

donc admettre que cette substance est transformée en trypsine au moment de la sécrétion, sous une influence inconnue. On devra rapprocher ces conditions de sécrétion de celles que nous avons déjà indiquées pour la formation de la pepsine.

**2<sup>o</sup> Bile.** — La bile est sécrétée par le foie et déversée par le canal cholédoque dans le duodénum soit directement, soit après un séjour préalable dans la vésicule biliaire où elle subit certaines modifications. Bien qu'elle s'écoule dans la cavité intestinale, la bile ne sert pas uniquement à la digestion; elle représente aussi un produit d'excrétion. Pour ce motif, nous reporterons au chapitre des *Sécrétions* (p. 363) l'étude du mécanisme de la sécrétion biliaire et nous n'en prendrons ici que ce qui concerne la digestion.

**A. CARACTÈRES ET COMPOSITION DE LA BILE.** — Lorsqu'elle sort du foie, la bile est un liquide jaune orangé ou jaune brun chez l'homme, clair et limpide; elle devient verdâtre et filante quand elle a séjourné dans la vésicule. La bile est neutre ou légèrement alcaline, inodore chez l'homme, d'odeur musquée chez d'autres animaux, d'une saveur amère avec un arrière-goût douceâtre et nauséux. Sa densité varie de 1,008 à 1,040 selon qu'elle provient du foie ou de la vésicule. Miscible en toutes proportions à l'eau, elle lui donne une belle couleur jaune d'or. La quantité de bile qui est sécrétée en vingt-quatre heures est difficile à apprécier et, du reste, très variable suivant les animaux. Plus considérable chez les herbivores que chez les carnivores, elle est évaluée approximativement pour l'homme à 1 kilogramme.

Sur 1 000 grammes, la bile contient environ 850 grammes d'eau et 150 grammes de matériaux solides.

Parmi ces derniers, les plus importants par la quantité sont les *sels biliaires* qui y entrent pour 80 grammes et les *pigments biliaires* pour 20 grammes. Les sels biliaires sont le *glycocholate* et le *taurocholate* de soude. Les acides glycocholique et taurocholique résultent de la combinaison d'un même acide, l'acide *cholalique*, avec le *glycocolle* pour l'un et avec la *taurine* pour

l'autre. La présence de ces acides dans un liquide est décelée par la réaction de PETTENKÖFFER : par l'addition de sucre de canne et d'acide sulfurique, on voit apparaître une belle coloration rouge pourpre, dichroïque. Les matières colorantes principales sont la *bilirubine* et la *biliverdine*. On reconnaît la présence de ces pigments dans un liquide par la réaction de GMELIN : sous l'action de l'acide nitrique nitreux le liquide passe par les colorations verte, violette, rouge et jaune. Ces différents aspects sont dus aux produits d'oxydation de la bilirubine; ainsi, la coloration verte est produite par la biliverdine qui dérive par oxydation de la bilirubine. Il y a encore dans la bile d'autres substances; de la *cholestérine* qui à l'état pathologique compose pour la plus grande part les calculs biliaires, du *mucus* (dans la bile de la vésicule), des *graisses*, des *savons*, des *sels minéraux* surtout NaCl, KCl, des phosphates (Na, Ca, Mg), des traces de fer, des gaz (spécialement CO<sup>2</sup>).

**B. RÔLE DE LA BILE DANS LA DIGESTION.** — On peut, comme pour le suc pancréatique, étudier les propriétés digestives de la bile par deux méthodes différentes, soit en la faisant agir sur les aliments *in vitro*, soit en analysant les troubles digestifs qui apparaissent lorsqu'on détourne la bile de l'intestin par une fistule biliaire.

a. *Action de la bile in vitro.* — *In vitro* on constate que la bile n'a que peu ou point d'action digestive sur les aliments, sauf sur les graisses qu'elle émulsionne; toutefois cette émulsion n'est pas stable comme celle que forme le suc pancréatique. Mais les acides gras mis en liberté par l'action du suc pancréatique sur les graisses peuvent s'unir aux alcalis de la bile en décomposant les sels biliaires. Or, le mélange des savons ainsi formés et des acides biliaires mis en liberté est doué d'un pouvoir émulsionnant énergique.

La bile exerce en outre une *action adjuvante* sur la digestion pancréatique, en renforçant le pouvoir des ferments, et c'est là sans doute son principal rôle. Dans un mélange de bile et de suc pancréatique, l'activité de l'amylopsine et de la trypsine se trouve doublée, et le pouvoir de la stéapsine multiplié plusieurs fois.

