

FISIOLOGIA DELS CECS DE POLLASTRE

Ruth Ferrer,* Joana M. Planas * i Miquel Moretó *

Rebut: gener de 1984

SUMMARY

Physiology of chicken ceca

The morphology and physiology of the chicken cecum is reviewed. The large intestine of the chicken is formed by the rectum and the cloaca, and two well developed ceca, which are two blind sacs, tubular in shape, that originate at the junction of the small intestine and the rectum.

Light microscopy observation of the epithelium demonstrates that the proximal region has well developed villi, in contrast to distal cecum where they are either small or absent. Information hitherto available on the physiological mechanisms underlying the filling and emptying of the cecum has been revised, and it is particularly worthy of note that cecum contents may have both ileal and rectal origins.

Several functions have been suggested for the cecum of the chicken but much remains to be discovered about its real physiological significance. There is evidence that proteins and complex carbohydrates can be partially digested in the ceca. It is also claimed that the cecum is the site of production of significant amounts of free volatile fatty acids and vitamins, among other compounds. Several authors have observed absorption of electrolytes and water in the cecum. Urine can enter the ceca by a retrograde flux, which suggests that the cecal epithelium plays a role in osmoregulation in fowl, a function which may be of special relevance in dehydrated animals.

Recent reports on the sugar-transport characteristics of the chicken cecum indicate that the epithelium of the proximal area possesses an active transport system as efficient as that described in the small intestine. This raises the possibility that ceca are significant in chicken nutrition, since sugar uptake can occur both during cecal filling and emptying.

The physiological role of chicken ceca is not well understood. However, it has been shown that ceca are not essential for animal survival, at least in environmental conditions allowing normal feeding and hydration.

* Departament de Fisiologia Animal. Facultat de Farmàcia. Universitat de Barcelona. Av. Diagonal, s/n. 08028 Barcelona.

INTRODUCCIÓ

El sistema digestiu dels ocells és format per un tub llarg, muscular, que comença al bec i que acaba a la cloaca, i per un conjunt de glàndules voluminoses, situades fora del tub digestiu però que secreten el seu contingut a la llum intestinal. La cavitat bucal presenta un bec dur i punxegut que substitueix les galtes i els llavis dels mamífers. La llengua és rígida en punta de fletxa. La faringe és curta i dona pas, tot seguit, a l'èsòfag, que a la zona interclavicular s'eixampla i dona lloc al pap, on es produeix l'emmagatzemament i estovament del menjar. A continuació es troba el proventricle o estómac glandular, on són presents un gran nombre de cèl·lules secretores, i el pedrer o estómac muscular, on es produeix la trituració del menjar. Les glàndules gàstriques del pollastre es caracteritzen, a diferència dels mamífers, per secretar a la vegada grànuls de pepsinogen i àcid clorhídric (BOWIE, 1936). A l'estómac muscular, hi neix l'intestí prim que consta de l'ansa duodenal, on descansa la major part del pàncreas, el jejú, on es troba el diverticle vitellí i, per últim, l'ili. L'intestí gruixut, el formen un parell de cecs, el recte i la cloaca. Aquesta es divideix en el coprodeu, al qual s'obre el recte, l'urodeu, al qual aboquen els urèters i els conductes genitals, i el proctodeu, que acaba a l'anus.

Així, doncs, en el tracte digestiu dels ocells es troben unes estructures tals com el bec, el pap, el proventricle, el pedrer i la cloaca, que són absents en els mamífers. D'altra banda, estructures existents a les dues classes animals, com són els cecs, presenten importants diferències morfològiques. Cal esmentar que, així com la majoria de les funcions d'aquestes parts del tub digestiu dels ocells és ben determinada i correlacionada amb la seva estructura, la funció dels cecs, en canvi, no és del tot establerta.

