

DÉROULEMENT ET DURÉE DU CYCLE SPERMATOGÉNÉTIQUE CHEZ LE BÉLIER

PAR

R. ORTAVANT

Station de Recherches de Physiologie animale
Centre National de Recherches Zootechniques, Jouy-en-Josas

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE DE LA DURÉE DU CYCLE SPERMATOGÉNÉTIQUE

La détermination de la durée du cycle spermatogénétique est difficile car elle exige d'une part une connaissance parfaite des processus spermatogénétiques, et, d'autre part, la mise au point d'une technique précise de mesure n'affectant pas la vitesse de déroulement de ceux-ci. La nécessité de réunir ces deux conditions explique pourquoi, malgré l'importance de cette question, il n'existe que peu de travaux dont les résultats sont d'ailleurs discordants.

I. — HISTORIQUE

a) **Études basées sur les mitoses et méioses.** — Nous trouvons dans VON EBNER (1902) le premier essai de calcul de la durée du cycle spermatogénétique du Rat. L'estimation est basée sur la durée des divisions spermatocytiques et la proportion de celles-ci dans l'onde spermatogénétique. VON EBNER trouve que la longueur de l'onde spermatogénétique est de 32 mm et que celle de la phase des mitoses spermatocytiques est égale à 0,28 mm en moyenne, soit 0,87 p. 100 de l'onde totale. Estimant qu'une division spermatocytique dure 30 minutes, il calcule qu'une onde spermatogénétique demande environ 5 jours pour être achevée ; supposant enfin que le cycle spermatogénétique est constitué de 4 ondes égales, il en conclut qu'il s'écoule 20 jours du début à la fin de celui-ci. Mais les calculs de VON EBNER ne sont basés que sur peu d'observations ; ROOSEN-RUNGE et GIESEL (1950) ont trouvé que les divisions spermatocytiques représen-

tent non 0,87 p. 100 mais 5 p. 100 de l'onde totale ; enfin, comme nous l'avons déjà vu, le cycle spermatogénétique est constitué par plus de 4 ondes.

Plus récemment, ROOSEN-RUNGE (1951) a essayé de calculer la durée du cycle spermatogénétique du Rat en utilisant une méthode voisine de la précédente. Cet auteur tient compte de la durée et de la fréquence des mitoses spermatogoniales. La durée d'une mitose spermatogonale est calculée en déterminant le nombre de divisions s'accumulant dans le testicule pendant un temps déterminé après injection de colchicine à des Rats : ROOSEN-RUNGE trouve 48 minutes. Ayant observé que 0,83 p. 100 des spermatogonies sont normalement en mitose, il en déduit que la durée du cycle spermatogénétique est égale à 16 jours. La méthode de calcul de ROOSEN-RUNGE est très séduisante, mais elle n'est valable que si, d'une part, la colchicine bloque toutes les mitoses spermatogoniales pendant le temps d'observation, et si, d'autre part, les mitoses spermatogoniales sont également réparties dans le temps.

Pendant un cycle de 24 heures, ROOSEN-RUNGE (1951), CLERMONT (1953) n'ont pas trouvé de pointe d'activité mitotique dans le testicule de Rat, mais chez la Souris, LANGENDORFF (1936) a observé que le nombre de mitoses spermatogoniales présentait deux maxima.

b) **Etudes basées sur la destruction et la régénération de l'épithélium séminifère.** — Une série d'autres méthodes repose sur l'arrêt de la spermatogenèse par un agent nocif (chaleur, rayons X) et sur l'étude du déroulement des processus spermatogénétiques non atteints ou de la régénération de l'épithélium séminifère.

ASDELL et SALISBURY (1941) ont appliqué cette méthode au Lapin. Ancrant pendant un certain temps les testicules de Lapin dans la cavité générale pour déterminer une dégénérescence séminale, puis, les ramenant dans le scrotum, ils ont pu suivre la vitesse de régénération de l'épithélium séminifère. Ces auteurs ont ainsi constaté qu'il faut une semaine pour l'établissement de chaque couche cellulaire et que la spermiogenèse n'est complète qu'au bout de 2 semaines : le cycle total exige donc plus de 4 semaines pour être mené à bonne fin. Mais rien ne prouve que dans de telles conditions la régénération représente exactement le phénomène physiologique normal.

SHAVER (1953 *a* et *b*) a effectué une étude précise dans ce domaine. Il a montré, sur des Rats impubères, que l'irradiation à l'aide de Rayons X, à la dose de 500 r, ne ralentit pas le processus spermatogénétique : en effet, les différentes générations de cellules germinales apparaissent au même âge, chez les animaux impubères irradiés et chez les animaux impubères témoins. Chez les Rats adultes, seules les mitoses des spermatogonies poussièreuses sont bloquées ; les spermatogonies croutelleuses et les autres cellules germinales (spermatocytes, spermatides) continuent normalement leur développement. Mais la source spermatogonale étant

tarie, on constate que les tubes séminifères sont vides de spermatozoïdes, 27 jours après l'irradiation. SHAVER en conclut que la durée du processus spermatogénétique est de 27 jours, résultat très voisin de celui qu'avait déjà obtenu P. HERTWIG (1938) par la même méthode. OAKBERG (1956), reprenant cette étude chez la Souris, calcule que la durée du cycle spermatogénétique est de 34,5 jours.

c) **Études basées sur les éléments marqués.** — Enfin, une dernière série de travaux met en œuvre les éléments radioactifs pour marquer les cellules germinales. HOWARD et PELC (1950) utilisant la technique autoradiographique trouvent que, chez la Souris ayant reçu du ^{32}P , la durée du cycle spermatogénétique est comprise entre 10 et 15 jours. Plus récemment, GLUCKSMANN, HOWARD et PELC (1955) indiquent que cette durée est en réalité de 26 jours, à la suite d'études effectuées à l'aide de ^{35}S . Chez le Lapin enfin, KOEFED-JOHNSEN (1956) constate que la durée de formation des spermatozoïdes est supérieure à 40 jours, rejoignant ainsi les valeurs avancées par ASDELL et SALISBURY (1941). KARPOV (1935) trouve que le processus spermatogénétique dure 21 jours chez le Rat blanc, dont 10 jours sont occupés par la spermiogenèse. Malheureusement, nous n'avons pas pu obtenir de précisions sur la méthode utilisée par KARPOV pour effectuer son calcul.

Sur le Bélier, il n'existe à notre connaissance, aucune étude précise. Seul, le travail de PHILLIPS et ANDREWS (1936) peut donner quelques indications : sur des Béliers impubères ces auteurs ont suivi l'apparition des différentes générations de cellules germinales et ont constaté que les spermatocytes de premier ordre apparaissent 63 jours, ceux du second ordre 126 jours et les spermatozoïdes, enfin, 147 jours après la naissance. Ces vitesses de développement sont lentes, mais elles ne se rapportent pas à des animaux adultes. Or VAN WAGENEN et SIMPSON (1954) ont montré, sur le Singe Rhesus, qu'un certain nombre de générations de cellules germinales (spermatocytes, spermatides) effectuent des tentatives avortées de développement au début de l'établissement de la spermatogenèse, au moment de la puberté. Il en est de même, sans doute, pour un certain nombre d'autres espèces.