En arrivant dans le duodénum, le chyme stomacal est neutralisé, et l'action de la pepsine annihilée par la bile, ce qui est une condition pour que la digestion tryptique commence. On a dit également que la bile arrête la digestion gastrique en précipitant les peptones ; mais lorsqu'on ouvre le duodénum d'un animal en digestion, on ne trouve point de précipité albumineux adhérent à la muqueuse. DASTRE a du reste montré que la bile ingérée journellement dans l'estomac des chiens, avec leurs aliments, ne gêne pas la digestion gastrique, et ODDI n'a vu survenir aucun trouble chez les animaux auxquels il avait pratiqué la fistule *cholécysto-gastrique*, c'est-à-dire l'abouchement de la vésicule biliaire dans l'estomac.

b. *Suppression du flux biliaire dans l'intestin.* — Pour détourner la bile de l'intestin, on peut simplement lier le canal cholédoque, mais les animaux succombent bientôt à la rétention biliaire. SCHWANN imagina le premier d'empêcher l'accès de la bile dans le duodénum par une *fistule biliaire*.

Pour établir une fistule biliaire, on fixe le fond de la vésicule biliaire contre la paroi abdominale, puis on incise la vésicule et l'on y maintient une canule, de manière que la bile coule au dehors par la plaie (*fistule cholécystique*) ; on doit de plus réséquer le canal cholédoque entre deux ligatures sur une certaine étendue, afin que toute la bile s'écoule exclusivement par la fistule. Les animaux ainsi opérés deviennent très voraces, et ne vivent longtemps que si on leur donne une ration alimentaire double ou triple de la normale. Leurs matières fécales sont décolorées, ou de couleur gris cendré, de même que chez l'homme atteint d'ictère par rétention ; elles séjournent longtemps dans l'intestin par suite de l'absence des sels biliaires, qui à l'état normal ont la propriété d'exciter les mouvements péristaltiques, et elles acquièrent aussi une odeur fétide, ce qui a fait penser à quelques physiologistes que la bile possède normalement une action antiputride.

La couleur grise des fèces est surtout due à la grande quantité de graisses qu'elles renferment ; en effet l'éther qui dissout la graisse leur enlève cette coloration. L'excrétion de la graisse constitue le seul trouble de la digestion des aliments après

fistule biliaire. Les albuminoïdes et les hydrates de carbone sont digérés comme à l'état normal ; mais la graisse est rejetée en très grande quantité, jusqu'au tiers ou la moitié de celle qui a été ingérée, d'après les analyses de VORR, MUNK, etc. Une autre expérience montre bien l'action de la bile sur les graisses ; DASTRE réussit à aboucher, après résection du canal cholédoque, la vésicule biliaire dans la cavité intestinale (*fistule cholécysto-intestinale*) ; cet abouchement ayant été fait vers le milieu de la longueur de l'intestin, la bile ne prenait le contact des aliments que très loin du point où elle est normalement déversée. Or, en sacrifiant l'animal ainsi opéré, après un repas riche en graisse, on constata que les chylofères ne se montraient lactescents qu'au-dessous du point de déversement de la bile. C'est, on le voit, une observation semblable à celle que CL. BERNARD avait faite chez le lapin pour le suc pancréatique, et qui en est la contre-partie. Il faut en conclure qu'à l'état normal les deux sucs se prêtent un mutuel concours pour l'émulsion et la résorption de la graisse.

Ces expériences démontrent que la bile joue un rôle très important dans la digestion des graisses ; mais il est probable qu'elle agit surtout en favorisant l'absorption des corps gras par la muqueuse intestinale, comme nous le verrons plus loin.

C. *SÉCRÉTION BILIAIRE.* — L'écoulement de la bile par une fistule cholécystique est continu ; mais ce n'est pas un processus physiologique. Normalement, l'écoulement de la bile dans l'intestin est intermittent et réglé par un réflexe dont l'origine est dans la muqueuse duodénale. Pour le constater, il faut pratiquer une fistule permanente du cholédoque en fixant dans la plaie abdominale l'embouchure de ce canal, avec la muqueuse duodénale attenante (*fistule de BRUNO*). On voit ainsi que dans l'intervalle des digestions et pendant le jeûne, il ne s'écoule pas une goutte de bile dans l'intestin. La bile s'accumule dans les voies biliaires, où elle est maintenue par la tonicité d'un sphincter qui entoure l'orifice duodénal du cholédoque (voy. p. 370). L'écoulement de la bile se produit pendant la digestion, et seulement lorsque le chyme stomacal arrive dans le duodénum.

