

ISSN 0341-5929

# PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

**MEDIZIN**

SERIE 5 · NUMMER 9 · 1980

FILM C 1328

Vormagenmotorik bei Wiederkäuern  
Forestomach Motility in Ruminants



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

*Angaben zum Film:*

Tonfilm, (Komm., deutsch od. engl.), 16 mm, farbig, 316 m, 29 min (24 B/s). Hergestellt 1976-78, veröffentlicht 1979.

Der Film ist für die Verwendung im Hochschulunterricht bestimmt.

Veröffentlichung aus dem Institut für Zoophysologie der Universität Hohenheim, Prof. Dr. H.-J. EHRLEIN, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. K.-H. HÖFLING; Schnitt: C. GOEMANN; Trickherstellung: H. G. GRASKE.

*Zitierform:*

EHRLEIN, H.-J., und INST. WISS. FILM: Vormagenmotorik bei Wiederkäuern. Film C 1328 des IWF, Göttingen 1979. Publikation von H.-J. EHRLEIN, Publ. Wiss. Film., Sect. Med., Ser. 5, Nr. 9/C 1328 (1980), 29 S.

*Anschrift des Verfassers der Publikation:*

Prof. Dr. H.-J. EHRLEIN, Institut für Zoophysologie der Universität Hohenheim (LH), Garbenstr. 30, D-7000 Stuttgart 70.

---

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion MEDIZIN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgeber: H.-K. GALLE · Schriftleitung: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film  
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen  
Tel. (0551) 21034

## FILME FÜR FORSCHUNG UND HOCHSCHULUNTERRICHT

HANS-JÖRG EHRLEIN, Stuttgart, und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM, Göttingen:

Film C 1328

### Vormagenmotorik bei Wiederkäuern

Verfasser der Publikation: HANS-JÖRG EHRLEIN

Mit 4 Abbildungen

#### *Inhalt des Films:*

**Vormagenmotorik bei Wiederkäuern.** In Trickdarstellungen, kombiniert mit röntgenkine-matographischen und endoskopischen Aufnahmen ist die Motorik der Vormägen der Wieder-käuer am Beispiel der Ziege dargestellt. Außerdem werden die Kontraktionsabläufe mit Hilfe von Druckaufnahmen registriert. Die Vormägen zeigen rhythmische und koordinierte Kon-traktionen. Die vorverdaute Nahrung wird rejiziert, gekaut und erneut geschluckt. Erst dann gelangt sie allmählich in den Psalter und wird in den Labmagen weitergepreßt.

#### *Summary of the Film:*

**Forestomach Motility in Ruminants.** Special effects, cineradiography and film of endoscopy in a goat model are used to demonstrate how the rumen and reticulum of the ruminant function. Motility tracings are also used to demonstrate the sequence of contractions. The rumen and reticulum show rhythmic and co-ordinated contractions. The predigested food is regurgitated, chewed and swallowed again. Only after this has taken place does it pass into the omasum and is then transferred into the abomasum.

#### *Résumé du Film:*

**La motricité du pré-estomac des ruminants.** Exposé sur la motricité du pré-estomac des ruminants à la lumière de l'exemple de la chèvre grâce à des montages associés à des clichés endoscopiques et de radiocinématographie, associés en plus à un enregistrement de l'évolution des contractions à l'aide de prises de pression. Le pré-estomac montre des contractions coordonnées et rythmiques. L'alimentation pré-digérée est enregistrée, mâchée et à nouveau avalée. Ce n'est qu'à ce moment-là qu'elle parvient dans le feuillet et est ultérieurement malaxée dans la caillette.

## **Allgemeine Vorbemerkungen**

### **Methodisches**

Zur Untersuchung der Vormagenmotorik wurden Ziegen mit einer großen Pansenfistel versehen. Die Kontraktionen der Haube und des Pansens wurden über flüssigkeitsgefüllte Katheter mit elektronischen Druckaufnehmern registriert und durch die Pansenfistel direkt oder mit einem Endoskop gefilmt. In Röntgenuntersuchungen wurden bei Ziegen und Schafen die Kontraktionen der Haube, des Pansens und des Blättermagens, der Transport von Futterbissen durch die Vormägen sowie die Vorgänge des Wiederkauens beobachtet und gefilmt. Für die Röntgenaufnahmen stand eine Röntgenbildverstärkereinrichtung (Siemens, Erlangen) mit einer 35-mm-Kamera (Arriflex) zur Verfügung. Die Röntgenaufnahmen wurden mit 24 B/s gedreht. Zur zeitlichen Koordination der Röntgenaufnahmen mit den Bewegungsvorgängen wurden Motilitätskurven sowie Kurven der Kauaktivität in das Monitorbild eingeblendet. Durch eine automatische Überwachung der Temperatur der Drehanode war es möglich, die Zeitdauer für die einzelnen Filmsequenzen optimal auszunutzen; es wurde eine Sequenzdauer bis zu zwei Minuten erreicht.

## **Erläuterungen zum Film**

### **Hauben-Pansenmotorik**

Es wird zunächst die Registrierung der Vormagenmotorik bei einer Ziege gezeigt. Hierbei ist der Kontraktionsablauf der Haube, des Pansenvorhofes, des dorsalen Pansensackes, des ventralen Pansensackes und des ventralen Blindsackes zu erkennen. In schematischen Zeichnungen wird die Wirkung der Kontraktionen auf den Vormageninhalt verdeutlicht. Direktaufnahmen vom Innenraum der Vormägen zeigen das Wechselspiel der Kontraktionen von Haube und Pansenvorhof. In Endoskopieaufnahmen an den entleerten und mit Salzlösung gefüllten Vormägen ist die Topographie der Hauben-Pansenfalte, der Haubenrinne, der Psalteröffnung und der Haubenwaben zu sehen. Bei Kontraktionen der Haube werden kleine Partikel vom Boden der Haube über die Hauben-Pansenfalte in den Pansenvorhof und zum Teil zum Psaltereingang geschleudert. Röntgenaufnahmen zeigen dabei den rhythmischen Wechsel der Hauben- und Pansenvorhofskontraktionen, die Bewegungen des kranialen Pansenpfeilers, die Kontraktionen des dorsalen Pansensackes und des ventralen Blindsackes, das Schlucken von Futter und den Weitertransport der Futterbissen vom Pansenvorhof in den dorsalen Pansensack.

### **Wiederkauen**

Die Registrierung der Hauben- und Pansenkontraktionen während des Wiederkauens macht deutlich, daß die rhythmisch auftretende Rejektion in einem engen Zusammenhang zur Vormagenmotorik steht. Bei der Beobachtung des Haubeninnenraumes durch die Pansenfistel ist zu sehen, daß das Ansaugen von Haubeninhalt in den Oesophagus während des Maximums der zweiten Haubenkontraktion eintritt.

In Röntgenaufnahmen ist die rasche Aufwärtsbewegung des Bolus in die Mundhöhle zu erkennen. Ein Teil des reijzierten Bolus wird sofort wieder geschluckt. Der in der Mundhöhle verbleibende Vormageninhalt wird anhaltend wiedergekaut und in kleinen Portionen geschluckt.

#### **Nahrungstransport durch den Hauben-Pansenraum**

Die aus den Untersuchungen gewonnenen Erkenntnisse über den Nahrungstransport durch Haube und Pansen werden anhand einer Trickdarstellung gezeigt.

#### **Psaltermotorik**

Die Kontraktionen des Psalters werden zunächst anhand von registrierten Kurven gezeigt. Der Psalter stellt eine Pumpe dar, welche den vor den Psaltereingang geschleuderten Haubeninhalt ansaugt und in den Labmagen weiterpreßt. Dieser Vorgang ist in schematischen Zeichnungen dargestellt. In Endoskopieaufnahmen ist sowohl der Nahrungstransport von der Haube in den Psalter als auch ein Rückfluß von Psalterinhalt in die Haube zu sehen. Röntgenaufnahmen zeigen die Passage von Kontrastmittel innerhalb des Psalters.

#### **Ergebnisse der Untersuchungen**

Die Vormagenmotorik der Wiederkäuer ist in vielen Arbeiten untersucht und in Übersichtsarbeiten dargestellt worden (SELLERS und STEVENS [6]; RUCKEBUSCH und KAY [5]). Dennoch ist die motorische Funktion der Vormägen nicht vollständig geklärt; es ist nicht genau beschrieben worden, durch welchen Mechanismus grobe Futterpartikel von Flüssigkeit und feinen Futterpartikeln bei den Kontraktionen der Haube und des Pansenvorhofes getrennt werden, auf welche Weise Rauhfutter zum Wiederkauen aus dem dorsalen Pansensack in die Haube zurückgebracht wird und in welchem Augenblick und durch welchen Vorgang Haubeninhalt in den Psalter überführt wird. Das Ziel der Untersuchungen war, solche Fragen zu klären und zugleich die Bewegungsvorgänge der Vormägen sowie den Nahrungstransport zu veranschaulichen.