Nous avons donc cherché à déterminer quelle était la durée du processus spermatogénétique chez le Bélier adulte, par différentes méthodes. La première repose sur le calcul de la production, par unité de temps, d'une catégorie de cellules germinales dont on connaît les proportions par rapport à l'ensemble des autres cellules germinales. On peut en déduire la durée du cycle spermatogénétique par un raisonnement simple : c'est une méthode indirecte.

Une autre méthode consiste à marquer les cellules germinales à un point quelconque du cycle et à suivre, en fonction du temps, le sort de ces cellules privilégiées : c'est une méthode directe.

II. — MÉTHODE INDIRECTE DE DÉTERMINATION DE LA DURÉE DU CYCLE SPERMATOGÉNÉTIQUE

Les cellules les plus aisément reconnaissables de l'épithélium séminifère sont les spermatides dont le noyau est allongé et tend à prendre la forme de la tête des spermatozoïdes. Ces cellules représentent une fraction constante de l'ensemble des spermatides : nous les rencontrons en effet toujours aux stades 2, 3, 4, 5, 6, 7 et 8 tels que nous les avons définis. Comme d'autre part nous savons qu'une spermatogonie souche produit en période sexuelle 64 spermatides, les spermatides à noyaux allongés représentent bien une constante spermatogénétique. Si nous déterminons, d'une part, l'ensemble de ces spermatides dans le testicule et, d'autre part, leur production par unité de temps, nous pouvons en déduire la durée de vie moyenne de ces cellules dans le testicule. Il est alors facile, puisque cette partie de la spermiogenèse représente une fraction constante et connue du cycle spermatogénétique, d'en déduire la durée de celui-ci. Le problème consiste donc à déterminer :

- 1° la quantité totale de spermatides à noyaux allongés dans le testicule ;
- 2° le débit quotidien du testicule en spermatozoïdes, puisque ceux-ci représentent le stade final de ces spermatides.

A. — QUANTITÉ TOTALE TESTICULAIRE DE SPERMATIDES A NOYAUX ALLONGÉS

1° Résultats : Relations avec le poids du testicule et variations saisonnières.

Nous avons vu précédemment comment effectuer la détermination de la quantité totale de noyaux ayant la forme des têtes des spermatozoïdes, quantité que nous avons appelée *le nombre testiculaire*. Les résultats obtenus sont inscrits dans les tableaux XIV et XV.

On constate que le nombre testiculaire varie de 65.10^8 à 414.10^8 spermatides à noyaux allongés ; les variations sont donc importantes. Mais, on remarque que ces variations sont en général de même sens que le poids du testicule. Cela est surtout vrai pendant la saison sexuelle (septembre, octobre, novembre, décembre), ainsi que le montre le graphique de la fig. 35. En effet, pour cette saison au cours de laquelle la spermatogenèse est très active, le coefficient de corrélation entre le poids du testicule et le nombre testiculaire est égal : $r = + 0,84$, et la droite de régression de N en P a pour équation : $N = 1,09 P - 6$, N étant exprimé en 10^8 et P en grammes.

Pour les autres saisons, le coefficient de corrélation est légèrement

plus faible, mais cependant nettement significatif. Pour les périodes transitoires : janvier et février d'une part, juillet et août d'autre part, il est égal à : $r = + 0,75$, et pour la saison non sexuelle (mars, avril, mai, juin) à $r = + 0,77$.

TABLEAU XIV

Poids des testicules en grammes (P) et nombre testiculaire en 10^8 (spz) des Béliers de race Ile-de-France.

Saison sexuelle (Sept., Oct., Nov., Dec.)				Saisons transitoires				Saison non sexuelle (Mars, Avril, Mai, Juin)			
				1. — (Janvier, Février)		2. — (Juillet, Août)					
P	N	P	N	P	N	P	N	P	N	P	N
129	143	223	246	103	98	96	111	128	69	330	224
135	146	230	161	105	112	105	99	144	87	330	261
138	117	232	215	108	120	164	259	163	166	340	242
140	166	232	201	109	65	164	232	168	140	400	358
150	153	232	220	114	120	166	162	178	110		
153	110	233	176	115	142	168	187	186	141		
160	131	245	242	116	142	175	196	187	130		
160	156	245	365	117	99	209	176	196	161		
160	194	261	414	121	85	215	193	207	223		
165	197	266	279	132	84	252	153	210	198		
167	167	278	317	187	170	270	173	222	205		
185	162	282	297	220	214	295	253	245	259		
193	238	288	302	220	218	325	413	249	223		
194	260	308	295	225	208			250	254		
204	273	337	281	243	315			275	224		
209	163	338	396	246	327			278	223		
210	223	359	400	380	194			288	300		
221	344	358	377	383	259			308	144		
223	246							325	171		

TABLEAU XV

Poids (en grammes) et nombre testiculaire (en 10^8) moyens pour les différentes saisons

Caractéristiques	Saison sexuelle	Saisons transitoires		Saison non sexuelle
		1	2	
Poids	223 ± 11	180 ± 21	200 ± 20	243 ± 15
Nombre testiculaire	237 ± 14	165 ± 17	$200 \pm 22,8$	196 ± 15
Nombre d'échantillons.....	36	18	13	23

Dans ce dernier cas la droite de régression de N en P a pour équation : $N = 0,93 P + 18$.

Si on divise le nombre testiculaire par le poids du testicule, on obtient une valeur qui caractérise l'activité spermatogénétique d'un gramme de testicule, et qu'on peut appeler coefficient d'activité testiculaire.

Ce coefficient pour la saison sexuelle varie de 0,71 à 1,58 mais la

majorité des chiffres se situe aux environs de 1,0, la moyenne est en effet de $1,05 \pm 0,04$. Ceci signifie qu'un gramme de testicule pendant la saison sexuelle renferme $1,05 \cdot 10^8$ noyaux en forme de tête de spermatozoïde.