En termes generals, hom accepta que la longitud del tracte digestiu, i sobretot dels cecs, depèn en gran mesura de factors filogenètics i de l'hàbit alimentari i, més en concret, del contingut en fibra de la dieta. Així, els animals vegetarians tenen els cecs més desenvolupats que els carnívors. En els ocells, el major desenvolupament es presenta en herbívors i omnívors i en menys grau en graminívors. Hi ha, però, certes excepcions, tals com l'òliba (*Tyto alba*), animal carnívor que presenta un pa-

rell de cecs ben desenvolupats (PINCHON, 1942). En els ocells galliformes com el pollastre (*Gallus gallus domesticus* L.), de règim omnívor, els cecs constitueixen un parell de diverticles prominents que es troben connectats simètricament i ventrolateralment a la resta del tracte digestiu en el punt d'unió de l'ili amb el recte i que, en l'animal adult, poden arribar a assolir els 15 cm de llargària (fig. 1). A la zona d'unió amb els cecs, l'ili presenta un repliegament, anomenat anell muscular, que es

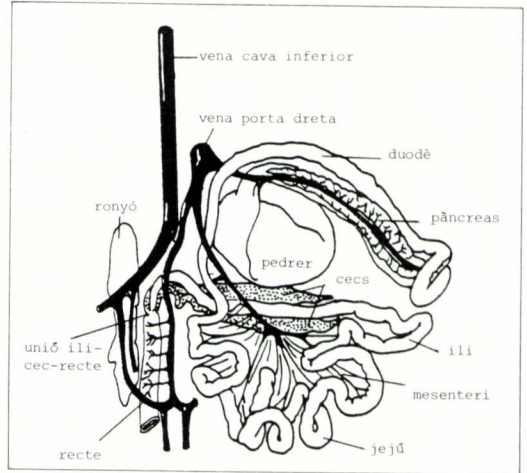


FIG. 1. Situació anatómica dels cecs en el tracte digestiu del pollastre.

Anatomical situation of the caeca in the digestive tract of the chicken.

projecta caudalment cap a la llum del recte i per sota del qual es troben les abocadures dels cecs (fig. 2).

Per la seva part pròxima a l'obertura, els cecs es troben íntimament units a l'ili pel mesenteri que conté vasos sanguinis i nervis (BROWNE, 1922). Les parts distals són tancades i lliures.

CALHOUN (1932) divideix el cec de pollastre en tres regions diferents: proximal, a la zona de l'obertura, medial i distal. La proximal, contraïda i exempta de material fecal, presenta un diàmetre extern més petit que el del budell prim, que es va engrandint fins a la zona distal, distesa i plena de material fecal, amb un diàmetre extern unes dues vegades més gran que el de la zona proximal. Segons HODGES (1974), la major distensió observada a la zona dis-

