

Démonstration de l'existence d'un contrôle à court terme de l'ingestion chez le Porc

Laurence LEPIONKA, J.P. LAPLACE, C.H. MALBERT

*Institut National de la Recherche Agronomique
Station de Recherches Porcines - 35590 Saint-Gilles*

Avec la collaboration technique de Sylvie Guérin et A. Chauvin

Démonstration de l'existence d'un contrôle à court terme de l'ingestion chez le porc

L'existence d'un contrôle à court terme de l'ingestion chez le Porc est toujours un sujet de controverse, car les modifications physiologiques de tonus induites par le repas (accommodation gastrique) altèrent la proprioception d'une distension de l'estomac provoquée expérimentalement. Le but de ce travail est double : i) confirmer que chez le Porc l'ingestion s'accompagne d'une diminution du tonus pariétal et ii) montrer que, dans une situation expérimentale permettant de neutraliser les conséquences de l'accommodation sur les récepteurs gastriques, l'accroissement de l'état de distension de l'estomac s'accompagne effectivement d'une réduction de l'ingestion. Les caractéristiques de l'ingestion d'un repas de 500g (durée, vitesse d'ingestion VI, épisodes de «non ingestion») ont été mesurées lors de distensions isovolumentiques ou isobariques de 50-4, 150-7, 300-11, 400-16 et 450-21 ml-mmHg. Il existe une diminution per prandiale du tonus du fundus chez le Porc. Par rapport aux distensions isovolumentiques homologues, seules les distensions isobariques ≥ 11 mmHg allongent significativement la durée d'ingestion en augmentant le nombre des épisodes de «non ingestion». L'accroissement de la pression intragastrique pré prandiale allonge la durée du repas par une diminution de la VI à partir du second tiers du repas et par une augmentation de la durée et du nombre des épisodes de «non ingestion». En conclusion, il existe un contrôle per prandial de l'ingestion chez le Porc lié au niveau de tonus de l'estomac.

Short term control of ingestion in pigs

Short term control of ingestion in pigs remains hypothetical because meal induced fundic tone variations (gastric accommodation) modify the sensation of a gastric distension experimentally imposed. The aim of this study is i) to confirm the perprandial gastric accommodation process in pigs and ii) to demonstrate, when the consequences of the accommodation are cancelled for the sensory receptors, a decrease in ingestion related to the increase in gastric distension. Perprandial isobaric or isovolumic fundic distension values were 50-4, 150-7, 300-11, 400-16 et 450-21 ml-mmHg. Ingestive pattern for 500g meal was characterized by duration of the meal, food intake rate FIR and «no ingestion» periods duration. Fundic tone perprandially decreased in pigs. Only isobaric distensions ≥ 11 mmHg significantly augmented the meal duration compared to isovolumic distensions of similar degree, by increasing the number of «no ingestion» periods. Increase in preprandial intragastric pressure augmented the meal duration by decreasing the FIR since the second part of the meal, and by increasing the number and duration of «no ingestion» periods. In conclusion, short term control of ingestion exists in pigs and is triggered by gastric tone level.

INTRODUCTION

Au cours des dernières décennies, l'orientation générale de la sélection en faveur de porcs à croissance plus rapide, à taux de muscle plus élevé, et à efficacité alimentaire améliorée, a conduit à une diminution corrélative de l'appétit chez le porc en croissance (WEBB, 1989). Celle-ci peut être reliée à l'accroissement relatif de la formation de tissu maigre, moins coûteux en énergie que le tissu gras, ce qui traduit l'existence d'une régulation d'ordre métabolique de l'appétit de l'animal. Quoique le nombre de travaux soit moindre chez le Porc que pour d'autres espèces, cette régulation dite à long terme est bien établie, tant de façon globale (NICOLAIDIS et EVEN, 1984) que de manière analytique. Cependant, chez le Porc comme pour d'autres Monogastriques, le repas s'interrompt bien avant l'absorption des nutriments présents dans la ration. Il existe donc un second niveau de régulation, dit à court terme, de l'ingestion. Divers signaux nerveux et humoraux, répondant aux caractéristiques physiques et chimiques des contenus et à l'état de réplétion de l'estomac et de l'intestin grêle proximal, sont à l'origine d'une régulation per prandiale de l'ingestion.

Si le terme d'état de réplétion ou de distension s'appréhende aisément de manière intuitive, le concept recouvre de nombreuses réalités physiologiques. La première «démonstration» du rôle de l'état de distension de l'estomac dans la régulation de la prise d'aliment a consisté en l'introduction d'une masse non alimentaire dans l'estomac et date de près de 50 ans (SHARE et al, 1952). Bien qu'une réduction du volume ingéré s'observe de la même façon à la suite de l'administration de masses alimentaires dans l'estomac, il n'en reste pas moins que l'effet observé est fruste, fugace, voire inexistant chez certaines espèces. Cette relative inefficacité traduit-elle l'inadéquation de la théorie du rassasiement par réplétion, ou révèle-t-elle que le stimulus employé ne provoque pas une distension identique à celle produite par l'arrivée du repas ?

