

Surco reticular de los rumiantes. Revisión bibliográfica

Pochón, D.O.

Cátedras de Bioestadística y Biofísica, Facultad de Ciencias Veterinarias, UNNE,
Sargento Cabral 2139, Corrientes (3400), Argentina, Tel/Fax: 54–3783–425753,
E–mail: dopoch@vet.unne.edu.ar

Resumen

Pochón, D.O.: *Surco reticular de los rumiantes. Revisión bibliográfica.* En el presente trabajo se compilan y actualizan aspectos morfológicos y funcionales del surco reticular de los rumiantes. El reflejo de cierre de la gotera esofágica durante mucho tiempo ha sido objeto de múltiples estudios, generando teorías contradictorias y discusiones sobre su funcionamiento, especialmente en el tema referido a los estímulos capaces de desencadenarlo, naturaleza del reflejo, mecanismo de la contracción, condicionamiento del reflejo y efecto de las drogas que actúan sobre el surco reticular a distintos niveles. Se exponen las diferentes respuestas a la ingestión de leche y agua en mamadera y balde, a distintas temperaturas, en función del aprendizaje al cual fue acostumbrado el lactante. Se discuten las acciones de las sales de sodio y cobre, así como la de sustitutos como el lactosuero, cuya administración en cantidades crecientes ocasiona la continuidad del reflejo, evitando el ingreso del alimento al rumen y permitiendo su digestión intestinal directa. La revisión efectuada brinda un panorama sobre las diferentes hipótesis planteadas en torno del tema, aportando recientes conocimientos que auguran ser capaces de generar un mejor manejo del rumiante en lactación, aprovechando la gran potencialidad del reflejo de cierre del surco reticular.

Palabras Clave: rumiantes, surco reticular, reflejo de cierre.

Índice de temas

-
- A – Introducción
 - B – Desarrollo embrionario
 - C – Estructura anatómica
 - D – Relaciones morfológicas
 - E – Estructura histológica
 - F – Vascularización
 - G – Inervación
 - H – Estímulos desencadenantes del cierre
 - I – Mecanismo de contracción
 - J – Drogas que actúan sobre el surco reticular
-

A – Introducción

El surco reticular (gotera esofágica) es una estructura anatómica de los terneros, corderos, cabritos y otras especies de rumiantes, cuya máxima funcionalidad se manifiesta en la etapa de lactante. El cierre de este surco asegura que los alimentos lácteos (leche, sustituto lácteo o suero reconstituido) se dirijan directamente por el orificio retículo–omasal al abomaso, eludiendo su pasaje al retículo–rumen, lugar donde se cumplen los procesos de coagulación de la caseína y la primera etapa de la hidrólisis lipídico–proteica de la leche. En los rodeos de cría los terneros pierden normalmente el hábito de mamar poco después de ser separados de sus madres, aproximadamente a los 9 meses de edad, situación muy

diferente a la del rodeo lechero, donde las crías son destetadas en los primeros 3 a 5 días de vida y en algunos casos en las primeras 12 horas de haber nacido.

El objetivo de esta revisión es brindar una recopilación actualizada sobre las diferentes hipótesis planteadas en torno al reflejo de cierre de la gotera esofágica con el propósito de aprovechar su funcionalidad⁸⁰. Número de tomas, horarios, temperatura y forma de administración son aún motivo de discusión y se asocian a la aparición de trastornos digestivos y pérdidas de producción.

El conocimiento de factores fisiológicos, así como de fármacos de uso veterinario que pueden inducir el reflejo de cierre de la gotera esofágica, puede generar un aprovechamiento más eficiente de los recursos ali-

menticios del rumiante, como proteínas de alto valor biológico, carbohidratos solubles y lípidos.

En las guacheras, el ternero es un animal muy vulnerable frente a enfermedades como neumonías y diarreas, las cuales causan importantes pérdidas económicas en su explotación. Aprovechando la etapa fisiológica donde la gotera esofágica está en su máxima funcionalidad, y mediante el manejo adecuado del reflejo condicionado, teniendo en cuenta la naturaleza y características de los líquidos administrados, podrían emplearse sales y soluciones de rehidratación oral, evitando el retardo de su pasaje por el rumen, facilitando su absorción intestinal directa.

El cierre insuficiente de la gotera esofágica provoca trastornos digestivos que conducen a una sintomatología clínica gastroentérica, la cual frecuentemente se acompaña con dilatación ruminal por fermentación bacteriana de la leche. Esta situación conduce al timpanismo, que trae aparejados pérdida de peso, falta de crecimiento y hasta la muerte de los animales^{14, 16, 17}. Un estudio realizado en Holanda sobre salud y productividad de carne en 4.500 terneros lecheros, reveló que el 3,7 % pereció durante el período de engorde¹⁵, siendo las causas más importantes de mortalidad el timpanismo y la hiperqueratosis del rumen, asociándose con el síndrome “ruminal drinking”, caracterizado por inapetencia, deyecciones “arcillosas” y depósito de grandes cantidades de leche en el retículo-rumen^{15, 106, 114, 115}. Una de las hipótesis que sustenta esta disfunción consiste en atribuirle al insuficiente o defectuoso cierre del surco reticular^{8, 11, 26, 54, 97, 110, 116}.

En el tambo, el ternero deslechado entre los 45 y 60 días de edad, ante el cese del estímulo de la succión y la falta de alimento lácteo, pierde el reflejo de cierre de la gotera esofágica y pasa a comportarse como un rumiante adulto. Sin embargo, si el animal es enseñado a beber un alimento lácteo desde una mamadera^{1, 86} o balde², el acto de succión puede mantener dicho reflejo durante mayor tiempo. Este conocimiento puede aplicarse para alimentar al animal con lactosuero (desecho de quesería de alto valor nutritivo)^{6, 32, 100} e hidratos de carbono solubles (evitando la hipoglucemia en vacas de alta producción), así como para administrar fármacos (principalmente antiparasitarios y antibióticos gastrointestinales)^{59, 99}.

El estudio del funcionamiento del surco reticular en el rumiante adulto adquiere singular importancia al posibilitar el desvío de los alimentos hacia el tracto gastrointestinal, escapando de la fermentación ruminal. En tal sentido, algunos investigadores con visión prospectiva acostumbraron a corderos y cabritos a recibir alimentos líquidos hasta la etapa de adultos, logrando que se mantuviera el reflejo de cierre^{72, 109}.

B – Desarrollo embrionario

Los estómagos de los ruminantes (retículo, rumen, omaso y abomaso), que derivan del equivalente a un estómago simple, muestran el máximo desarrollo evolutivo de todas las especies de mamíferos. A partir de la

cuarta semana de desarrollo embrionario, los estómagos del bovino aparecen como una dilatación fusiforme del pre-intestino primitivo de los animales monogástricos y a partir de esa dilatación se desarrollan el abomaso y los pre-estómagos^{45, 58}.

Los estadios del desarrollo indican que el surco reticular y el omaso corresponden a la curvatura menor del estómago de los animales monocavitarios. Retículo y rumen representan dilataciones del cuerpo o fondo del estómago primitivo, en tanto que el abomaso se desarrolla a partir de la porción caudal de la dilatación fusiforme del estómago primitivo. Este concepto está basado en el curso que toman las raíces abdominales del nervio vago en ruminantes, las cuales son esencialmente similares a las del hombre y perro, con la diferencia de suministrar ramificaciones en mayor cantidad y longitud a los proventrículos^{79, 108}.

En la disposición final del estómago de los ruminantes, el omento mayor está inserto a la curvatura del abomaso y se ubica del lado izquierdo del rumen, indicando que ambas superficies se originan a partir de la curvatura dorsal del estómago fusiforme primitivo. En etapas finales se producen las rotaciones y reducciones de tamaño de los proventrículos y del abomaso^{79, 108}.

C – Estructura anatómica

Cardias. La desembocadura del esófago se realiza a nivel de la unión del rumen con el retículo. Topográficamente, el esófago termina en el hiato esofágico del diafragma, que en la mayoría de los ruminantes se localiza en el octavo espacio intercostal. El cardias tiene la forma de un embudo invertido y desde el punto de vista funcional coadyuva en la fisiología del surco reticular en el pre-rumiante. En los ruminantes adultos facilita el transporte en dirección retrógrada de los gases para el eructo y del bolo alimenticio para la rumia⁷.

