laxatif.

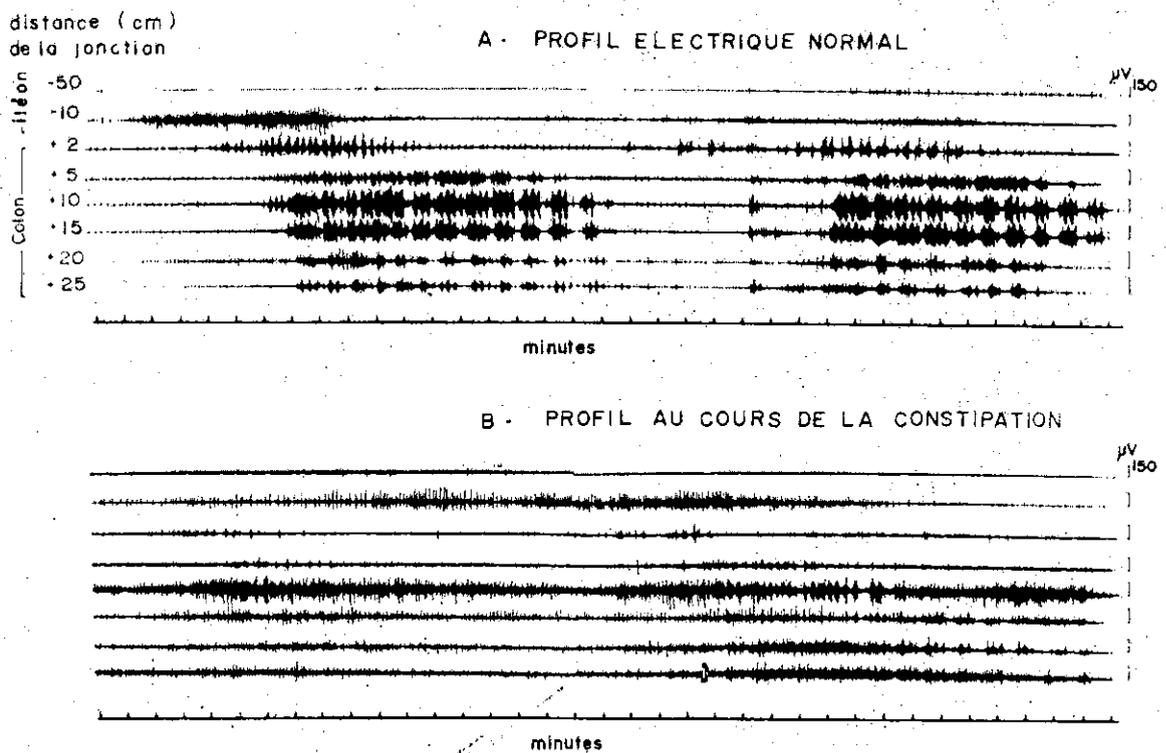


Fig. 34 : EMG colique normal (A) et au cours de la constipation (B)

- A) L'activité rapide MSB (20 à 40 % du temps) est organisée en un profil récurrent (16 à 18 mn par cycle) chez l'animal normal, tandis que les SSB apparaissent de manière aléatoire (8 à 15 % du temps).
- B) La constipation est marquée par une recrudescence de l'activité SSB (41 % du temps) et l'abolition du profil cyclique.

a) Chien normal : Le TTCM au cours de 38 expériences (minimum 5 par individu) est de 176 ± 52 mn (Fig. 36). Le nombre moyen de phases motrices (MSB essentiellement) entre l'injection du marqueur et le pic de concentration de PSP dans les fécès est de $10,1 \pm 3,2$ (extrêmes 6 et 15) tandis que 2 à 3 phases d'activité suffisent pour que des quantités significatives (+ de 5 %) de colorant apparaissent à la colostomie.

b) Chien constipé : Les animaux colostomisés ne présentent généralement qu'une constipation "légère" ou ralentissement du transit, le TTCM étant de 390 ± 75 mn (n = 20 expériences chez 3 chiens). Le profil d'activité, marqué par l'absence de phases récurrentes au profit d'une activité SSB quasi continue rend difficile l'appréciation du nombre de phases MSB entre l'injection et la sortie du marqueur.

c) Chien diarrhéique : La diarrhée due à la suralimentation soudaine s'accompagne d'un net raccourcissement du TTCM. Le marqueur apparaît dans les échantillons après 10 à 20 mn seulement et le pic de PSP après 28 ± 9 mn (n = 16 expériences). Des selles colorées sont excrétées de manière quasi continue pendant 1 heure environ en relation avec une activité MSB permanente.

La diarrhée aux anthraquinones correspond à une activité propagée particulière donnant les TTCM les plus courts : 11 ± 6 mn (n = 12 expériences). Après 30 à 45 mn (4 à 6 "chasses" MSB), la quantité de marqueur dans les selles est inférieure au seuil de 5 %.

De même, la recrudescence de l'activité SSB au cours de la constipation accompagnée d'une diminution de l'activité MSB, est associée aux temps de transit les plus longs (Tableau 12).