Des axones indifférenciés constituent les capteurs sensoriels susceptibles d'être mis en jeu au cours de la distension de l'estomac. Ces terminaisons nerveuses sont sensibles soit à l'étirement de la paroi de l'estomac, dans l'hypothèse d'un fonctionnement «en parallèle», soit à une modification de la tension (encore appelée tonus) de la paroi de l'estomac dans l'hypothèse d'un fonctionnement «en série» (MEI, 1981). Les capteurs en série devraient a priori fournir une information sensorielle directement proportionnelle à l'état de distension de l'estomac. Mais, chez le Chien et chez l'Homme au moins, il n'en est rien parce que l'ingestion provoque une diminution de tonus, connue sous le vocable d'accommodation gastrique, dont l'amplitude est conditionnée par l'état de motivation de l'animal pour le repas. La conséquence de ces modifications du tonus est que la paroi gastrique s'étire lorsqu'elle est soumise à l'influence d'une charge ; toutefois, à l'inverse d'un corps parfaitement élastique, son allongement n'est pas proportionnel à la force de traction : lorsque la charge gastrique augmente, l'étirement s'atténue et atteint un plateau. Ceci signifie concrètement

que c'est la différence algébrique des variations de volume de sens opposé, induites respectivement par l'arrivée physique du repas et par l'accommodation gastrique, qui sera réellement évaluée par les capteurs sensoriels et fournie in fine au cerveau. Il convient donc, pour analyser correctement la relation entre distension de l'estomac et ingestion, de s'affranchir du phénomène de l'accommodation gastrique.

Le but de ce travail est double :

- 1) confirmer que chez le Porc, comme chez l'Homme ou le Chien, l'ingestion s'accompagne effectivement d'une diminution du tonus pariétal et, dans l'affirmative,
- 2) montrer que, dans une situation expérimentale permettant de neutraliser les conséquences de l'accommodation sur les capteurs sensoriels gastriques, l'accroissement de l'état de distension de l'estomac s'accompagne bien d'une réduction de l'ingestion.

Si ces deux points peuvent être établis, la réalité d'un contrôle à court terme de l'ingestion chez le Porc aura été démontrée.

1. MATÉRIELS ET MÉTHODES

1.1. Dispositifs expérimentaux

1.1.1. Préparation chirurgicale

Les expériences ont été conduites chez 8 porcs femelles de race Large White âgées de 4 à 6 mois (43 ± 3 kg). Sous anesthésie générale (Halothane 5% vol./vol.) et dans des conditions aseptiques, une canule de silicone a été placée dans l'estomac proximal (ou fundus). Les expériences ont débuté au minimum 8 jours après l'intervention chirurgicale, et au minimum après un retour à un niveau alimentaire identique à celui mesuré avant l'intervention. Toutes les expériences ont été réalisées chez des animaux vigiles placés dans des cages à métabolisme modifiées, après une diète hydrique de 8 heures.

1.1.2. Évaluation du comportement alimentaire

L'évolution temporelle de la quantité de nourriture ingérée au cours d'un «grand» repas de 500 g d'aliment granulé (protéines 17%, glucides 40%, lipides < 2%) a été choisie comme représentative du comportement alimentaire de l'animal. En pratique, le poids résiduel d'aliment présent dans l'auge a été continuellement évalué par une jauge de contrainte placée sous cette dernière.

À partir des données représentant l'évolution temporelle de la quantité d'aliment résiduel dans l'auge, ont été déterminés les paramètres suivants : le temps nécessaire à l'ingestion de la totalité du repas d'épreuve, le nombre et la durée totale des périodes de «non ingestion» au cours du grand repas (ingestion < 0,5 g.sec⁻¹). Afin d'évaluer l'impact de

l'évolution du remplissage de l'estomac par le repas sur l'ingestion, la durée du repas a été divisée en trois périodes égales consécutives pour lesquelles les vitesses d'ingestion moyennes ont été calculées (VI 1, VI 2, VI 3 en $g \cdot \text{min}^{-1}$).

1.1.3. Mesure du tonus de l'estomac et distension gastrique

La mesure du tonus de la paroi gastrique a été réalisée à l'aide d'un système d'injection ou retrait d'air connecté à une poche souple (500 ml) placée extemporanément dans l'estomac proximal grâce à la canule gastrique (MALBERT et RUCKEBUSCH, 1989). Le dispositif est piloté par un ordinateur lui-même relié à un capteur de pression (figure 1). Selon le module informatique, l'utilisateur peut soit maintenir constant le volume de la poche (mode volostat), soit maintenir constante la pression (mode barostat) à l'intérieur de la poche. Dans ce second cas, le volume d'air présent dans la poche à tout instant est inversement proportionnel au tonus du fundus. De plus, lorsque la pression au sein de l'estomac proximal est ainsi fixée par l'utilisateur, les modifications de tonus pariétal liées à l'accommodation gastrique sont neutralisées par le barostat. Lors de distribution d'un repas dans cette situation, seules sont alors enregistrées les modifications de tonus directement liées à la réplétion progressive de l'estomac par l'aliment.

