

## Mélange et propulsion du contenu du réticulo-rumen \*

R Baumont <sup>1\*\*</sup>, AG Deswysen <sup>2</sup>

<sup>1</sup> INRA Centre de recherches de Clermont-Ferrand, station de recherches sur la nutrition des herbivores, Theix, 63122 Saint-Genès-Champanelle, France;

<sup>2</sup> Faculté des sciences agronomiques, université catholique de Louvain-la-Neuve, Belgique

(Reçu le 8 janvier 1991; accepté le 25 mars 1991)

**Résumé** — L'ingestion et la digestion par les ruminants de fourrages grossiers impliquent des interactions complexes entre les composants du fourrage, les microbes du réticulo-rumen (RR) et son activité motrice. La digestion dans le RR nécessite une activité intense de comminution des particules alimentaires, de mélange et de propulsion des digesta. La répétition régulière des cycles moteurs du RR toutes les 50 à 70 s soumet les digesta à un régime cohérent de mouvements. Les particules se répartissent selon leur densité fonctionnelle qui dépend de la densité de la structure végétale de la particule, du liquide qu'elle contient ainsi que des gaz, donc de son degré de fermentation. Un amas enchevêtré de grandes particules de faible densité occupe le sac dorsal et la partie supérieure du sac ventral du rumen et séquestre une partie des petites particules de densité élevée. Pressé par les contractions, cet amas se comporte comme un éponge filtrante et laisse passer dans le fond du sac ventral un liquide contenant des particules fines de densité élevée qui passe ensuite dans le réseau et s'évacue par l'orifice réticulo-omasal (ORO). La mastication mérycique réduit la taille des particules, élimine les gaz qu'elles contiennent et contribue à séparer les particules de faible densité peu fermentées des résidus plus lourds. Le transit des digesta, permis par l'ouverture de l'ORO au moment de la seconde phase de la contraction réticulaire, est fortement sélectif. L'effluent ne contient pas de particules de taille supérieure à 2 mm chez les ovins et à 4 mm chez les bovins, en raison de la flottaison de celles-ci, d'une auto-filtration du contenu au moment du passage par l'ORO et peut-être de reflux. En définitive, l'activité contractile du RR, en assurant un brassage permanent des digesta et en contrôlant l'évacuation des gaz ainsi que le transit des digesta vers l'aval du tube digestif, permet l'homéostasie du milieu ruminal nécessaire aux fermentations. Les caractéristiques des particules ingérées, la vitesse de réduction de leur taille et d'augmentation de leur densité, la consistance des digesta et l'intensité des stimuli exercés sur la paroi sont autant de facteurs qui dépendent de la nature de l'aliment et du niveau d'ingestion. Ces facteurs, par des mécanismes pas encore tous parfaitement connus et/ou quantifiés, influent sur l'efficacité du mélange et de la propulsion du contenu du RR et donc sur le temps de séjour de l'aliment dans le RR ainsi que sur son utilisation digestive. L'évolution des ruminants au cours des temps s'est orientée vers une capacité croissante à digérer les parois végétales grâce à l'augmentation du volume du RR. Il subsiste parmi les ruminants actuels des degrés plus ou moins poussés d'évolution. Les ovins et les bovins appartiennent au groupe des brouteurs qui est le plus évolué. Les différences d'anatomie et de mécanisme de transfert du contenu réticulo-ruminal observées entre espèces, races et individus d'une même race expliquent partiellement les différences d'utilisation digestive et donc d'in-

\* Rapport de synthèse présenté lors des VI<sup>es</sup> Journées des Recherches sur l'Alimentation et la Nutrition des Herbivores organisées par l'Institut National de la Recherche Agronomique Paris, 21-22 mars 1990.

\*\* Correspondance et tirés à part

gestion et de comportement alimentaire. Ces différences semblent être dictées génétiquement et utilisables pour la sélection d'animaux à meilleure efficacité de production.

#### **réticulo-rumen / motricité / contenu digestif / transit / ruminant**

**Summary** —*The mixing and propulsion of reticulo-ruminal content. Roughage intake and digestion by ruminants involve complex interactions between the roughage constituents, the micro-organisms in the reticulo-rumen (RR) and its motility. Ruminant digestion requires intense activity, ie comminution of feed particles and mixing and propulsion of digesta. The regular repetition of the contraction sequences in the RR every 50 to 70 s subjects the digesta to a consistent pattern of movements. The particles are distributed according to their functional density which depends on the density of the plant structure of the particle, the liquid inside the particle and also the gas, ie on the degree of particle fermentation. An interwoven mat of large low-density particles fills the dorsal sac and the top of the ventral sac of rumen. This mat traps part of the small high density particles. Squeezed by the contractions, the interwoven mat acts like a filter and lets a liquid containing small particles of high density pass into the bottom of the ventral sac. This liquid then flows into the reticulum and passes through the reticulo-omasal orifice (ROO). Chewing during rumination reduces particle size, eliminates particle gas and aids in separating the low-density particles, which are less fermented, from the heavy residues. The outflow of digesta, made possible by the opening of the ROO during the second phase of the reticular contraction, is highly selective. The effluent does not contain particles greater than 2 mm in size in sheep and 4 mm in cattle. This is due to the buoyancy of the large particles in the reticulum, to the self-filtration of the digesta during the passage through the ROO and possibly to backflow from the omasum to the reticulum. Finally, RR motor activity, ie continuously mixing the digesta and monitoring the evacuation of gas and outflow of digesta, allows the homeostasis in the rumen necessary to microbial fermentation. The characteristics of the ingested particles, their rates of size reduction and density increase, the consistency of digesta and the intensity of the rumen wall stimulations are all factors which depend on the nature of feed and intake level. Via mechanisms which are not yet all well known and/or quantified, these factors act upon the efficiency of the mixing and propulsion of the reticulo-ruminal content and thus upon the retention time of the feed in the RR as well as its digestive utilisation. The evolution of ruminants over time has resulted in an increase in the ability to digest cell walls due to the increase in volume of the RR. Relatively advanced species are found among the present ruminants. Sheep and cattle belong to the most advanced group of grass and forage eaters. The differences in the anatomy and in the mechanisms of propulsion of reticulo-ruminal content, observed between species, breeds and individuals of the same breed, partly explain the difference in digestive utilisation and thus in food intake and eating behaviour. These differences seem to be genetic in origin, and might be used to select animals with a better production efficiency.*

#### **réticulo-rumen / motilité / contenu digestif / outflow / ruminant**

### **INTRODUCTION**

L'utilisation par les ruminants de rations composées de fourrages grossiers et de concentrés fait intervenir des interactions complexes entre les composants de la ration, les micro-organismes présents dans le réticulo-rumen (RR) et l'activité mécanique des préestomacs. L'ingestion de four-

rages grossiers, riches en parois végétales, nécessite une activité intense de comminution des particules alimentaires, de mélange et de propulsion des digesta. La digestion mécanique et la fermentation microbienne, que les aliments subissent dans le RR pendant 10 à 40 h, représente 60 à 90% de la digestion dans la totalité du tube digestif.

L'objectif de cette synthèse est de décrire tout d'abord les mécanismes de base de la motricité, de la circulation et de la séparation des digesta dans le réticulo-rumen ainsi que de leur transfert vers le feuillet. Puis nous examinerons l'influence de la nature du fourrage et de la ration, du niveau alimentaire, de l'espèce, de la race et du génotype de l'individu. Au cours des temps, l'évolution des ruminants s'est orientée vers une capacité croissante à digérer les parois végétales grâce au développement volumétrique du RR. Il subsiste parmi les ruminants actuels des degrés plus ou moins poussés d'évolution dans la sélectivité de la prise alimentaire, la morphophysiologie du tube digestif et la plasticité d'adaptation à différents régimes alimentaires. L'étude de ces différentes adaptations digestives entre espèces devrait aider à comprendre la grande variabilité de la digestion et de l'ingestion entre individus d'une même espèce ainsi que certaines interactions entre aliments et individus.

## **MOTRICITÉ DU RÉTICULO-RUMEN ET MOUVEMENTS ASSOCIÉS DU CONTENU**

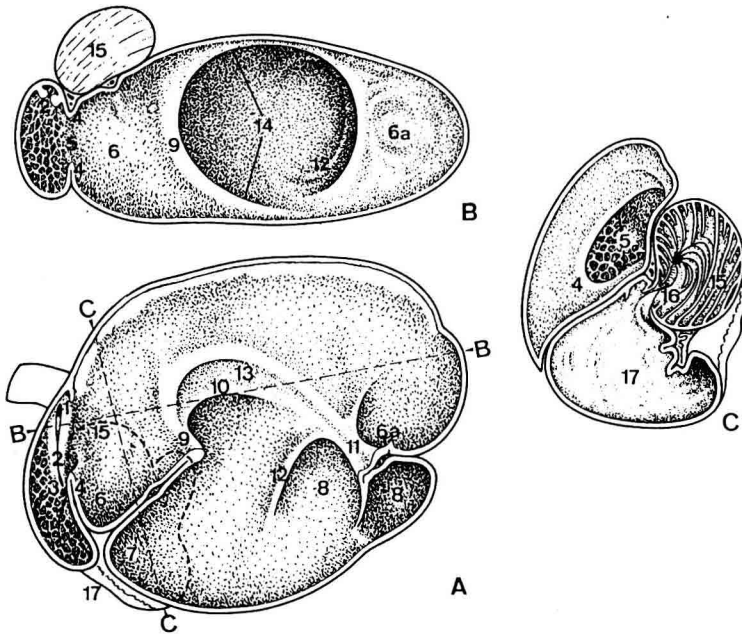
Les préestomacs des ruminants, composés du réseau (réticulum), du rumen et du feuillet (omasum), sont placés en amont de la caillette (abomasum), estomac sécrétoire, et représentent 60 à 70% de la capacité totale du tractus digestif. Le cardia (extrémité aborale de l'œsophage) s'ouvre au-dessus de la jonction réticulo-ruminale et communique avec l'orifice réticulo-omasal (ORO) par la gouttière œsophagienne (fig 1). Les piliers cranial, transverses et caudal divisent le rumen en 2 grands sacs dorsal et ventral. Le réticulum est séparé du rumen par le repli réticulo-ruminal, lequel délimite également la partie antérieure du

sac cranial. Le pilier cranial, qui constitue la partie postérieure du sac cranial, sépare partiellement ce dernier du sac dorsal du rumen. L'omasum, constitué du canal omasal et d'un corps garni de lames radiales, assure la communication entre le réticulum et l'abomasum.

L'exploration directe à travers une fistule, l'enregistrement de l'activité mécanique et électrique de la paroi du RR ainsi que des variations de pression dues aux mouvements de la paroi ont permis d'étudier la motricité du RR. Les mouvements des digesta associés à cette motricité ont pu être étudiés par radiographie ainsi que par endoscopie, et le transit réticulo-omasal par l'utilisation de marqueurs de l'eau et des particules ainsi que par débit-métrie doppler ou électromagnétique.