Surco ventricular. En los animales monocavitarios el surco ventricular pone en conexión el cardias con el cuerpo del estómago. En los ruminantes el estómago anterior o proventrículo está dividido en tres partes, rumen, retículo y omaso. El surco ventricular se encuentra dividido por el orificio retículo-omasal y el orificio omaso-abomasal en tres segmentos: surco reticular, surco omasal y surco abomasal. El rumiante lactante se comporta como un monocavitario, estando representado el surco ventricular por los tres segmentos citados, lo cual le permite que la leche llegue directamente al abomaso para su completo aprovechamiento. En el adulto esta porción es importante en situaciones de ayuno prolongado de agua, permitiendo un atajo de los líquidos al evitar su entrada al rumen⁴⁴.

Nomenclatura anatómica del surco reticular. El primer segmento del *surco reticular* ha recibido distintas denominaciones según la lengua que lo describe. Los anglosajones lo llaman *reticular groove*, cuyo significado en español sería canal o ranura reticular. En francés se usa el vocablo *goutteière oesophagienne*, que significa *gotera esofágica*, tal como es comúnmente denominado en los países de habla hispana, aludiendo a su

continuidad con el esófago, término que según algunos autores, no debería ser utilizado ⁴⁵. Otras denominaciones frecuentemente empleadas son *hendidura esofágica* ⁷², *surco esofágico* ⁵², *gotera reticular* ¹⁹ y *canal reticular* ⁴⁴. La nomenclatura científica editada por la Nómima Anatómica Veterinaria, considera aceptable el término latino *sulcus reticulari*, que en idioma castellano se corresponde con *surco reticular*. En la descripción de la revisión se adoptarán distintas denominaciones, sin que ello implique una modificación de las normativas anatómicas precitadas.

D – Relaciones morfológicas

El surco reticular se inicia en el cardias y se dirige ventralmente, terminando en el orificio retículo–omasal. Se halla situado en la curvatura menor de la redcilla (Figura 1). En promedio, sus dimensiones varían acorde a la edad de los terneros: dentro de la primera semana de vida mide 8–10 cm de longitud; a la cuarta semana 10–12 cm y entre el segundo y cuarto mes alcanza 12–14 cm ⁸⁰. Otros autores aseveran que mide 12–13 cm, sin especificar la edad del ternero ⁶⁰, y algunos lo describen con longitudes de 18–20 cm en el vacuno adulto ¹⁵.

El surco está constituido por un fondo y dos labios, derecho e izquierdo (Figura 2), contorneados en forma de espiral, de manera que sus bordes engrosados se proyectan primero hacia caudal, después hacia la izquierda y finalmente hacia craneal (Figura 3) ⁸⁰. La torsión afecta principalmente al labio izquierdo y la posición relativa de los labios está invertida en la extremidad ventral, de forma que el orificio retículo–omasal está solapado por el labio derecho (ver flecha Figura 2). El extremo dorsal del labio izquierdo (craneal) se ensancha para rodear la

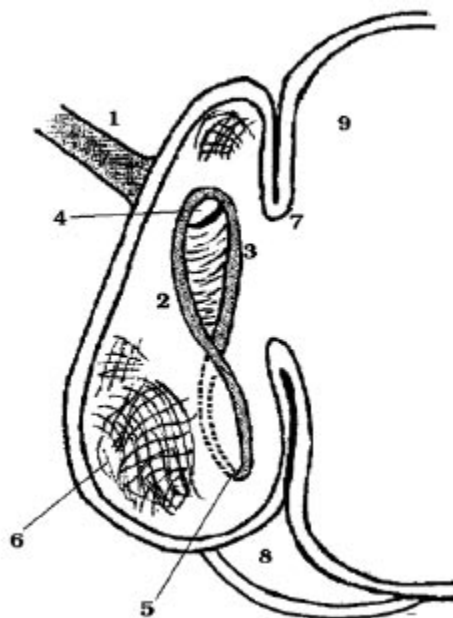


Figura 1. Surco reticular. 1: esófago, 2: labio izquierdo, 3: labio derecho, 4: cardias, 5: orificio retículo–omasal, 6: redcilla, 7: pilar rumino–reticular, 8: abomaso, 9: rumen (Pochon, 1995).

abertura en forma de rendija del cardias, en tanto que un espesamiento similar del extremo ventral del labio derecho (caudal) oculta parcialmente la abertura redondeada que da paso hacia el omaso ⁸⁰. La dirección del surco es principalmente dorso–ventral, pasando de esta posición vertical a la horizontal cuando el abomaso está ocupado después de una comida; de ordinario se inclina hacia craneal en una extensión variable y algo hacia medial en su porción ventral ^{12, 13, 29, 80}.

En esencia, podría decirse que el surco reticular constituye una prolongación del esófago en forma de tubo, que se desvía hacia el retículo–rumen cuando se contrae, para formar un solo conducto juntamente con el surco omasal y finalizar en el orificio abomasal relajado.

E – Estructura histológica

En el surco reticular se distinguen las capas mucosa, submucosa, muscular (que presenta algunas particularidades según se trate del fondo o los labios) y serosa ^{45, 58}.

La *mucosa*, de aspecto arrugado, es de color parduzco, más oscuro sobre los labios y más pálido en el fondo del canal, al igual que la continuación con el esófago. La membrana mucosa es gruesa, resistente y absolutamente desprovista de glándulas. Presenta algunos nódulos linforreticulares que se diseminan en la profundidad. El



Figura 2. Surco reticular, i: labio izquierdo, d: labio derecho. La flecha muestra porción distal del labio derecho que solapa al orificio retículo–omasal. Las pinzas toman el cardias (Pochon, 1995).



Figura 3. Torsión que adopta el surco reticular sobre su propio eje (Pochon, 1995).

epitelio es del tipo estratificado pavimentoso, con una superficie queratinizada con pliegues longitudinales, característica semejante a la mucosa del esófago. Cerca del orificio retículo-omasal presenta papilas gruesas, cónicas con epitelio cornificado, ligeramente curvadas e inclusive torcidas desde la base llamadas *papilas unguiliformes*. Por último, posee una muscular de la mucosa muy débil y fina, dispuesta en forma discontinua, que envía fascículos a la base de las papilas.

La *submucosa* está formada por un tejido conjuntivo débil y con haces abundantes, hallándose mal delimitada en la propia mucosa.

La *muscular* presenta varias capas, formadas por fibras lisas tanto en el fondo como en sus labios. En la cercanía del cardias tiene fibras estriadas provenientes de la porción terminal del esófago. La muscular se halla descompuesta en dos planos que resultan de un remanente de tres especies de fibras que se entrecruzan conformando una arquitectura armonizadamente organizada (Figura 4). La *capa superficial* está formada por fibras longitudinales que se continúan con el esófago. La *capa muscular circular* ocupa el fondo o suelo de la hendidura esofágica con una disposición transversal. La *capa muscular oblicua* presenta fibras oblicuas internas que provienen del asa muscular cardinal y conforman ambos labios de la gotera; forma la comisura proximal que rodea al cardias y se continúa constituyendo el labio derecho para luego entrecruzarse con fibras oblicuas

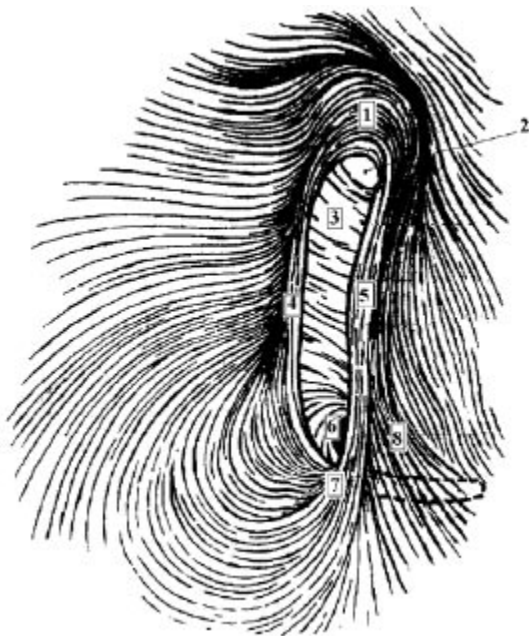


Figura 4. Disposición de las fibras musculares de la gotera esofágica. 1: asa muscular cardinal de las fibras oblicuas internas, 2: cardias, 3: fibras transversas de la capa muscular circular (suelo del canal), 4: labio izquierdo, 5: labio derecho, 6: orificio retículo-omasal, 7: comisura distal que forman las fibras oblicuas internas y en líneas de puntos la prolongación del pilar omasal, 8: fibras separadas para unión al pliegue rumino-reticular.

que provienen de la comisura distal. Las fibras oblicuas internas del labio izquierdo forman parte de la comisura distal y continuando su recorrido dan lugar al pilar omasal (línea punteada de la Figura 4).