1.2. Protocoles expérimentaux

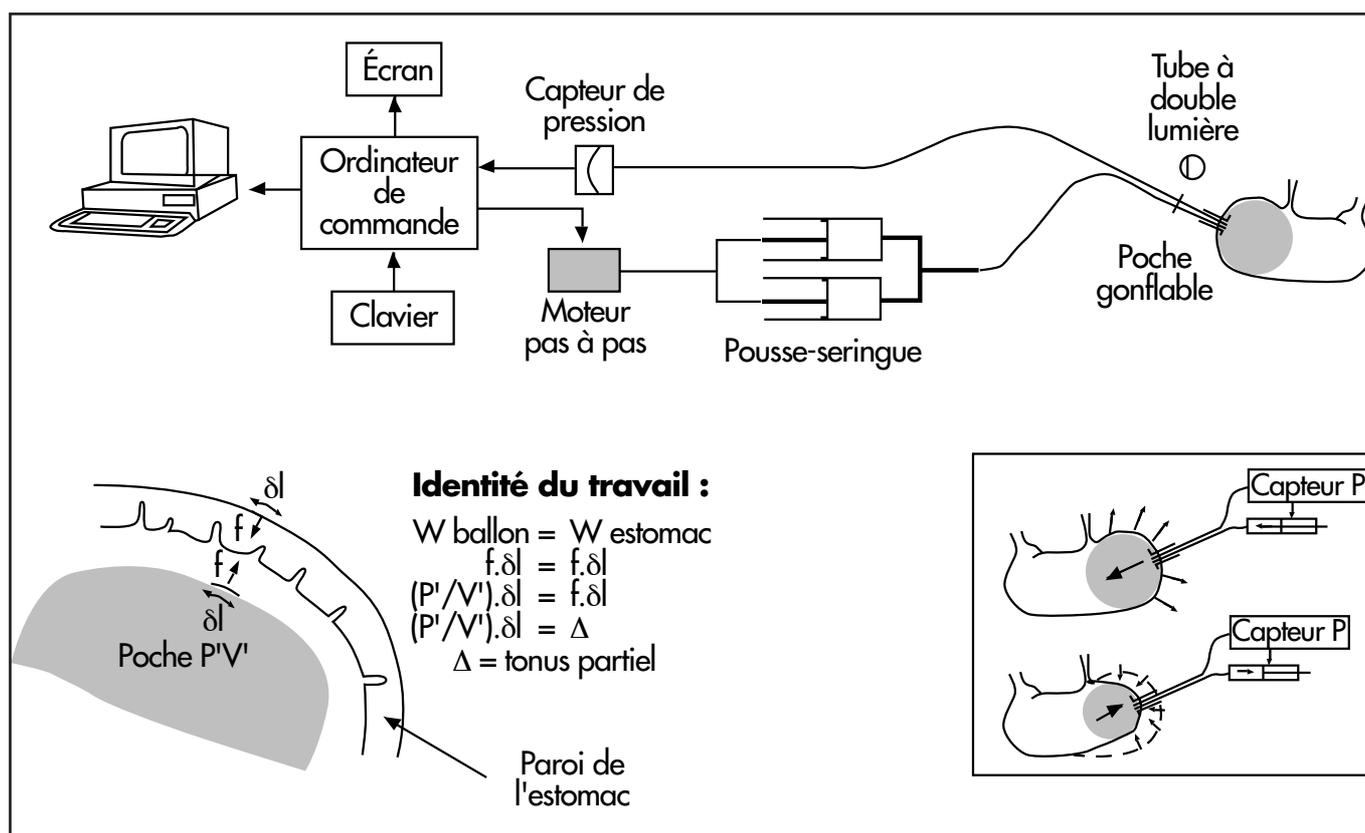
1.2.1. Évaluation de l'accommodation gastrique

Afin de permettre un enregistrement correct de la pression intragastrique par le barostat pneumatique, il est nécessaire de maintenir un volume suffisant dans la poche fundique. Cependant, à l'inverse, un volume (pression) excessif est à même de modifier la mécanique gastrique. Le compromis utilisé correspond donc à une pression de travail de 7 mmHg, ce qui représente un volume pré prandial d'environ 150 ml.

1.2.2. Distensions isovolumiques vs. isobariques

La comparaison de l'effet des distensions isovolumiques vs isobariques sur le comportement alimentaire est conditionnée par la connaissance des couples volume-pression pour lesquels on obtient, chez l'animal à jeun, une augmentation identique du tonus pariétal de l'estomac. L'évaluation de ces couples a été préalablement effectuée par la mesure de la compliance i.e. du rapport volume/pression au cours de distensions graduelles en paliers de l'estomac entre 0 et 22 mmHg. Chaque palier durait 120 secondes au cours desquelles la pression était maintenue constante. Les couples

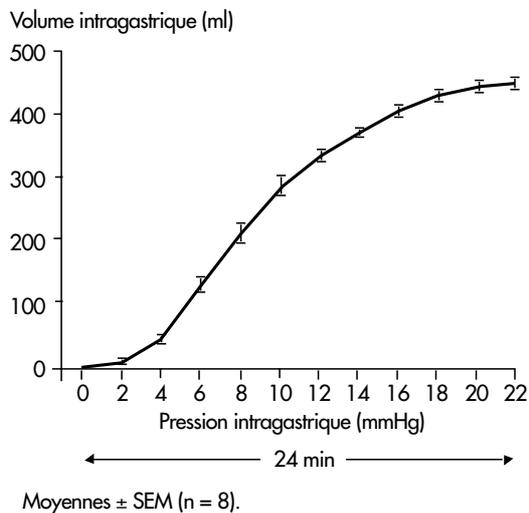
Figure 1 - Schéma de principe du barostat pneumatique à régulation électronique, et principe de la mesure du tonus de la paroi gastrique (W = travail, P = pression, V = volume et δl = unité élémentaire de surface de contact entre la paroi gastrique et la paroi de la poche)



correspondant à 50-4, 150-7, 300-11, 400-16 et 450-21 ml-mmHg (figure 2) ont été choisis comme valeurs pour les distensions isovolumentiques et isobariques de l'estomac.