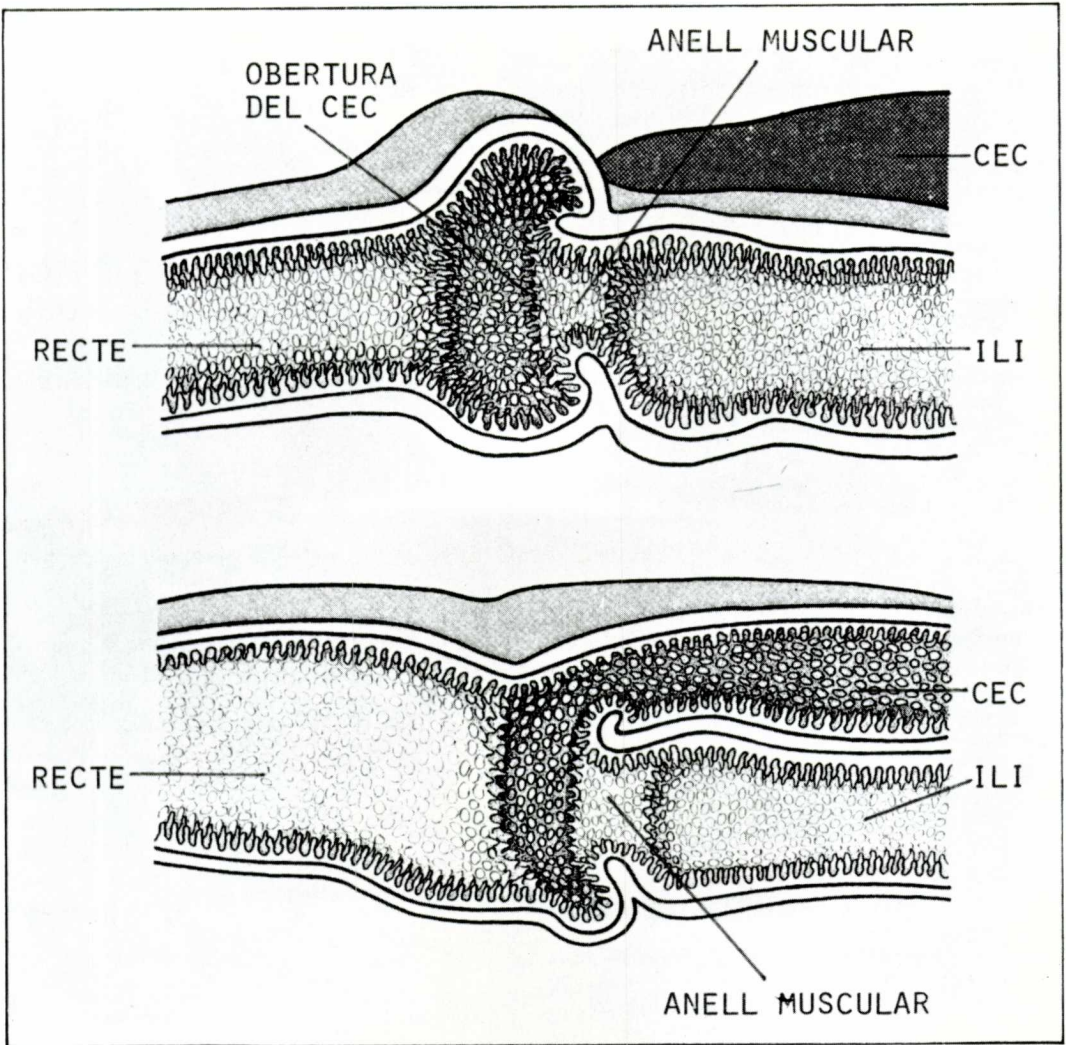


FIG. 2. Superior: Esquema de la secció longitudinal de la unió ili-cecs-recte en la qual s'observa l'anell muscular. Inferior: Esquema de la mateixa zona en el qual, a més, s'observa la secció d'un cec.
 Upper: Schematic drawing of longitudinal section of the ileum-ceca-rectum junction showing the muscular ring. Lower: Idem, but also showing a section of one cecum.

tal explica el fet que la paret del cec sigui en aquesta regió molt més prima que a la zona proximal.

Pel que fa a l'aspecte de l'epiteli cecal del pollastre adult, a la part proximal, a uns 2 o 3 mm del punt d'unió, es pot observar un engruiximent de color vermell que correspon a una regió rica en teixit

limfàtic. La resta de l'epiteli d'aquesta zona, així com el de l'anell muscular, és d'una gran semblança amb el del budell prim. No és així a la part medial i distal on hi ha uns plects anomenats *plicae circulares* (CALHOUN, 1932), que tenen, probablement, la missió d'augmentar la superfície de l'epiteli.

HISTOLOGIA

Fonamentalment, els cecs presenten les mateixes característiques histològiques que la resta del tracte digestiu. Per tant, des de l'exterior fins a la llum, s'hi troben quatre capes: serosa, muscular externa, submucosa i mucosa. Aquesta última, a la vegada és constituïda per tres subcapes: *muscularis mucosae*, que consta d'una capa externa de musculatura circular i una de més interna de musculatura longitudinal; damunt la *muscularis mucosae* se situa la làmina pròpia, sobre la qual s'instal·len les cèl·lules epitelials (tercera subcapa) que són les que es troben en contacte directe amb la llum intestinal. La làmina pròpia es veu modelada per un relleu de màxima superfície formada per vellositats i criptes de Lieberkühn. Les vellositats són prolongacions més o menys digitiformes recobertes per cèl·lules epitelials que, a la vegada, presenten en la seva superfície externa unes altres petites prolongacions, també digitiformes, anomenades microvellositats. D'altra banda, les criptes de Lieberkühn són excavacions en la làmina pròpia revestides també per cèl·lules epitelials, però de característiques notablement diferents a les de les vellositats. L'epiteli, capa unicel·lular, és format principalment per enteròcits i d'altres tipus cel·lulars tals com les cèl·lules caliciformes. Aquestes són cèl·lules mucoses que presenten el vèrtex en distensió ple de glòbuls de mucus.

Per tal de poder caracteritzar histològicament les diferents zones del cec de pollastre, hem dut a terme un estudi sobre els talls histològics d'inclusions en plàstic (realitzats al Servei de Microscòpia Electrònica de la Universitat de Barcelona). Es tracta de talls semifins d'1 μm de gruix, obtinguts de la part proximal, medial i distal de cecs de pollastres mascles Leghorn, de set setmanes d'edat, tenyits amb blau de metilè-bòrax.