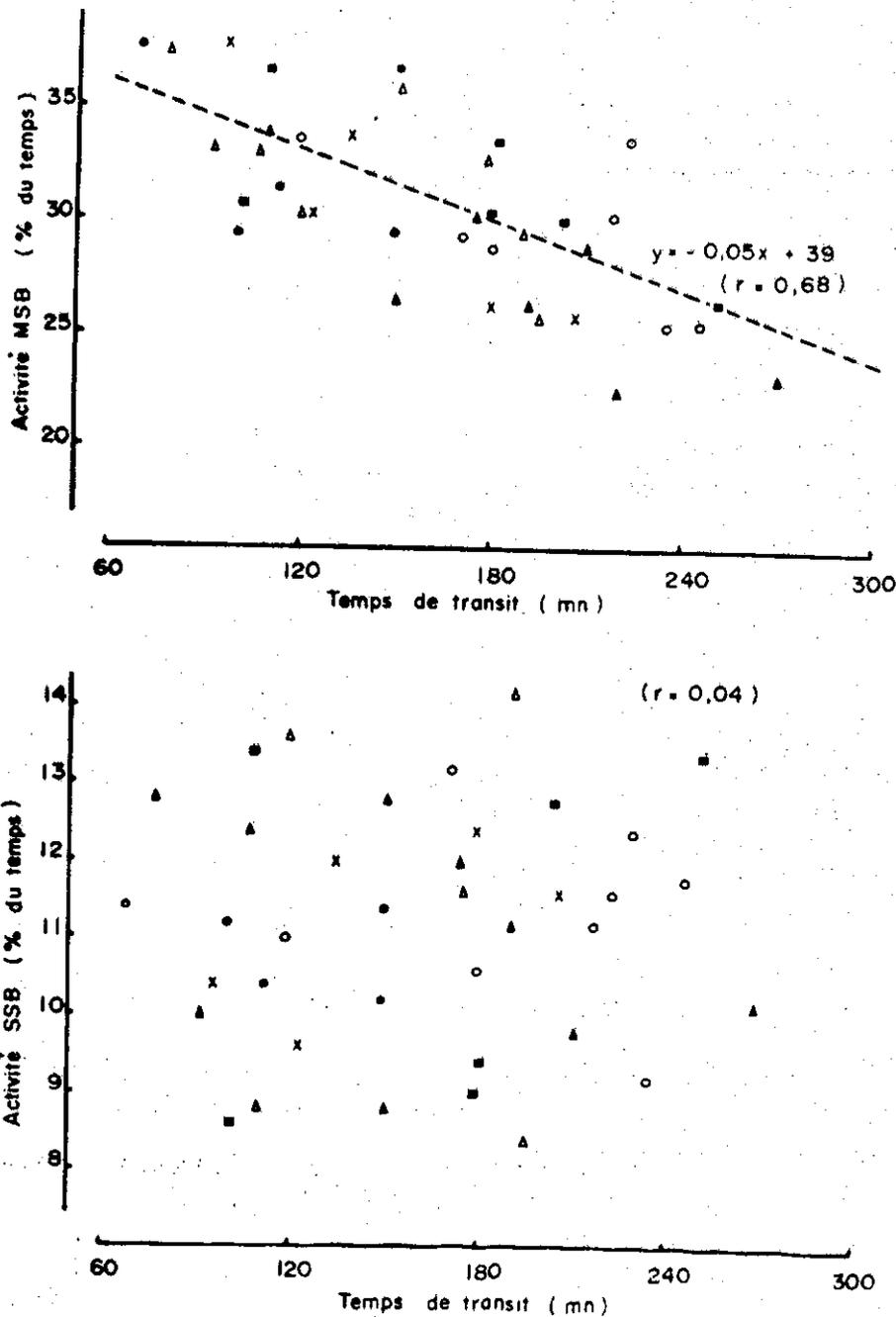


Fig. 37 : Relations motricité-transit chez l'animal normal

L'analyse quantitative de l'EMG colique révèle l'existence d'une corrélation négative : significative entre le pourcentage de présence de l'activité propagée (MSB) et le TTCM qui démontre le rôle propulsif direct de cette composante. Aucune relation n'est observée pour la composante localisée (SSB), ce qui démontre sa non-intervention dans le transit colique.

Une telle évolution de l'EMG colique au cours de troubles fonctionnels a été observée chez d'autres espèces animales et notamment chez l'homme par BUENO et al (1979) au moyen d'électrodes portées sur une sonde endoluminale et introduite par voie rectale (cf. Méthodes) : les SSB sont prépondérants dans les cas de constipation et souvent associés à des douleurs abdominales, tandis que des LSB (Longues salves de potentiels) sous forme de chasses rapides caractérisent certaines formes de diarrhées. De même chez le porc, l'EMG colique enregistré à l'aide d'électrodes intrapariétales, similaires à celles utilisées dans notre travail, privilégie une activité rapide de type SSB ($12-14 \text{ c. mn}^{-1}$) au cours de régimes pauvres en résidus indigestibles (Low Fiber Diet), tandis que de longues salves de potentiels réapparaissent dès le retour à une alimentation normale ou au cours de régimes enrichis en fibres (High Fiber Diet) (FIORAMONTI et BUENO, 1979).

La corrélation significative établie entre l'activité MSB et les TTCM chez l'animal normal étaye la comparaison entre ce type d'activité et les mouvements de masse péristaltiques (MSIEWICZ, 1975). Par contre, l'absence de corrélation significative entre la présence de SSB et le temps de rétention colique infirme le rôle de frein au transit (HOLDSTOCK et MSIEWICZ, 1970; WALLER, 1972), mais précise seulement la non-intervention des SSB dans la propulsion fécale.