En pratique, la poche reliée au système d'injection-retrait d'air était placée extemporanément dans le fundus au moyen de la canule gastrique et maintenue soit à une pression constante (distensions isobariques), soit à un volume constant (distensions isovolumentiques). Après une période de stabilisation d'au minimum 10 minutes, le repas d'épreuve était fourni à l'animal.

Figure 2 - Évolution des relations entre le volume et la pression intragastriques chez l'animal à jeûn lors d'inflation par paliers



Les résultats sont présentés sous forme de moyennes \pm erreurs standards. Les comparaisons entre les deux modes de distension, isovolumentique et isobarique, ont été réalisées par analyse de variance, $p < 0,05$ correspond à une différence significative.

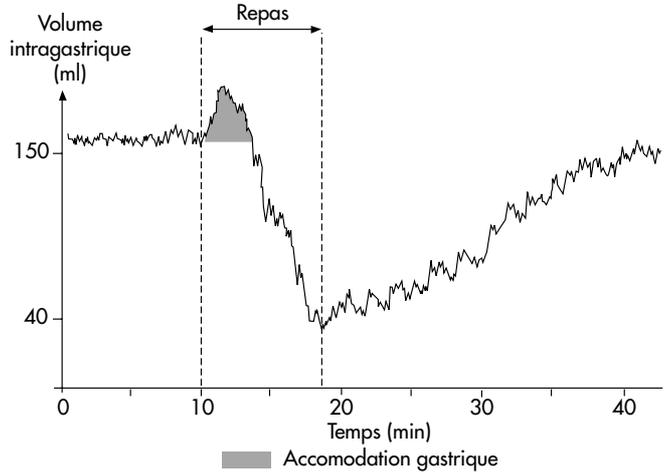
2. RÉSULTATS

2.1. Existence d'une accommodation gastrique chez le porc

L'évolution du volume de la poche positionnée dans le fundus et reliée au système d'inflation-déflation piloté en mode barostat, montre une augmentation immédiate et rapide ($0,6 \pm 0,14$ ml.sec⁻¹) dès le début de la prise de nourriture (figure 3).

Cet accroissement du volume, représentatif d'une diminution du tonus du fundus, est de $48 \pm 10,9$ ml par rapport au volume pré prandial et dure $3,5 \pm 0,80$ minutes. Par la suite, cet épisode de l'accommodation gastrique est masqué par l'arrivée du repas. En effet, celui-ci exerce une poussée artéfactuelle sur la poche expliquant ainsi la diminution du volume d'air qu'elle contient durant les deux derniers tiers du repas.

Figure 3 - Évolution du volume intragastrique lors de l'ingestion d'un repas de 500 g d'aliment sec chez le porc soumis à une distension isobarique de l'estomac de 7 mmHg (Dès le début du repas, il se produit une augmentation du volume intragastrique qui représente une diminution du tonus de l'estomac et traduit l'existence du phénomène d'accommodation)

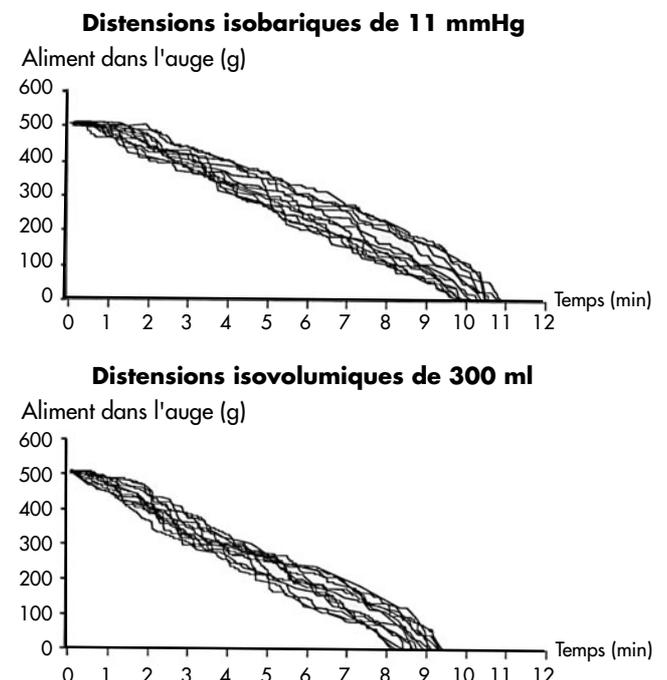


2.2. Influence de l'état de distension de l'estomac sur le profil alimentaire

2.2.1. Distensions isovolumentiques vs. isobariques

Pour des couples volume-pression supérieurs ou égaux à 300-11 ml-mmHg, les distensions isobariques sont toutes plus efficaces que les distensions isovolumentiques correspondantes en terme d'allongement de la durée du repas (figure 4).