Serosa: el desarrollo de la superficie de la redcilla es similar a la de los órganos que la rodean, sin presentar particularidades significativas.

F – Vascularización

Al canal reticular le corresponden los mismos vasos sanguíneos que para el resto de los pre-estómagos de los rumiantes ²⁴.

Arterias: provienen de la arteria reticular originada de la arteria esplénica, que constituye la rama izquierda del tronco celíaco y que en el rumiante tiene seis ramificaciones principales.

Venas: son satélites de las arterias y finalizan en la vena porta. La vena esplénica, principal rama de la vena porta-hepática, asegura el otro drenaje del surco reticular.

Linfáticos: drenan las cadenas de nódulos linfáticos ruminales derechos, izquierdos y craneales, que acompañan a los vasos sanguíneos. Los linfáticos auxiliares son nódulos linfáticos reticulares situados por encima del fondo; también existen nódulos retículo-omasales y del atrio.

G – Inervación

La inervación del surco reticular es común a las de los otros reservorios gástricos de los rumiantes; aunque se pueden visualizar algunas particularidades como resultado de la variedad de estudios realizados a este nivel.

La inervación está asegurada por las ramificaciones del nervio vago o neumogástrico, que constituye el sistema parasimpático, integrado por los troncos vagales dorsal y ventral, que acompañan al esófago a través del hiato. El tronco vagal dorsal emite diez ramificaciones y el ventral siete; estas ramificaciones siguen el surco ventricular y la curvatura gástrica, antes de distribuirse. Las terminales nerviosas entran en la constitución de plexos intramurales (mesentérico y submucoso). Algunos autores ²⁰ han demostrado que el surco reticular es esencialmente inervado por una vía refleja eferente (fibras post-ganglionares colinérgicas de tipo muscarínicas) a través del tronco abdominal del vago dorsal. En un estudio realizado en corderos y terneros descerebrados, estos mismos autores observaron que al seccionar esta rama, había dificultad para hacer llegar la leche al abomaso. Sin embargo, demostraron que el tronco vagal ventral también asegura una rama como vía eferente, y pusieron en evidencia que esta inervación no solo es destinada al rumen, sino también puede estimular la gotera esofágica. Asimismo pudo observarse que al seccionar el vago dorsal, se producían alteraciones del reflejo de cerrado del surco reticular en corderos anestesiados ²⁸.

Desde 1940 se conoce que después de la vagotomía total, hay una profusión de las células ganglionares en asociación con las células musculares de los labios de la

gotera y degeneración de las terminales nerviosas, con falta de funcionalidad del surco ²⁹.

Los nervios simpáticos derivan del plexo celíaco, que contiene varios ganglios celíacos ^{20, 43}. Una inyección de adrenalina o la excitación del nervio esplácnico provoca inhibición muscular pasajera del reflejo de gotera esofágica ⁵².

H – Estímulos desencadenantes del cierre

Naturaleza de los líquidos. Los primeros investigadores que estudiaron la fisiología digestiva de los rumiantes creían que la gotera esofágica era necesaria para que pasaran todos los líquidos ingeridos, y que también intervenía durante la regurgitación del pasto ¹⁰⁹. Sin embargo, estas teorías quedaron refutadas al suturar parcialmente los labios del surco sin que ello influyera en la regurgitación ¹¹⁰.

Cuando un mamífero joven mama de su madre, se produce un patrón de comportamiento diferente al observado cuando el animal bebe para aliviar la sed ⁸⁹. La succión que realiza el ternero desde la ubre de la madre, asegura que el recién nacido reciba el calostro, provisto de inmunoglobulinas, factores inhibidores de tripsina, factores movilizadores de ácidos grasos libres y otros, que deben ser rápidamente absorbidos y contribuir a su crecimiento y desarrollo. Durante las primeras semanas de vida del ternero, la leche succionada es el alimento líquido que provee la casi totalidad de los nutrientes. El valor nutricional de los constituyentes de calostro y leche, dependen de su rápido pasaje al abomaso y al intestino delgado. Existe un mecanismo reflejo que involucra una serie de acciones coordinadas de la porción caudal del esófago (cardias), el canal reticular y los orificios retículo-omasal y abomasal. Este complejo anatómo-fisiológico facilita el pasaje de los alimentos lácteos desde el esófago al abomaso, vía surco reticular ^{3, 4, 35, 36, 42}. Observaciones realizadas por endoscopia a través de una fistula ruminal, revelaron que en el 90% de los terneros se produjo el cierre del canal reticular, logrando que tanto la leche como el sustituto lácteo pasaran directamente al abomaso ⁸⁰. Varios son los autores que trabajando con líquidos de distinta naturaleza, lograron provocar el cierre efectivo de la gotera esofágica ^{10, 20, 36, 37, 72, 74, 76, 109, 115}. El agua natural no logra estimular el reflejo de cierre de la gotera esofágica, pero al ser suministrada a temperatura corporal consigue un cierre parcial ^{8, 80, 113}. Sin embargo estas observaciones no coinciden con la de investigadores que lograron hacer llegar agua al abomaso vía canal reticular, en terneros y corderos entrenados a beber desde un balde ^{1, 42, 111}; es probable que el reflejo condicionado juegue un rol preponderante.

Si bien el reflejo condicionado es el estímulo de cierre más justificable, tanto en los terneros al pie de la madre como en los entrenados para beber desde un balde o mamadera ^{20, 36, 72, 74, 76, 109}, varios autores le atribuyen algún papel a las proteínas y sales de la leche, que accionarían a nivel de receptores buco-faríngeos y linguales, provocando el reflejo de cierre de la gotera esofágica ⁹⁰.

Efecto de la temperatura de los líquidos. La temperatura de los líquidos ingeridos juega un rol importante en el reflejo de cierre del surco reticular. Hemos registrado que los terneros responden con cierre del canal, cuando la leche o el sustituto lácteo son suministrados a temperatura corporal, no así cuando la leche estaba fría (4° C) ⁸⁰. Similares observaciones fueron verificadas por varios autores en terneros, corderos y cabritos ^{9, 98}. Sin embargo, otros afirman que el pasaje del líquido ingerido al abomaso, no está determinado por la temperatura ^{72, 89, 109}. Cuando los terneros reciben leche a distintas temperaturas (fría y caliente) las diferencias no son significativas, porque este líquido siempre provoca el reflejo del cierre ⁸⁰. Autores lograron ganancias de peso significativas y satisfactorias en terneros alimentados con leche a 1,5° C y a temperatura ambiente de 18° C, aunque fueron algo más lentas en el primer caso ³³. Similares fenómenos fueron también reportados en corderos ⁹ y en terneros que recibieron sustituto lácteo ⁹⁸, donde los animales se alimentaron eficientemente, a pesar de que el alimento era frío. Otros reportes señalan que el pasaje de los líquidos ingeridos no está determinado por la temperatura ni por la composición de los alimentos ^{72, 89, 109}.