En définitive, notre travail suggère l'existence de profils moteurs associés aux troubles fonctionnels coliques, pouvant évoluer de manière réversible. Ils se distinguent du profil moteur normal par l'exacerbation, ou l'enregistrement exclusif de l'une ou l'autre composante rapide : les MSB dans les cas de diarrhée, les SSB dans les cas de constipation.

RESUME ET CONCLUSIONS GENERALES

L'électromyogramme colique est caractérisé par la présence de deux types d'ondes lentes et de deux types d'activités rapides bien distincts, contrairement à l'intestin grêle où chacune des composantes de l'EMG est unique.

(1) Un rythme électrique de base de fréquence rapide (REB.R : 18 à 20 c.mn⁻¹) capté préférentiellement par des électrodes endoluminales et décrivant un gradient croissant le long de l'organe. Il peut être associé à une activité rapide sous forme de courtes salves de potentiels (1 à 2 s) : les SSB (Short Spike Bursts).

(2) Un rythme électrique de base de fréquence lente (REB.L : 5 c. mn⁻¹) dont l'enregistrement est privilégié par l'utilisation d'électrodes intrapariétales et qui ne présente ni gradient de fréquence, ni relation simple avec une activité rapide constituée de longues salves de potentiels propagés (4 à 40 s) : les MSB (Migrating Spike Bursts).

Les MSB associés à des mouvements pariétaux importants s'organisent en phases de 5 à 10 mn, propagées dans le sens péristaltique. Les SSB surviennent quant à eux, de façon aléatoire et ne provoquent pas de mouvements pariétaux : une origine profonde, à partir de la muscularis-mucosae a été proposée.

A plus long terme, la motricité colique propagée (MSB) présente un caractère cyclique qui répond à deux rythmes majeurs : un rythme iléo-dépendant, lié à l'occurrence des complexes myoélectriques, particulièrement net sur la partie ascendante ; un rythme autonome, caractérisé par l'apparition de phases motrices surnuméraires sur le côlon transverse. La perte du caractère cyclique qui caractérise la portion distale de l'organe, est liée à la recrudescence de l'activité localisée (SSB).

Notre travail définit le profil moteur colique normal à l'instar de l'intestin grêle, comme la récurrence cyclique chez l'animal à jeun de phases motrices propagées (MSB 5 à 20 mn par cycle) et l'apparition plus aléatoire d'activité localisée (SSB). Une réponse motrice biphasique (réponses primaire pendant quelques minutes et secondaire pendant plusieurs heures) caractérise le profil moteur postprandial partagé entre les activités MSB et SSB.

La régulation de ce profil, et notamment des parts respectives des MSB et des SSB, est sous la dépendance de facteurs alimentaires mettant en jeu des mécanismes neuro-humoraux. Les facteurs hormonaux sont complexes et ne semblent pas spécifiques du côlon, dans la mesure où ils ne favorisent aucun des deux types de motricité, excepté l'insuline pour laquelle des relations étroites avec la motricité, notamment MSB ont été mises en évidence et le glucagon qui semble spécifiquement inhibiteur. De même les facteurs nerveux se révèlent complexes : le nerf vague semble cependant jouer le rôle excitomoteur majeur,

lors de l'ingestion du repas mais aussi dans la défécation où il interviendrait parallèlement au nerf pelvien dans la synchronisation des phases de MSB. En outre, des mécanismes nerveux sont mis en jeu lors de la dilatation pariétale par le contenu et déterminent l'apparition d'activité MSB, tandis que l'état de vacuité relative de l'organe favorise l'activité SSB.

Cet aspect est en relation avec les caractéristiques physico-chimiques de la ration alimentaire: les régimes riches en résidus indigestibles (son, cellulose, ...) augmentant le volume du contenu colique et partant favorisent les MSB, à l'inverse, les régimes hautement digestibles (viandes, lait) privilégient les SSB en diminuant le volume des digesta. Il se trouve exacerbé lors de troubles fonctionnels qui peuvent être provoqués par l'administration de régimes expérimentaux. Ainsi, les caractères phasique et cyclique induits par l'alimentation standard et la présence de MSB et de SSB sont caractéristiques d'un fonctionnement colique normal. Un excès d'apport en un régime riche en résidus indigestibles abolit ces caractères au profit d'une hyperactivité MSB et d'un transit accéléré, caractéristiques d'une diarrhée par suralimentation. Inversement, une alimentation hautement digestible est à l'origine d'une hyperactivité SSB et d'un transit colique ralenti et donc d'une forme de constipation. Il est conclu que les MSB sont directement impliqués dans le transit des digesta tandis que les SSB n'ont pas de rôle propulsif.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADLER H.F., ATKINSON A.J., IVY A.C. - A study of the motility of human colon : an explanation of dysynergia of the colon or of the "instable colon". Am. J. dig. Dis. , 1941, 8, 197-202.
- ALVAREZ W.C. - The ileo caecal sphincter:In : "An Introduction to Gastroenterology", Hoeber ed. New York, 1948, 548-563
- ALVAREZ W.C., FREDDLANDER B.L. - The rate of progress of food residues through the bowel. J. Am. vet. med. Ass., 1924, 83, 576-580.
- ALVAREZ W.C., STARKWEATHER E. : The motor functions of the caecum. Am. J. Physiol. 1918, 46, 563-579.
- AUFFRAY P., MARTINET J., RERAT A. : Quelques aspects du transit gastrointestinal chez le porc. Annls. Biol. anim. Biochim. Biophys., 1967, 7, 261-279.
- BALFOUR T.W., HARDCASTLE J.D. : The myoelectrical activity of the canine ileo-caecal region. The response to feeding and gastrointestinal hormones. In "proceedings of the Fifth International Symposium on Gastrointestinal Motility" G. Vantrappen ed., Herentals, 1975, 374-379.
- BALFOUR T.W., HARDCASTLE J.D. : The identification of an electrically silent zone at the ileocaecocolic junction. In "Gastrointestinal motility in health and disease" H.L. Duthie ed., Lancaster, 1978, 407-408 (abstract).
- BARREIRO M.A., MCKENNA R.D., BECK I.I. - Determination of transit time in the human jejunum in the simple injection indicator-dilution technique. Am. J. dig. Dis., 1968, 3, 222-232.
- BASS P., WILEY J.N. : Electrical and extraluminal contractile force activity of the duodenum of the dog. Am. J. Dig. Dis., 1965, 10, B3-200.
- BASSETT J.M., THORBURN G.D. : The regulation of insulin secretion by the ovine foetus in utero. J. Endocr., 1971, 50, 59-73.
- BAYLISS W.M., STARLING E.H. : The movements and innervation of the large intestine J. Physiol. (Lond.), 1900, 26, 107-118.