#### **Hauben-Pansenmotorik**

Der Ablauf der Hauben-Pansenmotorik ist in Abbildung 1 anhand einer registrierten Kurve dargestellt. Während eines Hauben-Pansenzyklus (senkrechte Linien) ist der Bewegungsablauf in einzelne Phasen aufgeteilt; die Kontraktionsvorgänge und die Wirkung auf den Inhalt sind dabei in schematischen Abbildungen dargestellt. Der Hauben-Pansenzyklus beginnt mit einer zweiphasigen Kontraktion der Haube und der Hauben-Pansenfalte. Während der ersten Kontraktion verkleinert die Haube ihr Lumen teilweise und entleert den vorwiegend flüssigen Inhalt über die sich nach dorsal bewegendende Hauben-Pansenfalte in den sich erweiternden Pansenvorhof (Abb. 1, Phase 1). Während der zweiten Kontraktion zieht sich die Haube nahezu vollständig zusammen; geschlucktes Futter wird hierbei nach kaudal in den Pansenvorhof gepreßt (Abb. 1, Phase 2). Bei der anschließenden Kontraktion des Pansen-

vorhofes hebt sich der Boden, und es fließt der flüssig-breiige Inhalt vom unteren Teil des Pansenvorhofes über die Hauben-Pansenfalte in die erschlaffende Haube zurück (Abb. 1, Phase 3). Bei der weiteren Kontraktion des Pansenvorhofes wird das spezifisch leichte Futter aufwärts und langsam über den kranialen Pansenpfiler hinweg in den dorsalen Pansensack gepreßt (Abb. 1, Phase 4). Somit wird das ge-

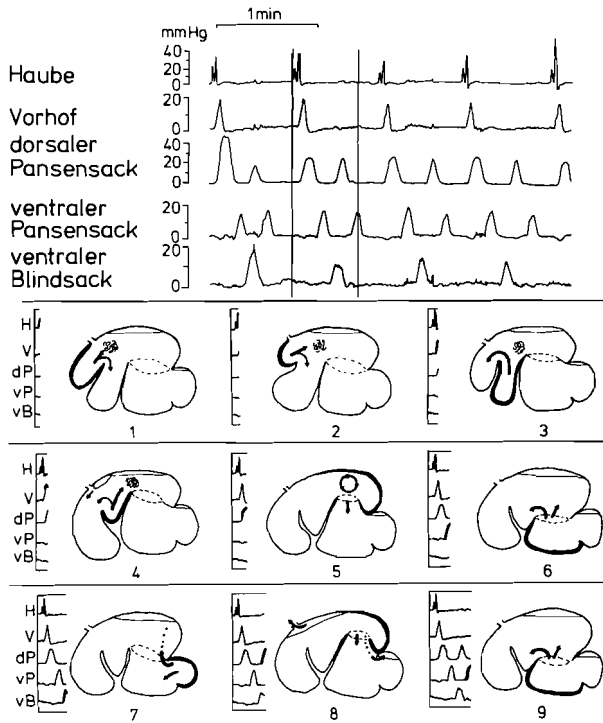


Abb. 1. Druckkurven der Haube, des Pansenvorhofes, des dorsalen Pansensackes, des ventralen Pansensackes und des ventralen Blindsackes. Der Kontraktionsablauf während eines Hauben-Pansenzyklus (senkrechte Linien) ist in 9 Einzelphasen aufgeteilt und bildlich dargestellt

H: Haube; V: Vorhof; dP: dorsaler Pansensack; vP: ventraler Pansensack; vB: ventraler Blindsack

schluckte Futter durch die wechselnden Kontraktionen der Haube und des Pansenvorhofes von Flüssigkeit und spezifisch schweren Partikeln getrennt; Flüssigkeit und schwere Partikel gelangen in die Haube, das leichte Futter gelangt in den dorsalen Pansensack. Die Kontraktion des dorsalen Pansensackes beginnt sehr langsam während der zweiten Haubenkontraktion und der Kontraktion des Pansenvorhofes; das Maximum der Kontraktion wird jedoch erst erreicht, wenn der Pansenvorhof bereits wieder erschlafft ist. Bei Beginn der Kontraktion des dorsalen Pansensackes entweicht zunächst das Gas; es gelangt zum Teil nach vorn in die gerade erschlaffende Haube (Abb. 1, Phase 4). Im weiteren Verlauf der Kontraktion legt sich die Pan-

senwand dem festen Inhalt an, preßt ihn aus und wälzt ihn langsam um (Abb. 1, Phase 5). Der kraniale Pansenfeiler, die Längsfeiler und der kaudale Pansenfeiler ziehen sich bei der Kontraktion des dorsalen Pansensackes ringförmig zusammen und bewegen sich nach dorsal. Dadurch wird der Inhalt im mittleren Bereich des Pansens durchgeknetet, kleinere Futterpartikel werden vermutlich herausgespült und in die Flüssigkeit des ventralen Pansensackes gepreßt (Abb. 1, Phase 5). Bei der

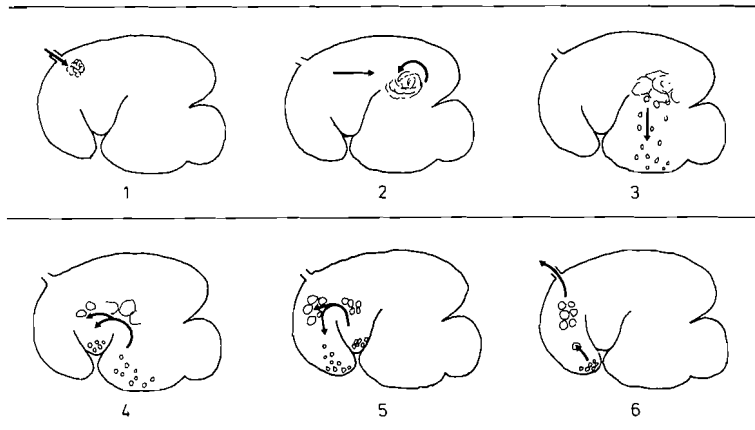


Abb. 2. Schematische Darstellung des Weitertransportes von Futter durch den Hauben-Pansenraum (Erklärung siehe Text)

anschließenden Kontraktion des ventralen Pansensackes (Abb. 1, Phase 6) tritt im Röntgenbild keine sichtbare Verkleinerung ein. Die Pansenfeiler ziehen sich wieder ringförmig zusammen und bewegen sich abwärts. Dadurch wird Flüssigkeit mit darin aufgeschwemmten Partikeln nach oben gepreßt, so daß sie über den kranialen Pansenfeiler in den Pansenvorhof zurückgelangen. Es folgt die Kontraktion des ventralen Blindsackes (Abb. 1, Phase 7). Hierbei entweicht die Gasblase in den dorsalen Pansensack, und ein kleiner Teil des Inhaltes wird in den ventralen Pansensack gepreßt. Nach einer Pause beginnt entweder der nächste Hauben-Pansenzyklus wiederum mit einer Haubenkontraktion, oder es kontrahieren sich die Pansensäcke ein zweites Mal. Die zweite Kontraktion des dorsalen Pansensackes beginnt während der Erschlaffung des ventralen Blindsackes (Abb. 1, Phase 8). Das Gas des dorsalen Pansensackes entweicht zum Teil in den erschlaffenden ventralen Blindsack, zum Teil nach vorn vor die Kardie, so daß jetzt der Ruktus eintreten kann. Der Panseninhalt wird wie bei der ersten Kontraktion ausgepreßt und durch die Aufwärtsbewegung der Pansenfeiler durchgeknetet. Die zweite Kontraktion des ventralen Pansensackes verläuft in gleicher Weise wie die erste Kontraktion und hat die gleiche Wirkung auf den Inhalt (Abb. 1, Phase 9).

Bei den Röntgenuntersuchungen konnte beobachtet werden, welchen Weg geschlucktes Futter durch die Vormägen nimmt. Die Ergebnisse sind in Abbildung 2 schematisch dargestellt. Das geschluckte Futter gelangt in den Pansenvorhof (Abb. 2, Bild 1). Es wird durch Hauben- und Vorhofkontraktionen langsam in den dorsa-

len Pansensack gepreßt (Abb. 2, Bild 2). Hier wird das Futter langsam umgewälzt, ausgepreßt und durch die Pansenfeiler durchgeknetet. Das mechanisch und durch mikrobielle Abbauprozesse zerkleinerte Futter gelangt in den ventralen Pansensack (Abb. 2, Bild 3). Bei der Kontraktion des ventralen Pansensackes gelangt Flüssigkeit mit Futterpartikeln durch die Abwärtsbewegung des kranialen Pansenfeilers in den Pansenvorhof (Abb. 2, Bild 4) und durch die Kontraktion des Pansenvorhofes in die Haube zurück (Abb. 2, Bild 5). Ausreichend zerkleinerte Futterpartikel gelangen vom Boden der Haube in den Psalter, während grobere Futterpartikel von der Haube aus nochmals wiedergekaut werden (Abb. 2, Bild 6). Das wiedergekaute Futter gelangt ebenfalls in den Pansenvorhof zurück.

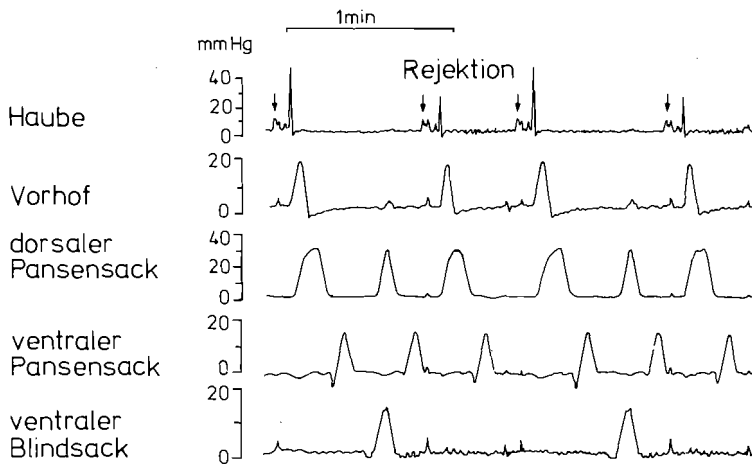


Abb. 3. Hauben-Pansenmotorik während des Wiederkauens. Die Rejektion tritt während einer zusätzlichen Haubenkontraktion am Beginn eines Hauben-Pansenzyklus unmittelbar vor der normalen zweiphasigen Haubenkontraktion ein

In Abb. 3 ist die Hauben-Pansenmotorik während des Wiederkauens dargestellt. Beim Wiederkauen tritt unmittelbar vor der zweifachen Haubenkontraktion am Beginn des Hauben-Pansenzyklus eine zusätzliche sog. „Rejektionskontraktion“ der Haube ein. Beim Maximum dieser Kontraktion wird Haubeninhalt in die Speiseröhre angesaugt. Bei Röntgenuntersuchungen kann der Übertritt des Bissens aus der Haube in die Speiseröhre nicht beobachtet werden, da die Kontrastunterschiede zwischen Thorax und den flüssigkeitsgefüllten Vormägen zu groß ist. Es wurde jedoch sowohl bei der Röntgenuntersuchung als auch direkt durch die Pansenfistel beobachtet, daß die größeren Partikel im oberen Teil der Haube durch die Haubenkontraktion in den Pansenvorhof gepreßt werden und daß die Aspiration von Haubeninhalt in die Speiseröhre während des Maximums der Rejektionskontraktion eintritt. Der zum Wiederkauen angesaugte Bissen kommt daher aus dem unteren Teil der Haube und besteht vorwiegend aus Flüssigkeit mit darin aufgeschwemmten Futterpartikeln. Es wird somit nicht das grobe Futter aus dem dorsalen Pansensack wie-



dergekaut, sondern die Partikel, welche über den ventralen Pansensack in den Pansenvorhof zurückgelangt sind. Der in die Speiseröhre angesaugte Bissen wird durch eine antiperistaltische Welle sehr schnell in die Mundhöhle befördert. Durch zweimaliges Schlucken wird ein Teil des Bolus sofort nach der Ankunft in der Mundhöhle wieder in die Vormägen zurückgebracht. Möglicherweise wird hierbei die Flüssigkeit von den festen Futterpartikeln abgepreßt, wie es auch von MAGEE [4] und DOWNE [3] vermutet wurde. Es ist jedoch auch möglich, daß nur der überschüssige Anteil des Bolus wieder geschluckt wird (REID, C. S. W., persönliche Mitteilung). Bei Ziegen, die mit Konzentrat und Heu gefüttert wurden, blieb manchmal ein Teil des aspirierten Bolus im Brustteil des Oesophagus liegen und wurde zusammen mit dem sofort wieder geschluckten Material in die Haube zurückgebracht. Es wurde nie beobachtet, daß sich der gesamte Oesophagus mit Vormageninhalt füllte und daß Flüssigkeit von festen Partikeln im Oesophagus getrennt wurde, wie es von CZEPA und STIGLER [1] beschrieben wurde. Während der Hauben-Pansenzyklus in der zuvor beschriebenen Weise abläuft, wird der rejizierte Vormageninhalt wiedergekaut und in 2-4 Bissen geschluckt, bevor der Hauben-Pansenzyklus beendet ist. Nach einer kurzen Pause von 5-6 Sekunden wird unmittelbar vor Beginn des nächsten Hauben-Pansenzyklus der nächste Bissen in Verbindung mit einer Rejektionskontraktion der Haube in die Mundhöhle gebracht (Abb. 3).