### ***Activité contractile de la paroi et mouvements des digesta***

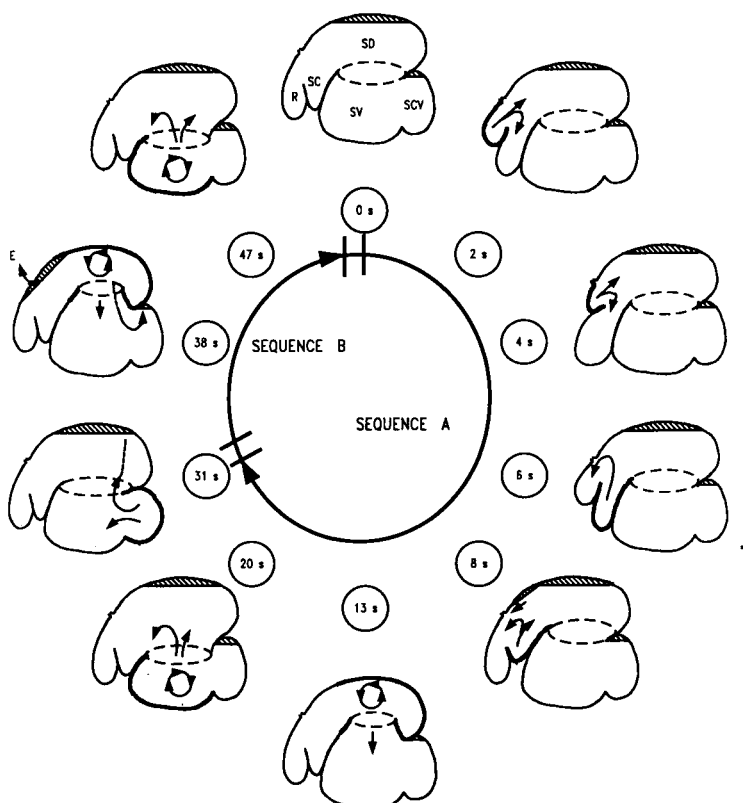
L'activité contractile extrinsèque du RR, sous le contrôle d'un réflexe vago-vagal, est organisée en cycles réguliers d'une durée comprise entre 50 et 70 s (Shalk et Amadon, 1928). Deux types de séquences constituent ces cycles d'activité décrits chez le bovin notamment par Reid et Cornwall (1959) ainsi que par Ruckebusch et Kay (1971), chez le mouton par Wyburn (1980) et chez le mouton et la chèvre par Ehrlein (1980) : la séquence A ou primaire, toujours présente, débute par une contraction biphasique du réseau (fig 2) qui se propage successivement vers le sac cranial, le sac dorsal, le sac caudo-dorsal puis vers le sac ventral et le sac caudo-ventral. Lorsque la séquence B ou secondaire est présente, la contraction du sac caudo-ventral se prolonge et gagne le sac caudo-dorsal pour se propager vers l'avant et se terminer à nouveau au sac ventral.



**Fig 1.** Présentation spatiale et structure interne générale des compartiments gastriques des ruminants. A = coupe longitudinale, vue de gauche; B = coupe horizontale (en A:B-B), vue dorsale; C = coupe transverse (en A:C-C), vue caudale. 1 = cardia; 2 = gouttière œsophagienne; 3 = orifice réticulo-omasal; 4 = repli réticulo-ruminal; 5 = ouverture réticulo-ruminale; 6 = zone d'absorption principale du sac cranial; 6a = zone d'absorption principale du sac caudo-dorsal; 7 = sac cranio-ventral; 8 = sac caudo-ventral; 9 = pilier cranial; 10 = pilier longitudinal droit; 11 = pilier caudal; 12 = pilier coronaire ventral; 13 = insula ruminis; 14 = ouverture intraruminale (reliant les sacs dorsal et ventral); 15 = omosum (feuillelet); 16 = canal omasal; 17 = abomasum (caillette). La distribution des papilles est représentée en pointillé (adapté de Hofmann, 1988).

La double contraction du réseau entraîne son contenu partiellement dans le sac cranial alors relâché, et dans le sac dorsal. Ensuite, lors de la contraction du sac cranial, son contenu revient en partie dans le réseau alors relâché. Puis la contraction simultanée du sac caudo-dorsal et du pilier caudal imprime un lent mouvement de rotation aux digesta du sac dorsal et la contraction de l'anneau des piliers les presse vers le sac ventral (fig 2). Enfin, la contraction du sac ventral entraîne une partie des digesta de la zone

craniale du sac ventral dans le sac cranial. La séquence B est toujours présente dès lors qu'un volume de gaz a été déplacé dans le sac caudo-ventral au cours de la séquence A, sans toutefois que la réciproque soit exacte (Wyburn, 1980). Au cours de la séquence B, la contraction du sac dorsal amène les gaz au niveau du cardia et l'éructation a lieu. De plus, comme lors de la séquence A, les contractions du sac dorsal et du sac ventral lors de cette séquence B entraînent le passage de digesta du sac dorsal vers le sac ventral et du sac



**Fig 2.** Les séquences de contractions durant un cycle moteur complet (séquences A et B) du réticulo-rumen. Au repos: R = réseau; SC = sac cranial; SD = sac dorsal; SV = sac ventral; SCV = sac caudo-ventral. Pour chacune des 9 phases du cycle, la partie qui se contracte est représentée en trait gras et les flèches indiquent les mouvements imprimés aux digesta et aux gaz (en hachuré). Noter également les mouvements de l'anneau formé par les piliers séparant le sac dorsal du sac ventral. La séquence B permet l'éructation des gaz (E). Le temps écoulé est indiqué en secondes (d'après Ehrlein, 1980 et Wyburn, 1980).

ventral vers le sac cranial. En définitive, la répétition régulière des différentes phases du cycle de contraction permet l'établissement d'un régime cohérent de mouvements (Waghorn et Reid, 1977) : mouvement de va et vient de part et d'autre du repli réticulo-ruminal permettant le mélange des contenus du réseau et du sac cranial; flux de digesta cranio-caudal à mi-

hauteur du rumen se divisant au niveau du pilier caudal en un courant dorsal et un courant ventral, les contenus des sacs dorsal et ventral subissant un lent mouvement de rotation sous l'action des contractions des zones postérieures de ces 2 sacs.

Au cours de la rumination, la régurgitation du bol est permise par une extra-contraction du réseau qui amène son plan-

cher à la moitié de la distance qui le sépare du cardia en position relâchée, et par un mouvement inspiratoire à glotte fermée et cardia ouvert (Gürtler, 1974). Les digesta régurgités proviennent de la région craniale du RR. L'excès de liquide est immédiatement dégluti et la partie retenue est alors mastiquée durant 40 à 60 s. La taille des bols régurgités est de 54 à 74 g chez les moutons (Ulyatt *et al*, 1986) et de 750 à 824 g chez les bovins (Kennedy, 1985). Une fois mastiqué, le bol de rumination est éjecté dans la partie craniale du RR et de nouveau incorporé au cycle des déplacements réticulo-ruminaux.

La prise d'aliments comme leur seule présentation provoque une augmentation de la fréquence des contractions du RR (Balch, 1958; Ruckebusch et Kay, 1971; Cirio-Maisonave *et al*, 1981). En revanche, l'amplitude des contractions du rumen ne semble pas significativement augmentée lors de l'ingestion (Colvin *et al*, 1978). La fréquence des contractions du RR décroît ensuite au fur et à mesure que le repas se prolonge (Balch, 1958), parallèlement à la décroissance de l'intensité de la mastication.

### Répartition et tri des digesta

Les particules du contenu du RR présentent une grande diversité de taille (de moins de 50  $\mu\text{m}$  à quelques cm pour des fragments de tiges venant d'être ingérés) et leur densité varie en relation inverse de leur taille entre 0,8 et 1,2 (Hooper et Welch, 1985). Les particules de grande taille et de faible densité s'accumulent dans le sac dorsal (Evans *et al* (1973), Baumont *et al* (1990a) chez la vache; Sutherland (1988) chez le mouton), alors que les contenus du sac ventral et plus encore du fond du sac ventral (tableau I) ont une teneur en matière sèche (MS) plus faible et contiennent essentiellement des particules de petite taille et de forte densité. Le contenu du réseau a une teneur en MS nettement plus faible que celle du rumen (5–8% vs 10–15%) et sa granulométrie est proche de celle observée dans le fond du sac ventral (tableau I). Un amas enchevêtré de grandes particules occupe donc l'essentiel du sac dorsal, la partie supérieure du sac ventral et du sac caudo-ventral. Au-dessus de cet amas s'accumulent les gaz de fermentation et au-dessous se trouvent

**Tableau I.** Teneur en matière sèche (MS) et répartition des particules selon leur taille (en % de la MS) dans le sac dorsal du rumen au niveau de la canule, au sommet et au fond du sac ventral et dans le réseau de vaches alimentées à volonté avec du foin (d'après Baumont *et al*, 1990a).

	Sac dorsal	Sac ventral		Réseau
		Sommet	Fond	
Teneur en MS (%)	12,7	11,1	4,4	5,3
Particules :				
> à 2 mm	39,1	36,0	16,6	22,5
0,25 à 2 mm	37,5	39,5	29,7	34,0
< à 0,25 mm	23,4	24,5	53,7	43,5

les digesta plus fluides surtout constitués de fines particules (fond du sac ventral, sac cranial et réseau). La répartition hétérogène des digesta entre les différents compartiments du RR, minimale chez l'animal à jeun et maximale après les grands repas, est le résultat de l'action conjuguée d'un mécanisme de sédimentation-flottaison, de l'apport lors de l'ingestion de particules alimentaires grossièrement mastiquées dans les régions dorsales du rumen et de l'activité motrice.

La capacité d'une particule à sédimenter ou à flotter dans le RR est déterminée par sa densité fonctionnelle (Ehle et Stern, 1986; Welch, 1982; Kennedy et Murphy, 1988) qui dépend non seulement de la densité de la structure végétale de la particule, mais aussi de celle du liquide qu'elle contient et des gaz qui se trouvent à l'intérieur et/ou attachés à cette particule (Sutherland, 1988). Ainsi le réseau est fortement appauvri en particules capables de flotter par rapport au sac ventral lui-même appauvri par rapport au sac dorsal (tableau II). Toutefois, la capacité à sédimenter des fines particules de densité élevée est réduite par leur faible vitesse de déplacement due à leur séquestration dans l'amas enchevêtré des grandes particules (Welch, 1982; Faichney, 1986) et à leur entraînement vers le haut par les gaz de fermentation.

C'est principalement la mastication qui réduit la taille et augmente la densité des particules. La mastication ingestive réduit environ 20% de la MS sous forme de particules de taille inférieure à 1,18 mm (Poppi *et al*, 1981) et, en mouillant les particules par la salive ainsi qu'en libérant une partie des gaz qu'elles contiennent, accroît la densité du foin de 0,05–0,1 g.ml<sup>-1</sup> (Baumont, 1989) à environ 0,8 g.ml<sup>-1</sup> (Lechner-Doll *et al*, 1989). La mastication mérycique a les mêmes effets, 39 à 65% de la MS du bol de rumination étant réduite sous forme de particules de taille inférieure à 1 mm (Ulyatt *et al*, 1986). De plus, l'expression d'un fluide riche en petites particules lors de la régurgitation et qui est dégluti avant la mastication du bol fait que la rumination contribue également au tri des digesta qui se produit dans le RR (Wyburn, 1980).