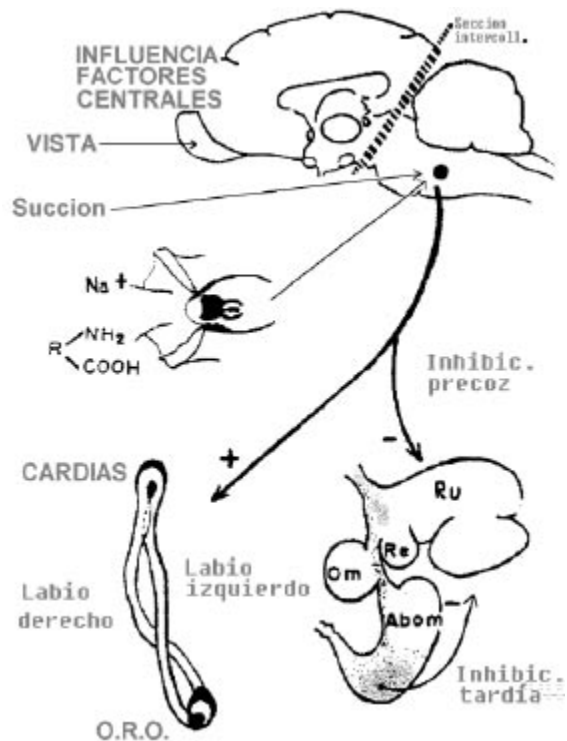


Figura 5. Disposición de las fibras musculares de la gotera esofágica. 1: asa muscular cardial de las fibras oblicuas internas, 2: cardias, 3: fibras transversas de la capa muscular circular (suelo del canal), 4: labio izquierdo, 5: labio derecho, 6: orificio retículo-omasal, 7: comisura distal que forman las fibras oblicuas internas y en líneas de puntos la prolongación del pilar omasal, 8: fibras separadas para unión al pliegue rumino-reticular.

Forma de administración de los líquidos. Para lograr el reflejo de cierre, los líquidos ofrecidos desde una mamadera o balde con tetina o bebida directamente, requieren un período de adaptación o aprendizaje que demanda aproximadamente una semana⁸⁰. Cualquiera sea el método de suministro utilizado en el ternero, en todos los casos se logró el reflejo de cierre⁸⁰. La succión desde una mamadera con tetina o desde un balde con pezón, es el estímulo al cual la mayoría de los investigadores considera importante en la provocación del reflejo de cierre del surco reticular^{22, 42, 76, 86, 90, 109, 113, 115}. Se ha logrado un 73 % de éxito en el cierre de la gotera esofágica en terneros alimentados con leche desde un balde abierto⁸⁰. Estas observaciones son coincidentes con las informadas por otros autores⁵¹, que lograron mantener un eficiente cerrado hasta las 8 semanas de vida; otros consiguieron mantenerlo por 16 semanas^{1, 2}. Cuando los corderos y terneros no fueron enseñados a beber líquido desde un balde, la leche se dirigió invariablemente al rumen^{42, 76, 113, 115}.

Naturaleza refleja del cierre del surco reticular (Figura 5). En 1884 ya se conocía que la estimulación de la porción cervical del nervio vago provocaba la contracción de los labios del surco reticular⁶⁰. Durante 1923 a 1926, experiencias realizadas en la Escuela de Veterinaria de Utrecht, proporcionaron datos que hacían suponer que el cierre del surco era el resultado de un reflejo vagal en el que las terminaciones nerviosas aferentes se situaban en la boca y la faringe¹¹¹. Estas descripciones, efectuadas mediante palpación del surco reticular a través de una fístula ruminal, fueron comprobadas por el hecho de que la anestesia bucal y faríngea inhibían el cierre del canal esofágico^{19, 29, 89}.

El reflejo del surco reticular también provoca acciones sobre otros órganos como ser: dilatación del orificio retículo-omasal, apertura del canal omasal, inhibición de las contracciones rumino-reticulares y distensión del abomaso^{67, 102}.

La naturaleza refleja del cierre del surco fue demostrada por autores²⁰ que examinaron las vías aferentes y eferentes en corderos y terneros descerebrados, practicando la sección del tronco encefálico a nivel intercolicular (línea de puntos Figura 5). También fue demostrado que la mayoría de las fibras motrices del surco pertenecen al tronco vagal dorsal, descritas en la revisión anatómica²¹.

La introducción de líquidos en la parte caudal de la boca, en preparaciones con animales descerebrados, con estimulación del nervio laríngeo craneal (vía aferente), provocó la deglución y el cierre del surco^{20, 27, 92}, situación ésta semejante a lo que acontece en la mayoría de las especies, quedando demostrado que en los pre-rumiantes el nervio laríngeo craneal es vía aferente para los estímulos deglutorios. El estímulo deglutorio originado por leche ingerida en mamadera (succión) o bebida desde un balde, cierra eficientemente el surco reticular⁸⁰, aseveración coincidente para la mayoría de los investigadores que abordaron este tema^{86, 107}. Asimismo, el reflejo de cierre siempre va acompañado

de movimientos deglutorios en el ternero^{20, 21, 67}. Sin embargo, observaciones efectuadas por otros autores, destacan que la deglución de saliva en terneros no provoca el reflejo de cierre del canal esofágico²⁹. Otras investigaciones⁶⁵ son coincidentes con las descripciones realizadas, constatadas a través de una fístula ruminal^{5, 68}. Las degluciones de líquidos mal realizadas, groseras o forzadas, pueden provocar la inhibición repentina del reflejo del surco^{22, 80}.

Como todo reflejo, el de contracción del surco reticular también está expuesto a inhibiciones y generalmente está asociado con eventos del sistema nervioso central¹¹². Es así que la estimulación del nervio glossofaríngeo induce a la inhibición de la contracción del canal esofágico antes de la deglución de alimentos líquidos²⁰. Idénticos efectos son provocados por estimulación aferente del nervio vago proveniente del abomaso. Observaciones propias permitieron corroborar que en terneros concientes, las perturbaciones al momento de la ingestión de leche, provocan el fracaso del cierre del surco⁸⁰.

El fracaso parcial de la contracción del surco puede ser producido por inyección de atropina en corderos y terneros concientes^{20, 67}, mientras que la administración de agentes bloqueantes ganglionares, como el hexametonio, dificulta el pasaje de líquidos tomados desde una mamadera²⁸; resultados similares fueron provocados por la vagotomía. Asimismo en 1971⁵⁷ y 1974⁶⁷, varios autores no observaron acortamiento del surco reticular en radiografías obtenidas con marcadores colocados directamente sobre los labios del surco, luego de la inyección con hexametonio; idénticas observaciones se registraron con la sección total del nervio vago⁴¹.

Condicionamiento del reflejo del surco reticular. “Los reflejos condicionados son fenómenos que ocurren corrientemente en forma generalizada. Su establecimiento es una función que forma parte integral de la vida diaria del individuo. Podemos reconocerlos en los animales bajo nombres tales como hábitos y adiestramiento, y son realmente el resultado del establecimiento de nuevas conexiones nerviosas durante la vida post-natal del organismo”⁷⁸.

En anteriores experiencias hemos corroborado que el paso hacia el abomaso de líquidos bebidos desde un balde por los terneros, no está determinado por la temperatura o la composición del líquido, ni por la postura del animal mientras mama, ni por el acto de mamar en sí, sino que es resultado de la acción de un tipo de comportamiento que acompaña al acto de mamar⁸⁰, circunstancia observada precedentemente por otros^{73-75, 109}.

Estas observaciones contradecían a muchas investigaciones anteriores, que sostenían que en dicho reflejo participaban factores como composición química y temperatura del alimento líquido, así como postura del animal al mamar y otros factores^{33, 77, 98}. Más tarde se llegó a suponer que durante el acto de mamar también intervenía una estimulación mecánica por la tetina o chupete¹⁰⁹. Sin embargo, otros trabajos no concuerdan con esta última observación, ya que los líquidos bebidos desde un balde o bebedero, utilizan el canal esofágico

para llegar al rumen, de la misma manera que lo hacen al ser succionados desde una mamadera, cuando son previamente entrenados durante un tiempo para ello⁷⁶. La prueba de que el surco reticular es *condicionable* fue obtenida en 1951, observando que cuando el líquido era vertido directamente en el fondo de la boca y faringe (lugar donde se encuentran los receptores nerviosos) y/o en distal del esófago a través de una fistula, penetraban en el abomaso, siempre que el animal fuera estimulado por la visión y audición de los elementos utilizados durante la alimentación y quizás también por estímulos olfatorios²⁰. En ausencia de estas señales, los líquidos deglutidos siempre se dirigían al retículo-rumen⁷⁶.

Hay ensayos que sugieren que el reflejo puede condicionarse a una variedad de circunstancias. Este hecho tiene consecuencias importantes en la aplicación de sistemas en los cuales se desea suministrar parte de la ración en forma líquida, evitando su paso por el rumen¹⁰⁹.