#### **Psaltermotorik**

Durch vorausgegangene Untersuchungen (STEVENS et al. [7]; EHRLEIN und HILL [2]) ist bekannt, daß der Psalter eine Pumpe darstellt, welche Haubeninhalt in den Labmagen transportiert. Die bisherigen Ergebnisse waren jedoch widersprüchlich in Bezug auf den Zeitpunkt, zu dem der Nahrungsfluß von der Haube in den Psalter eintritt. Durch die endoskopischen Beobachtungen konnte geklärt werden, durch welche Vorgänge und zu welchem Zeitpunkt Haubeninhalt in den Psalterkanal angesaugt wird. In röntgenologischen Untersuchungen konnte dargestellt werden, wie der in den Psalterkanal angesaugte Inhalt in den Psalterkörper weitertransportiert wird. Hierbei war es entscheidend, daß das Kontrastmittel zum Zeitpunkt des normalen Nahrungsflusses direkt in den Psalterkanal injiziert wurde.

Abb. 4 zeigt registrierte Druckkurven der Haube, des Psalterkanals, des Psalterkörpers und des dorsalen Pansensackes in Verbindung mit einer bildlichen Darstellung des Nahrungstransportes. Während der Rejektionskontraktion und der ersten Phase der doppelten Haubenkontraktion verschließt die Haubenrinne den Psaltereingang; grobe Partikel des Haubeninhaltes werden in den Pansenvorhof gepreßt. Bei der zweiten, kräftigeren Haubenkontraktion werden dagegen feine Partikel vom Boden der Haube aus den Waben direkt zur Psalteröffnung geschleudert. In diesem Moment erschlafft der Psalterkörper, der unterste Teil der Haubenrinne und der Psaltereingang öffnen sich für einen kurzen Augenblick, und der Psalterkanal erweitert sich, so daß der vor den Psaltereingang gebrachte Haubeninhalt in den Psalterkanal

angesaugt wird (Abb. 4, Phase 1). Unmittelbar nach der Haube kontrahiert sich der Psalterkanal zusammen mit dem dorsalen Pansensack, die Hauben-Psalteröffnung schließt sich dabei, und der zuvor angesaugte Haubeninhalt wird zwischen die Blätter des Psalterkörpers gepreßt (Abb. 4, Phase 2). Dieser Vorgang wiederholt sich während eines Kontraktionszyklus ein zweites Mal, wenn sich die Pansensäcke ein

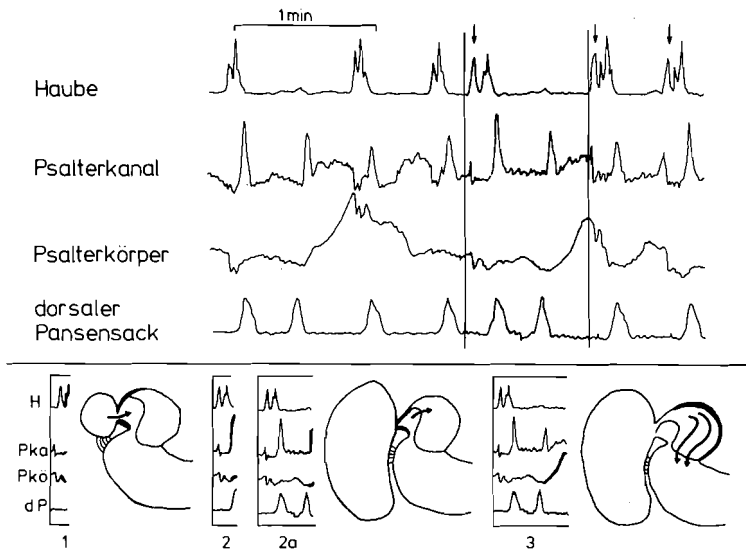


Abb. 4. Druckkurven der Haube, des Psalterkanals, des Psalterkörpers und des dorsalen Pansensackes. Der Kontraktionsablauf während eines Hauben-Pansen-Psalterzyklus (senkrechte Linien) ist in einzelne Kontraktionsphasen aufgeteilt und bildlich dargestellt. Bei den mit Pfeilen gekennzeichneten Haubenkontraktionen trat Wiederkauen ein  
H: Haube; Pka: Psalterkanal; Pkō: Psalterkörper; dP: dorsaler Pansensack

zweites Mal kontrahieren (Abb. 4, Phase 2a). Der in den Psalterkörper gepreßte Inhalt wird durch eine allmählich ansteigende und lang anhaltende Kontraktion des Psalterkörpers in den Labmagen weitergepreßt. Die Kontraktion des Psalterkörpers tritt nach der ersten oder zweiten Kontraktion des Psalterkanals ein (Abb. 4, Phase 3). Sie beginnt am haubenseitigen Pol des Psalterkörpers und setzt sich in Richtung auf den Labmagen fort. Sie hält in der Regel bis zum Beginn der nächsten Haubenkontraktion an. Auf diese Weise wirkt der Psalter als Saug- und Druckpumpe, die in drei Phasen arbeitet. In der ersten Phase wird Haubeninhalt durch Unterdruck in den Psalterkanal gesaugt, in einer zweiten Phase wird der angesaugte Inhalt vom Psalterkanal in den Psalterkörper gepreßt, und in einer dritten Phase wird der Inhalt zwischen den Blättern des Psalterkörpers entlang in den Labmagen transportiert. Wie aus den Kurven der Abbildung 4 zu erkennen ist, sind die Kontraktionen des Psalters mit den Kontraktionen der Haube und der Pansensäcke koordiniert, so daß von einem Hauben-Pansen-Psalterzyklus gesprochen werden kann.

### Wortlaut des gesprochenen Kommentars

Wenn wir von Wiederkäuern reden, denken wir in der Regel an unsere Haustiere Rind, Schaf oder Ziege. Wir kennen das Bild einer grasenden Rinderherde und wissen, daß sich die Tiere nach einiger Zeit der Futteraufnahme niederlegen und anfangen wiederzukauen.

Hierbei kauen die Tiere etwa 50 Sekunden lang einen Bissen, schlucken das Wiedergekaute, und nach einer kurzen Pause wird der nächste Bissen zum Wiederkauen aus den Vormägen hochgeholt.

Dieser Vorgang ist jedoch nicht nur bei Rindern zu beobachten, sondern er läuft in gleicher Weise auch bei vielen anderen Wiederkäuern ab, die zu der großen Gruppe der Ruminantia gehören.

Die allgemeinen Vorgänge der Vormagenmotorik können z. B. bei Ziegen beobachtet werden.

Hier der Innenraum der beiden ersten Vormägen. Haube und Pansen bilden eine zusammenhängende Gärkammer.

Die Haube wird durch die Hauben-Pansenfalte vom Pansenvorhof getrennt. Der kraniale Pansenpfeiler, Längspfeiler und der kaudale Pansenpfeiler trennen den Pansen in einen dorsalen Pansensack und einen ventralen Pansensack mit einem ventralen Blindsack. Von der Cardia, die im oberen Teil der Haube mündet, zieht die Haubenrinne abwärts bis zur Psalteröffnung im unteren Teil der Haube. Zur Registrierung der Hauben- und Pansenbewegungen werden offene Katheter über die Pansenfistel in die Haube, den Pansenvorhof, den dorsalen Pansensack, den ventralen Pansensack und den ventralen Endblindsack eingeführt.

Die Ziege wird zur Registrierung der Vormagenmotorik in einem Stand fixiert. Die Katheter, die aus der Pansenfistel herauskommen, sind mit elektronischen Druckaufnehmern verbunden. Bei dieser Ziege wurde eine Pansenfistel angelegt, um den Ablauf der Vormagenmotorik beobachten zu können. Hinter der Ziege sind Wheatstonesche Brücken und ein Mehrkanalschreiber zu erkennen.

An den registrierten Kurven kann der Kontraktionsablauf der einzelnen Vormagenabschnitte beobachtet werden. Ein Hauben-Pansenzyklus beginnt mit einer zweiphasigen Haubenkontraktion. Danach kontrahieren sich der Pansenvorhof, der dorsale Pansensack, der ventrale Pansensack und der ventrale Endblindsack.

Es folgt eine zweite Kontraktion des dorsalen Pansensackes – und eine zweite des ventralen Pansensackes.

Nach einer kurzen Pause beginnt der nächste Hauben-Pansenzyklus wiederum mit einer zweiphasigen Haubenkontraktion. Der Pansenvorhof erreicht sein Kontraktionsmaximum, wenn die Haube wieder erschlafft ist, und der dorsale Pansensack erreicht das Kontraktionsmaximum, wenn der Pansenvorhof erschlafft ist. Der ventrale Pansensack kontrahiert sich erst nach der Erschlaffung des dorsalen Pansensackes, und der ventrale Blindsack kontrahiert sich nach der Erschlaffung des ventralen Pansensackes. Es folgt wiederum eine zweite Kontraktion des dorsalen und des ventralen Pansensackes.