A la part proximal (fig. 3), la musculatura externa és formada per la capa interna circular, unes cinc o sis vegades més ampla que l'externa longitudinal. La submucosa és molt prima, excepte per on circulen vasos sanguinis i nervis. La *muscularis mucosae* és en el cec molt estreta i inexistent en alguns punts (LOOPER & LOOPER, 1929). A la làmina pròpia es poden trobar cèl·lules i ganglis limfàtics, tant a la base com als costats de les vellositats. En aquesta zona, i a l'anell muscular del



FIG. 3. Secció transversal de la regió proximal del cec, en la qual les vellositats són ben desenvolupades (105x).

Transversal section of the proximal region of the cecum. Note that villi are well developed (105x).

punt d'unió, les vellositats són nombroses i molt desenvolupades, i fan que l'obertura dels cecs quedi reduïda a 1 mm de diàmetre. A causa d'això, CLARKE (1978) li atribueix funcions de filtració del material que entra en els cecs. Les criptes de Lieberkühn, en aquest punt, són ramificades però de poca profunditat.

A la zona medial (fig. 4), més distesa, la musculatura circular és tan sols unes tres o quatre vegades més gruixuda que la longitudinal. La submucosa és també molt estreta, excepte on es troben els *pliae circulares*. Aquests plects, presents a la zona medial i distal, són formats per la membrana mucosa, la *muscularis mucosae* i els engruïments de la submucosa en forma de triangles. Igual que a la zona proximal, la *muscularis mucosae* és molt estreta. A la part medial dels cecs, les vellositats són

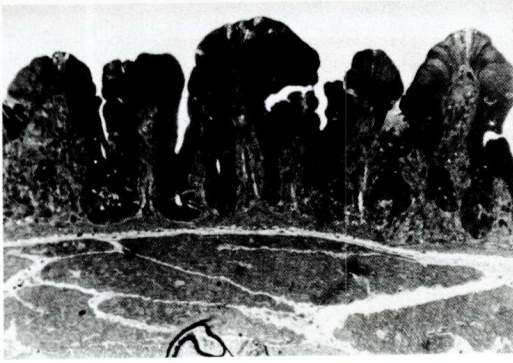


FIG. 4. Secció transversal de la regió medial del cec, en la qual les vellositats són menys prominents que a la regió proximal (105x).
Transversal section of the medial region of the cecum. Here villi are less prominent than in proximal cecum (105x).

menys abundants i molt diferents de les de la part proximal, ja que es tracta de petites protuberàncies romes.

A la zona distal (fig. 5), la musculatura circular ja només és unes dues o tres vegades més gruixuda que la longitudinal. La submucosa i la *muscularis mucosae* són molt semblants a les de la part medial. Els *plicae circulares* hi són presents però menys desenvolupats i el mateix passa amb les vellositats, que en aquesta zona són encara menys aparents que a la zona medial.

Així, doncs, al llarg dels cecs es produeixen un seguit de diferències histològiques entre les quals es poden destacar les següents: una progressiva disminució de la gruixària de la capa circular respecte a la longitudinal i un menor desenvolupament de les vellositats. HODGES (1974), atribueix aquestes dues diferències a la major distensió existent a la zona distal. El mateix autor ha observat que les cèl·lules caliciformes són més nombroses a la zona proximal que no pas a la distal.

OMPLENAMENT I BUIDAMENT DELS CECS

Els cecs es poden omplir amb el material que prové de l'ili o bé amb el contingut en el recte. BROWNE (1922) i SKADHAUGE (1968), han demostrat que l'ompliment retrògrad dels cecs es pot fer fins i tot amb el material de les zones més dis-

tals com, per exemple, del coprodeu. L'escassa llum de les obertures cecals, així com la presència d'abundants vellositats a la zona proximal, fan que es produeixi la filtració del fluid que penetra en aquests segments, fet que explica que el contingut cecal sigui exempt de partícules sòlides. Segons BROWNE (1922), l'ompliment dels cecs es produeix per un moviment peristàltic eixit en el punt d'unió dels cecs amb la resta del tracte digestiu i dirigit cap a la part distal. ROCHE (1974), en un estudi electromiogràfic, descriu per a l'ompliment unes ones semblants a les descrites per BROWNE (1922). D'altra banda, FENNA & BOAG (1974), en un estudi radiogràfic, descriuen l'ompliment dels cecs com el resultat d'un moviment antiperistàltic del recte, eixit a la cloaca, i el moviment peristàltic de l'ili que convergeixen a l'entrada dels cecs i forcen el material alimentari a entrar-hi. Proposen, també, que el moviment peristàltic de l'ili es propaga al llarg dels cecs, homogeneïtzant el seu contingut i fent-lo arribar fins a l'extrem distal.