Les substances du chyme capables de provoquer le réflexe sont les peptones, les matières extractives de la viande et surtout les graisses. L'introduction d'une solution acide dans le duodéno-jéjunum augmente aussi la sécrétion biliaire, de même qu'elle provoque la sécrétion pancréatique, et cela, de même que pour le pancréas, par un double mécanisme à la fois réflexe et humoral (formation de sécrétine).

**3° Suc intestinal.** — Les glandes de la muqueuse de l'intestin grêle sont de deux sortes : des glandes en grappe ou *glandes de Brünner* qui sont relativement peu nombreuses et ne se trouvent que dans le duodénum, et des glandes en tube ou *glandes de Lieberkühn* qui forment une couche continue depuis le pylore jusqu'à la valvule iléo-cæcale, c'est-à-dire sur toute la longueur de l'intestin grêle (soit 8 mètres). Ces glandes sécrètent le suc intestinal ou entérique.

Le suc des glandes de Brünner n'a pas été isolé à l'état de pureté ; il semble se rapprocher par ses propriétés du suc des glandes pyloriques de l'estomac : d'après GRÜTZNER il contiendrait de la pepsine et digérerait les albuminoïdes lorsqu'on l'additionne de HCl.

Pour obtenir le suc des glandes de Lieberkühn, on pratique une fistule intestinale par le procédé de THIRY. Ce physiologiste isola une anse intestinale chez le chien au moyen d'une double section de façon à la séparer complètement du reste de l'intestin, tout en lui conservant ses connexions avec le mésentère ; il rapprocha alors les deux bouts de l'intestin et les sutura de manière à assurer le cours des matières comme dans l'état normal : puis il ferma en cæcum une des extrémités de l'anse isolée, tandis qu'il fixa l'autre extrémité maintenue ouverte aux lèvres de la plaie abdominale. En opérant de la sorte, on obtient un segment d'intestin séparé du reste, dans lequel les aliments ne peuvent plus pénétrer, et qui laisse écouler par une fistule un suc exempt de tout mélange avec les autres sucs digestifs.

On peut aussi, comme pour le suc gastrique, préparer avec la muqueuse intestinale un suc entérique artificiel.

a. *Propriétés et composition du suc intestinal.* — Obtenu par la fistule de THIRY, c'est un liquide jaunâtre, coagulable par la chaleur, très alcalin. Il contient environ 25 p. 1 000 de matériaux solides, en particulier de l'albumine et une notable proportion de carbonate de soude ; il fait effervescence avec les acides. On ne peut en évaluer que difficilement la quantité sécrétée : elle doit être assez grande, car les glandes de Lieberkühn forment une énorme masse glandulaire, malgré leur petitesse ; ces glandes sont, en effet, étalées sur une surface de 4 à 6 mètres carrés, et leur nombre atteindrait, d'après SAPPEY, le chiffre prodigieux de 40 à 50 millions.

b. *Rôle du suc intestinal.* — Le suc entérique obtenu par la méthode de THIRY n'a qu'un pouvoir digestif très limité ; il n'agit ni sur les albuminoïdes, sauf la fibrine qu'il peut dissoudre, ni sur les graisses, et ne possède qu'un faible pouvoir diastasique. Toutefois certains physiologistes, comme SCHIFF, lui ont attribué une action semblable à celle du suc pancréatique. Il faut pourtant bien reconnaître que cette digestion par le suc intestinal, pour si complète qu'on la suppose, ne peut en aucune façon suppléer celle qu'effectue le suc pancréatique ; les résultats de l'extirpation du pancréas l'ont prouvé.

En outre, HÉDON et VILLE ont dans quelques expériences, réussi à supprimer complètement l'accès de la bile et du suc pancréatique dans l'intestin, en réalisant sur le même animal, une fistule biliaire et l'extirpation du pancréas. Dans ces conditions, les troubles digestifs sont si intenses que l'animal dépérit avec une extrême rapidité, malgré sa voracité et en dépit de l'alimentation la plus copieuse et la plus substantielle. Les graisses en particulier sont rejetées à peu près intégralement ; elles sont cependant encore saponifiées, mais leur dédoublement doit être rapporté à une action microbienne plutôt qu'à une influence du suc intestinal. En tout cas, ce fait montre que la saponification n'est pas une condition suffisante pour la résorption des graisses.