Der Bewegungsablauf von Haube und Pansen soll zunächst an einem Schema dargestellt werden.

Ein geschluckter Bissen liegt unterhalb der Kardial. Während der zweiphasigen Haubenkontraktion verkleinert die Haube ihr Lumen sehr stark und entleert den flüssigbreiigen Inhalt über die Hauben-Pansenfalte in den sich erweiternden Pansenvorhof. Zugleich wird der geschluckte Futterbissen nach hinten geschoben. Während die Haube wieder erschlafft, kontrahiert sich der Pansenvorhof. Hierbei fließt der dünnbreiige Inhalt des Pansenvorhofes über die Hauben-Pansenfalte in die Haube zurück. Der grobe Futterbissen wird über den Pansenpfeiler in den dorsalen Pansensack gepreßt. Bei der anschließenden Kontraktion des dorsalen Pansensackes wird der feste Inhalt langsam umgewälzt. Die Pansenpfeiler ziehen sich dabei ringförmig zusammen und bewegen sich nach oben, so daß der Inhalt im mittleren Bereich des Pansens abwärts bewegt wird. Bei der anschließenden Kontraktion des ventralen Pansensackes bleiben die ringförmigen Pansenpfeiler abwärts gezogen, so daß wiederum eine Durchmischung des Inhaltes eintritt. Hierbei fließt Panseninhalt vom ventralen Pansensack in den Pansenvorhof zurück.

Es folgt die Kontraktion des ventralen Blindsackes. Dabei entweicht die Gasblase in den dorsalen Pansensack, die Wand legt sich dem Inhalt an und preßt ihn aus. Bei der anschließenden zweiten Kontraktion des dorsalen Pansensackes entweicht das Gas nach vorn vor die Kardial, so daß der Ruktus eintreten kann.

Die sich anschließende zweite Kontraktion des ventralen Pansensackes läuft in gleicher Weise ab wie die erste.

Um einen direkten Einblick in die Vormägen zu erhalten, wurde der Verschuß der Pansenfistel entfernt, und der obere Teil des Pansens wurde entleert.

Zur Ausleuchtung des Innenraumes wird nun ein Wundhaken mit einem Lichtleitkabel nach vorn in Richtung auf die Haube eingeführt. Wir können jetzt direkt durch die Pansenfistel in den Innenraum der Vormägen sehen.

Wir sehen den oberen Teil des Pansenvorhofes und in der Tiefe die Haube. Bei der zweiphasigen Haubenkontraktion wird der Haubeninhalt in den Pansenvorhof entleert.

Rechts ist die Kardial und der obere Teil der Haubenrinne. Wieder eine Haubenkontraktion, – 1. Phase, – 2. Phase und jetzt der Rückfluß. Im Vordergrund die bogenförmige Hauben-Pansenfalte.

Die Ziege wird nun mit Gras gefüttert. Beim Eintritt eines Bissens in die Vormägen stülpt sich die Schleimhaut der Kardial in die Vormägen vor. Die Bissen werden am leeren Magen hinter die Hauben-Pansenfalte in den Pansenvorhof geschoben.

Während der Haubenkontraktion wird das Futter langsam nach kaudal über den kranialen Pansenpfeiler hinweg in den dorsalen Pansensack geschoben. Beim Rückfluß von Flüssigkeit in die erschlaffende Haube hält die Hauben-Pansenfalte das grobe Futter im Pansenvorhof zurück. Unten ist der kraniale Pansenpfeiler zu sehen. Um den unteren Teil der Haube mit einem Endoskop betrachten zu können, wird der Hauben-Pansenraum vollständig entleert. Der 7-Liter-Eimer ist dabei randvoll gefüllt.

Wir schauen nun in die ausgewaschene und mit Flüssigkeit gefüllte Haube. Wir sehen vom Pansenvorhof aus die halbmondförmige Hauben-Pansenfalte und in der Tiefe die Waben im oberen Teil der Haube.

Bei einer Haubenkontraktion werden Körner, die in die Haube hineingegeben wurden, bis über den Rand der Hauben-Pansenfalte hochgeschleudert.

Wir führen nun das Endoskop über die Hauben-Pansenfalte hinweg in die Haube und sehen jetzt den Boden der Haube, auf den die Körner abgesunken sind.

Das rote Gebilde ist ein Gewicht zur besseren Erweiterung der Haube. Bei einer Haubenkontraktion hebt sich der Haubenboden, und der Inhalt wird hochgeschleudert in Richtung auf die rechts gelegene Psalteröffnung. Danach sedimentieren schwere Partikel wieder auf den Haubenboden und werden von den Haubenwaben festgehalten. Während der Haubenkontraktion ziehen sich die Haubenleisten zusammen und werden höher. Sie halten den Inhalt jedoch nicht zurück, sondern entleeren ihn infolge der raschen Bewegung. Es sind mehrfach Haubenkontraktionen zu sehen.

Hier ist eine Haubenwabe vergrößert dargestellt. Die feinen Papillen dienen vermutlich dazu, im erschlafften Zustand kleine Partikel am Boden festzuhalten.

Jetzt die Haube im Röntgenbild.

Die Klammer oben ist an der Hauben-Pansenfalte befestigt. Bei der zweiphasigen Haubenkontraktion wird ihr Inhalt über die Hauben-Pansenfalte in den Pansenvorhof entleert und fließt danach wieder in die erschlaffende Haube zurück.

Wieder eine Haubenkontraktion. Bei der anschließenden Kontraktion des Pansenvorhofes hebt sich der Boden des Pansenvorhofes bis auf die Höhe der Hauben-Pansenfalte.

Hier wurden zwei mit Kontrastmittel gefüllte Tischtennisbälle in die Haube – links – und in den Pansenvorhof – rechts – gegeben. Bei der Haubenkontraktion wird der leichte Ball in den Pansenvorhof geschleudert. Er fließt danach mit dem flüssigen Inhalt in die Haube zurück.

Der Vorgang ist nochmals zu sehen: 1. Phase und 2. Phase der Haubenkontraktion. Beim Rückfluß strömt Gas vom dorsalen Pansensack in den oberen Teil der Haube ein, so daß ein Ruktus erfolgen kann.

Nach einer Haubenkontraktion gelangt nochmals Gas vom dorsalen Pansensack nach vorn vor die Kardialia. Die rechts sichtbare zweite Klammer ist am kranialen Pansenfeiler angebracht.

Nach einer Haubenkontraktion bewegt sich der kraniale Pansenfeiler – rechte Klammer – zuerst nach oben und danach abwärts. In dieser Phase gelangt Inhalt vom ventralen Pansensack in den Pansenvorhof.

Jetzt ist der dorsale Pansensack im Röntgenbild zu sehen. Der helle Bereich unter der Wirbelsäule ist die dorsale Gasblase. Die feste Futtermasse stellt sich dunkel dar. Bei einer Kontraktion des dorsalen Pansensackes entweicht das Gas nach vorn, die Wand legt sich dem festen Inhalt an und preßt ihn aus. Bei der Erschlaffung tritt die Gasblase wieder in Erscheinung.

Nochmals eine Kontraktion des dorsalen Pansensackes. Da der kaudale Teil des Pansens frei beweglich ist, wird die Wand des dorsalen Pansensackes nach vorn gezogen und der Inhalt langsam gegen den Uhrzeigersinn gedreht.

Jetzt sind der dorsale Pansensack und der ventrale Blindsack im Bild. Eine Kontraktion des ventralen Blindsackes wird unmittelbar gefolgt von der Kontraktion des

dorsalen Pansensackes. Bei der Kontraktion des ventralen Blindsackes entweicht das Gas in den dorsalen Pansensack. Es kehrt bei Kontraktion des dorsalen Pansensackes und Erschlaffung des ventralen Blindsackes wieder in den Blindsack zurück. In den nächsten Einstellungen ist das Wechselspiel zwischen Kontraktionen des ventralen Blindsacks und des dorsalen Pansensackes nochmals zu sehen: Kontraktion des ventralen Blindsackes: Gas entweicht in den dorsalen Pansensack. Kontraktion des dorsalen Pansensackes: Gas kehrt in den erschlaffenden ventralen Blindsack zurück. Die Ziege wird nun gefüttert, und wir beobachten später im Röntgenbild die Passage der Nahrung durch den Brustteil des Oesophagus.

Bissen gelangen vor die Kardia, bleiben hier kurz liegen und treten dann in die Haube über. Beim Ruktus tritt Gas aus der Haube in die Speiseröhre über.

Jetzt ist der obere Teil der Haube und des Pansenvorhofes im Bild. Der geschluckte kontrasthaltige Bissen gelangt zunächst in den Übergang zwischen Haube und Pansenvorhof und wird dann während der Hauben- und Vorhofskontraktion nach kaudal geschoben.

Ein weiterer Bissen wird geschluckt. Er wird ebenfalls durch die Haubenkontraktion nach kaudal geschoben.

Die Bissen liegen jetzt im Bereich des kranialen Pansenpfeilers. Sie werden langsam über den Pansenpfeiler hinweg in den dorsalen Pansensack gepreßt.

Die Ziege frißt weiterhin kontrastmittelhaltiges Futter. Es wird auch nach kaudal weitertransportiert.

Wir verfolgen nun den Pansen in kaudaler Richtung. Der Inhalt bewegt sich hinter dem kranialen Pansenpfeiler abwärts in Richtung auf den ventralen Blindsack, der jetzt im Bild ist.

Im folgenden wollen wir uns den Vorgang des Wiederkauens und das Hochbringen des Bissens, die sog. Rejektion, näher ansehen. Der Bissen wird etwa 45 Sekunden lang wiedergekaut und danach geschluckt. Nach einer kurzen Pause wird der nächste Bissen aus den Vormägen in die Mundhöhle befördert und wiederum anhaltend gekaut.

Die rhythmisch auftretende Rejektion steht in einem engen Zusammenhang zur Vormagenmotorik. Hier werden während einer Phase des Wiederkauens wiederum die Hauben-Pansenkontraktionen registriert. Während des Wiederkauens tritt am Ende eines Hauben-Pansenzyklus eine länger anhaltende Haubenkontraktion ein. Während des Maximums dieser Kontraktion erfolgt die Rejektion. Unmittelbar danach folgt die normale, zweiphasige Haubenkontraktion. Während das Tier jetzt anhaltend kaut, läuft die Hauben-Pansenmotorik in der bereits beschriebenen Folge ab.