Quant al buidament dels cecs, hi ha poques dades. Segons ROCHE (1974), el buidament es produeix per una ona de despolarització eixida a la part distal i dirigida cap a l'obertura. MANGOLD (1929) va proposar que a mesura que s'omplen els cecs, va elevant-se la pressió luminal fins a un punt en què s'obren unes hipotètiques vàlvules íleo-cecals, si bé això no ha pogut

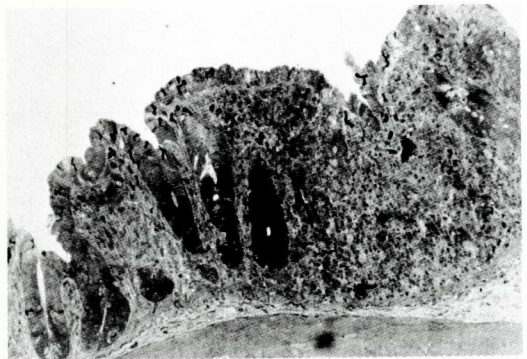


FIG. 5. Secció transversal de la regió distal del cec, en la qual l'epiteli és més pla que a la regió medial (105x).
Transversal section of the distal region of the cecum. Note that the epithelium is flatter than in the medial cecum (105x).

ésser observat per altres autors (FENNA & BOAG, 1974).

FUNCIONS DELS CECS

El paper dels cecs en els processos digestius del pollastre s'ha considerat de poca importància, principalment perquè poden ésser extirpats sense cap efecte nociu per a l'animal (ANNISON *et al.*, 1968; STURKIE, 1967). Com que els cecs són la porció del tracte digestiu on els microorganismes són més nombrosos (SUNDE *et al.*, 1950), és probable que d'un seguit de processos que s'hi duen a terme, en siguin responsables els bacteris. Tal seria el cas de la producció d'àcids grassos (ANNISON *et al.*, 1968), síntesis de vitamines (COATES *et al.*, 1963), reciclatge del nitrogen (MORTENSEN & TINDALL, 1978) i digestió de macromolècules (NESHEIM & CARPENTER, 1967; MAUMUS & LAUNOY, 1901; MAUMUS, 1902; NITSAN & ALUMOT, 1963; MANGOLD, 1934 i RADEFF, 1928). Pel que fa als hidrats de carboni i a les proteïnes, la seva digestió es veu afavorida per la perllongada permanència del material alimentari en aquest segment intestinal (GOÑALONS *et al.*, 1982). Ultra els fenòmens bacterians abans esmentats, té lloc en els cecs l'absorció de sucres (MORETÓ *et al.*, 1983) i d'aigua i d'electròlits (RICE & SKADHAUGE, 1982). Si tenim en compte que el material que entra en els cecs és, en part, de procedència rectal, aquests processos de reabsorció podrien ésser d'una gran importància a l'hora de recuperar els electròlits i no electròlits que s'escapen de l'absorció de l'intestí prim.

DIGESTIÓ DE PROTEÏNES I CARBOHIDRATS

La importància dels cecs en la utilització de les proteïnes no està encara ben definida. NESHEIM & CARPENTER (1967) han observat que les proteïnes que s'escapen de la digestió de l'intestí prim entren en els cecs, on són fermentades i es transformen en amoníac i en altres formes nitrogenades sense valor nutritiu. D'altra banda, MAUMUS & LAUNOY (1901) i MAUMUS (1902), han identificat en les secrecions cecals un enzim molt semblant a la tripsina, i NITSAN & ALUMOT (1963) han observat que l'activitat proteolítica dels cecs denèn de la

dieta. Sembla, doncs, que els cecs són capços de digerir les proteïnes si bé no se sap en quina proporció és una funció efectuada per bacteris o bé per enzims de membrana. Malgrat tota la informació recollida, és difícil definir la importància nutritiva de la digestió cecal de les proteïnes, si bé hi ha evidència (NITSAN & ALUMOT, 1963) que els cecs desenvolupen una activitat proteolítica més marcada quan aquesta es troba inhibida a l'intestí prim. Així, els cecs tindrien una mena de funció «compensatòria» que es desenvoluparia d'acord amb les necessitats energètiques de l'animal.