- BOWES K.L., SHEARIN N.L., KINGMA Y.J., KOLES Z.J. : Frequency analysis of electrical activity in dog colon. In "Gastrointestinal motility in health and disease" H.L. Duthie éd., Lancaster, 1978, 251-269.
- BUENO L., ESPINASSE J., RUCKEBUSCH Y., BEZILLE P. : Reorganisation du profil moteur de l'intestin par l'association α -tocopherol-Selenium Rev. Med. Vet. 1976, 27, 615-629.
- BUENO L., FIORAMONTI J., FREXINOS J., COULON P. : An evaluation of colonic myoelectrical activity in health and functional diseases. Gut, 1979, (Soumis pour publication).
- BUENO L., FIORAMONTI J., RUCKEBUSCH Y. - Rate of flow of digesta and electrical activity of the small intestine in dogs and sheep. J. Physiol. (Lond.), 1975, 249, 69-85.
- BUENO L., GARCIA-VILLAR R., RUCKEBUSCH Y. : Activité électrique du côlon chez le chien éveillé. C.R. Acad. Sc., 1977, 16, 1463-1466.
- BUENO L., RUCKEBUSCH M. - Insulin and jejunal electrical activity in dogs and sheep. Am. J. Physiol., 1976, 230, 1538-1544.
- BUENO L., RUCKEBUSCH Y. : The cyclic motility of the omasum and its control in sheep. J. Physiol. (Lond.), 1974, 238, 295-312.
- BULBRING E., BURNSTOCK G., HOLMAN M.E. : Excitation and conduction in the smooth muscle of the isolated taenia coli of the guinea pig. J. Physiol. (Lond.), 1958, 142, 420-
- BURKITT D.P. - A deficiency of dietary fibre may be one cause of certain colonic and venous disorders. Am. J. dig. Dis., 1976, 21, 104-110.
- BURKITT K.P., WALKER A.R.P., PAINTER N.S. - Effect of dietary fibre on stools and transit times and its role in the causation of disease. Lancet, 1972, 2, 1408-1417.
- CANNON W.B. : The movements of the intestines studied by means of the röntgen rays. Am. J. Physiol., 1901, 6, 251-
- CAPRILLI R., ONORI L. - Origin, transmission and ionic dependence of colonic electrical slow waves. Scand. J. Gastroenterol., 1972, 7, 65-74.

- CAPRILLI R., ONORI L., TONINI M., ZAPPONI G. - Slow waves and mechanical activity in cat colon circular muscle. *Rendic. R. Gastroenterol.*, 1970, 2, 83-89.
- CAPRILLI R., VERNIA P., FRIERI G., MELCHIORRI P. - The electrical rhythms in the colon. *Rendic. Gastroenterol.*, 1975, 7, 65-66.
- CAREY E.J. : Studies on the structure and function of the small intestine. *Anat. Rec.*, 1921, 21, 189-215.
- CHAUDHARY N.A., TRUELOVE S.C. - Human colonic motility : a comparative study of normal subjects, patients with ulcerative colitis and patients with the irritable colon syndrome.
 I. Resting patterns of motility. *Gastroenterology*, 1961, 40, 1-18.
 II. The effect of prostigmin. *Gastroenterology*, 1961, 40, 19-26.
 III. Effects of emotions. *Gastroenterology*, 1961, 40, 26-36.
- CHEN W.F., PATCHEFKY A.S., GOLDSMITH M.S. - Colonic protection from dimethylhydrazine by a high fiber diet. *Surg. Gynecol. Obst.*, 1978, 147, 503-506.
- CHOWDHURY A.R., LORBER S.H. : Effects of glucagon and secretin on food- or morphine-induced motor activity of the distal colon, rectum and anal sphincter. *Am. J. Dig. Dis.*, 1977, 22, 775-780.
- CHRISTENSEN J. - Myoelectric control of the colon. *Gastroenterology*, 1975, 68, 601-609.
- CHRISTENSEN J. : Colonic motility ; In "Gastrointestinal motility in health and disease" H.L. Duthie ed., Lancaster, 1978, 367-377.
- CHRISTENSEN J., ANURAS S., HAUSER R.L. - Migrating spike bursts and electrical slow waves in the cat colon : effect of sectioning. *Gastroenterology*, 1974, 66, 240-247.
- CHRISTENSEN J., CAPRILLI R., LUND G.F. - Electric slow waves in circular muscle of cat colon. *Am. J. Physiol.*, 1969, 217, 771-776.
- CHRISTENSEN J., WEISBRODT N.W., HAUSER R.L. : Electrical slow wave of the proximal colon of the cat in diarrhea. *Gastroenterology*, 1972, 62, 1167-1173.
- CIVALERO L.A., KANTELIUS M., NILSSON B.Y. : Simultaneous recording of gastric and duodenal electrical activity. *Scand. J. Gastroent.*, 1978, 13, 459-463.