I – Mecanismo de contracción

Las contracciones musculares que aproximan entre sí a los labios del surco reticular, obedecen a la estimulación refleja del amamantamiento o a la presencia de un alimento apropiado dado en mamadera o balde. La contracción bifásica del surco reticular tiene una duración total de 25–30 segundos y el tiempo de latencia necesario para producir la respuesta luego de la estimulación es de 2–5 segundos⁷. En animales recién nacidos, el contacto de líquido con la cavidad bucal provoca el cierre del surco en un lapso de 8 a 10 segundos de latencia, estado que se prolonga durante 1 a 3 minutos. Ambas contracciones se realizan en dos tiempos poco diferenciados por observación directa⁸⁰, hecho admitido por varios autores⁹⁴, pero bien definidas por registros miográficos⁹⁰. La primer fase comprende una simple tensión de los labios derecho e izquierdo, con cierre parcial del surco, asegurando el pasaje al abomaso de los primeros tragos del alimento fluido (30–40% del volumen); la segunda contracción consiste en la torsión del tercio inferior de los labios, en particular el derecho⁹⁰. Otros investigadores pudieron observar que cuando el labio derecho rota, arrastra el epitelio del retículo adyacente de forma tal, que el labio izquierdo desaparece de la vista. Mediante esta última contracción, el animal lactante logra desviar al abomaso entre el 75 y 90 % del total de líquido ingerido²⁰.

Durante la contracción del canal esofágico se han podido observar cambios en la posición de los marcadores colocados en los labios de la hendidura^{41, 57, 67}, demostrando así un acortamiento producido por la aproximación del orificio retículo-omasal al cardias. Utilizando modelos experimentales con terneros descebrados²⁰, fue demostrado que la contracción corresponde a un acortamiento de los músculos transversos del suelo del canal y al acortamiento e inversión de los músculos de los labios por contracción longitudinal, observaciones que fueron realizadas por miografía en terneros conscientes⁹¹. También se pudo demostrar, mediante estudios radiográficos⁴⁸⁻⁵⁰ y por observaciones

directas⁶⁷, que la contracción reticular de las porciones contiguas al surco, tendrían el propósito de aumentar la eficacia de la contracción entre el cardias, el surco reticular y el orificio retículo-omasal, coadyuvando con el pasaje de líquidos al abomaso.

La eficacia del mecanismo de transporte de la leche también depende en gran medida de la coordinación entre apertura y cierre del orificio retículo-omasal. La inervación del orificio es de tipo vagal y sensible a las aminas simpaticomiméticas^{66, 101}. Se pudo demostrar, por registros electromiográficos, que cuando corderos y terneros succionaban leche o eran enfrentados a la vista del alimento, se observaba una relajación del orificio retículo-omasal y una concomitante inhibición de la estructura muscular del abomaso⁸⁴. También se comprobó que la infusión intra-arterial del *polipéptido intestinal vasoactivo* (VIP) en corderos anestesiados, provocó relajación del orificio retículo-omasal y del abomaso^{23, 30, 40, 51}. Los resultados sugieren que las altas concentraciones de VIP, constatadas durante la succión de la leche en corderos⁸³, tienen una acción inhibitoria de los órganos vecinos al surco reticular⁸². Por último la estimulación del tronco vagal dorsal (10 Hz, 5 mseg), provocó un incremento en las concentraciones de VIP en el flujo arterio-venoso gástrico e intestinal^{30, 40, 81, 83}.

J – Drogas que actúan sobre el surco reticular

Soluciones de sales de sodio. Con NaCl (5%) y NaHCO₃ (10%) se logró cerrar el surco reticular en el ganado vacuno de dos años de edad, con alta efectividad^{25, 56, 85, 87, 113}. Sin embargo, con cloruro y bicarbonato de sodio a las mismas concentraciones no pudo lograrse dicho efecto en terneros^{18, 80}. Las sales de sodio raras veces son eficaces en ovejas⁶³.

Soluciones de sales de cobre. El CuSO₄ (1%) fue utilizado con éxito en ovinos^{25, 34, 46, 56, 64, 69, 74, 87, 88, 104, 109, 113} y en bovinos adultos de 2 años de edad¹¹¹, mientras que resultados menos efectivos se lograron en terneros de 1 año de edad¹⁸. Dado que el reflejo de cierre con sulfato de cobre no pudo ser logrado en cabras⁶⁰, se postuló que los resultados exitosos obtenidos en bovinos podrían deberse a contracciones vestigiales como resultado del efecto de repugnancia producido al deglutir dicha sal¹⁰⁵. En nuestra experiencia, terneros de 6 meses de edad no generaron cierre del surco reticular ante soluciones de CuSO₄ a diferentes concentraciones⁸⁰.

Solución de glucosa (5–10%). Fue utilizada con buenos resultados en bovinos adultos para provocar el cerrado de la hendidura esofágica¹¹¹, aunque otros investigadores comunican no haber logrado dicha acción⁸⁵. Algunos atribuyeron este efecto al hecho de haber experimentado con animales que aún poseían el reflejo de cierre del surco en actividad⁶⁰.

Solución de sulfato de zinc: En ovejas de 11 meses de edad se demostró que el reflejo era estimulado por una solución de sulfato de zinc (50 a 100 mg/kg), cuando era utilizado con el propósito de purgar a los animales⁹⁵. En otras experiencias se observó que la velocidad con que se presentan los síntomas digestivos,

era consecuencia del cerrado de la gotera esofágica, permitiendo que la sal de zinc llegase rápidamente al abomaso e intestino ⁹⁶.

Vasopresina (ADH). En 1930 se postulaba que la privación de agua 24 horas antes de la administración de un narcótico, permitía el *bypass* del rumen ¹¹¹. Se demostró que las cabras aumentaban su concentración plasmática de ADH como respuesta a la sed ⁶⁰. La administración endovenosa de ADH en cabras y ovinos adultos, provocó la contracción de los labios del surco reticular ^{10, 31, 55, 61, 62}. Ensayos exitosos de cierre fueron logrados en corderos mediante lisil–vasopresina suministrada por vaporización (*spray* intranasal), seguida de la administración oral de una solución concentrada de glucosa, la cual aumentó su concentración sanguínea a los 5 minutos de la vaporización ⁵³. También fue realizado un ensayo con la misma droga en vacas adultas deficientes en fósforo, mediante el suministro oral de una mezcla de minerales, pudiéndose constatar que los mismos fueron desviados totalmente hacia el abomaso ⁹³.

Guanidina HCl (1%). A la administración oral de esta droga (0,5 ml/kg) se le atribuyen acciones sobre el cierre del surco reticular del ternero ⁴⁷. Sin embargo, otros autores no lograron el mismo efecto cuando esta solución fue administrada conjuntamente con sulfato de bario por sonda esofágica en terneros con diarrea, pues por radioscopia se constató que dicha sustancia de contraste aparecía en el rumen ¹⁸. Cabe aclarar que metodológicamente la alimentación esofágica significa una ingestión forzada (intranquilidad o incomodidad del animal), lo cual provoca que los líquidos pasen al retículo–rumen.

Clonidina. Administrada por vía endovenosa a ovinos adultos, este agonista de los receptores α -2 adrenérgicos, provocó la inhibición del reflejo de cierre del surco reticular, previamente activado por sulfato de cobre. La inhibición de la acción de clonidina se pudo lograr mediante una inyección previa de idazoxan, droga antagonista de los receptores α -2 adrenérgicos ⁷⁰.

Otras drogas. La adrenalina provoca inhibición transitoria del reflejo de cierre en terneros y corderos ^{20, 52, 103}. En las mismas especies, la atropina generaría la inhibición parcial de la contracción de los labios del surco ^{20, 67, 110}, aunque dicho efecto es controversial ⁶⁷. El hexametonio ejerce un efecto de bloqueo ganglionar semejante a la vagotomía, evitando la contracción de la hendidura esofágica ^{28, 57, 67, 71}.