En définitive, les digesta arrivant en région craniale lors de l'ingestion ou de la rumination et dont la densité est voisine de celle du liquide ruminal vont être directement introduits dans le mouvement de va et vient existant entre le réseau et le sac cranial. Les digesta qui flottent vont être entraînés dans le sac dorsal. La contraction annulaire des piliers qui s'accompagne d'un déplacement dorsal important (fig 2; Reid, 1986) a pour effet de cisailier et de presser l'amas enchevêtré qui se comporte alors comme une éponge filtrante, ne lais-

**Tableau II.** Proportion (en % de la MS retenue) des particules qui flottent et qui sédimenter dans le sac dorsal, le sac ventral et le réseau de moutons alimentés avec du foin de luzerne en quantité limitée (Lechner-Doll *et al*, 1989 d'après les données de Sutherland, 1988).

	<i>Sac dorsal</i>	<i>Sac ventral</i>	<i>Réseau</i>
Flottent	38	26	14
Indifférentes	5	16	6
Sédimentent	57	58	80

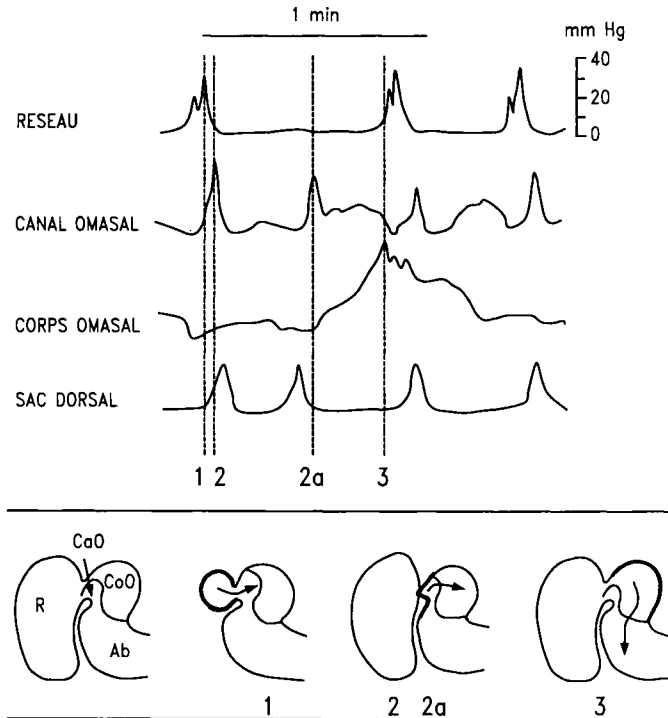
sant passer dans le fond du sac ventral qu'un liquide de faible teneur en MS et de granulométrie très fine.

### Transit réticulo-omasal

Le transit réticulo-omasal, flux discontinu et coordonné avec la motricité du RR, participe en contrôlant la vitesse de vidange du RR à l'homéostasie du milieu ruminal nécessaire au maintien des conditions fermentaires. La vitesse de transit augmente avec le niveau de consommation alimen-

taire ce qui permet d'éviter l'engorgement du RR. À l'inverse elle se ralentit en cas de jeûne prolongé ou dans le cas d'une alimentation liquide complète (Malbert et Ruckebusch, 1987), maintenant ainsi dans le RR un volume de liquide de l'ordre de 50% de celui normalement observé.

L'ORO, fermé durant la première phase de la contraction réticulaire, s'ouvre à son diamètre maximum durant la deuxième phase, le corps du feuillet étant relâché et le canal omasal dilaté (fig 3). Les digesta sont alors entraînés dans le canal omasal. Puis la contraction du canal omasal, syn-



**Fig 3.** Tracés moteurs et représentation schématique en coupe horizontale du transit réticulo-omaso-abomasal au cours d'un cycle réticulo-rumino-omasal (entre les deux barres). Au repos : R = réseau; CaO = canal omasal; CoO = corps omasal; Ab = abomasum. Noter : 1) l'ouverture de l'orifice réticulo-omasal au maximum de la seconde contraction du réseau; 2 et 2a) la synchronisation des contractions du canal omasal et du sac dorsal du rumen; 3) la contraction du corps omasal indépendante de celles du réticulo-rumen. La partie qui se contracte est en trait gras et les flèches indiquent les mouvements des digesta. Adapté de Ehrlein (1980).

chrone avec celle du sac dorsal du rumen et la fermeture de l'ORO, force les digesta du canal entre les lames du corps du feuillet, cette phase pouvant se répéter s'il y a une seconde contraction du sac dorsal au cours du cycle moteur (Ehrlein, 1980). Enfin, une contraction progressive et prolongée du corps du feuillet entraîne les digesta vers la caillette. Toutefois, certains points demeurent mal connus et des contradictions existent entre les auteurs. Selon Ehrlein (1980), l'ORO est fermé durant l'extracontraction réticulaire associée à la régurgitation comme durant la première phase de la contraction réticulaire. À l'inverse, Buéno et Ruckebusch (1974), chez le mouton, observent lors de l'extracontraction une ouverture de l'ORO et Dardillat (1987), chez la vache, un fort débit réticulo-omasal. Il y aurait donc 2 débits unitaires par cycle moteur lors de la rumination et un seul lors de l'ingestion ou du repos. L'instant précis du passage des digesta à l'ORO n'est pas non plus connu avec certitude. Selon Ehrlein (1980), le passage a lieu au maximum de la seconde phase de la contraction, alors que McBride *et al* (1983) indiquent que l'ORO ne s'ouvre que pendant la phase de relaxation du réseau qui suit la contraction biphasique, Buéno et Ruckebusch (1974) observant également l'ouverture maximale de l'ORO à ce moment là. Par ailleurs, Stevens *et al* (1960), Ehrlein (1980) et Dardillat (1987) ont mis en évidence un reflux partiel succédant au flux.

Chez le mouton, le débit réticulo-omasal journalier, mesuré par un marqueur de la phase liquide, varie entre 4,3 et 10,3 l pour des volumes du RR compris entre 3,1 et 5,4 l (Warner et Stacy, 1968) et entre 14,4 et 18,7 l pour des volumes du RR compris entre 7,0 et 8,5 (Baumont, 1989). Chez la vache en lactation, ces valeurs varient entre 215 et 264 l pour des volumes du RR compris entre 65 et 94 l (Mambrini, 1990)

et chez la vache tarie, entre 187 et 199 l pour des volumes du RR compris entre 65 et 83 l (Baumont, non publié). Des mesures directes du débit réticulo-omasal ont été obtenues par débitmétrie doppler chez le mouton (Buéno, 1975) et par débitmétrie électromagnétique chez la vache (Ferlay, 1986; Dardillat, 1987). Chez le mouton, Buéno (1975) observe un débit compris entre 0,36 et 0,48 l/h qui s'accélère d'environ 30% pendant l'ingestion, soit un débit compris entre 0,47 et 0,62 l/h. Chez la vache, les valeurs obtenues par Ferlay (1986) sont 10 l/h environ pendant l'ingestion contre 3,8 à 7,8 l/h pendant le repos. Cette accélération semble liée principalement à l'augmentation de la fréquence des contractions et à des reflux moins importants. Le flux passant à l'ORO pendant le repas est vraisemblablement appauvri en particules (Alderson, 1972) comme l'indique la diminution de la teneur en MS du réseau lors de la prise de nourriture (Baumont *et al*, 1988). Pendant la rumination, Ferlay (1986) enregistre des valeurs de débits très élevées (13,5 à 15 l/h) dues au débit supplémentaire lors de l'extracontraction de régurgitation et qui n'est pas suivi de reflux.

Les particules retenues par un tamis de 2 mm chez le mouton et de 4 mm chez le bovin sont présentes en très faible quantité dans les compartiments postérieurs au RR. Ces seuils de passage semblent constants et peu influencés par les facteurs alimentaires et physiologiques (Ulyatt *et al*, 1986). Toutefois, ce n'est pas la taille des particules en elle-même qui détermine leur capacité à quitter le RR; en effet, le diamètre d'ouverture de l'ORO est largement supérieur au seuil de passage observé (McBride *et al*, 1983). Selon Hauffe et Von Engelhardt (1975), le contenu qui sort du feuillet, et qui a donc franchi l'ORO, a une teneur en MS appauvrie par rapport à celle du réseau (5,7 vs 8,3%) et ce malgré l'absorption d'eau qui a lieu dans le feuillet. Le

transit réticulo-omasal est donc fortement sélectif et cette sélectivité est le résultat d'un processus complexe comprenant plusieurs étapes (Reid, 1986) qui ne sont pas encore toutes parfaitement connues. Le mécanisme de sédimentation-flottaison, également actif dans le réseau (Dardillat et Baumont, 1988), a pour effet d'éloigner les grandes particules de l'ORO et la première phase de la contraction réticulaire les refoule vers le sac cranial. Au cours de la seconde phase de la contraction réticulaire, les cloisons des alvéoles de la paroi du réseau forment des gouttières convergeant vers l'ORO dans lesquelles un liquide riche en fines particules circule vers l'ORO où il sera aspiré (Reid, 1984). Au moment de l'ouverture de l'ORO, la dépression omaso-réticulaire aspire sélectivement les fines particules, l'agrégat de grandes particules qui se forme devant l'ORO agissant comme un filtre (Dardillat et Baumont, 1988). Toutefois, des particules de grande taille peuvent passer dans le canal omasal (Mc Bride *et al*, 1986; Dardillat et Baumont, 1990), mais elles seraient retenues par les papilles kératinisées du canal omasal ou par le bord des lames du feuillet et périodiquement refoulées vers le réseau lors des reflux.

### **Sensibilité gastrique et effet du contenu sur la motricité**

Si l'activité motrice du RR détermine la circulation et le transit des digesta, ceux-ci participent au contrôle de la motricité par les stimuli qu'ils exercent sur les récepteurs sensoriels de la paroi du RR. Ces récepteurs et leur rôle dans le contrôle nerveux de la motricité ont fait l'objet de plusieurs synthèses (Leek et Harding, 1975; Rousseau et Falempin, 1985; Ruckebusch, 1989). Ils peuvent être classés en fonction de leur localisation histologi-

que et leur mode de réponse à un stimulus. Les récepteurs épithéliaux ont été mis en évidence principalement dans le réseau, le sac cranial et sur les piliers cranial et longitudinaux. Ce sont des récepteurs à adaptation rapide qui exercent une action d'inhibition sur la motricité. Ils présentent une sensibilité chimique aux ions H<sup>+</sup> et sont également sensibles à une stimulation mécanique de type frottement. Les récepteurs de tension de la musculature sont des récepteurs à adaptation lente et sont sensibles à une augmentation de la tension de la paroi. Leur action est excitatrice sur la motricité et conduit à une accélération de la fréquence et à une augmentation de la durée et de l'amplitude des cycles primaires. Ils sont situés principalement autour du cardia, de l'ORO, dans le réseau, le sac cranial, et sur le repli réticulo-ruminal, et les piliers cranial et longitudinaux. Enfin, la séreuse présente des récepteurs également à adaptation lente, sensibles à la distension.