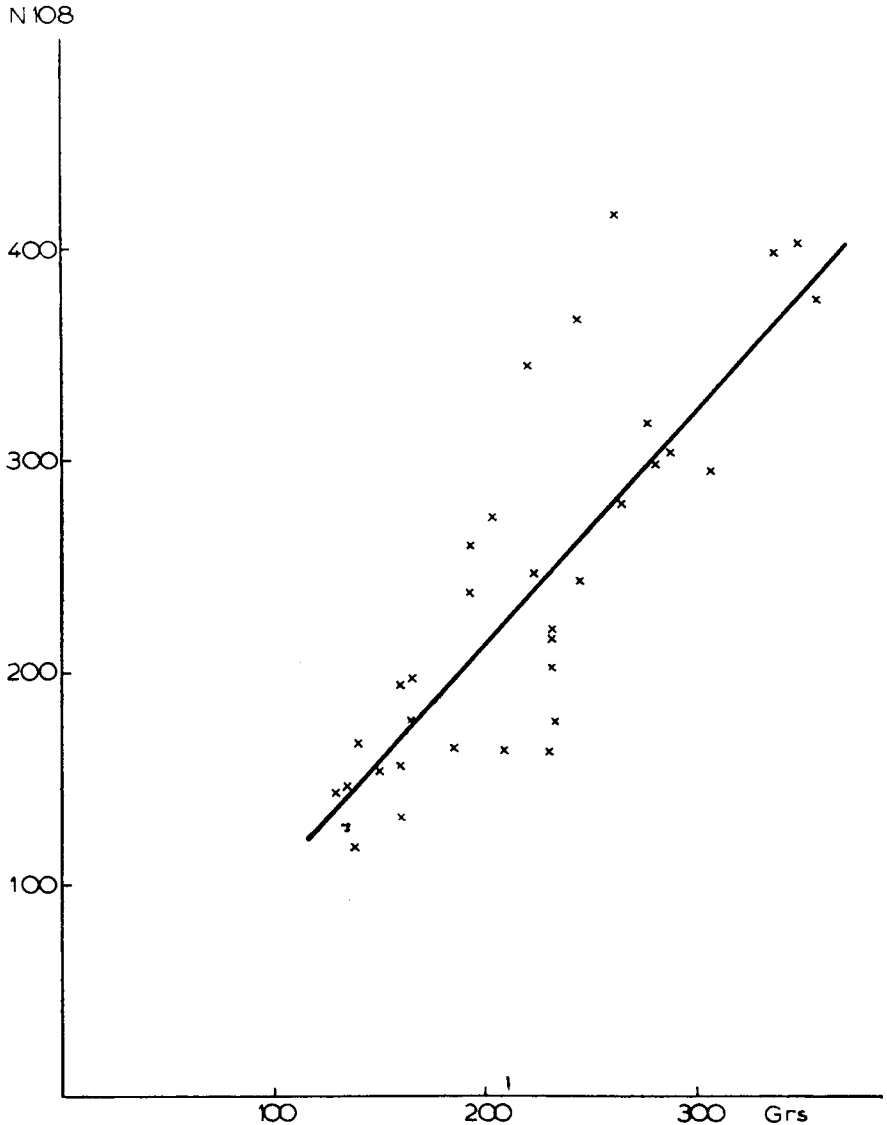


FIG. 35. — Relation entre le poids et le nombre testiculaires chez le Bélier pendant la saison sexuelle.

Pendant les autres saisons le coefficient est un peu plus faible puisque pour la période transitoire nous trouvons $0,92 \pm 0,06$, et pendant la saison non sexuelle : $0,80 \pm 0,04$. On constate donc ainsi, que l'efficacité spermatogénétique du testicule de Bélier est soumise à des variations

saisonniers importantes : la différence entre la saison sexuelle et la saison non sexuelle étant nettement significative.

Nous avons cherché à déterminer si, sur des Béliers soumis à l'électroéjaculation pendant des périodes allant de 1 à 2 mois, l'activité sper-

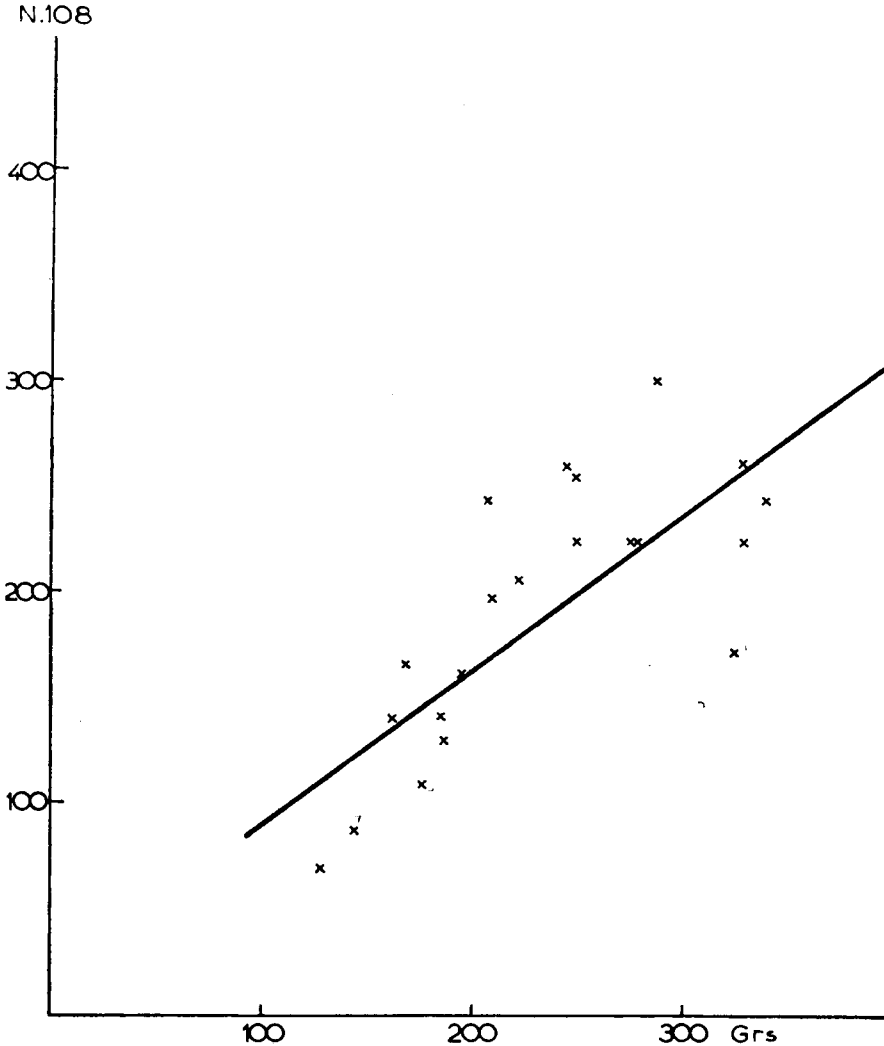


FIG. 36. -- Relation entre le poids et le nombre testiculaires chez le Bélier pendant la saison non sexuelle.

matogénétique était modifiée. Sur 17 testicules de tels Béliers, nous avons trouvé un poids moyen de 246 grammes et un nombre testiculaire moyen de 203.10^8 . Le coefficient d'activité testiculaire s'élevait en moyenne à $0,85 \pm 0,06$, alors que celui des Béliers au repos sexuel pendant la même période, était égal à $0,98 \pm 0,05$. Bien que le *coefficient obtenu pour les*

Béliers soumis à l'électroéjaculation soit un peu plus faible, la différence n'est cependant pas significative par suite de la grande variabilité des chiffres obtenus, car nous avons opéré non seulement en saison sexuelle, mais aussi en période transitoire.