Le suc intestinal possède encore la propriété d'invertir le sucre de canne. CL. BERNARD à qui l'on doit la découverte de cette action, l'attribua à la présence d'un *ferment inversif*. Le

sucres de canne n'est pas assimilable; la digestion le dédouble donc en glycose et lévulose, sucres que l'organisme peut utiliser. Les extraits de la muqueuse intestinale renferment également de la *maltase*, ferment qui dédouble la maltose, et un autre nommé *éprepsine* qui transforme la peptone en produits de poids moléculaire plus faible, ammoniacque, leucine et tyrosine, etc.

Mais le rôle essentiel du suc intestinal dans la digestion consiste dans une action spéciale qu'il exerce vis-à-vis de la trypsine pancréatique, action découverte récemment dans le laboratoire de PAWLOW par SCHEPOWALNIKOW; le pouvoir protéolytique du suc pancréatique se trouve renforcé à un degré tout à fait extraordinaire par l'adjonction d'un peu de suc intestinal; même un suc pancréatique inactif sur l'albumine, comme celui qui est sécrété sous certaines influences, par exemple par injection intravasculaire de sécrétine, acquiert un pouvoir protéolytique intense quand on l'additionne de suc intestinal. La substance qui jouit de cette remarquable propriété est de l'ordre des ferments: elle est détruite par l'ébullition. Ce ferment a été nommé par PAWLOW *entérokinase*. Des substances à action semblable (*Kinases*, d'une manière générale) ont été démontrées par DELEZENNE dans les leucocytes, les bactéries, les venins, certains champignons. Quant au mécanisme d'action de la kinase, il est encore discutable. PAWLOW pense que l'entérokinase transforme en trypsine active le zymogène inactif qui existerait dans le suc pancréatique en plus ou moins grande abondance à côté de la trypsine. Mais pour DELEZENNE, le mécanisme est tout autre: la kinase se fixe sur l'albumine et la sensibilise à l'action de la trypsine. A elle seule, la trypsine est inactive, car un suc pancréatique absolument pur, dépourvu de leucocytes et de kinase, n'a aucune action protéolytique. La trypsine ne peut attaquer l'albumine, que lorsque celle-ci a fixé la kinase. La kinase est une substance *sensibilisatrice* (comparez avec phénomène de l'hémolyse, page 173).

Avec ces données, on peut maintenant interpréter un fait que HERZEN a toujours soutenu énergiquement, à savoir que la rate exerce sur le pancréas une action *trypsinogène*. Si un extrait de rate confère le pouvoir protéolytique à un suc

pancréatique inactif, c'est vraisemblablement par la kinase qu'il renferme.

c. *Sécrétion du suc intestinal*. — Son mécanisme est mal connu. Elle n'est pas continue, mais se produit lorsque des excitations sont portées sur la muqueuse, par exemple au contact des aliments pendant la digestion. Pour l'anse de THIRY, on voit couler le suc par la fistule, quand la muqueuse du reste de l'intestin est en activité digestive. A. MOREAU a vu que la section des nerfs d'une anse d'intestin cause un afflux considérable de liquide dans la cavité intestinale; ce liquide est un produit de transsudation des vaisseaux sanguins de la muqueuse plutôt que le résultat d'une véritable sécrétion. Le même phénomène se produit à l'état physiologique, et par action réflexe, d'où la diarrhée qui apparaît immédiatement dans ces conditions, par exemple sous l'influence des émotions.

Maintenant que nous connaissons l'action partielle exercée par les différents sucres qui se déversent dans l'intestin grêle, voyons quel est le résultat total de la digestion intestinale.

4° **Phénomènes généraux de la digestion dans l'intestin grêle**. — Lorsque le chyme stomacal arrive dans l'intestin, son acidité est très rapidement neutralisée; à la fin du duodénum le contenu de l'intestin est déjà alcalin. C'est au suc intestinal, à la bile, et, d'après SCHIFF, au suc des glandes de Brünner, que revient la principale part dans cette action. Par sa richesse en carbonate de soude, le suc intestinal est bien apte à saturer l'HCl du chyme stomacal. Il se forme NaCl et CO<sup>2</sup>. Les bulles d'acide carbonique qui éclatent entre les particules alimentaires amènent, d'après BUNGE, une désagrégation plus complète du chyme, et facilitent ainsi l'action des sucres digestifs et la résorption des aliments dans l'intestin. Les aliments sont complètement transformés par les sucres digestifs qui s'écoulent dans l'intestin; c'est le suc pancréatique qui joue certainement le principal rôle dans cette transformation. Mais nous savons maintenant que son action est puissamment renforcée par la bile et surtout le suc intestinal. La bouillie alimentaire contenue dans l'intestin, ou *chyme intestinal*, présente des caractères