Vor Ende des Hauben-Pansenzyklus hört die Ziege auf wiederzukauen, schluckt den Bissen und bringt mit einer zusätzlichen Haubenkontraktion vor Beginn des nächsten Hauben-Pansenzyklus wiederum einen Bissen in die Mundhöhle.

Nun blicken wir wieder in die Haube. Es tritt trotz teilweiser Entleerung der Vormägen eine Rejektionskontraktion ein, bei der die Ziege versucht, einen Bissen in die Speiseröhre anzusaugen. Im folgenden ist zu erkennen, daß die Ansaugphase während der Haubenkontraktionen eintritt. Da bei der Haubenkontraktion fester Inhalt

nach kaudal gepreßt wird, muß der angesaugte Bissen aus dem unteren Teil der Haube kommen und dürfte vorwiegend aus Flüssigkeit mit kleineren, angedauten Partikeln bestehen.

Jetzt ist wieder der Brustbereich zu sehen. Es trat Gas in die Speiseröhre über, und nun wird der Haubeninhalt zum Wiederkauen in die Speiseröhre gesaugt. Der flüssige Teil des Bolus wird wieder geschluckt. – Schlucken des wiedergekauenen Bissens und erneute Rejektion. Nun ist die Kopfregion sichtbar. Die Ziege schluckt den wiedergekauenen Bissen. Unmittelbar danach wird der nächste Bissen in die Mundhöhle gebracht und der flüssige Anteil durch zweimaliges Schlucken sofort wieder in die Vormägen zurückbefördert. Nochmals zurück in den Brustbereich. Schlucken des letzten Bissens, Rejektion, 1. Schlucken, 2. Schlucken. Dieser Vorgang wiederholt sich mit erstaunlicher Regelmäßigkeit.

Die Befunde zeigen, daß der Bissen sehr schnell in die Mundhöhle befördert wird und daß der flüssige Anteil in zwei Phasen sofort wieder geschluckt wird.

Fassen wir zusammen, welchen Weg das Futter durch die Vormägen nimmt: Es gelangt in den Pansenvorhof und wird durch die Hauben- und Vorhofskontraktionen in den dorsalen Pansensack gepreßt. Hier wird es langsam umgewälzt, ausgepreßt und durch die Pansenpfeiler geknetet. Die kleineren Futterpartikel sedimentieren in den ventralen Pansensack, und durch die Abwärtsbewegung des kranialen Pansenpfeilers gelangen sie zurück in den Pansenvorhof und von hier aus weiter in die Haube. Die ausreichend zerkleinerten Futterpartikel gelangen vom Boden der Haube aus in den Blättermagen. Größere Futterpartikel werden von der Haube aus nochmals wiedergekauet. Das wiedergekaute Futter gelangt ebenfalls in den Pansenvorhof zurück.

Dieses Präparat führt in die Motorik des 3. Vormagens, des Blättermagens oder Psalters ein. An die rechte, mediale Seite der Haube grenzt der bohnenförmige Blättermagen an.

Dies ist der Übergang zum Labmagen. Wir sehen die Kardia, die Haubenrinne und den Eingang zum Blättermagen. Dies sind die Psalterblätter, welche das Lumen weitgehend ausfüllen und bis zur Labmagengrenze reichen.

Zur Registrierung der Psaltermotorik sind an einem Drahtstaken zwei kleine Ballons befestigt. Der vordere Ballon, der zwischen die Blätter ragt, registriert die Kontraktionen des Psalterkörpers. Der Ballon, der unmittelbar hinter dem Psaltereingang liegt, die Kontraktionen des Psalterkanals.

Der Zyklus beginnt mit einer zweiphasigen Haubenkontraktion. Unmittelbar nach der Haube kontrahiert sich der Psalterkanal zusammen mit dem dorsalen Pansensack. Durch Einsetzen des Wiederkauens folgt kurz danach eine Rejektionskontraktion der Haube und die normale Haubenkontraktion. Danach kontrahiert sich wieder ordnungsgemäß der Psalterkanal zusammen mit dem dorsalen Pansensack. Es folgt eine zweite Kontraktion des dorsalen Pansensackes und unmittelbar danach eine zweite Kontraktion des Psalterkanals. Im Anschluß daran steigt der Druck im Psalterkörper allmählich an. Er fällt mit Einsetzen der nächsten Haubenkontraktion wieder rasch ab. Desgleichen fällt der Druck im Psalterkanal während der Haubenkontraktion unter den Ausgangswert. Nach der Haube kontrahiert sich wieder der

Psalterkanal zusammen mit dem dorsalen Pansensack. Im Anschluß daran kontrahiert sich der Psalterkörper.

Wieder eine Rejektionskontraktion, die zweiphasige Haubenkontraktion, Kontraktion des Psalterkanals und des dorsalen Pansensackes.

Der Psalter stellt in seiner motorischen Funktion eine Pumpe dar, die fortwährend Haubenhalt in den Labmagen transportiert.

Der Inhalt der Haube wird durch die Haubenkontraktion vor den Psaltereingang gebracht. Während des Maximums der zweiten Haubenkontraktion wird ganz kurzzeitig der Psaltereingang geöffnet, und der Psalterkanal erweitert sich. Hierdurch wird Haubenhalt in den Psalter gesaugt.

Durch die anschließende Kontraktion des Psalterkanals wird sein Inhalt in den Psalterkörper zwischen die Blätter geschoben und durch die lang anhaltende Kontraktion des Psalterkörpers zwischen den Blättern entlang in den Labmagen gepreßt.

Wir betrachten nun den Psaltereingang von der Haube aus. Die Lippen am unteren Ende der Haubenrinne sind leicht auseinandergezogen, um die Psalteröffnung sichtbar zu machen. Es ist hier zu erkennen, daß die rechte Lippe der Haubenrinne in die Haube einstrahlt, während die linke Lippe sich in den Psalter fortsetzt. Während der Haubenkontraktion verschließen die Lippen der Haubenrinne den Psaltereingang und öffnen sich nur ganz kurz während des Maximums der Haubenkontraktion. In den Psalterkanal eingetretene Körner werden zum Teil mit Gasblasen und flüssigem Inhalt in die Haube zurückgespült.

Eine erneute Haubenkontraktion mit Schluß der Lippen und kurzem Einstrom in den Psalter. Dies ist in den nächsten Einstellungen mehrfach zu sehen.

Die Körner sind teilweise an den vogelkrallenartigen Papillen des Psaltereingangs hängengeblieben und werden in die Haube zurückgespült.

Hier ist der Psalter mit Kontrastmittel gefüllt. Durch die Hauben-Psalteröffnung wurde ein Drahthaken mit einem Infusionsschlauch in den Psalter eingeführt. Während der Haubenkontraktion, die an der Bewegung einer in der Haube liegenden Kugel zu erkennen ist, wird Kontrastmittel in den Psalterkanal injiziert. – Jetzt. – Das Kontrastmittel wird durch die Kontraktion des Psalterkanals zwischen die Blätter des Psalterkörpers gepreßt.

Jetzt wieder eine Haubenkontraktion, und nun das Hochpressen des Kontrastmittels zwischen die Blätter, die sich allmählich als feine Kontur darstellen.

An der rechten Kontur des Psalters ist zu erkennen, wie sich die Kontraktionswelle des Psalterkanals nach oben bewegt.

Nochmals eine Kontraktion des Psalterkanals mit Weitertransport des Inhaltes.

Nun ist der haubenseitige Pol des Psalters mit Kontrastmittel angereichert. Und nun ist der ganze Psalter mit Kontrastmittel gefüllt. Am Psalterkörper sind keine Kontraktionen zu erkennen.

Eine solche komplizierte Vormagenmotorik läuft auch bei den Kühen ab, die hier grasen.



## Literatur

- [1] CZEPA, A., und R. STIGLER: Der Verdauungstrakt der Wiederkäuer im Röntgenbilde. II. Mitteilung. Fortschr. Naturw. Forsch. 6 (1929), 1-71.
- [2] EHRLEIN, H.-J., und H. HILL: Motorik und Nahrungstransport des Psalters (Omasum) der Ziege. Zbl. Vet. Med. A, 16 (1969), 573-596.
- [3] DOWNIE, H. G.: Photokymographic studies of regurgitation and related phenomena in the ruminant. Amer. J. Vet. Res. 15 (1954), 217-223.
- [4] MAGEE, H. E.: Observations on digestion in the ruminant. J. Exp. Biol. 9 (1932), 409-426.
- [5] RUCKEBUSCH, Y., und R. N. B. KAY: Etude critique de la motricité gastrique chez les bovins. Ann. Rech. Vét. 2 (1971), 99-136.
- [6] SELLERS, A. F., und C. E. STEVENS: Motor functions of the ruminant forestomach. Physiol. Rev. 46 (1966), 634-661.
- [7] STEVENS, C. E., A. F. SELLERS und F. A. SPURELL: Function of the bovine omasum in ingesta transfer. Amer. J. Physiol, 198 (1960), 449-455.

## Forestomach Motility in Ruminants

### General Preliminary Remarks

#### Methods

Goats with a large rumen fistula were used to investigate forestomach motility. The contractions of the reticulum and the rumen were recorded by means of electronic pressure transducers via liquid-filled catheters and filmed directly through the fistula, or with an endoscope. The contractions of the reticulum, rumen and omasum, the movement of the bolus through the forestomachs, and the processes of rumination were observed and filmed in radiographic studies in sheep and goats. An X-ray image intensifier video system (Siemens Erlangen) with a 35 mm camera (Arriflex) was used for the X-ray films. The X-ray sequences were filmed at 24 frames a second. Tracings of motility and masticatory activity were superimposed on the monitoring picture in order to synchronise the X-ray sequences with motor processes. Provision of automatic monitoring of the anode temperature made it possible to make optimum use of time for the various filmed scenes, and shots could be extended for up to two minutes.

### Explanation of Film

#### Motility of Reticulum and Rumen

A record of forestomach motility in the goat is first shown. The sequence of contractions of the reticulum, cranial sac, dorsal sac, ventral sac, and the ventral blind sac of the rumen is displayed. Diagrams illustrate the action of the contractions

on the contents of the forestomach. Direct filming of the interior of the forestomachs show the interaction between contractions of the reticulum and the cranial sac of the rumen. Endoscopy of the voided forestomachs after filling with saline, reveals the topography of the reticulo-ruminal fold, the reticular groove, the omasal orifice and the reticular cells. Contractions of the reticulum cause small particles to be ejected from the floor of the reticulum over the reticulo-ruminal fold into the cranial sac of the rumen, with some of these particles reaching the omasal orifice. Radiography shows a rhythmic alternation of contractions of the reticulum and of the cranial sac of the rumen, movements of the cranial pillar of the rumen, contractions of the dorsal sac of the rumen and of the ventral blind sac, ingestion of the food and further transport of the ingesta from the cranial sac to the dorsal sac.