Les effets qualitatifs de la stimulation tactile de la paroi du RR sur la motricité sont relativement bien connus. La distension manuelle du réseau ainsi que de l'ORO favorise les cycles primaires et l'étiement manuel du cardia, de l'ORO, du repli réticulo-ruminal et du pilier cranial stimule la sécrétion salivaire (Ruckebusch, 1989). L'addition d'un poids dans le rumen allonge la durée des contractions réticulaires (Okine *et al*, 1989). L'écrasement du repli réticulo-ruminal et le frottement de la muqueuse du rumen peut déclencher la rumination (Bae *et al*, 1979). La présence de particules grossières dans le RR favorise la rumination (Baumont *et al*, 1990b) alors que le fait de broyer l'aliment finement la supprime presque totalement (Freer et Campling, 1965). En l'absence de particules solides dans le RR, lorsque les animaux reçoivent une alimentation liquide complète (Ørskov *et al*, 1984), l'amplitude

des contractions primaires et secondaires est réduite ainsi que la fréquence des contractions secondaires. L'acidification du contenu du RR inhibe sa motricité par stimulation des récepteurs épithéliaux; l'efficacité d'un acide ne dépend pas de son pH, mais est étroitement reliée à son acidité titrable ou à sa concentration sous forme indissociée (Crichlow et Leek, 1981).

Les afférences dues aux stimuli exercés par les digesta du RR jouent donc un rôle important dans le contrôle de la motricité et de la circulation et du transit du contenu. Toutefois, l'intensité de cette stimulation tactile est difficilement quantifiable et est fonction non seulement du volume occupé par les digesta, de leur structure physique, de leur consistance et de leur composition chimique, mais aussi des déplacements relatifs entre les digesta et la paroi du RR (Reid, 1984). Une approche intéressante consiste donc à mesurer les déplacements des piliers du rumen par rapport à la masse de contenu (Reid *et al*, 1989). Le diaphragme annulaire formé par les piliers qui séparent le sac dorsal du sac ventral, et qui se déplace fortement à chaque contraction, constitue en effet une zone privilégiée pour apprécier et contrôler la texture des digesta (par la stimulation tactile au cours des contractions), leur consistance (par la résistance opposée au déplacement des piliers) et l'état de réplétion du RR (par l'étirement de la zone des piliers) (Ruckebusch, 1988).

### **INFLUENCE DE LA NATURE DE L'ALIMENT ET DU NIVEAU ALIMENTAIRE**

La famille botanique, le stade de végétation, le mode de conservation et la présentation physique de l'aliment ingéré influencent fortement les caractéristiques des

digesta, et donc le mélange et la propulsion du contenu réticulo-ruminal.

### **Caractéristiques physiques du contenu réticulo-ruminal**

Pour une graminée (ray-grass) et une légumineuse (trèfle) de même digestibilité, ingérées en même quantité, le contenu du RR est caractérisé avec la graminée par un poids plus élevé, un quantité de particules de taille supérieure à 1 mm plus élevée, mais par une teneur en MS plus faible (Moseley et Jones, 1984; tableau III). De même, le RR de bovins contient moins de particules de taille supérieure à 2 mm lorsqu'ils ingèrent de la luzerne que lorsqu'ils ingèrent du ray-grass (Waghorn *et al*, 1989). La comparaison de foin de ray-grass et de luzerne récoltés à un stade précoce ou tardif (Grenet, 1989) montre que la teneur en MS du contenu du rumen est plus élevée pour les foin tardifs de même que la quantité de particules de taille supérieure à 0,8 mm aussi bien avant qu'après le repas. L'encombrement du RR par les grandes particules est donc plus faible pour les légumineuses que pour les graminées et pour les foin précoces que les foin tardifs. De plus, l'augmentation au cours du temps de la densité spécifique dans le RR des particules alimentaires est plus rapide pour les légumineuses que pour les graminées (Hooper et Welch, 1985). En revanche, la répartition des digesta dans les différents compartiments du RR est peu affectée par la nature du foin (Baumont *et al*, 1990a).

Comparativement à des rations composées de foin de luzerne ou de brome (Shaver *et al*, 1988) ou de foin de cynodon dactylon (Ellis *et al*, 1986), la taille moyenne des particules est plus élevée avec de l'ensilage de maïs (Deswysen *et al*, 1989a). De plus, avec l'ensilage de maïs, la taille

**Tableau III.** Caractéristiques physiques des digesta du réticulo-rumen et fréquences des contractions pour différentes rations couramment utilisées (d'après les données obtenues sur bovins par Freer *et al*, 1962; Freer et Campling, 1965; Welch, 1982; Waghorn et Reid, 1983; Deswysen *et al*, 1987a; Shaver *et al*, 1988; Waghorn *et al*, 1989; Deswysen *et al*, 1989a; Baumont *et al*, 1990a).

	Foin		Ensilage de maïs	Foin broyé ou pellets de luzerne	80% de concentrés
	Légumineuses	Graminées			
Caratéristiques des digesta :					
Taille moyenne des particules	+	++	++	-	-
Consistance	++	++	+	-	-
Hétérogénéité	++	++	+	-	-
Motricité :					
Nombre de cycles moteurs par min :					
Ingestion	1,3-1,6	1,2-1,5	1,3-1,4	1,8-2,1	1,8-2,1
Rumination	1,0-1,2	1,0-1,2	1,0-1,2	1,0-1,2	1,0-1,2
Repos	1,0-1,2	1,0-1,2	1,0-1,2	0,8-1,0	0,8-1,0
Total journalier	1600 à 1700			1500	1300

moyenne des particules est plus élevée dans le sac ventral que dans le sac dorsal contrairement à ce qui est observé avec les foin ou les fourrages verts. Cela est dû aux grains de l'ensilage qui constituent des particules de grande taille, mais de densité élevée et qui donc sont situés préférentiellement au fond du sac ventral.

La consistance des digesta varie également beaucoup avec la nature du régime alimentaire. Mesurée par le temps de pénétration à force constante du contenu ruminal par un poids (Welch, 1982), celle-ci est 3 à 5 fois plus élevée pour un foin de graminées que pour un ensilage de maïs à quantité de MS égale dans le rumen (tableau III). Ceci peut s'expliquer par la différence de forme des particules, celles-ci étant plutôt sphériques ou cubiques avec l'ensilage de maïs et ne pouvant donc pas former un amas enchevêtré aussi dense qu'avec le foin.

Hacher le foin ne modifie pas les teneurs en MS ni la granulométrie du sac dorsal, du sac ventral et du réseau, par rapport aux valeurs mesurées lorsque le foin est distribué sous forme longue (Shaver *et al*, 1988). En revanche, lorsque le foin est sous forme de pellets, l'hétérogénéité du contenu entre les différentes zones du RR est alors fortement réduite (tableau III). L'absence de la masse fibreuse dans le sac dorsal, qui se comporte comme une éponge filtrante lorsque le foin est distribué long ou haché, fait que la teneur en MS et la granulométrie du sac ventral et du réseau se rapprochent de celle du sac dorsal. La proportion de particules de taille supérieure à 0,6 mm dans le sac ventral et le réseau est alors plus élevée que dans le cas des foin longs ou hachés. Réduire la taille des particules de la ration a également pour effet d'augmenter la viscosité de la phase liquide du RR (Cheng et Hironaka, 1973) et de diminuer

la consistance des digesta, les valeurs les plus faibles mesurées par Welch (1982) étant pour des pellets de luzerne et une ration composée à 80% de concentrés (tableau III).

Pour un même aliment, lorsque le niveau alimentaire augmente, la quantité de digesta dans le RR ainsi que leur teneur en MS et leur consistance (Hidari, 1979; Welch, 1982) augmentent, mais la granulométrie du contenu digestif n'est pas significativement modifiée (Moseley et Jones, 1984; Shaver *et al*, 1988).

### **Motricité, circulation des digesta et transit réticulo-omasal**

La nature de l'aliment, par sa palatabilité plus ou moins élevée, influe directement sur la fréquence des contractions lors de l'ingestion. Les fréquences les plus élevées (jusqu'à 2 séquences A par minute) sont observées lors de l'ingestion rapide de concentrés ou de pellets de luzerne (Freer et Campling, 1965, Waghorn et Reid, 1983; tableau III). De même, la fréquence des contractions est significativement plus élevée pendant l'ingestion d'un foin de luzerne que pendant l'ingestion d'un foin tardif de dactyle (Baumont *et al*, 1990b). En revanche, il ne semble pas que la palatabilité de l'aliment augmente l'amplitude des contractions, celle-ci étant même plus élevée avec un foin d'avoine de faible palatabilité qu'avec des pousses de luzerne de palatabilité élevée (Colvin *et al*, 1978). La fréquence des séquences B augmente avec la palatabilité parallèlement à celle des séquences A sans que le rapport séquences B / séquences A ne soit significativement affecté (Waghorn et Reid, 1983; Baumont *et al*, 1990b). La fréquence des contractions lors du repos et de la rumination n'est pas affectée de façon sensible par la nature du fourrage (tableau III).

En conséquence, les variations avec la nature du fourrage du nombre journalier de cycles moteurs sont faibles en comparaison de celles observées pour la quantité ingérée. Ainsi, pour une augmentation de l'ingestion volontaire de 59,8% lorsqu'on passe d'un foin tardif de dactyle à un foin de luzerne, le nombre journalier de séquences A n'augmente que de 6,6% et celui des séquences B de 9,2% (Malbert et Baumont, 1989).

La présentation physique du fourrage joue également un rôle sur la motricité. Le broyage a pour effet de réduire l'amplitude des contractions de la séquence A aussi bien chez les ovins que chez les bovins (Colvin et Daniels, 1965; Pharr, *et al*, 1967). L'absence de particules longues dans la ration réduit la fréquence des contractions lors du repos chez les bovins (Freer et Campling, 1965; Colvin et Daniels, 1965; Norgaard, 1989; tableau III) et donc le nombre journalier de cycles moteurs, mais pas chez les ovins (Pharr *et al*, 1967; Waghorn et Reid, 1983). Chez les 2 espèces, le temps passé à ruminer est fortement diminué lorsque la ration est broyée. Cette hypomotricité liée à l'absence de grandes particules dans le RR est sans doute due à une modification de la qualité des afférences. Enfin, les variations du niveau alimentaire n'affectent pas la fréquence des contractions pour chacune des activités alimentaires, mais le nombre journalier de contractions varie avec le niveau alimentaire comme les durées d'ingestion et de rumination (Ulyatt *et al*, 1984; Malbert et Baumont, 1989).

Assez peu d'auteurs ont étudié l'influence de la nature du fourrage sur le déplacement des digesta dans le RR. Par radiographie chez le mouton, Waghorn et Reid (1977) ont montré que le temps nécessaire aux digesta pour se mouvoir du sac caudo-dorsal jusqu'au réseau est de 52 min lorsque les animaux reçoivent du foin de luzerne haché, de 20 min lorsqu'ils

reçoivent des pellets de luzerne et de 24 min pour du ray-grass frais. Par la même technique, Wyburn (1980) a mesuré également chez le mouton le temps nécessaire aux digesta pour traverser, depuis le pilier caudal jusqu'au pilier cranial, le sac dorsal et le sac ventral. Les valeurs obtenues sont de 30 et 31 min respectivement lorsque les animaux reçoivent du foin de luzerne haché et 13 et 20 min respectivement lorsque les animaux reçoivent de l'herbe déshydratée en pellets. La vitesse de déplacement des digesta dans le RR dépendrait donc de la consistance du contenu (Wyburn, 1980). Toutefois, lorsque le niveau alimentaire augmente, le consistance du contenu s'accroît, mais la vitesse de déplacement des digesta, mesurée chez des taurillons par le temps nécessaire à des particules de plastique placées à différents niveaux du rumen pour atteindre le réseau, n'est pas modifiée significativement (Welch, 1982). La faible vitesse de déplacement des digesta avec du foin haché par rapport à des pellets serait donc due, non seulement à la consistance plus élevée des digesta, mais aussi à la présence de l'amas enchevêtré de grandes particules qui ralentit le déplacement des digesta. En effet, la proportion importante de bols de pseudo-rumination observés après l'ingestion d'ensilages d'herbe à brins longs s'explique par une quantité insuffisante de particules solides pouvant être ruminées dans le réseau (Deswysen et Ehrlein, 1981). La migration des particules du sac dorsal vers le sac ventral, puis vers le réseau d'où elles peuvent être ruminées, est particulièrement lente du fait de la formation d'un amas enchevêtré de grandes particules très important dans le cas des ensilages à brins longs (Deswysen, 1980).