D'ailleurs les images histologiques obtenues sur des testicules de Béliers soumis à l'électroéjaculation ne diffèrent pas de celles obtenues sur des Béliers au repos sexuel. Ceci confirme d'ailleurs ce que GUNN (1936) avait trouvé sur 16 Béliers soumis à un traitement prolongé d'électroéjaculation.

2° Signification du nombre testiculaire par rapport au cycle spermatogénétique.

Dans ce que nous avons appelé le nombre testiculaire, sont comptés d'une part les spermatides à noyaux allongés et les spermatozoïdes encore attachés à l'épithélium séminifère et d'autre part, les spermatozoïdes libérés dans la lumière des tubes séminifères en direction de la tête de l'épididyme ; cette dernière fraction n'intervenant plus dans le cycle spermatogénétique, il est indispensable d'en déterminer l'importance. Divers renseignements fournis dans la littérature nous permettent d'aborder ce problème. MASON et SHAVER (1952) ont injecté du Bleu trypan sous la tunique albuginée des testicules de Hamster. Ils ont constaté que ce colorant traversait facilement la paroi des tubes séminifères et atteignait rapidement la sortie du testicule. Injecté au pôle caudal du testicule, le bleu trypan est retrouvé moins de 3 jours après, non seulement dans les canaux efférents, mais aussi dans les premiers segments du conduit épидидymaire. SHAVER (1954) après injection d'encre de Chine dans le rete testis constate que les particules d'encre atteignent presque *immédiatement* la masse coudée des canaux efférents et après 1 heure, la tête de l'épididyme. Si on suppose que les particules de colorant sont transportées par le fluide testiculaire à la même vitesse que les spermatozoïdes puisque ceux-ci sont immobiles (TOOTHILL et YOUNG, 1931 ; YOUNG, 1933), les expériences précédentes permettent de supposer que les spermatozoïdes détachés de l'épithélium séminifère sont très rapidement transportés dans la tête de l'épididyme.

Chez le Bélier, les injections d'encre de Chine au pôle inférieur du testicule ne nous ont pas permis d'obtenir des renseignements précis. On retrouve bien des particules d'encre de Chine dans les canaux efférents 36 heures après l'injection, mais on ne peut dire si celles-ci proviennent du fluide testiculaire ou si elles ont été véhiculées par le sang. MASON et SHAVER (1952) ont en effet montré que certains colorants introduits dans la circulation s'accumulaient préférentiellement dans la tête de l'épididyme.

Il faut noter également que, sur les coupes histologiques, on trouve très peu de spermatozoïdes libres dans la lumière des tubes séminifères en dehors du stade 8, phénomène déjà remarqué par LEBLOND et CLERMONT (1952). On pourrait penser que des spermatozoïdes sont perdus lorsqu'on isole les fragments de testicule au cours des différentes manipulations histologiques (SCHOENFELD, 1901). Cependant ce phénomène est certainement peu important, car, après les mêmes manipulations, on trouve la lumière du canal épидидymaire remplie de spermatozoïdes ; de plus, dans la partie proximale du canal épидидymaire où les coupes histologiques ne révèlent que peu de spermatozoïdes, les numérations faites après broyage et macération indiquent également des chiffres très faibles. Tout ceci nous permet d'affirmer que les pertes en spermatozoïdes libérés dans la lumière des tubes séminifères sont faibles au cours des manipulations histologiques.

On peut conclure que les spermatozoïdes en transit ne représentent qu'une faible réserve : d'après la vitesse de passage des colorants et l'étude histologique des testicules cette quantité de spermatozoïdes n'est pas supérieure à la production d'un jour à un jour et demi.

Ainsi, le nombre testiculaire, déduction faite de la masse spermatique véhiculée, représente la quantité de spermatides à noyaux allongés et de spermatozoïdes accrochés à l'épithélium séminifère du stade 2 au stade 8.

B. — DÉBIT TESTICULAIRE QUOTIDIEN EN SPERMATOZOÏDES

La production quotidienne de spermatozoïdes peut être estimée en effectuant des collectes régulières de sperme. Mais, entre le testicule et l'éjaculat s'intercale l'épидидyme qui contient d'importantes réserves en spermatozoïdes, réserves qui influent sur la quantité de spermatozoïdes récoltés. Il est donc essentiel d'en effectuer l'étude si l'on veut calculer la production réelle du testicule.

1° Caractéristiques générales du canal épидидymaire du Bélier.

La structure anatomique et histologique de l'épидидyme a été bien étudiée par BENOIT (1925). C'est à son étude, ainsi qu'aux traités de SISON et GROSSMAN (1948) et TRAUTMANN et FIEBIGER (1952), que nous faisons appel pour décrire les principales caractéristiques des voies excrétrices chez le Bélier.

Chez cet animal, le rete testis au lieu d'être superficiel comme chez la Suoris, le Rat et l'Homme, pénètre profondément dans l'axe longitudinal du testicule. Les canaux efférents ne sont pas individualisés mais forment la majeure partie de la tête de l'épидидyme et se jettent successivement

dans le canal épидидymaire. De la tête de l'épididyme, triangle à sommet tourné vers le bas et situé à la partie supérieure du testicule, le canal épидидymaire descend le long du testicule en constituant le corps de l'épididyme et enfin s'élargit à la partie inférieure du testicule pour former la queue de l'épididyme. Puis le canal déférent lui fait suite : il remonte le long du corps de l'épididyme et, par le canal inguinal, pénètre dans la cavité abdominale ; il se termine par une dilatation : l'ampoule déférentielle.

Le canal épидидymaire est bordé par un épithélium dont la hauteur varie : très haut dans le segment initial il est plus bas dans la partie caudale. La fonction glandulaire de cet épithélium est importante dans la première partie du canal et faible dans la deuxième.

Le canal épидидymaire est entouré par une couche parfois très mince et difficile à voir de fibres musculaires lisses circulaires. Cette couche s'épaissit considérablement au niveau de la queue de l'épididyme et, à la naissance du canal déférent, elle se double d'une couche externe de fibres musculaires longitudinales. C'est ce qui explique l'intervention du contenu de cette partie de l'épididyme dans la formation de l'éjaculat par suite de la contraction de ces fibres (CHANG, 1945).

Le canal épидидymaire est en général extrêmement long. BUCHMAN (1939) a trouvé que la longueur totale d'un canal épидидymaire est de 60 mètres chez 2 Béliers Rambouillet adultes et de 40 mètres chez un Bélier Rambouillet de 18 mois et un Bélier Lincoln adulte, celle des canaux efférents étant de 10 à 13 mètres. Ces chiffres sont tout à fait comparables à ceux rapportés par GHETTE (1939) chez le Verrat (55 à 64 mètres) et par VAU et LAURINCAA (1939) et GHETTE chez l'Étalon (48 à 86 mètres). Par contre la longueur du canal épидидymaire humain est beaucoup plus faible puisque FLORU (1946) la situe entre 2,60 mètres et 3,30 mètres.