Conclusiones

La leche bovina suministrada a diferentes temperaturas y bajo una misma rutina de administración, disipa el mecanismo reflejo de cierre del surco reticular, siendo más efectiva la respuesta cuando el líquido es ofrecido a temperatura corporal. El agua fría no logra estimular el reflejo de cierre de la gotera esofágica, pero si es administrada a temperatura corporal provoca un cierre parcial en terneros acostumbrados a recibir leche caliente. La ingestión de leche a temperatura corporal

desencadena una respuesta sobre la gotera esofágica cuya intensidad es mayor que la lograda con la ingestión de leche fría. En la medida que los terneros tengan un período de aprendizaje y adaptación, la administración en mamadera o balde logran producir el estímulo eficiente para el cierre del surco reticular. El suministro de sales de sodio y cobre desencadenan el reflejo de cierre del surco reticular en terneros durante el período de crianza. La utilización de sustitutos lácteos (lactosuero) como alimento durante las etapas de recría, produce el cierre de la gotera esofágica. La administración de volúmenes crecientes de lactosuero, manteniendo los hábitos de consumo desde la etapa de lactante, tales como horarios, temperatura y forma de administración del alimento líquido, hace que perdure en el tiempo el comportamiento funcional de la gotera esofágica, permitiendo el *by-pass* rumino–reticular del derivado lácteo y su consiguiente digestión a nivel intestinal.

Abstract

Pochón, D.O.: The ruminant reticular groove. A bibliographical review. This bibliographical review is a compilation of the anatomy and physiology of the reticular groove of domestic ruminants. The closure reflex of the reticular groove has been studied for a long time, and has generated many contradictions about its functionality, especially on those stimulus that lead to its closure, the nature of the reflex, the mechanism of contraction, the reflex conditioning and the drugs that have effects on this anatomical structure at different levels. The aim of this review is to contribute to the bibliography that is available on this topic, principally on different thesis and hypothesis about the closure reflex of the esophageal groove, taking into account the importance of this effect on the management of the lactating heifer.

Key Words: ruminant, reticular groove, closure reflex.

REFERENCIAS

1. Abe M, Iriki T, Kondoh K, Shibui H. 1979. Effects of nipple or bucket feeding of milk–substitute on rumen by–pass and on rate of passage in calves. *Br. J. Nutr.* 41: 175–181.
2. Abe M, Iriki T, Shibui H, Kondoh K. 1979. Comparative nutrition of calves receiving a concentrate diet via rumen or via oesophageal groove. *Jap. J. Zoot. Sci.* 49: 889–897.
3. Akssenowa MJ. 1932. Zur physiologie des magens der wiederkaüer. *Arch. Tierernähr.* 7: 295–304.
4. Benzie D, Phillipson AT. 1957. *The alimentary tract of the ruminant*, Ed. Oliver and Body, London.
5. Berra G, Antognoli MC, Maggio A, Pereira J, Guilloteau P. 1992. Fistula permanente de rumen en la región torácica en terneros. 1° *Symp. Franco–Anglais aur la Nutrition Animal*. S7/P03.
6. Berra G, Catalani G, Osacar G, Mate A. 1994. Utilización de lactosuero en bovinos en crianza, recría, novillos y vacas. *Bol. de Difusión Técnica del CICV–INTA Castelar*, p. 20–23.

7. **Borgatti G, Matscher R, Berghelli V.** 1959. La funzione del reticolo et della doccia esofagea nella coordinazione riflessa dell'attività motoria dei prestomaci. *Arch. Sci. Biolog.* 43: 33–56.
8. **Breukink HJ, Wensing T, Buisman WA, Bruinessen Kapsenberg EG, Visser N.** 1988. Consequences of failure of the reticular groove reflex in veal calves fed milk replacer. *Veter. Quart.* 10: 126–135.
9. **Brisson GJ, Bouchard R.** 1970. Artificial rearing of lambs: feeding cold milk ad libitum versus warm milk three times a day to appetite, and effects of an antibiotic–vitamin supplement. *J. Anim. Sci.* 31: 810–815.
10. **Brugere H, Mikhail M, LeBars H.** 1987. Effet de la vasopressine sur la fermeture de la gottière oesophagienne chez la chèvre. *Bull. Acad. Vet. F.* 30: 63–68.
11. **Bruinessen–Kapsenberg EG, Wensing TH, Breukink HJ.** 1982. Diestionen der Mastkalber infolge fehlender Schlundrinnen reflexes. *Tierarstl Umsch.* 7: 515–517.
12. **Brunaud M, Dussardier M.** 1953. Studes sur la motricité, des estomacs des ruminants. *Rec. Méd. Vét.* 129: 137–154.
13. **Brunaud M, Raynaud P.** 1956. Fistulisation permanente du rumen du mouton par la mise en place en une seule opération d'une canule en chlorure de polyvinyle. *Bul. Acad. Vét.* 29: 386–392.
14. **Buisman AWK, Kuiper R, Wensing T, Breukink HJ.** 1990. The effect of vasopressin on the closure of the reticular groove in the veal calf. *J. Anim. Phys. and An. Nutr.* 64: 240–249.
15. **Buisman AWK.** 1989. Ruminal drinking in veal calves. Utrecht, Netherlands. *Theses Doctorat.* pp. 141.
16. **Buisman AWK, Mouwen JM, Wensing T, Breukink HJ.** 1990. Intraruminal administration of milk in the calf as a model for ruminal drinking: II. Morphological and enzymatical changes in the jejunal mucosa. *Vet. Res. Comm.* 14: 129–140.
17. **Buisman AWK, Kuiper R, Gootjes P, Van der Velden MA, Breukink HJ.** 1990. Temperature sensor in the rumen and abomasum to study reticular groove reflex in veal calves. *J. Anim. Phys. and An. Nutr.* 64: 220–226.
18. **Chapman HW, Butler DG, Newell M.** 1986. The route of liquids administered to calves by esophageal feeder. *Can. J. Vet. Res.* 50: 84–87.
19. **Church CD.** 1988. *El Rumiante. Fisiología digestiva y nutrición.* Ed. Acribia, Zaragoza. pp.641.
20. **Comline RS, Titchen DA.** 1951. Reflex contractions of the oesophageal groove in young ruminants. *J. Physiol.* 115: 210–226.
21. **Comline RS, Titchen DA.** 1961. *Nervous control of the ruminant stomach. Digestive physiology and nutrition of the ruminant.* Lewis, London, pp. 10–22.
22. **Czepa A, Stigler R.** 1926. Der wiederkauerimages im rontgenbild. *Arch. Ges. Physiol.* 300–356. Citado por: Mikhail M. 1982. *These Doctorat de 3° cycle, Univ. Pierrre Et. M. Curie, Paris.*
23. **Denac M, Oestle C, Kumin G, Eggenberger E, Scharrer E.** 1990. Relaxation of muscle strips from the reticular groove and reticulo–omasal orifice by vasoactive intestinal peptide (VIP). *J. Vet. Med. (Serie A)* 37: 425–429.
24. **Devuyt A.** 1944. Contribution à l'étude de la circulation des liquides dans les reservoirs gastriques des ruminants. *Ann. Méd. Vét.* 1/2: 99–115.
25. **Devuyt A.** 1975. El reflejo de cierre de la gotera esofágica. *Zootecnia* 24: 241–242.
26. **Dirr L, Dirksen G.** 1989. Dysfunction of the oesophageal groove (ruminal drinking) as complication of neonatal diarrhoea in calves. *Tierarztliche Praxis* 17: 353–358.
27. **Doty RW.** 1968. *Neural organization of deglutition Handbook of physiology*, Section 6. Amer. Physiol. Society. IV: 1861–1902.
28. **Duncan DL.** 1953. The effects of vagotomy and splachnotomy on gastric motility in the sheep. *J. Physiol.* 119: 157–169.
29. **Dziuk HE.** 1984. Digestion in the ruminant stomach. In: *Duke's Physiology of Domestic Animals*, 10th ed. Cornell Univ. Press, NewYork, p. 320–339.
30. **Ergene N, Nicholson T.** 1986. Xylose absorption in adult sheep and associated kinetics. *J. Vet. Med. Ass. Phys. Path.* 33: 556–560.
31. **Faber J.** 1951. Merycologia sive de rumantibus et ruminatione commentarius. Citado por: Mikhail M. 1982. *Thèses Doctorat 3° cycle, Univ. de Pierre et Marie Curie, Paris.*
32. **Febrier F.** 1977. Utilisation du lactoserum et des produits lactoses par les porcins. *Colloque des Lactoserum.* Paris, pp. 129–176.
33. **Flipot P, Lalande G, Fahmy MH.** 1972. Effects of temperature of milk replacer and method of feeding on the performance of holstein veal calves. *Can. J. Anim. Sci.* 52: 659–664.
34. **Gordon HML.** 1958. Studies on anthelmintics for sheep. *Austr. Vet. J.* 34: 104–110.
35. **Guilhermet R, Mathieu CM, Toullec R.** 1973. Observations sur le transit des aliments liquides au niveau de la gouttière oesophagienne chez le veau préruminant et ruminant. *Ann. Biol. Anim. Biochim. Bioph.* 13: 715–718.
36. **Guilhermet R, Mathieu CM, Toullec R.** 1975. Transit des aliments liquides au niveau de la gouttière oesophagienne chez le veau préruminant et ruminant. *Ann. Zootech.* 24: 69–79.
37. **Guilhermet R, Patureau Mirand P, Toullec R, Paruelle JL.** 1977. Using the oesophageal groove to prevent degradation of mixtures of lactose and casein in the rumen of ruminating calves. *Ann. Biol. Anim. Bioch. Bioph.* 17: 543–547.
38. **Guilloteau P, LE Calve JL.** 1977. Technique de réalisation d'une poche abomasale chez le veau en vue de l'obtention de suc gastrique pur. *Ann. Biol. Anim. Bioch. Bioph.* 17: 1047–1060.
39. **Hale EB, Duncan CW, Huffman C.** 1940. *J. Dairy Sci.* 23, 953. Citado por: Mikhail M. 1982. *Thèses Doctorat 3° cycle.* Univ. de Pierre et Marie Curie, Paris.
40. **Hamada T, Oku T, Matsumoto M, Takahashi T.** 1983. Observation on blood and milk components of a rumen–bypassed cow fed skim milk or whole milk. *Bull. Nat. Intit. Anim. Indus.* 40: 45–49.
41. **Hedde RD, Ward GM.** 1973. Strontium as an indicator of rumen by–pass efficacy. *J. Dairy Sci.* 56: 1567–1569.
42. **Hegland RB, Lambert MR, Jacobson NL, Payne LC.** 1957. Effect of dietary and managemental factors on reflex