### **Rumination**

By recording the contractions of the reticulum and rumen during rumination it is shown that the rhythmic regurgitation is closely connected with the motility of the forestomachs. When the interior of the reticulum is observed through a ruminal fistula it is seen that aspiration of the reticular contents into the oesophagus takes place during the maximum of the second reticular contraction. Radiography reveals the rapid upwards motion of the bolus into the oral cavity. Part of the regurgitated bolus is immediately reswallowed. The portion of the ruminal contents which has remained in the oral cavity is remasticated and swallowed in small fractions.

### **Transfer of Ingesta through the Reticulo-ruminal Compartments**

Findings obtained from studies of the transport of food through the reticulum and rumen are illustrated in an animated sequence.

### **Omasal Motility**

Omasal contractions are shown with the aid of motility tracings. The omasum is a pump which aspirates reticular contents and forces them into the abomasum. This process is represented in a series of diagrams. Endoscopy shows the transfer of food from the reticulum into the omasum and a reflux of omasal contents into the reticulum. X-ray pictures show passage of contrast medium within the omasum.

### **Results**

The motility of forestomachs in ruminants has been examined in many studies and presented in reviews (SELLERS and STEVENS [6]; RUCKEBUSCH and KAY [5]). However, the motor function of the forestomachs has yet to be clarified completely. For example (1) no accurate description has been provided for the mechanism by which coarse particles of food are separated from the liquid and the fine particles by contractions of the reticulum and the cranial sac of the rumen; (2) the way in which

the raw food is returned from the dorsal sac of the rumen into the reticulum for rumination and (3) the time and process of transfer of reticular contents into the omasum. The aim of the investigation was to clarify such questions and to visualise the movements involved in the forestomachs and the transport of feed.

### **Motility of Reticulum and Rumen**

The sequence of reticulo-rumen contractions is shown in fig. 1 which presents recorded tracings. The movements are divided into different phases during the course of a reticulo-ruminal cycle (vertical lines); the contractile processes and the action on the contents are diagrammatically displayed. The reticulo-ruminal cycle commences with a double contraction of the reticulum and of the reticulo-ruminal fold. During the first contraction the lumen of the reticulum undergoes partial contraction and discharges the largely liquid contents over the reticulo-ruminal fold which undergoes a movement in the dorsal direction, and into the relaxing cranial sac of the rumen. (Fig 1, phase 1). During the second contraction the reticulum shrinks almost completely; food is forced caudally into the cranial sac of the rumen (Fig 1, phase 2). During subsequent contraction of the cranial sac of the rumen the floor lifts up and the liquid or pulpy contents are ejected from the lower parts of the cranial sac of the rumen via the reticulo-ruminal fold into the relaxing reticulum. (Fig 1, phase 3). With further contraction of the cranial sac the light food is forced upwards and passes slowly over the cranial pillar of the rumen into the dorsal sac (Fig 1, phase 4). Thus the alternating contractions of the reticulum and the cranial sac of the rumen separate the ingested food from the liquid contents; liquid and heavy particles arrive in the reticulum, light food arrives in the dorsal sac of the rumen. Contraction of the dorsal sac of the rumen begins very slowly during the second contraction of the reticulum and the contraction of the cranial sac of the rumen but maximal contraction is not reached until the cranial sac of the rumen has completely relaxed. When the contraction of the dorsal sac of the rumen commences, some of the gas escapes forwards into the reticulum which is just relaxing (Fig 1, phase 4). With further contraction the ruminal wall takes hold of the solid contents, squeezes them and imparts a slow rotation (Fig 1, phase 5). The cranial pillar of the rumen, the longitudinal pillars and the caudal pillar undergo an annular contraction and move dorsally. This action kneads the contents thoroughly in the central region of the rumen, the finer particles of food are probably washed out and forced into the liquid of the ventral sac of the rumen (Fig 1, phase 5). During the following contraction of the ventral sac of the rumen (Fig 1, phase 6) there is no visible reduction in size in the X-ray picture. The pillars of the rumen undergo another annular contraction and move ventrally. Liquid and suspended particles are forced upwards as a result so that they return over the cranial pillar of the rumen into the cranial sac. This is followed by contraction of the ventral blind sac of the rumen (Fig 1, phase 7). The gas bubble escapes into the dorsal sac of the rumen and a small part of the contents is pressed into the ventral sac. After a pause, the next reticulo-ruminal cycle commences with a contraction of the reticulum, or the ruminal sacs undergo a second contraction.

The second contraction of the dorsal sac begins during relaxation of the ventral blind sac (Fig 1, phase 8). A portion of the gas in the dorsal sac escapes into the relaxing ventral blind sac, another portion escapes cranially towards the cardia so that eructation can occur. The contents of the rumen are forced out as with the first

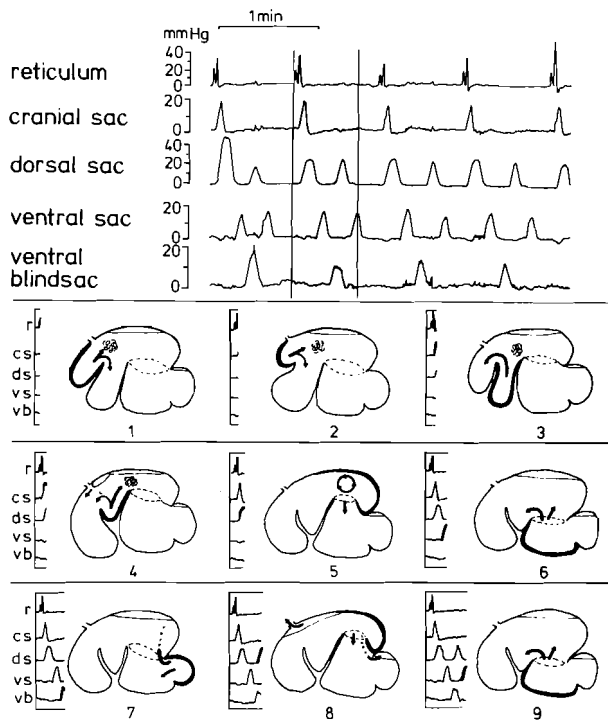


Fig 1. Motility tracings of the reticulum, cranial sac, dorsal sac, ventral sac and ventral blind sac of the rumen. The sequence of contractions during a reticulo-ruminal cycle (vertical lines) is divided into 9 phases and shown by the diagrams

Key: r: reticulum; cs: cranial sac; ds: dorsal sac; vs: ventral sac; vb: ventral blind sac

contraction and kneaded thoroughly by upwards movements of the pillars. The second contraction of the ventral sac follows the same course as the first and has the same effect on the contents (Fig 1, phase 9).

During radiographic investigations it has been possible to observe the path taken through the forestomachs by the ingested food. The results are shown diagrammatically in Fig 2. Ingested food enters the cranial sac of the rumen (Fig 2, phase 1). It is slowly forced into the dorsal sac by contractions of the reticulum and of the cranial sac (Fig 2, phase 2). The food is slowly turned, squeezed and kneaded by the pillars of the rumen. The food which has now been comminuted mechanically and by microbial breakdown arrives in the ventral sac of the rumen (Fig 2, phase 3).

When the ventral sac contracts, liquid which carries particles of food enters the cranial sac as a result of downwards motion of the cranial pillar of the rumen (Fig. 2, phase 4) and returns to the reticulum by contraction of the cranial sac (Fig. 2, phase 5). Food particles which have been adequately comminuted pass from the floor of the reticulum into the omasum while larger particles are remasticated (Fig. 2, phase 6). The remasticated food also passes back into the cranial sac.

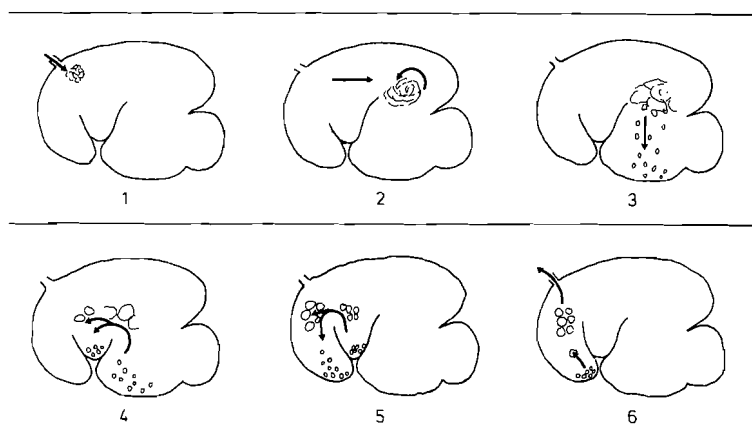


Fig 2. Diagrammatic representation of the transfer of food through the reticulum and rumen (For explanation see text)

The motility of the reticulum and rumen during rumination is shown in Fig 3. A "regurgitation contraction", as it has been termed, takes place immediately before the double contraction of the reticulum. When this contraction attains its peak, the contents of the reticulum are aspirated into the oesophagus. The transfer of the bolus from the reticulum into the oesophagus cannot be observed in radiographic studies because the contrast differences between the thorax and the liquid - filled forestomachs are too great. It has been observed, however, both in radiographic studies and by direct observation through a rumen fistula, that the larger particles in the upper part of the reticulum are forced into the cranial sac of the rumen by contractions of the reticulum and that aspiration of the reticular contents into the oesophagus commences during the peak of the regurgitation contraction. The bolus which is aspirated for rumination thus comes from the lower part of the reticulum and consists mainly of liquid in which particles of food are suspended. It is not the coarse particles from the dorsal sac which are re-masticated therefore, but the particles which have returned to the cranial sac of the rumen via the ventral sac. The bolus which is aspirated into the oesophagus is very rapidly transferred into the oral cavity by an antiperistaltic wave. A double deglutition immediately returns part of the bolus into the forestomachs, as soon as it comes into the mouth. Liquid may possibly be squeezed from the solid food particles during this process, as was postulated by MAGEE ([4]) and DOWNIE ([3]). It is also possible, however, that only

the excess portion of the bolus is swallowed back (REID, C. S. W. personal communication). In goats which were fed a concentrate and hay, some of the aspirated bolus sometimes remained in the thoracic oesophagus, and was returned to the reticulum together with the immediately swallowed material. The whole oesophagus was never seen to be filled with the digesta from the forestomachs, nor were the solid particles separated from the liquid in the oesophagus, as was described