- CODE C.F., HIGHTOWER N.C., MORLOCK C.G. - Motility of the alimentary canal in man. *Am. J. Med.*, 1952, 13, 328-351.
- CODE C.F., MARLETT J.A. : The interdigestive myoelectric complex of the stomach and small bowel in dogs. *J. Physiol. (Lond.)*, 1975, 246, 283-309.
- COHEN S., HARRIS L.D., LEVITAN R. - Manometric characteristics of the human ileocecal junctional zone. *Gastroenterology*, 1968, 54, 72-75.
- CONNELL A.M. : The motility of the pelvic colon. I. Motility in normals and in patients with asymptomatic duodenal ulcer. *Gut*, 1961, 2, 175-185.
- CONNELL A.M. - The motility of the pelvic colon II. Paradoxical motility in diarrhoea and constipation. *Gut*, 1962, 3, 342-348.
- CONNELL A.M. - Motor actions of the large bowel. In : *Handbook of Physiology*, Vol. 6, Sect. 6 : Alimentary Canal, C.F. Code ed., Washington D.C., 1968.
- CONNELL A.M., FRANKEL H., GUTTMAN L. : The motility of the pelvic colon following complete lesions of the spinal cord. *Paraplegia*, 1963, 1, 98-104.
- CONNELL A.M., TEXTER E.C., VANTRAPPEN G. : Classification and interpretation of motility records. *Am. J. Dig. Dis.*, 1965, 10, 481-483.
- COUTEAUX R., TAXI J. - Recherches histochimiques sur la distribution des activités cholinestérasiques au niveau de la synapse myoneurale. *Arch. Anat. Microb. Exp.*, 1952, 41, 352-392.
- COUTURIER D., ROZE C., COUTURIER-TURPIN M.H., DEBRAY C. : Electromyography of the colon in situ : an experimental study in man and in the rabbit. *Gastroenterology*, 1969, 56, 301-307.
- CUMMINGS J.H. - Dietary fibre. *Gut*. 1973, 14, 69-81.
- CUMMINGS J.H., BRANCH W., JENKINS D.J.A., SOUTH GATE D.A.T., HOUSTON H., JAMES W.P.T. colonic response to dietary fibre from carrot, cabbage, apple, bran and guar gum. *Lancet*, 1978, 1, 5-9.
- DANIEL E.E., CHAPMAN K.M. : Electrical activity of the gastrointestinal tract as an indication of mechanical activity. *Am. J. Dig. Dis.*, 1963, 8, 54-102.

- DE GROAT W.C., KRIER J. - An electrophysiological study of the sacral parasympathetic pathway to the colon of the cat. *J. Physiol. (Lond.)*, 1976, 260, 425-445.
- DE GROAT W.C., KRIER J. - The sacral parasympathetic reflex pathway regulating colonic motility and defaecation in the cat. *J. Physiol. (Lond.)*, 1978, 276, 481-500.
- DIAMANT N.E., BORTOFF A. : Nature of the intestinal slow wave frequency gradient. *Am. J. Physiol.*, 1969, 216, 301-307.
- DINOSO V.P., MESHKINPOUR H., LORBER S.H., GUTIERREZ J.G., CHEY W.Y. - Motor responses of the sigmoid colon and rectum to exogenous cholecystokinin and secretin. *Gastroenterology*, 1973, 65, 438-444.
- ELLIOTT T.R. : On the innervation of the ileo-colic sphincter. *J. Physiol. (Lond.)*, 1904, 31, 157-168.
- ELLIOTT T.R., BARCLAY-SMITH E. : Antiperistalsis and other muscular activities of the colon. *J. Physiol. (Lond.)*, 1904, 31, 272-304.
- EL SHARKAWI T.Y. : Electrophysiological control of motility in canine colon. In: "Gastrointestinal motility in health and disease" H.L. Duthie ed., Lancaster, 1978, 387-398.
- FIORAMONTI J. : Recherches sur la motricité caecale chez le lapin. These Doctorat 3^e cycle, Toulouse, 1974.
- FIORAMONTI J., BUENO L. : Motor activity in the large intestine of the pig related to dietary fibre and retention time. *Br. J. Nutr.*, 1979 (sous presse).
- FLECKENSTEIN P. : Migrating electrical spike activity in the fasting human small intestine. *Am. J. Dig. Dis.*, 1978, 23, 769-780.
- FLORKIN M., STOTZ E.H. - "Comprehensive biochemistry enzyme nomenclature." Elsevier Publ., New York, 1964, 76.
- GARDETTE B., CONELLA J. - Etude électromyographique in vivo de la commande nerveuse orthosympathique du côlon chez le chat. *J. Physiol., Paris*, 1974, 68, 671-692.