Figure 4 - Profils d'ingestion bruts individuels obtenus pour un repas unique de 500 g d'aliment sec au cours de distensions isobariques de 11 mmHg et isovolumentiques de 300 ml



Ainsi, pour une distension isobarique maximale de 21 mmHg, l'augmentation de la durée du repas représente plus de 25 % (figure 5A). Cette particulière efficacité des distensions isobariques (relativement aux distensions isovolumiques) sur l'allongement de la durée du repas est due à un accroissement significatif du nombre des épisodes de «non ingestion» (figure 5B).

2.2.2. Effets de la distension isobarique

La durée du repas et la pression intragastrique imposée n'évoluent pas de manière corrélative. La pression

de 11 mmHg constitue une valeur seuil à partir de laquelle la durée du repas est significativement allongée par rapport au témoin sans distension. Il s'agit donc d'une relation de type «tout ou rien». Dans tous les cas, cette augmentation de la durée du repas correspond à la fois

1) à une diminution de la vitesse unitaire d'ingestion au cours des deux derniers tiers du repas, et

2) à une augmentation de la durée et du nombre des épisodes de «non ingestion» per prandiaux (figure 6 p 240).

Figure 5 - Effets respectifs de distensions isovolumiques ou isobariques de l'estomac proximal sur les paramètres caractéristiques de l'ingestion lors d'un repas unique de 500 g d'aliment sec

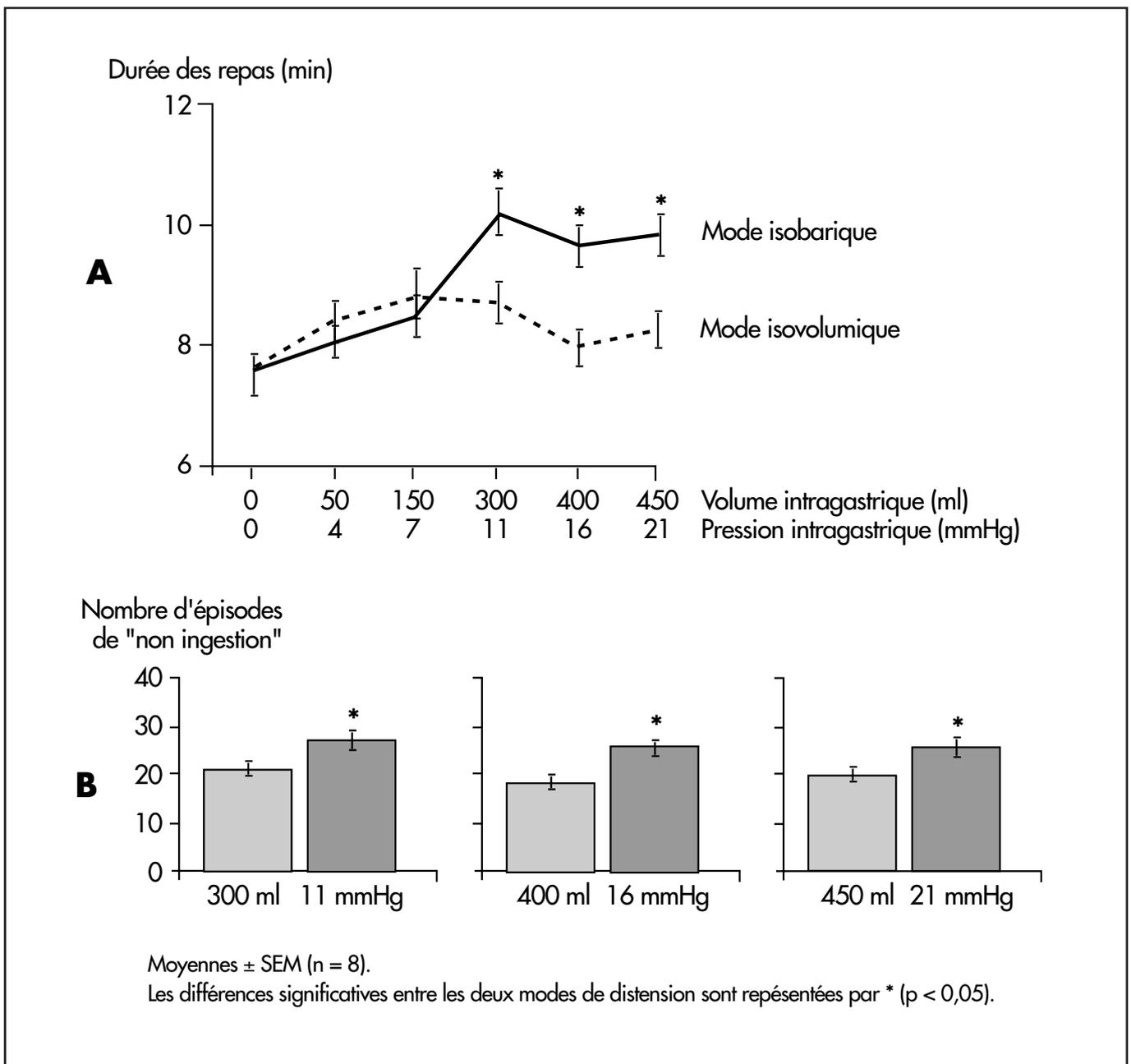
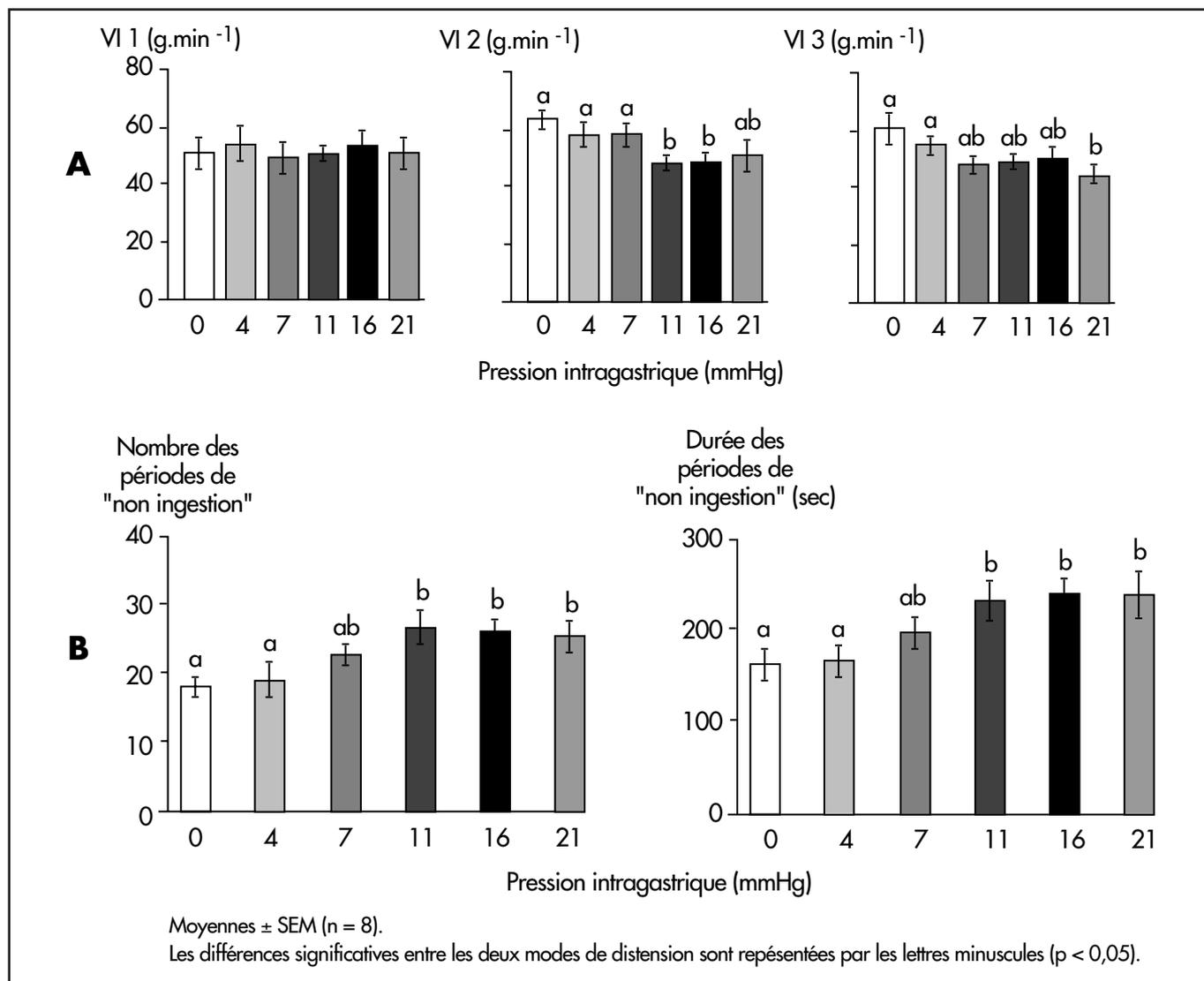