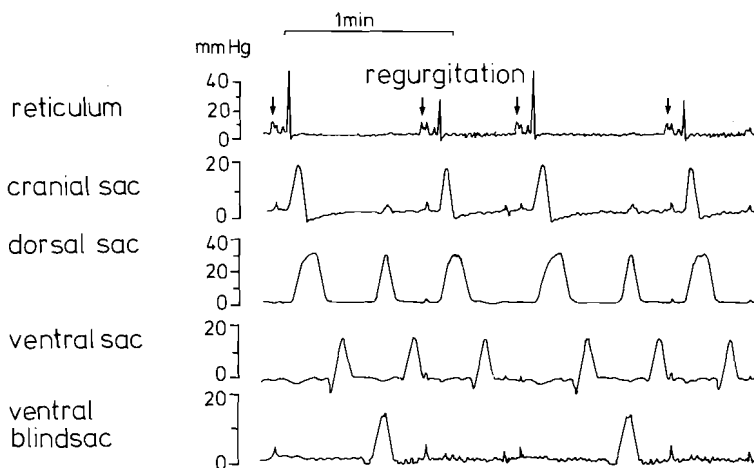


Fig 3. Motility of reticulum and rumen during rumination. Regurgitation occurs during and additional contraction of the reticulum at the commencement of a reticulo-ruminal cycle, immediately preceding the normal double-contraction of the reticulum

by CZEPA and STIGLER [1]. While the reticulo-ruminal cycle proceeds in the manner described above, the regurgitated digesta from the forestomachs are remasticated and swallowed in 2 to 4 boluses. Following a brief pause of 5 to 6 seconds, immediately before the next reticulo-ruminal cycle commences, the next bolus is passed to the mouth, in accompaniment with a regurgitation contraction (Fig 3).

### Omasal Motility

From previous investigations (STEVENS et al. [7]; EHRLEIN and HILL [2]) it is known that the omasum constitutes a pump which transfers the digesta of the reticulum into the abomasum. Results obtained hitherto, however, have been contradictory, as regards the time of onset of flow of digesta from reticulum to omasum. Endoscopic observations have elucidated the processes by which the digesta from the reticulum are aspirated into the omasal canal, and the time at which this takes place. Radiographic investigations have shown how the aspirated digesta in the omasal canal are transferred onwards to the omasal body. The important point in this work was that the contrast medium was injected directly into the omasal canal at the time of normal flow of digesta.

Fig 4 shows motility tracings recorded from the reticulum, omasal canal, omasal body and the dorsal sac of the rumen; these tracings are accompanied by diagrams which show the movement of the food. During the regurgitation contraction and the first phase of the double contraction of the reticulum the reticular groove seals the omasal orifice, and coarse food particles from the reticular contents are forced into the cranial sac of the rumen. During the second, and more powerful contraction of

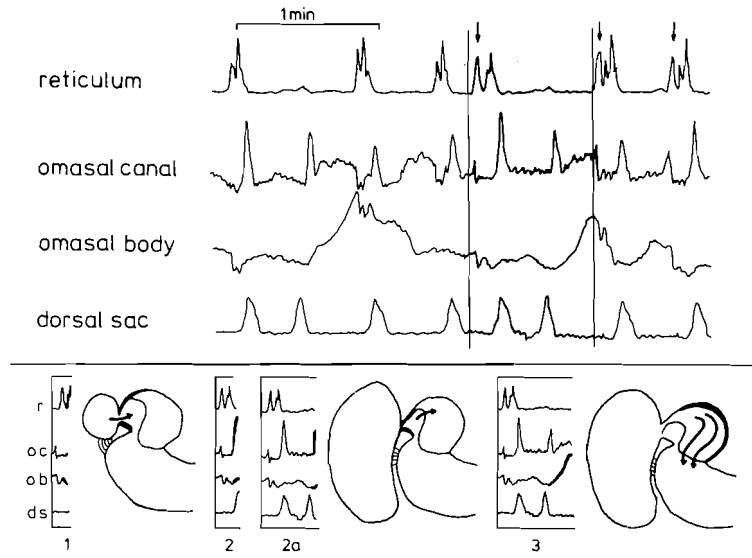


Fig 4. Motility tracings of the reticulum, omasal canal, the omasal body and dorsal sac of the rumen. The sequence of contractions during a reticulo-rumino-omasal cycle (vertical lines) is divided into contraction phases and is shown by the diagrams. Regurgitation occurred at the reticular contractions shown by the arrows

Key: r: reticulum; oc: omasal canal; ob: omasal body; ds: dorsal sac of the rumen

the reticulum, it is now the turn of the fine particles: these are thrown from the floor of the reticulum directly towards the omasal orifice, out of the reticular cells. The omasal body relaxes at this moment, the lowest portion of the reticular groove and the omasal orifice open for a short moment and the omasal canal dilates so that the reticular contents which have been forced into the omasal orifice are aspirated into the omasal canal (Fig 4, phase 1). The omasal canal together with the dorsal sac of the rumen contract, immediately following the reticular contraction. The reticulo-omasal orifice is closed and the reticular contents which have been aspirated are compressed between the leaves of the omasal body. (Fig 4, Phase 2). This process is repeated a second time during a contraction cycle, when the dorsal sac of the rumen contracts for a second time. (Fig 4, Phase 2a). The digesta which are compressed inside the omasal body are forced onwards into the abomasum by a gradually increasing and prolonged contraction of the omasal body. The contraction of the

omasal body starts after the first or second contraction of the omasal canal (Fig 4, phase 3). This begins at the reticular pole of the omasal body and is propagated towards the abomasum. It usually continues until the next reticular contraction begins. This is how the omasum operates as a suction and force pump, in three phases. The contents of the reticulum are aspirated into the omasal canal by negative pressure in the first phase, forced into the omasal body in the second phase, and in the third phase they are pushed along between the leaves of the omasal body into the abomasum. As is seen from the motility tracings in Fig 4, the contractions of the omasum are coordinated with the contractions of the reticulum and rumen, so that we can describe the process as a reticulo-rumino-omasal cycle.

### **Spoken Commentary**

When we talk about ruminants we usually think of our domestic ruminants: cattle, sheep or goats. You will have in mind the picture of grazing cattle and know that a short time after eating, the animals lie down and begin to ruminate. The animals masticate about 50 seconds for each bolus, the remasticated material is swallowed, and after a short break the next bolus is returned to the mouth for further mastication.

These events can be seen not only in cattle but also in many other animals which belong to the great group of ruminants.

This goat was fitted with a rumen fistula in order to elucidate the motor function of the forestomachs.

In this drawing the internal structures of the reticulo-rumen are shown. Both forestomachs form a large fermentation-room:

The reticulum is divided by the reticulo-ruminal fold from the cranial sac of the rumen. The cranial pillar, longitudinal pillars and the caudal pillar separate the rumen into a dorsal sac and a ventral sac with a caudoventral blind-sac. The cardia enters the forestomachs in the upper part of the reticulum. The reticular groove runs from the cardia to the reticulo-omasal orifice located in the ventral part of the reticulum. In order to record motility of the reticulo-rumen open-tip catheters are introduced from the rumen fistula into the reticulum, into the cranial sac, into the dorsal sac, into the ventral sac, and into the caudoventral blind-sac of the rumen.

The goat is fixed in a special stand. The catheters are connected to electronic pressure-transducers. Behind the animal you can see the necessary carrier amplifiers and a multichannel recorder.

From motility records the sequence of contractions of the various compartments can be seen. The reticulo-ruminal cycle starts with a diphasic or double contraction of the reticulum. Then contractions of the cranial sac, of the dorsal sac, of the ventral sac, and of the caudoventral blind-sac follow.

Now a second contraction of the dorsal sac occurs, followed by a second contraction of the ventral sac of the rumen.

After a short break, the next reticulo-ruminal cycle starts again with a double contraction of the reticulum. The cranial sac of the rumen is maximally contracted



when the reticulum already has been relaxed. The dorsal sac of the rumen is contracted maximally, when the cranial sac has already been relaxed. The contraction of the ventral sac starts after relaxation of the dorsal sac, and the contraction of the caudoventral blind-sac starts after relaxation of the ventral sac. Again, secondary contractions of the dorsal sac and of the ventral sac of the rumen follow.

First of all, the sequence of the reticulo-ruminal cycle is shown in a schematic drawing.

A swallowed bolus had passed from the oesophagus into the reticulum. During the double contraction of the reticulum, the lumen is reduced, and the fluid contents flow over the reticulo-ruminal fold into the relaxing cranial sac of the rumen. At the same time swallowed food is forced rearwards. During relaxation of the reticulum, the cranial sac contracts. By this means the fluid contents of the cranial sac flow back into the reticulum over the reticulo-ruminal fold, whilst light solid particles are forced over the cranial pillar into the dorsal sac of the rumen. During the following contraction of the dorsal sac, the solid contents are squeezed out and are slowly rotated. At the same time the pillars of the rumen move dorsally and are constricted to a small ring. Thereby the contents at the middle part of the rumen are forced ventrally. During the following contraction of the ventral sac of the rumen, the ring-shaped pillars move ventrally; thus the fluid contents of the ventral sac are mixed and small amounts pass into the cranial sac over the cranial pillar.

The contraction of the caudoventral blind-sac follows; the gas bubble is therewith expelled into the dorsal sac and the pulpy contents of the caudoventral blind sac are compressed. During the following second contraction of the dorsal sac, the gas bubble is forced into the cardia, so that eructation can occur.

The second contraction of the ventral sac of the rumen has the same effect on the contents as the first. In order to look directly into the forestomachs, the rumen fistula will be opened and the contents of the dorsal sac removed.

The forestomachs were illuminated with a light cable which was fixed on a retractor and introduced through the fistula. Now we are looking directly through the fistula into the forestomachs.

Here you see the upper part of the cranial sac of the rumen and – at the bottom – the reticulum. By the double reticular contractions the digesta are expelled into the cranial sac.

On the right side the cardia and the upper part of the reticular groove can be seen. Another contraction of the reticulum: First contraction – second contraction – and now back-flow. In the foreground the curved reticulo-ruminal fold is visible.

Now the goat is fed with grass. When a swallowed bolus passes into the reticulum, a rapid protrusion of the oesophageal mucosa between the lips of the reticular groove occurs. In the empty stomach, the boli are forced into the cranial sac beyond the reticulo-ruminal fold.