De nombreux travaux ont montré que le temps de séjour d'un aliment dans le RR s'accroît avec sa teneur en parois végé-

tales. Les aliments riches en parois végétales comme les pailles et les foins de mauvaise qualité nécessitent un temps important de mastication pour réduire la taille des particules en-dessous du seuil de passage à l'ORO. De plus, leur faible vitesse de digestion fait que l'accroissement de la densité fonctionnelle des particules est lent. Ulyatt *et al* (1986) ont mesuré, pour 3 fourrages verts et 2 foins ingérés en même quantité, les quantités de MS ruminées, digérées et évacuées par l'ORO. Les foins, de digestibilités nettement inférieures à celles des fourrages verts, sont associés à des quantités de MS ruminées et évacuées par l'ORO nettement plus élevées. Ainsi, la quantité de MS ruminée journalièrement représente jusqu'à 2,7 fois la quantité ingérée pour les foins alors qu'elle ne dépasse pas 2,2 fois la quantité ingérée pour les fourrages verts, ce qui confirme l'importance de la mastication mérycique dans la vidange du RR.

Pour un même fourrage, lorsque le niveau alimentaire augmente, la quantité de MS évacuée par l'ORO augmente en proportion (Freer *et al*, 1962; Ulyatt *et al*, 1984; Gregory *et al*, 1985; Deswysen et Ellis, 1988). Lorsqu'on compare un foin de dactyle tardif et un foin de luzerne ingérés à volonté, l'augmentation de la quantité de MS évacuée à l'ORO avec la luzerne est même proportionnellement légèrement plus élevée que l'augmentation de la quantité ingérée (Malbert et Baumont, 1989; tableau IV). De plus, l'augmentation avec le niveau alimentaire ou avec l'ingestibilité du fourrage de la quantité de MS évacuée à l'ORO est toujours proportionnellement largement supérieure à l'augmentation du nombre de cycles moteurs (Freer *et al*, 1962; Freer et Campling, 1965; Ulyatt *et al*, 1984; Malbert et Baumont, 1989). C'est donc principalement la quantité de MS évacuée à l'ORO par cycle moteur qui augmente avec la quantité ingérée (tableau

IV). Les caractéristiques physiques du contenu réticulaire interviennent dans le contrôle de la quantité de MS évacuée à l'ORO par cycle moteur. Ainsi, par rapport à un foin tardif de prairie naturelle pour lequel le transit réticulo-omasal est lent, le contenu réticulaire avec un foin précoce de dactyle a une même teneur en MS, mais une granulométrie plus fine, et avec un foin précoce de luzerne, une granulométrie similaire, mais une teneur en MS plus élevée (Baumont *et al*, 1990a). C'est donc la teneur en MS plus élevée dans le cas de la luzerne et la granulométrie plus fine dans le cas du dactyle qui participeraient au transit plus rapide avec ces 2 foins précoces.

#### VARIATIONS LIÉES À L'ESPÈCE, À LA RACE ET AU GÉNOTYPE DE L'INDIVIDU

Les études topographiques des organes thoraciques et abdominaux révèlent de nettes différences anatomiques entre ruminants sauvages (Hofmann, 1989), comme entre ruminants domestiqués (Nickel *et al*,

1979). Ces différences anatomiques sont à la base des différences de physiologie de la digestion et de l'ingestion.

#### Variations liées à l'espèce : adaptation digestive des compartiments gastriques

Le tube digestif et plus particulièrement les préestomacs des ruminants actuels sont le reflet des processus d'adaptation évolutive (Hofmann et Schnorr, 1982; Hofmann, 1989). Les premiers ruminants, apparus à la fin de l'oligocène, étaient de type *collecteur*, c'est à dire qu'ils sélectionnaient les parties les moins cellulosiques de plantes succulentes (Ruckebusch *et al*, 1981). L'étude de l'anatomie et de la physiologie du tractus digestif des 150 espèces de ruminants actuels, dont les 6 espèces domestiquées, a permis leur classification en 3 grands types : le type *collecteur*, le type *brouteur* et le type *intermédiaire* représentant respectivement 40, 25 et 35% des espèces (Hofmann, 1989). La spécialisation des ruminants au cours des temps vers une capacité croissante à digérer les parois végétales (*brouteur*) s'est faite

**Tableau IV.** Relations entre la quantité ingérée de matière organique (MO), la motricité du réticulo-rumen et le transit à l'orifice réticulo-omasal (ORO) chez le mouton.

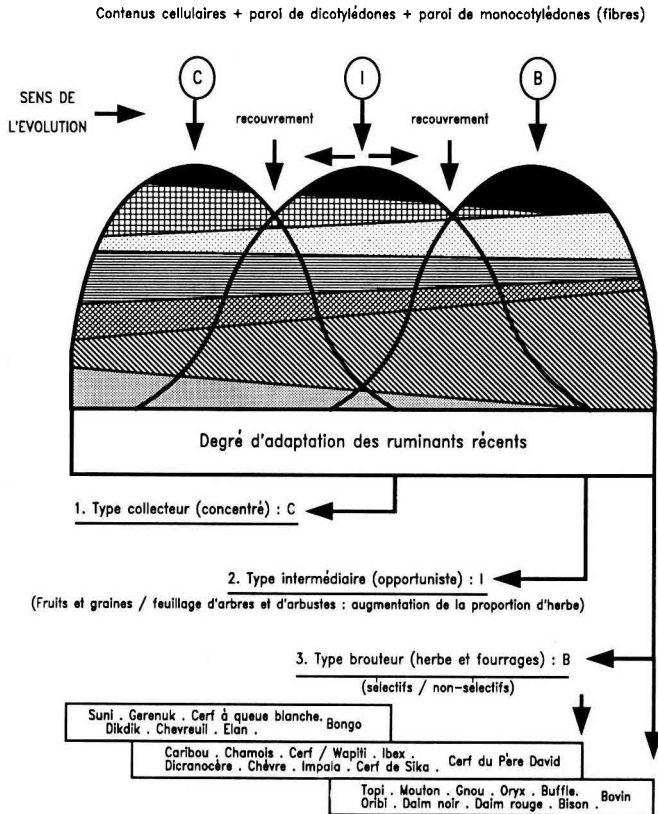
	Quantité ingérée limitée (Ulyatt <i>et al</i> , 1984)			A volonté (Malbert et Baumont, 1989)		
	Bas	Haut	Variation (%)	Dactyle*	Luzerne#	Variation (%)
MO ingérée (g/j)	620	924	+49	1055	1617	+53
Nombre de cycles moteurs (j)	1411	1498	+6	1421	1515	+7
MO transitant à l'ORO (g/j)	377	542	+44	488	807	+65
MO transitant par cycle moteur (g)	0,27	0,36	+33	0,34	0,53	+56

\* : digestibilité = 0,61; # : digestibilité = 0,60.

grâce au développement volumétrique du RR et à la régression du cæcum-côlon (fig 4). Les caractéristiques morpho-

physiologiques essentielles du tube digestif du type *brouteur*, comparées à celles du type *collecteur* sont :

Classification des ruminants selon leur type alimentaire morpho-physiologique



**Fig 4.** Représentation schématique de la spécialisation des ruminants et de leur adaptation à la végétation. Alors que la structure de base et l'organisation fonctionnelle persiste, la capacité croissante de digestion des parois végétales (vers la droite) cause la régression de certains éléments et le développement d'autres parties du système digestif, modifiant ainsi la stratégie de digestion. Les recouvrements des critères morphophysiolgiques assurent le maintien d'une large gamme d'adaptation schématisée par les courbes en cloche des types *collecteur*, *intermédiaire* et *brouteur*. Les espèces de type intermédiaire peuvent changer de stratégie en fonction de la saison. Dans les 3 rectangles du bas sont situées, selon leur degré d'évolution, des espèces appartenant à chacun des 3 types. ■ Sélectivité pour le contenu cellulaire des plantes; ▨ digestion cellulolytique dans le rumen; ▩ poids des glandes salivaires en proportion du poids vif, tissu producteur d'HCL dans l'abomasum, digestion cellulolytique posttruminale (cæcum-côlon); ▪ digestion amylolytique dans le rumen, possibilité de by-pass par la gouttière œsophagienne; ▤ structures et mécanismes efficaces de ralentissement de la vitesse de transit, longueur totale de l'intestin grêle; ▦ surface papillaire sur la voûte dorsale du rumen; ▧ capacité du réticulo-rumen et son poids relatif au poids corporel (adapté de Hofmann, 1989).

– Un rumen plus grand et plus sous-compartimenté, un réticulum plus petit, un omasum et un abomasum plus grands, un intestin grêle plus long et un cæcum-côlon moins important.

– Des ouvertures intra-ruminale et réticulo-omasale moins grandes, permettant ainsi de ralentir le passage et d'augmenter le temps de fermentation des digesta.

– Des piliers dépourvus de papilles, mais pourvus d'un épithélium corné, et plus fortement musclés, permettant ainsi une meilleure expression de la phase liquide présente dans la masse fibreuse compacte et une circulation plus aisée de ce liquide contenant les produits terminaux de la fermentation et les petites particules de densité élevée.

– Des papilles nombreuses et de grande taille dans le sac cranial et les différentes niches, mais peu développées sur la vouûte dorsale du rumen. Chez les ruminants de type *collecteur*, ces papilles sont réparties de manière assez homogène dans tout le rumen, y compris sur les piliers, permettant ainsi l'absorption rapide des produits terminaux de la digestion d'un régime alimentaire très fermentescible.

– Des alvéoles réticulaires plus fortement sous-compartimentées avec des crêtes réticulaires plus hautes piégeant plus facilement les particules alimentaires et favorisant la circulation d'un liquide riche en fines particules vers l'ORO dans les gouttières formées par les alvéoles contractées (Hofmann, 1973; Reid, 1984).

– Un omasum plus grand et plus différencié, avec 4 sortes de lames permettant une absorption efficace de l'eau, des électrolytes, des tampons et des produits terminaux de la digestion. Cette absorption plus importante des tampons faciliterait l'acidification ultérieure dans l'abomasum (Moir, 1984).

– Un cæcum-colôn moins développé, en raison de la moindre nécessité de fermenta-

tation compensatrice suite à l'important temps de séjour des aliments dans les pré-estomacs.