Figure 6 - Effets des conditions initiales de pression intragastrique stabilisée (barostat) sur les paramètres caractéristiques de l'ingestion lors d'un repas unique de 500 g d'aliment sec



3. DISCUSSION

Ce travail démontre pour la première fois chez le porc :

- 1) l'existence d'une accommodation gastrique per prandiale et
- 2) la présence d'une régulation per prandiale de l'appétit.

3.1. Accommodation gastrique et fonction de l'estomac chez le porc

La taille de l'estomac du Porc est, à poids vif équivalent, 3 à 4 fois supérieure à celle de l'estomac du Chien. Mais, les caractéristiques de l'alimentation et de fréquence des prises (en alimentation ad libitum) font que, globalement, l'estomac du Porc subit des variations de volume beaucoup moins extrêmes que celui d'un carnivore qui ingère en une fois et très rapidement sa proie ou sa ration journalière (LAPLACE, 1982).

Par rapport à l'Homme (MORAGAS et al., 1993 ; PARYS et al., 1993) ou au Chien, le Porc présente tout à la fois une

faculté d'accommodation gastrique mesurable de moindre amplitude et une durée d'ingestion significativement plus longue. Ainsi, dans le cas du Chien, l'accommodation mesurée dans des conditions analogues représenterait $80,2 \pm 18,9$ ml d'augmentation du volume gastrique pour un repas solide de 200 ml (AZPIROZ et MALAGELADA, 1985a). Cependant, dans ce cas, le volume du repas d'épreuve était plus faible que celui du repas que nous avons utilisé, de l'ordre de 700 ml pour 500 g d'aliment granulé. Or, lorsque le volume du repas augmente, la relaxation de l'estomac est de plus faible amplitude (ROPERT et al, 1993). Par ailleurs, la durée de l'accommodation gastrique chez le Chien est d'environ 3 minutes pour une durée de repas de 1 minute. Chez le Porc, cette durée est également de 3 minutes environ alors que le repas dure environ 10 minutes.

Une adéquation très efficace paraît donc exister chez le Porc en termes fonctionnels entre la cinétique d'apport d'aliment solide dans l'estomac et l'évolution temporelle du tonus

de la paroi de l'estomac. Cependant, cette relation ne possède une efficacité maximale que lorsque la compliance de la paroi gastrique (i.e. le rapport volume/pression) est élevée, c'est à dire pour des pressions intragastriques inférieures ou égales à 7 mmHg. Dans une telle situation en effet, l'accroissement du volume de distension intragastrique lié à l'arrivée du repas est entièrement compensé par la chute immédiate du tonus gastrique. A contrario lorsque la compliance est faible, voire nulle pour des couples volume-pression élevés comme ce peut être le cas lors d'ingestion rapide d'une grande quantité d'aliment, on conçoit que les conditions de pression intragastrique en brutale augmentation puissent influencer fortement le processus d'évacuation gastrique.

Les résultats recueillis dans ce travail, et notamment la mesure de la compliance gastrique chez le Porc, apportent des éléments de preuve directe à l'appui des arguments indirects et/ou déductifs qui nous avaient amené à écrire (LAPLACE, 1982): «Toute réplétion excédant la faculté d'accommodation normale de l'estomac, ce qui est le cas lors de repas quotidien unique, conduit nécessairement à une forte augmentation de la pression intragastrique et donc à un passage forcé de contenus liquides et solides vers le duodénum». Un tel phénomène explique que l'évacuation gastrique puisse atteindre, dans les 15 premières minutes après le début du repas, une quantité équivalant à 25 % de la matière sèche ingérée (CUBER et LAPLACE, 1979). «L'importance de cette évacuation, qui débute au cours du remplissage rapide de l'estomac (2 kg de matière fraîche en 5 à 7 mn) suggère que l'ingestion est plus rapide que la faculté d'accommodation de l'estomac et que celle-ci est dépassée».

3.2. Effets des distensions, «jauge gastrique» et rassasiement

La capacité d'une distension isobarique à allonger la durée du repas peut être expliquée par la nature de la relation qui lie le tonus de la paroi de l'estomac d'une part et le couple volume-pression au sein de la poche de distension d'autre part. En effet, lorsque la pression au sein de l'estomac est maintenue constante par le barostat, à tout moment le travail fourni par la paroi de la poche de distension est contrebalancé par le travail fourni par la paroi de l'estomac. Par contre, si la pression imposée est importante (supérieure ou égale à 11 mmHg), c'est-à-dire au-dessus de la plage de compliance gastrique élevée, le travail développé par l'estomac ne pourra en aucun cas compenser celui imposé par la poche du barostat. Dans cette situation, et dans ce cas uniquement, il y a réellement suppression de la faculté d'accommodation gastrique et donc mise en jeu des capteurs sensoriels pour signaler toute nouvelle augmentation de pression.

Ceci appelle deux commentaires. Au plan du principe de l'expérience, cette situation permet de comprendre pourquoi, pour de faibles rapports volume/pression de distension, l'effet sur le comportement d'ingestion s'avère identique pour des stimulations isovolumiques et isobariques. Au demeurant, une différence du même ordre dans la percep-

tion sensorielle des distensions du tube digestif a déjà été mise en évidence chez l'Homme (NOTIVOL et al, 1995). Au plan fonctionnel, si l'on transpose à l'animal intact, effectuant librement plusieurs repas au cours du nyctémère, le raisonnement développé plus haut pour la poche du barostat, on conçoit que la pression intraluminaire régnant dans le fundus puisse parfois être relativement élevée. L'estomac n'est en effet jamais vide et emmagasine sous une forme plus ou moins stratifiée plusieurs repas successifs. Dans cette situation où la compliance résiduelle est faible, l'estomac n'a plus guère de faculté d'accommodation. Si un nouveau repas est déclenché, la paroi gastrique sera très rapidement dans l'incapacité de compenser l'effort imposé par le couple volume-pression de la masse de contenus gastriques. Dès lors l'addition de nouveaux ingestats entraînera très rapidement la stimulation des structures nerveuses afférentes extrinsèques. L'intégration centrale de ces messages afférents conduira à ralentir l'ingestion du repas et surtout à multiplier les épisodes de «non ingestion» jusqu'à l'arrêt complet du repas spontané, c'est à dire le rassasiement.