différents, suivant l'endroit où elle est recueillie. Malgré l'alcalinité du suc intestinal, elle ne tarde pas à présenter une réaction acide par suite des fermentations microbiennes qui s'y passent (fermentation lactique et butyrique). Très liquide et coloré en jaune par la bile dans le duodénum et les premières portions du jéjunum, le chyme devient plus consistant, plus foncé et de couleur verdâtre dans les parties inférieures de l'intestin ; il ne remplit pas complètement le tube intestinal, car on voit que de distance en distance des anses intestinales restent vides ou distendues par des gaz, ou bien encore ne contiennent que du mucus et de la bile.

Le chyme intestinal présente une composition analogue au chyme stomacal, mais il en diffère par une moindre quantité de substances alimentaires non digérées, des traces de leucine et de tyrosine, et par la présence de la bile. Les gaz de l'intestin grêle sont : Az, CO<sup>2</sup>, H. L'hydrogène provient de la fermentation butyrique des hydrocarbonés. Il n'y a pas du tout d'oxygène.

#### B) PHÉNOMÈNES MÉCANIQUES

Lorsqu'on ouvre le ventre d'un animal vivant, on voit que les intestins sont animés de mouvements que l'on ne saurait mieux comparer qu'à ceux d'un tas de vers, d'où le nom de *mouvements vermiculaires* qui leur a été donné. De quelle nature sont ces mouvements, et quelle est l'influence du système nerveux sur leur production ?

**1° Mouvements de l'intestin.** — Ils consistent en alternatives de resserrement et de relâchement circulaires progressant de proche en proche le long de l'intestin, dans le sens du cours des matières, et en mouvements de glissement des anses intestinales les unes sur les autres ; ils sont produits par des contractions rythmiques des fibres musculaires circulaires et longitudinales de l'intestin ; le but de ces mouvements dits *péristaltiques* est de faire cheminer les matières alimentaires depuis le pylore jusqu'au gros intestin. L'existence à l'état normal de mouvements *antipéristaltiques*, c'est-à-dire de sens inverse aux précédents, est fort contestable.

Les contractions péristaltiques deviennent plus énergiques sous l'influence du froid, de l'anémie ou de l'hyperhémie de l'intestin, de CO<sup>2</sup> dans le sang (asphyxie) ; elles sont excitées par la présence des aliments, par la bile, par certains poisons comme la nicotine, la caféine ; au contraire, elles diminuent pendant le jeûne ou sous l'action d'autres poisons tels que l'opium, la belladone.

**2° Innervation.** — L'intestin contient en lui-même, dans ses parois, les éléments nerveux excitateurs de ses contractions. Ce sont les plexus d'AUERBACH et de MEISSNER ; aussi, un segment d'intestin enlevé du ventre de l'animal présente-t-il encore des contractions rythmiques. Mais, de plus, le système nerveux central intervient dans cette motricité comme un régulateur. Les nerfs sensibles et moteurs de l'intestin proviennent des pneumogastriques et du sympathique. L'excitation du bout périphérique du pneumogastrique accentue les contractions intestinales, l'excitation du nerf splanchnique au contraire les ralentit ; en un mot, le pneumogastrique est le nerf *moteur* et le splanchnique le nerf *d'arrêt* pour l'intestin.

#### § 5. — DIGESTION DANS LE GROS INTESTIN

Dans le gros intestin, les aliments n'éprouvent plus guère de transformations et les phénomènes chimiques qui s'y passent sont étrangers à la digestion proprement dite ; les phénomènes mécaniques consistent surtout dans l'expulsion des matières fécales.

**1° Phénomènes chimiques.** — La muqueuse du gros intestin contient, comme celle de l'intestin grêle, de nombreuses glandes de Lieberkühn qui sécrètent un suc alcalin dont la composition est très analogue à celle du suc intestinal précédemment décrit. Mais ce suc ne paraît avoir aucune action digestive.

Le chyme de l'intestin grêle arrivé dans le côlon devient franchement acide, malgré l'alcalinité du suc sécrété, par suite des fermentations qui s'y passent sous l'influence des microbes