En outre, de nettes différences au niveau de la cavité buccale expliquent la prise alimentaire moins sélective des ruminants de type *brouteur* comparés à ceux de type *collecteur*.

Ces différences anatomiques et physiologiques au sein des ruminants se retrouvent partiellement au sein des espèces domestiquées, de même qu'entre individus de races différentes ou d'une même race. Les bovins sont des *brouteurs* non sélectifs avec un RR très bien adapté à l'utilisation des fourrages grossiers, alors que les ovins sont plutôt des *brouteurs* sélectifs. Les caprins, classés dans le type *intermédiaire*, présentent une excellente faculté d'adaptation à la végétation. Ils se comportent tantôt comme des *collecteurs*, tantôt comme des *brouteurs*, respectivement face à une végétation hautement ou peu digestible (Hofmann et Schnorr, 1982).

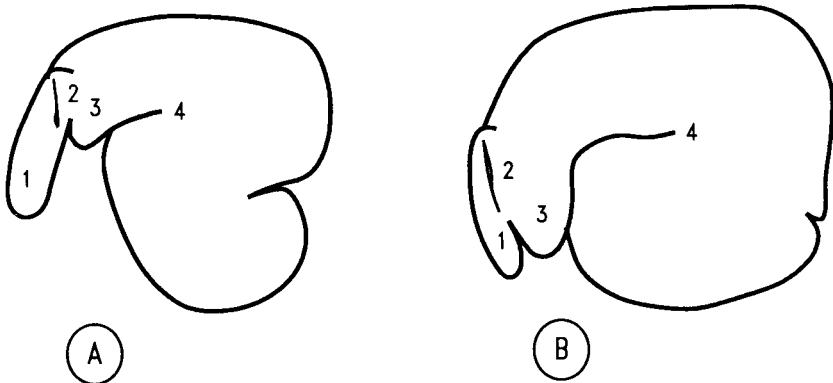
La topographie des organes thoraciques et abdominaux chez la vache (Nickel et Wilkens, 1955) et chez le mouton (Wilkens, 1956) révèle de nettes différences, particulièrement dans la zone du repli réticulo-ruminal, du pilier cranial et de l'ouverture réticulo-ruminale (fig 5). Chez le mouton, contrairement à la vache, le réseau est relativement grand et bien séparé du rumen, ce qui pourrait expliquer une circulation plus lente des petites particules du sac ventral vers le réseau. En outre, les capacités relatives des différents compartiments gastriques varient selon l'espèce (Church, 1969). Ainsi le mouton et la chèvre, comparés au bovin, présentent un réseau plus grand et un feuillet plus petit (Nickel *et al*, 1979), comme chez les ruminants de type *collecteur* et *intermédiaire* (Hofmann et Schnorr, 1982).

La motricité du RR présente des différences entre ovins et bovins. Ainsi, si la fréquence des séquences A est compa-

nable entre les deux espèces pendant l'ingestion et la rumination, elle est plus élevée chez les bovins pendant le repos (Waghorn et Reid, 1983), ce qui doit permettre un mélange des digesta plus efficace que chez les ovins. Par ailleurs, la fréquence des séquences B est très liée à celle des séquences A chez les bovins, le rapport séquences B / séquences A variant très peu avec l'activité alimentaire, alors qu'elle semble plus indépendante chez les ovins (Waghorn et Reid, 1983). En outre, si l'éructation est associée étroitement avec la séquence B chez le bovin, elle peut intervenir à n'importe quel moment du cycle après la séquence A chez le mouton (Ruckebusch, 1989).

Le diamètre maximal et la durée des ouvertures de l'ORO auxquelles sont associées les flux de digesta, sont moins importants chez les ovins comparés aux bovins. Chez le mouton, durant le cycle de contraction réticulo-rumino-omasal, l'ORO est subitement ouvert à sa dimension maximale ( $14 \pm 6$  mm) pendant 0,76 à 0,85 s au maximum de la seconde contraction biphasique du réticulum. L'ORO reste ouvert et le flux de digesta

est possible pendant 2,0 à 2,6 s, le temps total d'ouverture de l'ORO n'excédant pas 15 à 20% du temps d'un cycle complet de contraction réticulo-ruminal (Buéno et Ruckebusch, 1974; Buéno, 1975). En revanche, chez la vache, l'ORO est ouvert à sa dimension maximale (28 à 37 mm) durant 10 à 12 s dès le début de la seconde contraction biphasique réticulaire, puis se ferme progressivement au bout d'une durée totale de 15 à 25 s (Buéno, 1975). Le temps total d'ouverture de l'ORO chez la vache est globalement de 60 à 70% de la durée du cycle de contraction réticulo-ruminal (Balch *et al*, 1951; Buéno, 1975). Chez les moutons et les chèvres, le transfert des digesta du réticulum vers l'omasum est obtenu par la synchronisation de la contraction du réseau, de l'ouverture rapide de l'ORO et de la contraction du canal omasal (Ehrlein, 1980). Chez les bovins par contre, à cause d'une synchronisation imparfaite de la motricité du réticulum et de celle de l'omasum, spécialement lors de l'ingestion (Buéno, 1975), et de la grande taille de l'omasum (Church, 1969), le transfert des digesta du réticulum vers l'omasum serait surtout réalisé grâce à une



**Fig 5.** Comparaison de l'anatomie du réticulo-rumen chez le mouton (A) et la vache (B). Noter : 1 = un réseau moins développé; 2 = une ouverture réticulo-ruminale plus importante; 3 = un sac cranial plus développé; 4 = un pilier cranial proportionnellement plus développé chez la vache que chez le mouton (d'après Nickel et Wilkens, 1955; Wilkens, 1956).

pression supérieure de 50% dans le réticulum par rapport à celle de l'abomasum (Buéno, 1975).

Ces différences anatomiques et physiologiques sont très certainement à l'origine d'un transit de l'eau plus rapide chez la vache que chez le mouton, mais d'un transit des particules plus lent (Uden, 1978; Poncet *et al*, non publié; Baumont, non publié), ce qui assure à la vache à la fois une fermentation plus longue de l'aliment et une évacuation plus rapide des très petites particules digérées qui transitent avec l'eau. La vache présente donc bien le degré le plus poussé d'adaptation à la digestion des parois végétales. En conséquence, les bovins sont moins sensibles que les ovins à des facteurs comme la qualité de conservation et la longueur des brins des ensilages (Dulphy et Demarquilly, 1972, 1973; Deswysen, 1980).

#### **Variations liées à la race et au génotype de l'individu**

Les potentialités d'adaptation nutritionnelle des ruminants domestiques sont dépendantes de la race et de la sélection animale pratiquée. Ainsi les moutons Méridiens, comme ceux de race autochtone Heidshnucken, s'adaptent à une ration peu et lentement digestible comme la paille en augmentant le volume du RR et le temps de rétention moyen des digesta, alors que ceux de race Blackhead ne peuvent s'adapter en augmentant significativement le volume du RR (Weyreter et Von Engelhardt, 1984). L'affouragement de pellets de graminée tropicale (*Cynodon dactylon*) à des moutons d'une race bien adaptée au climat tropical (Barbados Blackbelly), d'une race européenne (Dorset) et à ceux issus du croisement montre que pour une capacité d'ingestion et une utilisation digestive semblables, la vitesse de transit de la phase solide du rumen est deux fois plus

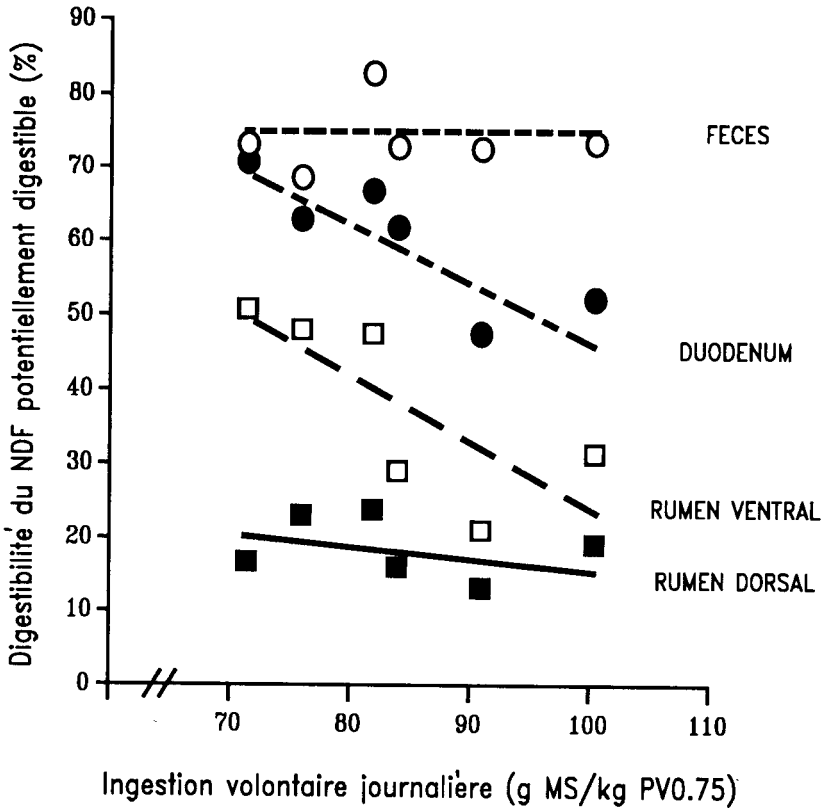
élevée chez les moutons croisés que chez les moutons de race Barbados (5,45 *versus* 2,77%/h; Mann *et al*, 1987). Avec un mélange de foin de dactyle et de luzerne, la vitesse de transit est également plus élevée chez les moutons croisés que chez les moutons Barbados Blackbelly, mais la quantité ingérée par les croisés est alors plus faible. Le contenu gastro-intestinal des croisés est par conséquent moins important que celui des moutons de race Barbados Blackbelly (Mann *et al*, 1987). De manière similaire, la comparaison de 3 races bovines européennes recevant à volonté du concentré et de la paille montre que les taurillons de race Blanc-Bleu-Belge, sélectionnés pour leur caractère cullard, ont une capacité réticulo-ruminale significativement plus faible que celle des taurillons de race Pie Noire et Pie Rouge (De Munck, 1989), ce qui, à même vitesse de croissance, les rend plus fortement dépendants de la qualité de la ration.

Outre les spécificités de race, il existe au sein d'une même race une grande variabilité liée au génotype de l'individu. Ainsi, les écarts de temps de rétention moyen et de niveau de digestion entre 3 vaches présentant les valeurs les plus faibles pour ces paramètres et 3 autres sujets présentant les valeurs les plus élevées parmi 22 individus se retrouvent aussi bien pour une ration à base de fourrages qu'une ration à base de concentrés, distribuées à volonté ou non (Ørskov *et al*, 1988). La constance de ces écarts pour différentes situations nutritionnelles suggère leur origine génétique (Ørskov *et al*, 1988). Un effet significatif de l'individu sur la vitesse de transit des phases solide et liquide a également été observé sur moutons (Baumont, 1989) et sur vaches laitières (Dehareng et Godeau, 1989; Tamminga *et al*, 1989).