Les différentes parties de l'épididyme ne sont d'ailleurs pas toutes constituées par la même longueur du canal épидидymaire. C'est ainsi que, chez le Bélier, BUCHMAN (1939) trouve que 44 p. 100 de la longueur totale du conduit sont situés dans la tête de l'épididyme, alors que 27 p. 100 seulement se trouvent dans la partie caudale. Cependant, comme le diamètre du canal est beaucoup plus important dans la partie caudale que dans la partie proximale, le volume utilisable pour le stockage des spermatozoïdes est finalement plus grand dans la première que dans la deuxième. Tous les auteurs qui ont fait des déterminations de réserves spermatiques trouvent en effet une quantité de spermatozoïdes bien plus grande dans la queue que dans les autres parties de l'épididyme.

EDWARDS (1940) constate que, chez le Lapin non soumis à des collectes, la queue renferme 85,7 p. 100 et la tête seulement 10,5 p. 100 des réserves spermatiques. Chez le Verrat, NOVOSELJCEV (1951) trouve que 68,1 p. 100 des spermatozoïdes sont stockés dans la queue de l'épididyme.

Sur 2 Béliers au repos sexuel POLOVCEVA (1938) compte 76,1 p. 100

des réserves spermatiques dans la queue de l'épididyme, 11,3 p. 100 dans la tête et 12,6 p. 100 dans le corps ; enfin CHANG (1945) apporte des résultats comparables puisqu'il situe 73,3 p. 100 des spermatozoïdes dans la queue, 16,3 p. 100 dans la tête et 9,0 p. 100 dans le corps de l'épididyme. Les chiffres totaux de spermatozoïdes trouvés par ces auteurs sont extrêmement élevés ainsi qu'en témoigne le tableau XVI.

TABLEAU XVI

Réserves spermatiques chez le Bélier au repos sexuel (pour un épидидyme) (10⁹spz).

Auteur	Ampoule	Canal déférent	Epididyme			
			Queue	Corps	Tête	Total
POLOVCEVA (1938)	?	?	61,634	10,258	9,179	81,056
CHANG (1945)	0,151	0,761	52,170	4,22	8,627	65,932

Les réserves épидидymaires sont donc très importantes si l'on songe qu'une collecte de sperme sur un bélier donne en moyenne 3 à 5.10⁹ spermatozoïdes ainsi que nous l'avons indiqué précédemment.

2° Étude des réserves épидидymaires chez les Béliers de race Ile-de-France.

a) **Béliers au repos sexuel.** — Avec une technique de broyats identique à celle que nous avons utilisée sur le testicule nous avons pu déterminer l'état des réserves spermatiques épидидymaires sur des Béliers de race Ile-de-France. Ces résultats sont rapportés dans le tableau XVII.

TABLEAU XVII

Réserves spermatiques épидидymaires (10⁹ spz) des Béliers Ile-de-France au repos sexuel (pour un épидидyme).

Origine	Nombre (N) testiculaire	Epididyme			
		Tête (T)	Corps (C)	Queue (Q)	Total
Saison sexuelle . . .	23,2 ± 1,55	11,51 ± 1,09	5,72 ± 0,64	63,11 ± 5,14	80,36 ± 6,41
Nombre de données	30	14,3 % 30	7,1 % 30	78,5 % 30	30
Saison sexuelle + Saison transitoire . . .	20,7 ± 1,26	9,95 ± 0,89	5,33 ± 0,79	55,0 ± 4,32	70,70 ± 5,37
Nombre de données	48	14,0 % 48	7,5 % 48	78,5 % 48	48

On peut noter que les chiffres trouvés sont sensiblement identiques à ceux donnés par POLOVCEVA (1938) et CHANG (1945).

Il existe cependant des variations individuelles importantes. Les valeurs extrêmes sont inscrites dans le tableau XVIII.

TABLEAU XVIII

*Valeurs extrêmes des réserves spermatiques épидидymaires (10⁹ spz)
(pour un épидидyme).*

Partie	Tête (T)	Corps (C)	Queue (Q)	Total
Minimum	0,64	0,35	14,63	18,13
Maximum	28,8	32,92	162,43	191,44

Mais, si l'on compare la quantité de spermatozoïdes trouvés dans chacune des parties de l'épididyme avec le nombre testiculaire, on constate que chaque fois il existe une corrélation positive significative entre les deux données (tableau XIX).

Ainsi le nombre de spermatozoïdes présents en chaque point de l'épididyme est fonction du nombre de têtes spermatiques trouvées dans le testicule. Le nombre testiculaire représente donc bien une valeur caractéristique de la source spermatique. Il permet de détecter les variations qui sont intervenues dans l'intensité de la spermatogenèse beaucoup plus rapidement que ne le permet l'étude des réserves épидидymaires ou des éjaculats.

TABLEAU XIX

Corrélation entre le nombre testiculaire et les réserves spermatiques épидидymaires pendant la saison sexuelle et les périodes transitoires.

Caractéristiques statistiques	Corrélation entre le nombre testiculaire et			
	l'épididyme	la tête	le corps	la queue
Valeur	$r = + 0,69$	$r = + 0,70$	$r = + 0,71$	$r = + 0,64$
Nombre d'échantillons	48	48	45	47
Test statistique.....	significatif	significatif	significatif	significatif

b) **Béliers soumis à des collectes par électroéjaculation.** — Si l'on effectue les mêmes études sur des Béliers soumis à des collectes quotidiennes par électroéjaculation pendant des périodes variant de 32 à 50 jours, on constate que la répartition des réserves spermatiques n'est pas la même ainsi que le montre le tableau XX.

On s'aperçoit immédiatement que la principale différence porte sur les réserves spermatiques de la partie caudale de l'épididyme. Le comportement des différentes parties de l'épididyme est particulièrement bien mis en évidence si on compare les réserves de chacune de celles-ci avec le nombre testiculaire (tableau XXI). On constate, en effet, que le

rapport entre les deux données n'a pas varié pour la tête et le corps de l'épididyme, mais qu'il a fortement diminué pour la queue de l'épididyme.

TABLEAU XX

Comparaison des réserves spermaticques chez des Béliers au repos sexuel et des Béliers soumis à des collectes par électroéjaculation (10°spz).

Béliers	Nombre (N) testiculaire	Épididyme		
		Tête (T)	Corps (C)	Queue (Q)
<i>Repos sexuel</i>	20,7 ± 1,3	9,9 ± 0,90	5,3 ± 0,80	55,0 ± 4,3
Nombre de données	48	48	46	48
<i>Électroéjaculation</i> ..	18,2 ± 1,5	8,7 ± 1,2	6,1 ± 1,3	35,6 ± 5,8
Nombre de données	18	18	18	18

POLOVCEVA (1938) observe également des réserves réduites dans la partie distale de la queue de l'épididyme après des collectes répétées sur des Béliers ; ALMQUIST et HALE (1956) ont fait la même constatation chez le Taureau. Par contre, nos résultats ne confirment pas les variations des réserves des autres parties de l'épididyme rapportées par POLOVCEVA (1938) : augmentation dans la partie proximale de la queue, diminution dans le corps ; ils indiquent au contraire que les réserves profondes de l'épididyme ne sont pas affectées.