- GARRY R.C. : The movements of the large intestine. *Physiol. Rev.*, 1934, 14, 103-132.
- GAZET J.C., JARRETT R.J. - The ileo-caeco-colic sphincter : studies in vitro in man, monkey, cat and dog. *Br. J. Surg.*, 1964, 51, 368-370.
- GILLESPIE J.S. : Spontaneous mechanical and electrical activity of stretched and unstretched intestinal smooth muscle cells and their response to sympathetic nerve stimulation. *J. Physiol. (Lond.)*, 1962, 162, 54-75.
- GILLESPIE J.S., The electrical and mechanical responses of intestinal smooth muscle cells to stimulation of their extrinsic parasympathetic nerves. *J. Physiol. (Lond.)*, 1962, 162, 76-92.
- CONELLA J., GARDETTE B. - Etude électromyographique in vivo de la commande nerveuse extrinsèque parasympathique du côlon. *J. Physiol., Paris*, 1974, 68, 395-413.
- GROSSMAN M.A.- Gastrointestinal hormones : spectrum of actions and structure activity relations. In : *Endocrinology of the Gut*, W.Y. Chey éd., 1974, 65-75.
- GUENAUX G., VASSELLE P. : La durée de transit intestinal chez l'individu normal. *Bull. Soc. Electroradiol. Med. France*, 1938, 26, 319-326.
- HARDCASTLE J.D., MANN C.V. - Study of large bowel peristalsis. *Gut*, 1968, 9, 512-520.
- HEDING L.G. : Radioimmunochemical determination of pancreatic and gut glucagon in plasma. *Diabetologia*, 1971, 7, 10-19.
- HERTZ A.F. - The ileo-caecal sphincter. *J. Physiol. (Lond.)*, 1913, 47, 54-60.
- HINRICHSSEN J., IVY A.C. - Studies on the ileocaecal sphincter of the dog. *Am. J. Physiol.*, 1931, 96, 494-507.
- HINTON J.M., LENNARD-JONES J.E., YOUNG A.C. - A new method for studying gut transit times using radio-opaque markers. *Gut*, 1969, 10, 842-847.
- HOFFMANN W.S. : A rapid photoelectric method for determination of glucose in blood and urine. *J. Biol. Chem.*, 1937, 120, 51-55.

- HOLDSTOCK D.J., MISIEWICZ J.J. - Factors controlling colonic motility ; colonic pressures and transit after meals in patients with total gastrectomy. *Gut*, 1970, 11, 100-110.
- HOLDSTOCK D.J., MISIEWICZ J.J., SMITH T., ROWLANDS E.N. - Propulsion in the human colon and its relationship to meals and somatic activity. *Gut*, 1970, 9, 91-99.
- HOWARD E.R., GARRETT J.R. - The intrinsic myenteric innervation of the hind-gut and accessory muscles of defaecation in the cat. *Z. Zellforsch.*, 1973, 136, 31-44.
- HULTEN L. - Extrinsic nervous control of colonic motility and blood flow. *Acta Physiol. Scand.*, 1969, Suppl. 335, 1-116.
- HURST A.F. - "Constipation and allied intestinal disorders", 2è édit., Frowde éd. Londres, 1919.
- IRWIN D.A. - The anatomy of Auerbach's plexus. *Am. J. Anat.*, 1931, 49, 141-151.
- JARRETT R.J., GAZET J.C. - Studies in vivo of the ileo-caeco-colic sphincter in the cat and dog. *Gut*, 1966, 7, 271-275.
- KELLEY M.L., GORDON E.A., DEWEESE J.A. - Pressure studies of the ileo-colonic junctional zone of dogs. *Am. J. Physiol.*, 1965, 209, 333-339.
- KELLEY M.L., GORDON E.A., DEWEESE J.A. - Pressure response of canine ileo-colonic junctional zone to intestinal distension. *Am. J. Physiol.*, 1966, 211, 614-618.
- KIRWAN W.D., SMITH A.N. - Postprandial changes in colonic motility related to serum gastrin levels. *Scand. J. Gastroent.*, 1976, 11, 145-149.
- KOELLE G.B., FRIEDENWALD J.S. - A histochemical method for localizing cholinesterase activity. *Proc. Soc. exp. Biol. N.Y.*, 1949, 70, 617-622.
- LABAYLE D., MODIGLIANI R., MATUCHANSKY C., RAMBAUD J.C., BERNIER J.J. - Diarrhée avec accélération du transit intestinal. *Gastroentérol. clin. biol.*, 1977, 1, 231-242.

- LABO G., LANFRANCHI G.A., MARZIO L., CORTINI C., TRENTO L. : Effet de la dopamine sur la motilité du côlon sigmoïde chez l'homme. Arch. Fr. Mal. App. Dig., 1976, 64, 347-352.
- LATOURE A. : Un dispositif simple d'analyse quantitative de l'électromyogramme intestinal chronique. Ann. Rech. Veter., 1973, 4, 347-353.
- LATOURE A. - Microprocessed analysis of colonic myoelectrical data in the dog and the human, 1978 (résultats non publiés).
- LEARMONTH J.R., MARKOWITZ J. - Studies on the innervation of the large bowel. The influence of lumbar colonic nerves on the distal part of the colon. Ani. J. Physiol., 1930, 94, 501-504.
- LINKENS D.A., TAYLOR I., DUTHIE H.L. : Mathematical modelling of the colorectal myoelectrical activity in humane. IEEE Trans. Biomed. Eng. , 1976, BME 23, 101-110.
- LINKENS D.A. - Colonic electrical activity and frequency multiplication in coupled non-linear oscillators. J. Physiol. (Lond.), 1978, 276, 37-38 (Abstract).
- MASLENNIKOVA L.D. - On the relation between the motor function of the intestine and the gradient of its nervous elements. Bull. exp. Biol. Med., 1962, 52, 972-980.
- MATSUMOTO H., BABA E., ISHIKAWA H. : Studies on bacterial flora in the alimentary canal of dogs. Jap. J. Vet. Sci., 1972, 34, 255-261.
- MATZKIES F., BERG G. - Dietary fiber syndrome as the cause of disease in civilised societies (Review). Acta hepato-gastroent., 1978, 25, 402-407.
- MILLER M.E., CHRISTENSEN G.C., EVANS H.E. : "Anatomy of the dog" W.B. Saunders ed., Philadelphia, 1964.
- MSIEWICZ J.J. - Colonic motility. Gut, 1975, 16, 311-314.
- MISIEWICZ J.J., WALLER S.L., KILEY N., HORTON E.N. - Effect of oral prostaglandin E₁ on intestinal transit in man. Lancet, 1969, 1, 648-651.
- MIZHOROKOVA Z., PAPASOVA M. - Unified rhythm of the slow wave of the small and large intestines in the ileocecal region. C. r. Acad. Bulg. Sci., 1977, 29, 1535-1538.