Une étude détaillée de différents paramètres de la physiologie de la digestion chez 6 génisses croisées 1/4 Brahman x 1/

4 Jersey x 1/2 Angus présentant des capacités d'ingestion très différentes a permis de mieux décrire les spécificités digestives probablement liées au génotype de l'animal. Les animaux dont la capacité d'ingestion est élevée sont caractérisés, par rapport à ceux dont la capacité d'ingestion est faible, par une mastication plus efficace (durée unitaire de mastication plus courte et meilleure efficacité de comminution lors de la rumination, Deswysen *et al*, 1987b; Deswysen et Ellis, 1990) et par une quantité de digesta quittant le RR par ouverture de l'ORO plus élevée (Deswysen et Ellis,

1990), de sorte qu'ils digèrent moins les parois végétales potentiellement digestibles dans le RR, mais en compensation plus dans le cæcum-côlon (fig 6, Deswysen et Ellis, 1988). Les animaux dont la capacité d'ingestion est élevée sont donc capables de transférer par l'ORO des digesta moins fermentés et dont les particules ont une densité fonctionnelle moindre et une taille supérieure (Deswysen et Ellis, 1990). En outre, le comportement alimentaire et mérycique ne présente que deux périodes principales d'ingestion et de rumination chez la génisse dont la capacité d'inges-



**Fig 6.** Relations entre l'ingestion volontaire de chaque génisse (X) et les digestibilités des parois végétales (NDF) potentiellement digestibles (Y) dans le sac dorsal du rumen (—,  $Y = 27,8 - 0,11X$ ,  $P = 0,64$ ), le sac ventral du rumen (---,  $Y = 119,9 - 0,97X$ ,  $P = 0,08$ ), le duodénum (-.-,  $Y = 125,7 - 0,78X$ ,  $P = 0,03$ ), et les fèces (•••,  $Y = 77,0 - 0,04X$ ,  $P = 0,87$ ) (Deswysen et Ellis, 1988).

tion est la plus élevée, alors qu'il y en a quatre chez celle dont la capacité d'ingestion est la plus faible (Deswysen *et al*, 1989b). Il s'en suit des différences sur la rythmicité de la vitesse de transit. Ces différences entre animaux du même âge pourraient être dues à des différences au niveau de l'anatomie et de la motricité des compartiments gastriques telles que celles observées dans la comparaison des types *collecteur* et *brouteur* (Hofmann et Schnorr, 1982).

En conclusion, les connaissances sur les modalités du mélange et de la propulsion du contenu du RR sont relativement complètes. L'activité contractile du RR soumet les digesta à un régime cohérent de mouvements. Ces mouvements, en assurant un brassage permanent des digesta, une digestion mécanique par la rumination et en contrôlant le transit des digesta vers l'aval du tube digestif, ainsi que l'évacuation des gaz, permettent l'homéostasie du milieu ruminal nécessaire au maintien des conditions fermentaires.

Les mouvements du RR déterminent, en fonction des caractéristiques physico-chimiques des particules alimentaires ingérées, leur temps de séjour dans le RR et donc, pour partie, l'utilisation digestive de l'aliment ainsi que son ingestion volontaire. Toutefois, les mécanismes impliqués dans la rétention des particules dans le rumen, notamment le rôle de l'amas enchevêtré de grandes particules, ainsi que ceux impliqués dans la sélectivité du transit réticulo-omasal, sont encore imparfaitement connus. En conséquence, l'influence de la nature de l'aliment sur ces différents mécanismes est aujourd'hui difficilement quantifiable, mais les différences, entre aliments, de structure du contenu réticulo-ruminal et de temps de séjour, permettent de formuler des hypothèses qui devront être testées expérimentalement.

Entre espèces, races et individus, les différences de mélange et de propulsion

des digesta ainsi que leurs conséquences sur la capacité d'utilisation digestive et d'ingestion des aliments semblent être partiellement liées au génotype de l'individu et donc sélectionnables à plus long terme. Ces critères de physiologie de la digestion devraient davantage retenir notre attention dans la sélection d'animaux à meilleure efficacité de production.

## RÉFÉRENCES

- Alderson NE, Mitchell GE, Little CO, Call JL (1972) Postprandial patterns of ovine rumino-reticular motility and digesta passage. *J Anim Sci* 35, 102-107
- Bae DH, Welch JG, Smith AM (1979) Forage intake and rumination in sheep. *J Anim Sci* 49, 1292-1299
- Balch CC (1958) Observations of the act of eating in cattle. *Brit J Nutr* 12, 330-345
- Balch CC, Kelly A, Heim G (1951) Factors affecting the utilization of food by dairy cows. 4. The action of the reticulo-omasal orifice. *Brit J Nutr* 5, 205-216
- Baumont R (1989) État de réplétion du réticulo-rumen et ingestion de fourrages : incidences sur le contrôle à court terme de la quantité de foin ingérée par le mouton. Thèse de Doctorat de l'Institut National Agronomique de Paris-Grignon
- Baumont R, Dulphy JP, Andrieu JP (1988) Comportement alimentaire et état de réplétion du réticulo-rumen chez le mouton nourri à volonté de foin de prairie ou de luzerne, avec accès continu ou limité : incidences sur le contrôle physique de l'ingestion. *Reprod Nutr Dév* 28, 573-588
- Baumont R, Jamot J, Dardillat C, Grenet E (1990a) Influence de la nature du foin et de l'état alimentaire sur la teneur en matière sèche et la granulométrie des digesta à différents niveaux du réticulo-rumen de la vache. VI<sup>es</sup> Journées sur l'Alimentation et la Nutrition des Herbivores. *Reprod Nutr Dév* (à paraître)
- Baumont R, Malbert CH, Ruckebusch Y (1990b) Mechanical stimulation of rumen fill and alimentary behaviour in sheep. *Anim Prod* 50, 123-128

- Buéno L (1975) Les fonctions motrices et digestives du feuillet. Thèse de Doctorat Sciences Naturelles, Université de Toulouse
- Buéno L, Ruckebush Y (1974) The cyclic motility of the omasum and its control in sheep. *J Physiol (Lond)* 238, 295-312
- Cheng KJ, Hironaka R (1973) Influence of feed particle size on pH, carbohydrate content, and viscosity of rumen fluid. *Can J Anim Sci* 53, 417-422
- Church DC (1969) In: *Digestive Physiology and Nutrition of Ruminants*, vol 1 (Corvallis, ed) OSU Book Stores, 5-26
- Cirio-Maisonave A, Boivin R, Bost J (1981) Stimulation prandiale de la motricité réticulaire chez le mouton : phase céphalique et réflexe oral. *Ann Rech Vet* 12, 291-302
- Colvin HW, Daniels LB (1965) Rumen motility as influenced by the physical form of oat hay. *J Dairy Sci* 48, 935-941
- Colvin HW, Digesti RD, Louvier JA (1978) Effect of succulent and non succulent diets on rumen motility and pressure before, during and after eating. *J Dairy Sci* 61, 1414-1421
- Crichlow EC, Leek BG (1981) The importance of pH in relation to the acid-excitation of epithelial receptors in the reticulo-rumen of sheep. *J Physiol (Lond)* 310, 60P-61P
- Dardillat C (1987) Débit réticulo-omasal instantané chez la vache. *Reprod Nutr Dév* 27, 231-232
- Dardillat C, Baumont R (1988) Sur la rétention des particules de grande taille dans le réticulum chez la vache. *Reprod Nutr Dév* 28 (suppl n°1), 137-138
- Dardillat C, Baumont R (1990) Taille des particules alimentaires dans le canal et entre les lames omasales et dans les réservoirs amont et aval chez le bouvillon. Vies Journées sur l'Alimentation et la Nutrition des Herbivores. *Reprod Nutr Dév* (à paraître)
- De Munck G (1989) Étude comparative de la croissance et de l'ingestion volontaire chez des bovins de race pure et en croisement industriel : Blanc-Bleu-Belge, Pie-Noire, Pie-Rouge. Mémoire de fin d'études Ingénieur Agronome, Université Catholique de Louvain-la-Neuve, Belgique
- Dehareng D, Godeau JM (1989) Polyethylene dilution curves: a comparison of apparent ruminal liquid volumes and dilution rates estimated from either ruminal or duodenal fluid samples of Friesian cows. *J Anim Physiol Anim Nutr* 62, 268-276
- Deswysen AG (1980) Influence de la longueur des brins et de la concentration en acides organiques des silages sur l'ingestion volontaire chez les ovins et les bovins. Thèse de doctorat en Sciences Agronomiques, Université Catholique de Louvain-la-Neuve, Belgique
- Deswysen AG, Ehrlein HJ (1981) Silage intake, rumination and pseudo-rumination activity in sheep studied by radiography and jaw movement recordings. *Br J Nutr* 46, 327-335
- Deswysen AG, Ellis WC (1988) Site and extent of neutral detergent fiber digestion, efficiency of ruminal digesta flux and fecal output as related to variations in voluntary intake and chewing behavior in heifers. *J Anim Sci* 66, 2678-2686
- Deswysen AG, Ellis WC (1990) Fragmentation and ruminal escape of particles as related to variations in voluntary intake, chewing behavior and extent of digestion of potentially digestible NDF in heifers. *J Anim Sci* 68, 3871-3879
- Deswysen AG, Ellis WC, Pond KR, Jenkins WL, Connelly J (1987a) Effects of monensin on voluntary intake, eating and ruminating behavior and ruminal motility in heifers fed corn silage. *J Anim Sci* 64, 827-834
- Deswysen AG, Ellis WC, Pond KR (1987b) Interrelationships among voluntary intake, eating and ruminating behavior and ruminal motility of heifers fed corn silage. *J Anim Sci* 64, 835-841
- Deswysen AG, Pond KR, Rivera-Villarreal E, Ellis WC (1989a) Effects of time of day and monensin on the size distribution of particles in digestive tract sites of heifers fed corn silage. *J Anim Sci* 67, 1773-1783
- Deswysen AG, Dutilleul PA, Ellis WC (1989b) Quantitative analysis of nycterohemeral eating and ruminating patterns in heifers with different voluntary intakes and effect of monensin. *J Anim Sci* 67, 2751-2761
- Dulphy JP, Demarquilly C (1972) Influence de la finesse de hachage des ensilages de graminées sur le comportement alimentaire des moutons. *Ann Zootech* 21, 443-449