- closure of the esophageal groove in the dairy calf. *J. Dairy Sci.* 20: 1107–1113.
43. **Hofmann RR, Schnorr B.** 1982. Die funktionelle morphologie des Wiederkauer–Magens. (Schleimhaut und Versorgungsbahnen). *Ferdinand Enke–Verlagstuttgart*. 1–170.
 44. **Hofmann RR.** 1973. The ruminant stomach (stomach structure and feeding habits of East African Game Ruminants). *Kenya Literature Bureau Box*, 30222. Nairobi, Kenya.
 45. **Hofmann RR.** 1988. Anatomía del conducto gastro–intestinal. En: *Church, C.D. El Rumiante, Ed. Acribia (Cap.2)*, pp. 15–46.
 46. **Jenkins WL.** 1992. Fármacos que actúan sobre el sistema digestivo. En: *Farmacología del rumiante* (Booth NH, McDonald LE ed.), pp. 694.
 47. **Johnston C, Campbell MD.** 1972. Ruminant deglutition alteration. *United States Patent* 3: 681, 504.
 48. **Kay RNB, Ruckebusch Y.** 1971. The effects of sucking on the motility of the forstomach in young ruminants. *J. Physiol.* 214: 34.
 49. **Kay RNB, Ruckebusch Y.** 1971. Movements of the stomach compartments of a young bull during sucking. *Br. J. Nutr.* 26: 301–309.
 50. **Kay RNB, Orskov ER, Wenham G.** 1972. Radiographic studies of the oesophagus and stomach of the suckling lamb and kid. *J. Phys. Soc.* 227: 2–3.
 51. **Kobayashi T, Itabashi H, Shishido H, Omori S.** 1984. Effects of giving liquids by nipple–feeder or bucket on concentration of glucose and insulin in the blood plasma of calves. *Bull. Nat. Inst. Anim. Indust.* 42: 7–14.
 52. **Kolb E.** 1976. *Fisiología Veterinaria*, 2º ed., Acribia, Zaragoza, p. 265–339.
 53. **Laiblin C, Koberg J.** 1988. Influence of oral glucose application on serum glucose levels in sheep after triggering reflex closure of the oesophageal groove with vasopresin. *Tag. Fachg.Krank. Klei. Wieder.* 32–35.
 54. **Lateur Rowet HJM, Breukink HJ.** 1983. The failure of the oesophageal groove reflex, when fluid are given with an oesopahgeal feeder to newborn and young calves. *Veter. Quaterly.* 5: 68–74.
 55. **Lenkeit W, Colombus A.** 1934. Zur prüfung des schlundrinnen–flexes. *Arch. für. Tierheilk.* 68: 126–133. Citado por Brugere, H. et al. 1987. *Rec. Méd. Vét.* 163: 857–864.
 56. **Lousse A, Ronse P.** 1950. Le réflexe de fermeture de la gouttière oesophagienne. I–Son controle par le mesure de la glucémie apres un repas glucose. *Annal. Méd. Vét.* 94: 1–14.
 57. **Luke HA, Newhook JC, Titchen DA.** 1971. *Inter. Congr. of Phys. Sci.* 25th, Munich, p. 637.
 58. **Lyford SJ.** 1988. Crecimiento y desarrollo del aparato digestivo de los rumiantes. En: *El rumiante, fisiología digestiva y nutrición* (Church CD ed.), Acribia, Zaragoza, p. 47–68.
 59. **Mc Ewan AD, Oakley GA.** 1978. Anthelmintics and closure of the reticular groove in cattle. *Vet. Rec.* 102: 314–315.
 60. **Mikhail M.** 1982. La gouttière oesophagienne chez la chèvre: rôle de la vasopressine. *Thèses Doctorat 3º cycle*, Univ. de Pierre et Marie Curie, Paris.
 61. **Mikhail M, Brugere H, Le Bars H, Colvin HW.** 1988. Stimulated esophageal groove closure in adult goats. *Am. J. Vet. Res.* 49: 1713–1988.
 62. **Mikhail M, Zittlau E.** 1988. Stimulation of oesophageal contraction in the treatment of internal diseases of adult cattle. V– Side–effects of IV administered vasopressin on circulation. *Tierarz. Umschau.* 43: 235–239.
 63. **Moegan PJK.** 1977. The flowpaths takes by ground supplements in the stomach of sheep. *South Afr. Jour. Anim. Sci.* 7: 91–95.
 64. **Monnig HO, Quin JI.** 1933. Studies on the alimentary tract of the Merino sheep in South Africa: I–Investigation into the physiology of deglutition. *J. Vet. Sci. & Anim. Indust.* 1: 117–133.
 65. **Newhook JC.** 1970. Visual studies of the oesophageal groove in lambs and its responce to intravenous atropine. *J. Anat.* 106: 199.
 66. **Newhook JC, Titchen DA.** 1972. Effect of stimulation of efferent fibre of the vagus an the reticulo–omasal orifice of the sheep. *J. Physiol.* 222: 407–418.
 67. **Newhook JC, Titchen DA.** 1974. Effect of vagotomy, atropine, hexamethonium and adrenaline on the destination in the stomach of liquids sucked by milk–fed lambs and calves. *J. Physiol.* 2: 415–430.
 68. **Nichols R.** 1966. An easily nistaled andrumoved plastic plug for ruminal fistulas. *Am. J. Vet. Reseach.* 27: 1141.
 69. **Nicholson T.** 1984. The xylose absorption test in sheep by activations of the reticular groove reflex. *Can. Jour. Anim. Sci.* 64: 187–188
 70. **Nicholson T, Belkhiri M.** 1991. The inhibition of the reticular groove reflex in sheep by clonidine. *J. Vet. Med. (Serie A)* 38: 265–270.
 71. **Ooms LAA, Degryse AD, Weyns A, Bouisset S, Ruckebusch Y.** 1987. Drug induced effects on reticular groove reflex, eructation and rumination. *Phys. and Pharm.* 271: 306.
 72. **Ørskov ER.** 1970. Condicionamiento fisiológico en los rumiantes y sus consecuencias prácticas. *Inst. Inv. Rowett – Escocia*, 107–112.
 73. **Ørskov ER.** 1972. Reflex closure of the oesophageal groove and its potential application in ruminant nutrition. *S. Afr. J. Anim. Sci.* 2: 169–176
 74. **Ørskov ER, Benzie D.** 1969. Studies on the oesophageal groove reflex in sheep and on potential use of the groove to prevent the fermentation food in the rumen. *Br. J. Nutr.* 23: 415–420.
 75. **Ørskov ER, Fraser C.** 1974. Effects of changes in the glucogenic energy on yield of milk and milk fat in lactating goats. *Proc. of the Nutr. Society.* 33: 9A–10A.
 76. **Ørskov ER, Benzie D, Kay RNB.** 1970. The effects of feeding procedure on closure of the oesophageal groove in young sheep. *Br. J. Nutr.* 24: 785–794.
 77. **Paragon B, Hachet T.** 1980. Measurement of the passage of liquid through the reticular groove of the calf using thermotransducers. *Ann. Rechr. Veter.* 11: 333–339.
 78. **Pavlov IP.** 1927. *Conditioned reflexes* (OV Anrep. traslator), London. Citado por: Ørskov ER. 1970. *Inst. Inv. Rowett – Escocia*, 107–112.