By the reticular contraction, the boli are slowly pushed over the cranial pillar into the dorsal sac of the rumen. When the fluid digesta return into the relaxing

reticulum, solid particles are kept in the cranial sac by the reticulo-ruminal fold. Below, one can see in the cranial pillar of the rumen.

In order to look into the ventral part of the reticulum with an endoscope, the forestomachs are totally emptied. The bucket with a volume of seven liters is filled up to the top.

Now we are looking into the forestomachs, which are filled with saline solution. We are facing from the cranial sac to the crescent-shaped reticulo-ruminal fold, and beyond the fold you see the reticular cells of the upper part of the reticulum. Some grains of seed, which were introduced into the reticulum, are thrown from the bottom of the reticulum beyond the reticulo-ruminal fold by the contractions of the reticulum.

Now we introduce the endoscope into the reticulum and are facing towards the bottom of the reticulum containing the settled grains of seed.

The red balloon is filled with lead for better relaxation of the reticulum. During the reticular contraction the bottom of the reticulum is lifted and the grains of seed are thrown to the reticulo-omasal orifice on the right. After relaxation, the particles with higher specific gravity rapidly settle to the bottom of the reticulum and are kept in the reticular cells. During the reticular contractions the reticular cells are compressed and the settled particles are emptied owing to the very quick movement. These events can be followed up several times.

Here you see a reticular cell in close-up. The small papillae might be of use for keeping macerated food-particles in the reticular cells during relaxation.

Now the reticulum in radioscopy. The clip on the top is fixed at the reticulo-ruminal fold. By the double contraction of the reticulum the digesta are expelled over the reticulo-ruminal fold into the cranial sac of the rumen, and afterwards they return into the relaxing reticulum.

Another reticular contraction. During the successive contractions of the cranial sac, the ventral pole of the cranial sac is lifted up to the level of the reticulo-ruminal fold.

Two table tennis balls filled with Barium Sulphate are introduced into the reticulum – on the left – and into the cranial sac – on the right. By the reticular contractions the light ball is thrown into the cranial sac of the rumen. It flows, together with the fluid contents, back into the reticulum.

This sequence can be followed once more. First phase – second phase of the reticular contraction. Gas from the dorsal sac of the rumen passes together with the backflow of digesta into the reticulum, so that eructation can occur.

After a reticular contraction, gas is forced again from the dorsal sac of the rumen to the cardia. The second clip on the right is fixed to the cranial pillar of the rumen. After the reticular contractions, the cranial pillar – right clip – moves in dorsal direction, and, during the contraction of the ventral sac of the rumen, in ventral direction. At this moment digesta may pass from the ventral sac into the cranial sac of the rumen.

We are now facing the dorsal sac of the rumen. The bright area beneath the spine is the dorsal gas cap. The mass of solid food is dark. During the contraction of the dorsal sac of the rumen the gas cap disappears and the rumen wall contracts down

on to the ingesta. The mass of solid ingesta is squeezed by the compression of the wall and the pillars of the rumen. During relaxation the gas cap returns.

Another contraction of the dorsal sac of the rumen. Because the cranial parts of the rumen are attached dorsally to the abdominal wall, the dorsal sac of the rumen moves in cranial direction during contractions. The contents are slowly rotated.

Now we are facing the dorsal sac and the caudoventral blind-sac of the rumen. A contraction of the caudoventral blind-sac is immediately followed by a contraction of the dorsal sac of the rumen. By the compression of the caudoventral blind-sac, gas escapes into the dorsal sac; it returns during the successive contraction of the dorsal sac and relaxation of the caudoventral blind-sac. In the next scene the alternating contractions of the caudoventral blind-sac and of the dorsal sac of the rumen can be seen once more. Contraction of the caudoventral blind-sac; gas escaping into the dorsal sac. Contraction of the dorsal sac; gas returning into the relaxing caudoventral blind-sac.

Now the goat is fed, and one can afterwards see the passage of digesta through the oesophagus.

Boli arrive at the cardia, are retained for a moment, and then forced into the reticulum. During eructation, gas passes from the reticulum into the oesophagus.

Now we are facing the upper part of the reticulum and the cranial sac of the rumen. A swallowed food bolus is ejaculated from the oesophagus into the reticulum. It is forced rearwards by the contractions of the reticulum.

Another bolus is swallowed. It is also forced rearwards by the reticular contractions. The food boli are now in the area of the cranial pillar of the rumen. They are slowly displaced over the cranial pillar into the dorsal sac of the rumen.

The goat continues eating food. The swallowed boli are successively moved into the dorsal rumen.

Now we follow the movement of the food particles through the rumen. By the contractions of the pillars, the food particles are displaced from the dorsal sac downwards into the caudoventral blind-sac – which can now be seen.

In the following scene we will observe the events of regurgitation and rumination. In sheep and goats, a regurgitated bolus is remasticated for about 45 seconds and then swallowed. After a short interval, the next bolus is returned into the mouth and continuously remasticated.

The regurgitation, which occurs at regular intervals, is related to forestomach motility. During a period of rumination, the contractions of the reticulum and rumen are recorded again. At the end of a reticulo-ruminal cycle, a separate “regurgitation” contraction of the reticulum occurs. At the maximum of this contraction, reticular contents are aspirated into the oesophagus. – Now the regurgitation contraction is followed by the normal diphasic contraction of the reticulum. Whilst the digesta are remasticated, the reticulo-ruminal cycle proceeds in the sequence already described.

Before the reticulo-ruminal cycle is finished, remastication is stopped, and the masticated bolus is swallowed. After a short break, another bolus is returned to the mouth at the beginning of the next reticulo-ruminal cycle.

Now we are again looking directly into the reticulum. Although the forestomachs are partly emptied, regurgitation occurs. The goat tries to aspirate digesta into the oesophagus. Here one can see that digesta are aspirated at the maximum of the reticular contraction. Because light, coarse material is carried by the reticular contractions back into the dorsal rumen, digesta from the lower part of the reticulum are aspirated, which will predominantly consist of fluid containing small food particles.

Now we are facing the thoracic region. Gas has passed into the oesophagus, and now digesta are aspirated for remastication. The fluid contents of the bolus are swallowed. Now deglutition of the remasticated bolus and the next regurgitation. Now we are facing the throat. The goat swallows the remasticated material. After a short interval, the next bolus is returned to the mouth and the fluid contents of the regurgitated bolus are immediately forced back into the forestomach by double redeglutitions. Again back to the thoracic oesophagus. Rede-glutition of the remasticated bolus – regurgitation – first deglutition – second deglutition. These events are repeated with surprising regularity. From this observation it can be concluded that the digesta are returned to the mouth very quickly and that the fluid contents of the regurgitated bolus are swallowed immediately by two deglutitions.

Let us sum up in which way food particles move through the reticulo-rumen: they pass into the reticulum and are forced back into the dorsal sac of the rumen by the contractions of the reticulum and of the cranial sac. Here the food is squeezed and slowly rotated. Smaller particles tend to descend into the ventral rumen and by the contraction of the ventral sac, they are returned to the cranial sac, and from here back into the reticulum. Small particles are forced from the reticulum into the omasum, whilst large particles of the reticular contents are ruminated. The remasticated digesta pass again into the reticulum.

With this preparation we are going to study the motility of the third forestomach – the omasum. The right medial side of the reticulum is connected with the beanlike omasum.

This is the boundary to the abomasum. These are the cardia, the reticular groove, and the omasal opening. These are the omasal leaves, which pack the lumen of the omasal body.

For recording omasal motility, two small balloons are fixed to a wire hook. The anterior balloon, which projects between the leaves, records the contractions of the omasal body. The other balloon, which is fixed immediately beyond the omasal opening, records the contractions of the omasal canal.

The cycle begins with a double contraction of the reticulum. Immediately after the reticulum, the omasal canal contracts together with the dorsal sac of the rumen. As rumination begins, a regurgitation contraction occurs, and the normal double contraction of the reticulum follows. Then the cycle continues ordinarily with a contraction of the omasal canal and of the dorsal sac of the rumen. A secondary contraction of the dorsal sac of the rumen follows, and, at the end of this, the omasal canal contracts a second time. After this contraction, the internal pressure of the omasal body increases slowly. It decreases abruptly with the beginning of the

reticular contraction. The pressure of the omasal canal falls below zero during the reticular contractions. After the contraction of the reticulum, the omasal canal contracts again together with the dorsal sac of the rumen; thereafter the pressure of the omasal body increases.

Again a regurgitation contraction – the diphasic contraction of the reticulum – contraction of the omasal canal and of the dorsal sac of the rumen.

The omasum is a pump which continuously transports digesta from the reticulum into the abomasum.

By the contraction of the reticulum the contents are lifted from the bottom towards the omasal opening. At the maximum of the second reticular contraction, the omasal orifice is opened and the omasal canal is enlarged for a short moment. Digesta are thereby aspirated into the omasum.

By the following contraction of the omasal canal digesta are forced into the omasal body between the leaves, and by the contraction of the omasal body they pass slowly into the abomasum.

We are now facing the reticulo-omasal orifice. The lips at the lower part of the reticular groove are slightly pulled apart in order to demonstrate the omasal opening. As one can see, the right lip of the reticular groove runs into the reticulum whilst the left lip runs into the omasum. During reticular contractions, the lips of the groove are tightly closed. They are opened together with the omasal orifice for a very short moment at the maximum of the second reticular contraction. Particles which have entered the omasal canal are flushed back into the reticulum together with air bubbles coming from the abomasum.

Another reticular contraction – short opening of the lips, and aspiration of digesta. This can be observed several times.

Some grains of seed were caught by the bird-claw papillae of the omasal opening and were flushed back into the reticulum.

This is the omasum seen by radioscopy. A wire hook with a tube for injection of contrast medium was inserted into the omasum. During the contractions of the reticulum, contrast medium is injected into the omasal canal, – now. By the contraction of the omasal canal, the contrast medium is forced into the omasal body between the leaves.

Again a contraction of the reticulum. The contrast medium passes upwards between the leaves, which gradually become visible as fine contours.

At the right border of the omasum one can see the constriction of the omasal canal moving upwards.

Again a contraction of the omasal canal with passage of digesta.

Now the contrast medium has accumulated at the reticular pole of the omasum.

And now the omasum is completely filled with contrast medium. No contractions of the omasal body can be detected.

We have started the observations with grazing cattle. Now one can imagine the complex events which are necessary to force the food through the forestomachs.