TABLEAU XXI

Rapport des réserves spermaticques épидидymaires au nombre testiculaire.

Béliers	$\frac{T}{N}$	$\frac{C}{N}$	$\frac{Q}{N}$
<i>Repos sexuel</i>	0,47 ± 0,03	0,25 ± 0,04	2,69 ± 0,17
Nombre de données.....	48	48	48
<i>Électroéjaculation</i>	0,46 ± 0,05	0,31 ± 0,06	1,80 ± 0,07
Nombre de données.....	18	18	18

Ainsi, après des collectes de sperme répétées, les réserves spermaticques de la queue de l'épididyme sont diminuées, mais celles des autres parties ne sont pas affectées. Une fraction des spermatozoïdes récoltés correspond à la production testiculaire pendant la même période de temps, tandis que l'autre fraction a été empruntée aux réserves déjà existantes.

3° Calcul de la production quotidienne de spermatozoïdes.

La prodigalité de la production des spermatozoïdes par le testicule est un phénomène frappant, que l'on considère le nombre de spermatozoïdes trouvés dans un éjaculat, ou le nombre de spermatozoïdes conservés dans les réserves épидидymaires. Cette production est continue

car les différentes sections des tubes séminifères ne se trouvant pas toutes au même stade du cycle de l'épithélium séminifère, il y en a toujours quelques-unes au stade 8 au cours duquel les spermatozoïdes sont libérés dans la lumière des tubes séminifères.

a) **Historique.** — Peu d'auteurs ont essayé de déterminer la production quotidienne des spermatozoïdes.

Chez le Bélier, CHANG (1945) a montré que la production quotidienne minimum d'un Bélier Suffolk ou Romney Marsh était de $4,4 \cdot 10^9$ spermatozoïdes et la production maximum de $8,6 \cdot 10^9$ spermatozoïdes. Les calculs de cet auteur sont basés sur le fait que les spermatozoïdes de l'épididyme de Lapin et de Cobaye gardent leur capacité fertilisante sans détérioration pendant 30 jours en moyenne (HAMMOND et ASDELL, 1927; MOORE, 1928; YOUNG, 1929b). Mais il n'est pas certain qu'il en est de même chez le Bélier.

D'autre part, il est difficile de se baser *uniquement* sur les collectes pour calculer la production quotidienne de spermatozoïdes. Chez le Taureau, WALTON et EDWARDS (1938) dans une expérience avec un groupe de 5 animaux dont 10 éjaculats étaient collectés en l'espace de 2 heures sur chacun d'entre eux, constatèrent que les Taureaux ne se classaient dans un ordre stable pour la production de spermatozoïdes qu'après la 5^e ou 6^e collecte. C'est pourquoi, chez le Lapin, EDWARDS (1940), après avoir provoqué une diminution de l'importance des réserves épидидymaires par des récoltes fréquentes, étudie le taux de production spermatogénétique en effectuant hebdomadairement une série de 10 collectes. Cependant, il est possible qu'avec des intervalles de collectes d'une semaine les phénomènes de résorption se manifestent : ALMQUIST et HALE (1956) ont en effet montré que la quantité de spermatozoïdes récoltés était influencée par le nombre de collectes effectuées par semaine.

C'est pourquoi il nous a paru indispensable de reprendre cette étude chez le Bélier en effectuant des collectes quotidiennes et en tenant compte des modifications des réserves spermatiques.

b) **Résultats.** — La quantité de spermatozoïdes recueillis pendant une période de temps donnée représente non seulement la production testiculaire pendant cette période, mais aussi la quantité de spermatozoïdes prélevés sur les réserves épидидymaires.

L'équation théorique permettant de déterminer sur une période de n jours la production moyenne testiculaire quotidienne sera donc :

$$x = m + \frac{Q_1 - Q_2}{n} \quad (1) \text{ (ORTAVANT, 1952)}$$

dans laquelle :

m = quantité moyenne des spermatozoïdes collectés quotidiennement pendant n jours.

Q_1 = réserves de la queue de l'épididyme en début d'expérience.

Q_2 = réserves de la queue de l'épididyme en fin d'expérience.

S'il est facile de déterminer Q_2 en castrant les animaux à la fin de l'essai, il est difficile de déterminer Q_1 puisque l'intégrité de l'épididyme est indispensable aux récoltes. Nous avons vu cependant que les réserves spermatiques étaient en corrélation avec le nombre testiculaire (N) aussi bien pour les Béliers au repos sexuel que pour les Béliers soumis à l'électroéjaculation. Dans le premier cas, on obtient un rapport $\frac{Q_1}{N} = 2,69 \pm 0,17$ et dans le deuxième cas, un rapport $\frac{Q_2}{N} = 1,80 \pm 0,07$.

Par conséquent, l'équation (1) peut très bien s'écrire, à condition que les Béliers utilisés soient au repos sexuel au début de l'expérience :

$$x = m - \frac{(2,69 - 1,80)N}{n}$$

ou plus généralement :

$$x = m - \frac{(a_1 - a_2)N}{n}, \quad (2)$$

dans laquelle $a_1 = \frac{Q_1}{N}$

$$a_2 = \frac{Q_2}{N}$$

(N est le même puisque nous avons vu que l'électroéjaculation ne modifiait pas le coefficient d'activité testiculaire).

Les résultats que nous avons obtenus sur nos Béliers Ile-de-France sont résumés dans le tableau XXII.

TABLEAU XXII

Caractéristiques des Béliers soumis à l'électroéjaculation (10^9 spz).

m	N	Q_2	n jours	Nombre de données
$2,45 \pm 0,31$	$18,2 \pm 1,5$	$35,6 \pm 5,8$	40	18

On peut donc calculer la production testiculaire moyenne des Béliers soumis à l'expérience. L'équation (2) devient :

$$x = \frac{2,45 - (2,69 - 1,80) \cdot 18,2}{40} \cdot 10^9$$

soit $x = 2,05 \pm 0,26 \cdot 10^9$ spermatozoïdes par jour et par testicule.

On peut calculer, de même, que la production testiculaire quotidienne des Béliers Ile-de-France, varie en période sexuelle entre 4 et $7 \cdot 10^9$ spermatozoïdes, la moyenne se situant autour de $5,5 \cdot 10^9$ spermatozoïdes.

Nous aboutissons à peu près aux mêmes résultats que CHANG (1945) chez des Béliers Suffolk. Cela représente une production de $216 \cdot 10^6$ spermatozoïdes à l'heure ou $3,61 \cdot 10^6$ à la minute. On peut même calculer qu'un gramme de tissu testiculaire fabrique $12,2 \cdot 10^6$ spermatozoïdes par jour, soit $0,508 \cdot 10^6$ par heure ou 8.460 à la minute. Cette production est

très comparable à celle rapportée par EDWARDS (1940) pour le Lapin, ainsi qu'à celles déjà indiquées dans des résultats préliminaires chez des Béliers Ile-de-France (THIBAULT, 1952).