Pel que fa a la digestió de carbohidrats, en l'actualitat ja es reconeix que els ocells poden digerir la fibra bruta, si bé en quantitats molt inferiors a les de certs mamífers.

RADEFF (1928) i MANGOLD (1934) estudiaren en el pollastre l'efecte de l'extirpació dels cecs sobre la digestió de la fibra bruta de blat, blat de moro i civada, i observaren que el coeficient de digestibilitat disminuïa o quedava reduït a zero després de la cecostomització. Per a aquests autors, els cecs tenen una importància cabdal en els processos de digestió, si bé és imprescindible que aquest material alimentari estigui reduït a fines partícules per tal que pugui penetrar dins dels cecs.

La comparació de la morfologia dels cecs en els galliformes dona suport a la teoria de la descomposició de la cel·lulosa en aquest segment intestinal, ja que les espècies herbívores tenen els cecs més desenvolupats que no pas les graminívores (MAUMUS, 1902). En el pollastre, segons ÀLVAREZ (1976), la incorporació d'un elevat percentatge de mel final en la dieta, amb el consegüent augment de la fluïdesa, implica un notable increment en el volum dels cecs, fet que l'autor atribueix a un increment en l'activitat enzimàtica fermentativa d'aquesta porció intestinal.

Malgrat això, tot i que ha estat possible en altres espècies animals, encara no s'han pogut identificar els bacteris responsables de la descomposició de la cel·lulosa en els cecs de pollastre.

D'altra banda, NAKAHIRO *et al.* (1974) troben que el contingut de fibra bruta en el cec de pollastre només és la meitat que a l'ili i que al recte, fet que pot significar que en els cecs penetra preferentment la porció de l'aliment ingerit pobre en fibra. Aquests autors observaren també que el

l·ligament dels cecs no modifica la digestibilitat de la fibra bruta, ni de la cel·lulosa, per la qual cosa consideren els cecs sense cap paper important a l'hora de la digestió de carbohidrats.

ABSORCIÓ D'AIGUA I ELECTRÒLITS

En els cecs es produeix l'absorció d'aigua i electròlits tant d'origen intestinal com urinari, cosa que fa suposar que aquest epitel·li té importància en l'osmoregulació de l'organisme.

El flux d'orina retrògrad de l'urodeu cap als cecs ha estat demostrat en el pollastre, mitjançant matèries colorants vitals, per BROWNE (1922) i SKADHAUGE (1968), i en altres ocells domèstics, mitjançant tècniques radiogràfiques, per AKESTER (1967) i MCFARLAND (1960). Skadhauge va trobar a la part proximal de cec de pollastre traces d'àcid úric i en un estudi quantitatiu posterior (SKADHAUGE, 1973), trobà que del 20 al 30 % de l'orina uretral penetra en els cecs.

Altres evidències foren obtingudes per RÖSELER (1929) i JAYNE-WILLIAMS & COATES (1969), en observar que en pollastres cecotomitzats la femta era més aquosa. El darrer autor trobà que els pollastres sense cecs, a més, bevien més aigua.

D'altra banda, SKADHAUGE (1968), en els seus experiments amb inulina, va demostrar que el marcador es va concentrant en la llum cecal, al llarg del temps i que, a la vegada, la concentració de sodi va disminuint, es considera per tant que es produeix reabsorció d'aigua i electròlits. Més recentment, RICE & SKADHAUGE (1982) consideren que en els pollastres deshidratats (alimentats amb una dieta pobre en NaCl) els cecs constitueixen el lloc de major recuperació d'aigua i d'electròlits, per la qual cosa, en aquests animals, els segments cecals tenen un paper remarcable en l'osmoregulació, més important que el que té el recte en aquesta funció homeostàtica.

ABSORCIÓ DE SUCRES I AMINOÀCIDS

L'absorció de sucres i aminoàcids en els cecs de pollastre a partir del material recuperat del recte, implicaria la recuperació d'aquests no electròlits que s'escapen de l'absorció de l'intestí prim.