- MULINOS M.G. : The value of selective drugs in the treatment of constipation. Rev. Gastroenterol., 1935, 2, 292-301.
- NETTER F.H. : The autonomic nervous system. In "The Ciba collection of medical illustrations. Vol.I : Nervous System" E. Oppenheimer ed. New York, 1962.
- PAHLIN P.E., KEWENTER J. - Reflexogenic contraction of the ileo-cecal sphincter in the cat following small or large intestinal distension. Acta physiol. Scand., 1975, 95, 126-132.
- PAHLIN P.E., KEWENTER J. - Sympathetic nervous control of the ileocecal sphincter. Am. J. Physiol., 1976, 231, 296-305.
- PROVENZALE L., PISANO M. : Methods for recording electrical activity of the human colon. Am. J. Dig. Dis., 1971, 16, 712-722.
- RAIFORD T., MULINOS M.G. : The myenteric reflex as exhibited by the exteriorized colon of the dog. Am. J. Physiol., 1934, 110, 129-
- RENDELMAN D.F., ANTHONY J.E., DAVIS J.C., BUENGER R.E. - Reflux pressure studies in the ileocaecal valve of dogs and humans. Surgery, 1958, 44, 640-643.
- ROSTAD H. : Colonic motility in the cat.
 I. Extraluminal strain gage technique
 II. Extrinsic nervous control
 III. Influence of hypothalamic and mesencephalic stimulation
 IV. Peripheral pathways mediating the effects
 V. Influence of telencephalic stimulation and peripheral pathways
 Acta. Physiol. Scand., 1973, 89, 79-131.
- RUCKEBUSCH Y. : The electrical activity of the digestive tract of the sheep as an indication of the mechanical events in various regions. J. Physiol. (Lond.), 1970, 210, 857-882.
- RUCKEBUSCH Y. : L'électromyographie globale des muscles lisses à partir d'électrodes chroniques intrapariétales souples. Rev. Méd. Veter., 1973, 124, 1407-1434.
- RUCKEBUSCH Y. : "Physiologie, Pharmacologie, Therapeutique animales". Maloine éd. Paris, 1977.
- RUCKEBUSCH Y. : Elektromyographische Analyse der Dunndarmmotorik bei Haustieren. Zbt. Vet. Med., 1977, 24, 1-12.

- RUCKEBUSCH Y., BUENO L. : Electrical activity of the ovine jejunum and changes due to disturbances. *Am. J. Dig. Dis.*, 1975, 20, 1027-1034.
- RUCKEBUSCH Y., FIORAMONTI J. : The fusus coli of the rabbit as a pace-maker area *Experientia*, 1976, 32, 1023-1024.
- RUCKEBUSCH Y., TSIAMTAS C., BUENO L. : The intrinsic electrical activity of the ruminant stomach. *Life Sciences*, 1972, 11, 55-64.
- SANTINI R. - Recherche des facteurs biochimiques et morphologiques impliqués dans le déterminisme des activités digestives motrices. Thèse Doct. Sci. Nat., Lyon, 1974.
- SARNA S.K., DANIEL E.E., KINGHA Y.J. : A matrix of coupled relaxation oscillators as a model for the pacesetter activity of the stomach. *Gastroenterology*, 1971, 60, 800-812.
- SAUNDERS J.H.B., THJODLEIFSSON B., WORMSLEY K.G. : Effects of intraduodenal magnesium sulphate on pancreas and gallbladder in man. *Gut*, 1976, 17, 435-438.
- SMITH R.H. - Passage of digesta through the calf abomasum and small intestine. *J. Physiol. (Lond.)*, 1964, 172, 305-320.
- SNAPE W.J., CARLSON G.M., COHEN S. - Colonic myoelectric activity in the irritable bowel syndrome. *Gastroenterology*, 1976, 70, 326-330.
- SNAPE W.J., CARLSON G.M., COHEN S. - Human colonic myoelectrical activity in response to prostigmine and the gastrointestinal hormones. *Am. J. Dig. Dis.*, 1977, 22, 881-887.
- SNAPE W.J., CARLSON G.M., MATARAZZO S.A., COHEN S. : Evidence that abnormal myoelectrical activity produces colonic motor dysfunction in the irritable bowel syndrome. *Gastroenterology*, 1977, 72, 383-387.
- SPRIGGS E.A., CODE C.F., BARGEN J.A., CURTISS R.K., HIGHTOWER N.C. - Motility of the pelvic colon and rectum of normal persons and patients with ulcerative colitis. *Gastroenterology*, 1951, 19, 480-491.
- STEWART J.J., BASS P. : Effect of ricinoleic and oleic acids on the digestive contractile activity of the canine small and large bowel. *Gastroenterology*, 1976, 70, 371-376.