Le testicule est donc un tissu présentant une très grande activité prolifique. Elle est cependant inférieure à celle de la moelle osseuse hématopoïétique qui régénère par jour un minimum de 200 milliards d'hématies (NIZET, 1955) ce qui représente une production de $166 \cdot 10^6$ hématies par jour et par ml de moelle osseuse hématopoïétique.

C. — CALCUL DE LA DURÉE DU CYCLE SPERMATOGÉNÉTIQUE

Nous possédons maintenant toutes les données nécessaires au calcul de la durée du cycle spermatogénétique.

1° Nous connaissons d'une part la production de spermatides par jour, soit :

$$x = 2,05 \pm 0,26 \cdot 10^9.$$

2° Nous pouvons déterminer d'autre part la quantité de spermatides possédant un noyau allongé. Nous avons vu en effet que le nombre testiculaire est constitué non seulement par l'ensemble de ces spermatides dans l'épithélium séminifère, mais aussi par les spermatozoïdes libérés dans la lumière des tubes séminifères et migrant vers la tête de l'épididyme. Cette dernière fraction étant approximativement équivalente à la production quotidienne testiculaire, la quantité totale S de spermatides à noyau allongé est égale à :

$$S = 18,2 \cdot 10^9 - 2,05 \cdot 10^9 = 16,15 \cdot 10^9.$$

La durée de la fraction de la spermiogénèse au cours de laquelle les noyaux des spermatides sont allongés est égale à :

$$Sa = \frac{S}{x} = \frac{16,15}{2,05} = 7,9 \text{ jours.}$$

3° Nous savons, enfin, que cette fraction de la spermiogénèse (stades 2, 3, 4, 5, 6, 7 et 8) représente 78,3 % du cycle de l'épithélium séminifère soit :

$$\frac{0,783}{4,68} \times 100 = 16,7 \%$$

du cycle spermatogénétique.

Le déroulement de ce dernier demande donc :

$$\frac{7,9}{16,7} \times 100 = 47,2 \text{ jours,}$$

soit une durée beaucoup plus importante que celle indiquée par les différents auteurs.

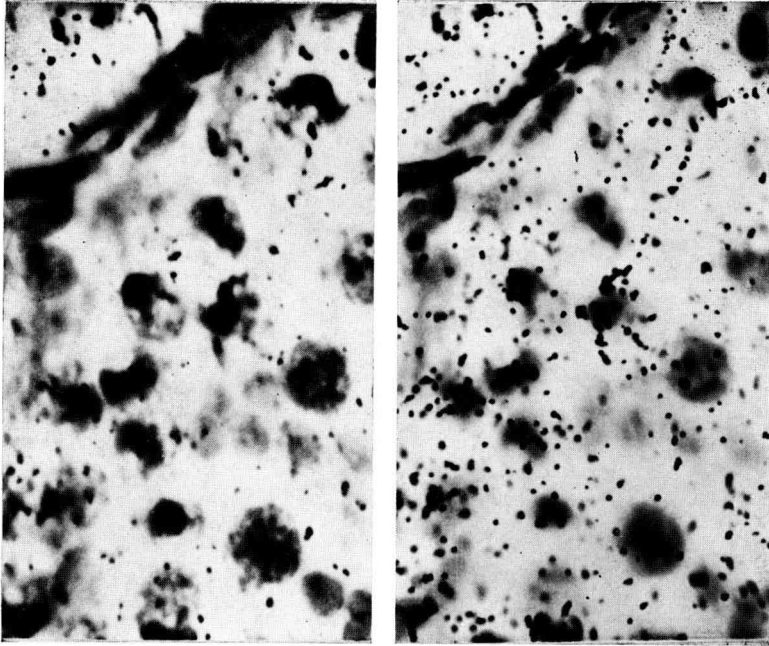
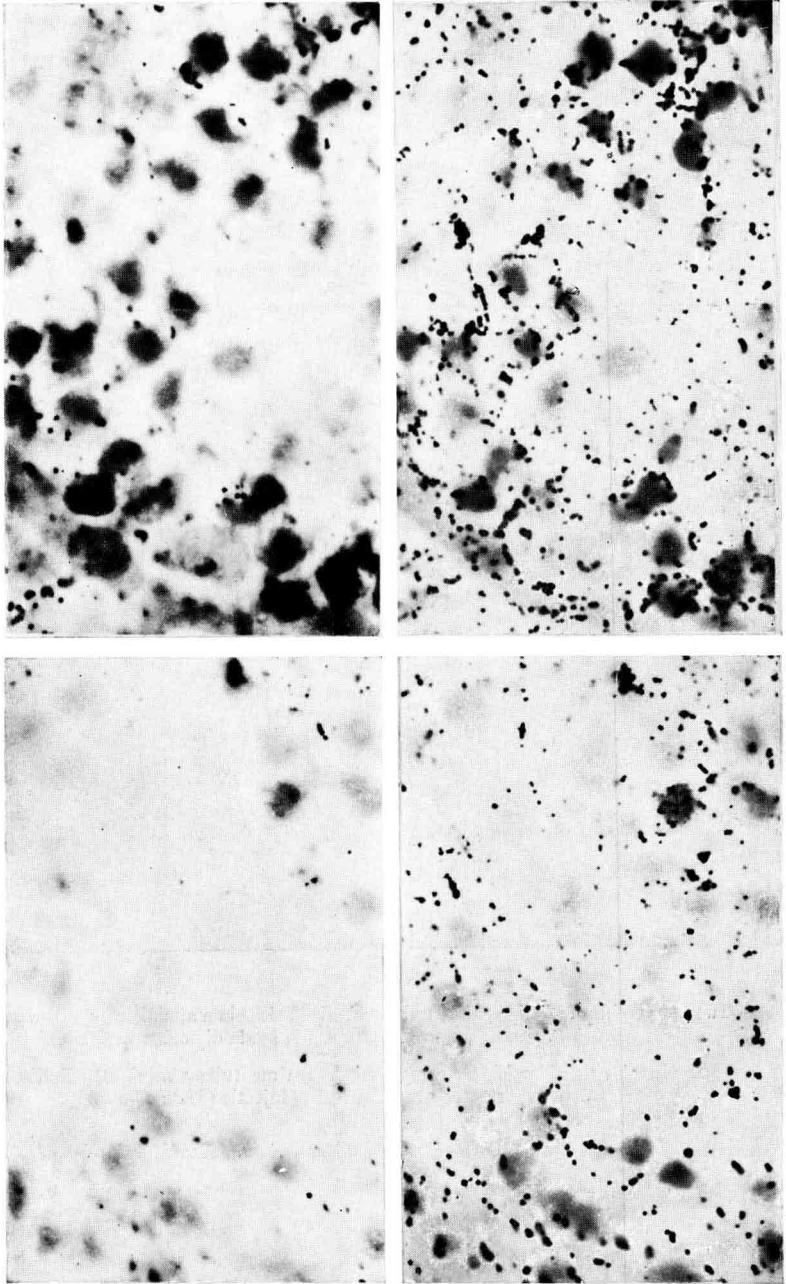


FIG. 37. — Tube séminifère de Bélier (stade 2 du cycle de l'épithélium séminifère) : spermatocytes I, stade préleptoténe (à gauche), et spermatocytes I, stade diploténe (à droite).