HOLDSWORTH & WILSON (1967) varen trobar en els cecs de pollastre de 1 a 3 dies d'edat un sistema de transport actiu per l' α -metil-glucòsid (α -MG, anàleg de la glucosa, no metabolitzable), dependent de sodi i sensible a la florricina (inhibidor específic del transport de monosacàrids). A mesura que l'animal s'anava fent gran, desapareixia aquest sistema de transport actiu. Quelcom de semblant passava amb els aminoàcids. Així, abans de l'eclosió de l'ou els cecs transporten glicina, capacitat que perden després de l'eclosió. LERNER *et al.* (1975) confirmen aquestes dades per a l'aminoàcid metionina.

En el nostre laboratori s'ha fet un estudi sobre la capacitat dels cecs per a transportar sucres. Tenint en compte la diferenciació morfològica del cec de pollastre, es varen realitzar estudis regionals al llarg de l'edat de l'animal (MORETÓ *et al.*, 1983). Es va observar en anells intestinals que la 3-oximetil-glucosa (3-OMG, anàleg no metabolitzable de la glucosa) era acumulada en els cecs mitjançant un procés sensible a la florricina, que va perdent importància al llarg de l'edat, i que és més gran a la part proximal del cec que no pas a la medial i distal. En els pollastres adults l'acumulació de 3-OMG en contra del gradient de concentració, es mantenia únicament a la part proximal. Mitjançant la tècnica de les cèl·lules aïllades es va fer un estudi comparatiu, en el pollastre adult, de l'acumulació d' α -MG en el jejú i en la part proximal del cec, i es va comprovar que l'acumulació en aquest darrer era el 130 % de la present en el jejú, és a dir, que l'epitel·li cecal té una capacitat de transport de monosacàrids similar a la que posseeix el budell prim.

En resum, els cecs tenen, en primer lloc, un notable protagonisme en la regulació del balanç hídric i electrolític, especialment en els animals deshidratats; en segon lloc, tenen un paper valuós en l'aprofitament nutritiu de les macromolècules des del punt de vista de la seva digestió.

Finalment, els resultats preliminars obtinguts en el nostre laboratori fan palès que la funció de transport de sucres es manté en animals adults, fet que indica que l'epitel·li cecal pot tenir un paper important en l'absorció de nutrients no absorbits en l'intestí prim o bé dels originats per la digestió de macromolècules a la llum dels mateixos segments cecals.

AGRAÏMENTS

Volem expressar el nostre agraïment a la Dra. Mercè Durfort pels seus consells i suggeriments.