- SUMMERS R.W., HELM J., CHRISTENSEN J. - Intestinal propulsion in the dog. Its relation to food intake and the migratory myoelectric complex. *Gastroenterology*, 1976, 70, 753-758.
- SZURSZEWSKI J.H. - Migrating electric complex of the canine small intestine. *Am. J. Physiol.*, 1969, 217, 1757-1763.
- TANSY M.F., KENDALL F.M., MACKOWIAK R.C., MURPHY J.J. - Vagosympathetic segmenting reflexes in the ascending colon of the dog. *J. Surg. Res.*, 1972, 3, 102-108.
- TANSY M.F., KENDALL F.M., MURPHY J.J. - A pharmacologic analysis of the gastroileal and gastrocolic reflexes in the dog. *Surg. Gynecol. Obstet.*, 1972, 135, 763-768.
- TANSY M.F., KENDALL F.M., MURPHY J.J. - The reflex nature of the gastrocolic propulsive response in the dog. *Surg. Gynecol. Obstet.*, 1972, 135, 404-410.
- TAYLOR J., SMALLWOOD R., DUTHIE H.L. : Myoelectrical activity in the rectosigmoid in man. "Proceedings from the IVth Int. Symp. on Gastrointestinal motility", EE. DANIEL ed., Vancouver, 1973, 109-119.
- TAYLOR I., DUTHIE H.L., SMALLWOOD R., BROWN B.H., LINKENS D. - The effect of stimulation on the myoelectrical activity of the rectosigmoid in man. *Gut*, 1974, 5, 599-607.
- TEMPLETON R.D., LAWSON H., Studies in the motor activity of the large intestine. Part I : Normal motility in the dog, recorded by tandem balloon method. *Am. J. Physiol.*, 1931, 96, 667-676.
- THOMPSON W.G. : Constipation and catharsis. *CMA journal*, 1976, 114, 927-931
- TÖNNIS W. : Die Funktion der Valvula ileocecalis. *Pfluegers Arch.*, 1924, 96, 477-482.
- TRUELOVE S.C. - Movements of the large intestine. *Physiol. Rev.*, 1966, 46, 457-512.
- VAISSAIRE J.P. : "Le chien, animal de laboratoire" Vigot frères éd., Paris, 1972.
- VANASIN B., USTACH T.J., SCHUSTER R. : Motor and electrical activity in human colon in vitro and in vivo. *Gastroenterology*, 1971, 60, 728 (Abstract).
- VIGROUX Ph. - Recherches sur la motricité caecale chez le cheval. Thèse Doct. 3e cycle, Toulouse, 1976.

- WANGEL A.G., DELLER D.J. : Intestinal motility in man. III. Mechanisms of constipation and diarrhea with special reference to the irritable colon syndrome. *Gastroenterology*, 1965, 48, 69-84.
- WALLER S.L. - Differential measurement of small and large bowel transit times in constipation and diarrhea : a new approach. *Gut*, 1975, 16, 372-378.
- WALLER S.L., MSIEWICZ J.J., KILEY N. - Effect of eating on motility of the pelvic colon in constipation or diarrhoea. *Gut*, 1972, 13, 805-811.
- WEISBURGER J.H. - Colon carcinogens, their metabolism and mode of action. *Cancer*, 1971, 28, 60-69.
- WIENBECK M., KREUZPAINTNER G. : Circadian rhythm of colonic motility in the cat. *Res. Exp. Med.*, 1976, 169, 83-89.
- WIENBECK M., JANSSEN H., KREUZPAINTNER G. : Nycthemeral variation of ileocolic myoelectrical activity in the cat. In "Gastrointestinal Motility in health and disease". H.L. Duthie ed. 1978, 399-404.
- WIENBECK M., CHRISTENSEN J., WEISBRODT N.W. - Electromyography of the colon in the unanesthetized cat. *Am. J. Dig. Dis.*, 1972, 17, 356-362.
- WIENBECK M. - The electrical activity of the cat colon in vivo. I. The normal electrical activity and its relationship to contractile activity. *Res. Exp. Med.*, 1972, 158, 268-279.
- WINGATE D.L., THOMAS R., THOMPSON H.H., PEARCE E.A., HUTTON M., MORRIS J.R. : Le glucagon, un stimulant important de la motricité intestinale. *Gastroenterol. Clin. Biol.*, 1978, 2, 224-225.
- WOLF S. - The central nervous system regulation of the colon. *Gastroenterology*, 1966, 51, 810-822.
- WOLFF H.G. : "Feelings and emotions" M.L. Reymert ed., New York, 1950.
- WOOD J.D. - Neurophysiology of Auerbach's plexus and control of intestinal motility. *Physiol. Rev.*, 1975, 55, 307-324.
- YOUMANS W.B. : The intestino-intestinal inhibitory reflex. *Gastroenterology*, 1944, 3, 114-123.
- ZIERLER K.L.A. : A simplified explanation of the theory of indicator-dilution for measurement of fluid flow and volume, and other distributive phenomena. *Bull. Johns Hopkins Hosp.*, 1958, 103, 199-205.