79. **Pernkopf E.** 1931. Die entwicklung des vordendarne, ajnsbesonder demagens der wiederkaver. *Z. Ges. Anat.* 94: 490–622.
80. **Pochon DO.** 1995. Funcionamiento del surco reticular y su utilización en nutrición animal. Tesis de Magister, Universidad de Buenos Aires, pp. 116.
81. **Reid AM, Shulkes A, Titchen DA.** 1985. Gastric and intestinal release of vasoactive intestinal polipeptide in the milk–fed lamb. *Regulat. Pept.* 12: 43–50.
82. **Reid AM, Shulkes A, Titchen DA.** 1988. The effects of vasoactive intestinal polypeptide on gastric motility in the lambs. *Jour. Physiol.* 396: 41–45.
83. **Reid AM, Shulkes A, Titchen DA.** 1988. Effects of the vagus nerves on gastric motility and release of vasoactive intestinal polypeptide in the anaesthetized lamb. *Jour. Physiol.* 396: 11–24.
84. **Reid AM, Titchen DA.** 1988. Gastric electromyographic activity in the milk–fed lamb. *Jour. Physiol.* 396, 25–29.
85. **Riek RF.** 1954. The influence on sodium salts on the closure of the oesophageal groove in calves. *Austr. Vet. J.* 30: 29–37.
86. **Robinson PH, Mowat DN, Chapman HW, Parkins JJ.** 1977. Nipple feeding of supplemental protein to calves. *Cann. J. Anim. Sci.* 57: 181–186.
87. **Ross C.** 1931. The passage of fluids through the ruminant stomach. *Austr. Vet. J.* 7: 122–134.
88. **Ross C.** 1934. The passage of fluids through the ruminant stomach: II–With observations on the effect of long starvation on anthelmintic efficiency. *Austr. Vet. J.* 10: 11–23.
89. **Ruckebusch Y.** 1988. Motilidad del conducto gastrointestinal. En: *El rumiante, fisiología digestiva y nutrición* (Church CD ed.), Acribia, Zaragoza, p. 69–115.
90. **Ruckebusch Y, Kay RNB.** 1971. Sur le reflexe de fermeture de la gouttiere oesophagienne. *Ann. Biol. Bioch. Physiol.* 11: 281–282.
91. **Schalk AF, Amadon RS.** 1928. The physiology of the ruminant stomach (Bovine). *North Dakota Agric. Exp. Sta. B.* 216: 1–64.
92. **Schipper IA, Colville T, Samuel CW, Misek A.** 1984. The effects of intubation feeding of the newborn calf. *North Dakota Farm. Resear.* 42: 14–17.
93. **Scholz H, Thomsen H.** 1990. Oral administration of phosphate into the abomasum: can it rapidly overcome acute phosphorus deficiency in cattle. *Tierar. Umsch.* 45: 719–722.
94. **Seren E.** 1962. *Diagnostic et traitement des affections des estomacs des bovins.* Vigot Freres, Diteurs, Paris. Tomo I, p. 57–129.
95. **Smith BL.** 1977. Toxicity of zinc in ruminants in relation to facial eczema. *New Zeal. Vet. J.* 25: 310–312.
96. **Smith BL, Reynolds GW, Embling PP.** 1979. Effect of method of oral administration of zinc sulphate on acute zinc toxicity in the sheep. *New Zeal. J. Exper. Agric.* 7: 107–110.
97. **Smith RH.** 1961. The development and function of the rumen in milk–fed calves.II. Effect of wood shaving in the diet. *J. Agric. Sci.* 56: 105–111.
98. **Taylor JC, Lonsdale CR.** 1969. Artificial rearing of calves and their growth on grass diets: effect of type and temperature of milk substitute given ad libitum. *J. Agric. Sci.* 73: 279–287.
99. **Taylor EL.** 1927. The administration of draughts to sheep and cattle, with special reference to treatment for verminous gastro–enteritis. *Ann. Trop. Med. Parasit.* 21: 27–34. Citado por; Mikhail M. 1982. *Thèses Doctorat 3° cycle*, Univ. de Pierre et Marie Curie, Paris.
100. **Thivend P, Vermorel D, Guilhermet R.** 1977. L'utilisation du lactoserum et de ses derives par les bovins et les ovins. *Colloque des Lactoserum.* Paris, p. 225–243.
101. **Titchen DA, Newhook JC.** 1968. Adrenergic effector mechanisms in the stomach of the sheep. *J. Pharm.* 20: 947–948.
102. **Titchen DA, Newhook JC.** 1975. Physiological aspects of sucking and the passage of milk through ruminant stomach. *Diges. and Metab. in the Rumin.* 15–29.
103. **Titchen DA.** 1968. Nervous control of motility of the forestomach of ruminants. *Handbook of Phys.* 5: 2705–2724.
104. **Tsiamitas C, Brikas P.** 1981. Forestomach motility in adult sheep when reticular groove closure is provoked by copper sulphate solution. *Ann. Recher. Vet.* 12: 117–121.
105. **Veglia F.** 1918. Themotherapy of haemonchosis in sheep. Citado por; Mikhail M 1982. *Thèses Doctorat 3° cycle*. Univ. de Pierre et Marie Curie, Paris.
106. **Visser NAP, Breukink HJ.** 1984. Ruminant drinking and clay defaecators. *Tijds. Voor Dierg.* 109: 800–804.
107. **Wadleigh JA, Mowat DN.** 1978. Nipple feeding to two types of protein supplements to calves. *Can. J. Anim. Sci.* 58: 385–390.
108. **Warner R.** 1958. The organogenesis and early histogenesis of the bovine stomach. *Am. J. Anat.* 102: 33–63.
109. **Watson RH.** 1944. Studies on diglutitions in sheep. I–Observations on the course taken by liquids through the stomach at various ages from birth to maturity. *Com. of Aust. Coun. for Sci. and Indus. Research. Bull.* 180: 1–94.
110. **Wester J.** 1926. Die physiologie und pathologie der voemagen beim rinde. Ed. Schoetz, Berlin. Citado por; Mikhail M. 1982. *Thèses Doctorat 3° cycle*, Univ. de Pierre et Marie Curie. Paris.
111. **Wester J.** 1930. The rumination reflex in the ox. *The Vet. J.* 86: 401–410.
112. **Wise GH.** 1939. Factors affecting the reactions of the esophageal groove of dairy calves. *J. Dairy Sci.* 22: 33.
113. **Wise GH, Anderson GW.** 1939. Factors affecting the passage of liquids into the rumen of the dairy calf. I–Method of administering liquids: Drinking from open pail versus sucking. *J. Dairy Sci.* 22: 697–705.
114. **Wise GH, Anderson GW, Linnerud AC.** 1984. Relationship of milk intake by sucking and by drinking to reticular groove reactions and ingestion behavior in calves. *J. Dairy Sci.* 67: 1983–1992.
115. **Wise GH, Anderson GW, Miller PG.** 1942. Factor affecting the passage of liquids into the rumen of the dairy calf. II–Elevation of the head as milk in consumed. *J. Dairy Sci.* 25: 529.
116. **Wise GH, Miller PG, Anderson GW.** 1941. Changes observed in milk “sham fed” to dairy calves. *J. Dairy Sci.* 997: 1011.