BIBLIOGRAFIA

- AKESTER, A. R. 1967. Renal portal shunts in the kidney of the domestic fowl. *J. Anat.*, 101: 569-594.
- ALVAREZ, R. 1976. Caracteres morfológicos del aparato digestivo de pollos alimentados con dietas de miel final. *Rev. cubana Cienc. agric.*, 10: 307-312.
- ANNISON, E. F., HILL, K. J. & KENWORTHY, R. 1968. Volatile fatty acids in the digestive tract of the fowl. *Br. J. Nutr.*, 22: 207-216.
- BOWIE, D. J. 1936. A method of staining the pepsinogen granules in gastric glands. *Anat. Rec.*, 93: 105-110.
- BROWNE, T. G. 1922. Some observations on the digestive system of the fowl. *J. Comp. Pathol.*, 35: 12-32.
- CALHOUN, M. L. 1932. The microscopic anatomy of the digestive tract of *Gallus domesticus*. *Iowa State Coll. J. Sci.*, 7: 261-381.
- CLARKE, P. L. 1978. The structure of the ileo-caecocolic junction of the domestic fowl (*Gallus gallus* L.). *Br. Poult. Sci.*, 19: 595-600.
- COATES, M. E., GREGORY, M. E., PORTER, J. W. G. & WILLIAMS, A. P. 1963. Vitamin B₁₂ and its analogues in the gut contents of germ-free and conventional chicks. *Proc. Nutr. Soc.*, 22: 27-35.
- FENNA, L. & BOAG, D. A. 1974. Filling and emptying of the galliform caecum. *Can. J. Zool.*, 52: 537-540.
- GOÑALONS, E., RIAL, R. & TUR, J. A. 1982. Phenol red as indicator of the digestive tract motility in chickens. *Poult. Sci.*, 61: 581-583.
- HODGES, R. D. 1974. The digestive system. In: *The histology of the fowl* (J. López, ed.): 35-112. Academic Press, London.
- HOLDSWORTH, C. D. & WILSON, T. H. 1967. Development of active sugar and amino acid transport in the yolk sac and intestine of the chicken. *Am. J. Physiol.*, 212: 233-240.
- JAYNE-WILLIAMS, D. J. & COATES, M. E. 1969. The microflora of the alimentary tract of the bird and its significance in nutrition. In: *Nutrition of animals of agricultural importance. Part 1. The science of nutrition of farm livestock. International encyclopaedia of food and nutrition*, 17. (D. Cuthbertson, ed.) Pergamon Press, Oxford, etc.
- LERNER, J., SATTELMAYER, P. & RUSH, R. 1975. Kinetics of methionine influx into various regions of chicken intestine. *Comp. Biochem. Physiol.*, 50 (A): 113-120.
- LOOPER, J. B. & LOOPER, M. H. 1929. A histological study of the colic caeca in the bantam fowl. *J. Morphol.*, 48: 585-609.
- MANGOLD, E. 1929. *Handbuch der Ernährung und des Stoffwechsels der landwirtschaftlichen Nutztiere*, 2. Julius Springer, Berlin.
- MANGOLD, E. 1934. The digestion and utilization of crude fibre. *Nutrition Abs. & Rev.*, 3: 647-656.
- MAUMUS, J. 1902. Les caecums des oiseaux. *Annl. Sci. nat. Zool.*, 15: 1-148.
- MAUMUS, J. & LAUNOY, L. 1901. La digestion caecale chez les oiseaux. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 7: 361-365.
- McFARLAND, L. Z. 1965. Influence of external stimuli on the secretory rate of the avian nasal gland. *Nature*, 205: 391-392.
- MORETÓ, M., FERRER, R., VILLÁ, M. C. & PLANAS, J. M. 1983. Sugar transport by chicken caecum. *5th Meeting European Intestinal Transport Group*, Egmond aan Zee, Holland, April 1983.
- MORTENSEN, A. & TINDALL, A. 1978. Uric acid metabolism in the caeca of grouse (*Lagopus lagopus*). *J. Physiol.*, 284: 159P-160P.
- NAKAHIRO, Y., ISSHIKI, Y. & TASAKI, I. 1974. Digestion of crude fiber in the caecum of chickens. *Jap. J. Zootech. Sci.*, 45: 427-432.
- NESHEIM, M. C. & CARPENTER, K. J. 1967. The digestion of heat damaged protein. *Br. J. Nutr.*, 21: 399-411.
- NITSAN, Z. & ALUMOT, E. 1963. Role of the caecum in the utilization of raw soybean in chicks. *J. Nutr.*, 81: 299-304.
- PINCHON, R. 1942. *Contribution à l'étude morphologique des caecums dans la serie des oiseaux*. Thèse, Université de Paris.
- RADEFF, T. 1928. Über die Rohfaserverdauung beim Huhn und die hierbei dem Blinddarm Zukommende Bedeutung. *Biochem. Z.*, 193: 192-196.
- RICE, G. E. & SKADHAUGE, E. 1982. Caecal water and electrolyte absorption and the effects of acetate and glucose, in dehydrated, low-NaCl diet hens. *J. Comp. Physiol. B*, 147: 61-64.
- ROCHE, M. 1974. Motricité gastro-intestinale chez le poulet. *Ann. Rech. vétér.*, 5: 295-309.
- RÖSELER, M. 1929. Die Bedeutung der Blinddärme des Haushuhnes für die Resorption der Nahrung und die Verdauung der Rohfaser. *Z. Tierzucht. Zuchtungsbiol.*, 13: 281-310.
- SKADHAUGE, E. 1968. Cloacal storage of urine in the rooster. *Comp. Biochem. Physiol.*, 24: 7-18.
- SKADHAUGE, E. 1973. Renal and cloacal salt and water transport in the fowl (*Gallus domesticus*). *Dan. Med. Bull.*, 20 (Suppl. 1): 1-82.
- STURKIE, P. D. 1967. *Fisiología Aviar*. Acribia, Zaragoza.
- SUNDE, M. L., CRAVENS, W. W., ELVEHJEM, C. A. & HALPIN, J. G. 1950. The effect of diet and caecotomy on the intestinal synthesis of biotin in the mature fowl. *Poult. Sci.*, 29: 10-14.