- Dulphy JP, Demarquilly C (1973) Influence de la machine de récolte et de la finesse de hachage sur la valeur alimentaire des ensilages. *Ann Zootech* 22, 199-217
- Ehle FR, Stern MD (1986) Influence of particle size and density on particulate passage through alimentary tract of Holstein heifers. *J Dairy Sci* 69, 564-568
- Ehrlein HJ (1980) Forestomach motility in ruminants. *Publ Wiss Film Sect Med Nr 9/C* 1328, 29 p
- Ellis WC, Matis JH, Lascano C, Mahloogi M, Pond KR (1986) Size reduction, fermentation and passage of forage particles and forage intake by cattle. In: *Symposium Proceeding: Feed Intake by Beef Cattle*. (FN Owens, ed) Oklahoma Agric Exp Sta MP 121, Stillwater
- Evans EW, Pearce GR, Burnett J, Pillinger SL (1973) Changes in some physical characteristics of the digesta in the reticulo-rumen of cows fed once daily. *Br J Nutr* 29, 357-376
- Faichney GJ (1986) The kinetics of particulate matter in the rumen. In: *Control of Digestion and Metabolism in Ruminants* (LP Milligan, WL Grovum, A Dobson, eds) Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, pp 173-195
- Ferlay P (1986) Étude la motricité des préestomacs chez le ruminant. Mémoire de Diplôme d'Étude Approfondies en Sciences Agronomiques, ENSA de Montpellier
- Freer M, Campling RC (1965) Factors affecting the voluntary intake of food by cows. 7. The behaviour and reticular motility of cows given diets of hay, dried grass, concentrates and ground pelleted hay. *Br J Nutr* 19, 195-207
- Freer M, Campling RC, Balch CC (1962) The behaviour and reticular motility of cows receiving diets of hay, oat straw and oat straw with urea. *Br J Nutr* 16, 279-295
- Gregory PC, Miller SJ, Brewer AC (1985) The relation between food and abomasal emptying and small intestine transit time in sheep. *Br J Nutr* 53, 373-380
- Grenet (1989) A comparison of the digestion and reduction in particle size of lucerne hay (*Medicago sativa*) and Italian rye-grass (*Lolium italicum*) in the ovine digestive tract. *Br J Nutr* 62, 493-507
- Gürtler H (1974) Physiologie der Verdauung und Absorption. In: *Lehrbuch der Physiologie des Haustieres*. (E Kolb, ed), Fisher Verlag, Stuttgart
- Hauffe R, von Engelhardt W (1975) Funktionen des Blättermagens bei kleinen Hauswiederkäuern. 1 Zufluss und Verweildauer von festen Teilchen und von Flüssigkeit. *Zbl Vet Med A* 22, 149-163
- Hidari H (1979) Estimation of the rumen load of sheep through measuring the consistency of rumen content. *Jpn J Zootech Sci* 50, 402-410
- Hofmann RR (1973) The Ruminant Stomach (Stomach Structure and Feeding Habits of East African Game Ruminants). East Afric Monogr biol EA Lit Bureau, Nairobi, Vol 2, 1-364
- Hofmann RR (1988) Anatomy of the gastrointestinal tract. In: *The Ruminant Animal, Digestive Physiology and Nutrition* (DC Curch, ed) Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 14-43
- Hofmann RR (1989) Evolutionary steps of eco-physiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive systems. *Oecologia* 78, 443-457
- Hofmann RR, Schnorr B (1982) *Die funktionelle Morphologie des Wiederkäuer-Magens*. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart
- Hooper AP, Welch JG (1985) Effects of particle size and forage composition on functional specific gravity. *J Dairy Sci* 68, 1181-1188
- Kennedy PM (1985) Effect of rumination on reduction of particle size of rumen digesta by cattle. *Aust J Agric Res* 36, 819-828
- Kennedy PM, Murphy MR (1988) The nutritional implications of differential passage of particles through the ruminant alimentary tract. *Nutr Res Rev* 1, 189-208
- Lechner-Doll M, Kaske M, von Engelhardt W (1989) Factors affecting the mean retention time of particles in the forestomach of ruminants and camelids. Physiological Aspects of Digestion and Metabolism in Ruminants, VII International Symposium on Ruminant Physiology, Sendai, Japan (à paraître)
- Leek BF, Harding RH (1975) Sensory nervous receptors in the ruminant stomach and the reflex control of reticulo-ruminal motility. In: *Digestion and Metabolism in the Ruminants* (IW Mc Donald, ACI Warner, eds), 60-76

- Malbert CH, Ruckebusch Y (1987) Intrinsic motor activity of the ruminant stomach. *Rev Méd Vet* 138, 155-161
- Malbert CH, Baumont R (1989) The effects of intake of lucerne (*Medicago sativa* L.) and orchard grass (*Dactylis glomerata* L.) hay on the motility of the forestomach and digesta flow at the abomaso-duodenal junction of the sheep. *Brit J Nutr* 61, 699-714
- Mambrini M (1990) Étude du temps de séjour des résidus alimentaires dans le tube digestif des vaches laitières : aspects méthodologiques et facteurs de variation. Thèse de Doctorat de l'Université de Rennes
- Mann DL, Goode L, Pong KR (1987) Voluntary intake, gain, digestibility, rate of passage and gastrointestinal tract fill in tropical and temperate breeds of sheep. *J Anim Sci* 64, 880-886
- McBride BW, Milligan LP, Turner BV (1983) Endoscopic observation of the reticulo-omasal orifice of cattle. *J Agric Sci Camb* 101, 749-750
- Moir RJ (1984) Why an omasum? In: *Ruminant Physiology Concepts and Consequences*. (SK Baker, JM Gawthorne, JB Mackintosh, DB Purser, eds) Proc Symp University of Western Australia, 85-92
- Moseley G, Jones JR (1984) The physical digestion of perennial rye-grass (*Lolium perenne*) and white clover (*Trifolium repens*) in the foregut of the sheep. *Br J Nutr* 52, 381-390
- Nickel R, Wilkens H (1955) Zur Topographie des Rindermagens. *Berl Münch Tierärztliche Wschr*, 68
- Nickel R, Schummer A, Seiferle E (1979) *The Viscera of the Domestic Mammals* (A Schummer, R Nickel, WO Sack, eds) Verlag Paul Parey, Berlin Hamburg
- Norgaard P (1989) The influence of physical form of ration on chewing activity and rumen motility in lactating cows. *Acta Agric Scand* 39, 187-202
- Okine EK, Mathison GW, Hardin RT (1989) Effects of changes in frequency of reticular contractions on fluid and particulate passage rates in cattle. *J Anim Sci* 67, 3388-3396
- Ørskov ER, MacLeod NA, Kay RNB, Gregory PC (1984) Method and validation of intragastric nutrition. *Can J Anim Sci* 64 (suppl), 138-139
- Ørskov ER, Ojwang I, Reid GW (1988) A study on consistency of differences between cows in rumen outflow rate of fibrous particles and other substrates and consequences for digestibility and intake of roughages. *Anim Prod* 47, 45-51
- Pharr LD, Colvin HW, Noland PR (1967) Rumen motility of sheep as affected by the physical form of oat hay. *J Anim Sci* 26, 414-417
- Poppi DP, Minson DJ, Ternouth JH (1981) Studies of cattle and sheep eating leaf and stem fractions of grasses. III The retention time in the rumen of large feed particles. *Aust J Agric Res* 32, 123-137
- Reid CSW (1984) The progress of solid feed residues through the rumino-reticulum: the ins and the outs of particles. In: *Ruminant Physiology Concepts and Consequences*. (SK Baker, JM Gawthorne, JB Mackintosh, DB Purser, eds), Proc Symp University of Western Australia, 79-84
- Reid CSW (1986) Digestive physiology: the challenges today and tomorrow. In: *Control of Digestion and Metabolism in Ruminants*. (LP Milligan, WL Grovum, A Dobson, eds), Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 540-557
- Reid CSW, Cornwall JB (1959) The mechanical activity of the reticulo-rumen of cattle. *Proc N Z Soc Anim Prod* 19, 23-35
- Reid CSW, Conway JF, Beach AD (1989) Generation of tactile stimulation in the ruminoreticulum. *Asian-Australian. J Anim Sci* 2, 161-162
- Rousseau JP, Falempin M (1985) Contrôle nerveux de la motricité du réticulo-rumen. *Reprod Nutr Dév* 25, 763-775
- Ruckebusch Y (1988) Motility of the gastrointestinal tract. In: *The Ruminant Animal, Digestive Physiology and Nutrition* (DC Curch, ed) Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey pp 64-107
- Ruckebusch Y (1989) Gastrointestinal motor function in ruminants. In: *Handbook of Physiology. Vol 1. Motility and Circulation, Section 6 The Gastrointestinal system* (SG Schultz, JD Wood, eds), Am Physiol Soc, Bethesda, MD

- Ruckebusch Y, Kay RNB (1971) Étude critique de la motricité gastrique chez les ruminants. *Ann Rech Vet* 2, 99-136
- Ruckebusch Y, Buéno L, Fioramonti J (1981) *La mécanique digestive chez les mammifères* (INRA Actualités Scientifiques et Agronomiques) Masson, Paris
- Shalk AF, Amadon RS (1928) Physiology of the ruminant stomach (bovine). Study of the dynamic factors. *Bull Agr Exp Stat North Dakota* 216, 1-63
- Shaver RD, Nytes AJ, Satter LD, Jorgensen NA (1988) Influence of feed intake, forage physical form, and forage fiber content on particle size of masticated forage, ruminal digesta, and feces in dairy cows. *J Dairy Sci* 71, 1566-1572
- Stevens CE, Sellers AF, Spurrell FA (1960) Function of the bovine omasum in ingesta transfer. *Am J Physiol* 198, 449-455
- Sutherland TM (1988) Particle separation in the forestomachs of sheep. In: *Aspects of Digestive Physiology of Ruminants*. (A Dobson, MJ Dobson, eds) Cornell University Press, 43-73
- Tamminga S, Robinson PH, Vogt M, Boer H (1989) Rumen ingesta kinetics of cell wall components in dairy cows. *Anim Feed Sci and Tech* 25, 89-98
- Uden P (1978) Comparative studies on rate of passage, particle size and rate of digestion in ruminants, equines, rabbits and man. PhD Dissertation, Cornell University, Ithaca NY
- Ulyatt MJ, Waghorn GC, John A, Reid CSW, Monro J (1984) Effect of intake and feeding frequency on feeding behaviour and quantitative aspects of digestion in sheep fed chafed lucerne hay. *J Agric Sci Camb* 102, 645-657
- Ulyatt MJ, Dellow DW, John A, Reid CSW, Waghorn GC (1986) Contribution of chewing during eating and rumination to the clearance of digesta from the ruminoreticulum. In: *Control of Digestion and Metabolism in Ruminants*. (LP Milligan, WL Grovum, A Dobson, eds), Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ, 498-515
- Waghorn GC, Reid CSW (1977) Rumen motility in sheep and cattle as affected by feeds and feeding. *Proc NZ Soc Anim Prod* 37, 176-181
- Waghorn GC, Reid CSW (1983) Rumen motility in sheep and cattle given different diets. *NZ J Agric Res* 26, 289-295
- Waghorn CG, Shelton ID, Thomas VJ (1989) Particle breakdown and rumen digestion of fresh ryegrass (*Lolium perenne* L) and lucerne (*Medicago sativa* L) fed to cows during a restricted feeding period. *Br J Nutr* 61, 409-423
- Warner ACI, Stacy BD (1968) The fate of water in the rumen. 2 Water balances throughout the feeding cycle in sheep. *Br J Nutr* 22, 389-410
- Welch JG (1982) Rumination, particle size and passage from the rumen. *J Anim Sci* 54, 885-894
- Weyreter H, von Engelhardt W (1984) Adaptation of Heidschnucken, Merino and Blackhead sheep to fibrous roughage diet of poor quality. *Can J Anim Sci* 64 (suppl), 152-153
- Wilkens H (1956) Zur Topographie der Verdauungsorgane des Schafes unter besonderer Berücksichtigung von Funktionszuständen. *Zbl Vet Med* 3
- Wyburn RS (1980) The mixing and propulsion of the stomach contents of ruminants. In: *Digestive Physiology and Metabolism in Ruminants* (Y Ruckebusch, P Thivend, eds) MTP Ltd Press, Lancaster, 35-51