Les perspectives ouvertes par ces observations sont de deux ordres, mécanistiques d'une part, fonctionnelles et éventuellement applicables d'autre part. En ce qui concerne le fonctionnement de cette «jauge gastrique», il est surprenant de noter un effet en «tout ou rien» de la pression gastrique sur la durée du repas dès lors que la pression fixée par le barostat impose à l'estomac de travailler dans sa zone de moindre compliance. On ne peut actuellement formuler que des hypothèses. Néanmoins, l'explication la plus probable résiderait dans la mise en oeuvre de tous les mécanorécepteurs sensoriels à faible seuil, dès lors que les conditions déterminées par le barostat ou la masse alimentaire intragastrique imposent à l'estomac de travailler dans la zone d'élasticité mécanique vraie. Il est probable en effet que les pressions de distension utilisées au cours de la présente étude soient incapables de mettre en oeuvre les mécanorécepteurs sensoriels à forte sensibilité de décharge qui sont à l'origine de réactions nociceptives. Si l'hypothèse précédemment envisagée était confirmée, cela suggérerait que la stimulation des récepteurs sensoriels en série soit capable de moduler le comportement d'ingestion du Porc.

Le rôle que semblent jouer les épisodes de «non ingestion» dans le contrôle de la durée du repas suggère que le Porc met en oeuvre un contrôle à court terme de son ingestion sur un mode sensiblement différent des Ruminants. Il existe aussi chez ces derniers un contrôle à court terme de l'ingestion lié à la réplétion du réticulo-rumen par les fourrages grossiers (JARRIGE et al, 1995). Mais ce contrôle est exercé uniquement par modulation de la vitesse unitaire d'ingestion (FAVERDIN, 1985) et non par multiplication des épisodes de «non ingestion». Bien que la conséquence fonctionnelle (rassasiement) soit identique dans les deux cas, les mécanismes déclencheurs et l'effecteur final paraissent extrêmement différents entre le Porc et les Ruminants. Cette différenciation des modèles de contrôle incite à ne pas extrapoler trop hâtivement les données en provenance des Ruminants chez le Porc.

Au plan fonctionnel, l'arrêt de l'ingestion, déterminé par la

«distension» de l'estomac, est donc sous le contrôle des capacités d'adaptation du tonus de l'estomac. Une modification de ce tonus avant ou pendant le repas, indépendamment de la prise d'aliment, devrait donc permettre d'accroître la capacité d'ingestion du Porc. Sans envisager une manipulation pharmacologique, on notera que chez le Chien, la présence de lipides dans l'intestin grêle proximal entraîne une chute importante du tonus de l'estomac (AZPIROZ et MALAGELADA, 1985b). Il serait donc théoriquement possible d'augmenter la capacité d'ingestion en four-

nissant de petites quantités de lipides au Porc juste avant le repas proprement dit, sous réserve évidemment de ne pas mettre en oeuvre un contrôle métabolique de l'ingestion du fait de leur absorption.

En conclusion, il existe bien chez le Porc comme chez les autres espèces monogastriques, un contrôle à court terme de l'ingestion. Celui-ci est mis en oeuvre au cours du repas. Il est sous la dépendance du niveau du tonus de la paroi de l'estomac.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AZPIROZ F., MALAGELADA J.R., 1985a. *Am. J. Physiol.*, 248(11), G229-G237.
- AZPIROZ F., MALAGELADA J.R., 1985b. *Am. J. Physiol.*, 249(12), G501-G509.
- CUBER J.C., LAPLACE J.P., 1979. *Ann. Biol. Bioch. Biophys.*, 19(3B), 899-905.
- FAVERDIN P., 1985. Régulation de l'ingestion des vaches laitières en début de lactation, Thèse doctorat INA Paris Grignon, 131 p.
- JARRIGE R., DULPHY J.P., FAVERDIN P., BAUMONT R., DEMARQUILLY C., 1995. In : Nutrition des ruminants domestiques ; ingestion et digestion, Jarrige R., Ruckebusch Y., Demarquilly C., Farce M.H., Journet M. (Eds.), INRA Paris, 124-181.
- LAPLACE J.P., 1982. In : Physiologie digestive chez le porc, Les Colloques de l'I.N.R.A., Laplace J.P., Corring T., Rérat A. (Eds.), INRA-Publ. ed., 12, 29-44.
- MALBERT C.H., RUCKEBUSCH Y., 1989. *Repro. Nut. Develop.*, 29, 147-159.
- MEI N., 1981. *J. Physiol.*, 77, 597-612.
- MORAGAS G., AZPIROZ F., PAVIA J., MALAGELADA J.R., 1993. *Am. J. Physiol.*, 264(27), G1112-G1117.
- NICOLAIDIS S., EVEN P., 1984. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 298, Série III, 295-300.
- NOTIVOL R., COFFIN B., AZPIROZ F., MEARIN F., SERRA J., MALAGELADA J.R., 1995. *Gastroenterology*, 108, 330-336.
- PARYS V., BRULEY des VARANNES S., ROPERT A., ROZÉ C., GALMICHE J.P., 1993. *Gastroenterol. Clin. Biol.*, 17, 321-328.
- ROPERT A., BRULEY des VARANNES S., BIZAIS Y., ROZÉ C., GALMICHE J.P., 1993. *Gastroenterology*, 105, 667-674.
- SHARE I., MARTYNIUK E., GROSSMAN M.I., 1952. *Am. J. Physiol.*, 169, 229-235.
- WEBB A.J., 1989. In : Forbes J.M., Varley M.A., Laurence T.L.J. (Eds), *The voluntary food intake of pigs*, B.S.P.A. Occasional Publication, 13, 41-50.