Fig. 38. — Mise au point sur l'émulsion photographique (même tube séminifère), Radioactivité uniquement sur les spermatocytes de gauche. (Injection ^{32}P : 1 jour.)

(Extrait des *Arch. Anat. Micr. Morph. Exp.* 45,5.)



- FIG. 39. — Tube séminifère de Bélier (stade 3 du cycle de l'épithélium séminifère) ; spermatocytes I au stade leptotène.
- FIG. 40. — Mise au point sur l'émulsion photographique (même tube séminifère). Radioactivité très nette des spermatocytes (Injection P³² : 2 jours).
- FIG. 41. — Section du même tube séminifère dans la coupe adjacente, après digestion partielle par la DNAase (2 heures, 37°C, tampon véronal).
- FIG. 42. — Mise au point sur l'émulsion photographique (même tube séminifère que la fig. 7). Disparition presque complète de la radioactivité.

(Extrait des *Arch. Anat. Micros. Morph. Exp.* 45,7)

Certains d'entre eux ont pris l'origine du cycle spermatogénétique au moment où la spermatogonie souche est prête à se diviser (ROOSEN-RUNGE et GIESEL, 1950 ; ROOSEN-RUNGE, 1951 ; VON EBNER, 1902). Il s'agit là, en réalité d'un cycle réduit. La durée de celui-ci est alors égale à :

$$\frac{47,2 \times 4}{4,673} = 40,4 \text{ jours.}$$

C'est le résultat que nous indiquions déjà dans une communication antérieure (ORTAVANT, 1954 c).

Pendant la précision obtenue à l'aide de cette méthode est assez faible, à moins d'opérer sur un très grand nombre d'animaux. Dans nos expériences la déviation standard de la durée moyenne du cycle spermatogénétique est d'environ 10 jours. Il était donc nécessaire de confirmer ces résultats par une autre voie.

III. — DÉTERMINATION DE LA DURÉE DES PROCESSUS SPERMATOGÉNÉTIQUES A L'AIDE DU ³²P

Ainsi par une méthode indirecte nous avons pu fixer approximativement la durée du cycle spermatogénétique chez le Bélier. Mais les valeurs auxquelles nous arrivons différant sensiblement de celles rapportées par la plupart des auteurs et la précision de cette méthode se révélant insuffisante, nous avons été amenés à vérifier les valeurs obtenues par une mesure directe. Une telle mesure implique que l'on puisse suivre dans le temps l'évolution d'une cellule ou d'un groupe de cellules. Les éléments radioactifs permettent, en choisissant convenablement l'élément utilisé, de marquer sélectivement certaines catégories de cellules et de suivre ces cellules privilégiées au cours du déroulement de certains processus biologiques. C'est pourquoi nous avons utilisé cette technique.

A. — HISTORIQUE. LES SPERMATOZOÏDES ET LES ÉLÉMENTS MARQUÉS

Les premiers, BISHOP et WEINSTOCK (1948) ont montré que, chez le Taureau, les spermatozoïdes éjaculés absorbent rapidement *in vitro* du ³²P administré sous forme de phosphate disodique. Même à fortes doses (0,1 mC par ml de suspension) cet élément n'a aucun effet nuisible sur la motilité des spermatozoïdes. BISHOP (1952) a ensuite constaté que l'absorption du ³²P, dont la majeure partie est incorporée dans la fraction acido-soluble des spermatozoïdes, est liée à l'activité métabolique de ceux-ci. Plus tard, DI STEFANO et MAZIA (1953) ont trouvé qu'une assez forte proportion de ³²P s'incorpore aussi dans la fraction ribonucléique des pièces intermédiaires de spermatozoïdes d'Oursin.

BENGTSSON (1949) a injecté du ^{32}P à des Lapins mâles et a détecté une forte radioactivité dans le sang et le foie des femelles une heure après la saillie par ces mâles marqués, montrant ainsi que l'incorporation du phosphore radioactif se produit également *in vivo*. LORENTZ, CAVOULAS et CARSON (1950) ont confirmé ce fait chez le Coq adulte : le maximum de radioactivité du plasma séminal arrive plusieurs jours après celui du plasma sanguin ; de plus les spermatozoïdes lavés ne sont fortement radioactifs qu'après un délai de plusieurs semaines. Ce sont les premiers auteurs ayant observé l'existence d'ondes radioactives successives dans le sperme recueilli à des temps différents après l'injection.

De même, HEATH et autres (1953) ont constaté dans leurs études sur la formation de l'ergothionéine que les spermatozoïdes peuvent montrer une certaine radioactivité quelques semaines après l'absorption par des Verrats de sulfate ou de méthionine marqués avec du ^{35}S .

Mais ces différents auteurs n'ont pas exploité ces observations très importantes pour l'étude du cycle spermatogénétique.

Une telle étude fut entreprise par HOWARD et PELC (1950) à l'aide de la technique autoradiographique sur des testicules de Souris ayant reçu du ^{32}P . Ces auteurs n'ont effectué aucune séparation systématique des différentes fractions phosphorées, les variations de radioactivité enregistrées par l'émulsion ne sont donc pas forcément dues aux mêmes composés chimiques. Enfin, fait plus grave, ils ne semblent pas avoir tenu compte de la totalité du déroulement du cycle spermatogénétique. Plus récemment GLUCKSMANN, HOWARD et PELC (1955) ont repris cette étude à l'aide de ^{35}S et aboutissent à une durée de la spermatogenèse égale à 26 jours, sensiblement plus élevée que celle admise précédemment (16 jours).

Le ^{32}P a également été employé pour l'étude du passage des spermatozoïdes dans le canal épидидymaire par RISLEY, SODERWALL, CHAIMOV (1954 a) et RISLEY (1955) chez le Hamster. Ces auteurs ont mis en évidence des variations de radioactivité dans les différentes parties de l'épididyme et observé une progression du maximum de radioactivité vers la partie terminale du canal épидидymaire. Enfin SIRLIN et EDWARDS (1955) ont étudié l'apparition de spermatozoïdes marqués après injection d'adénine-8- C^{14} à des Souris.

B. — RECHERCHES PERSONNELLES

L'un des avantages de l'utilisation du phosphore réside dans le fait que la teneur des spermatozoïdes en cet élément est relativement très élevée, ainsi que l'indiquent les résultats de MANN (1954).

Par contre, la teneur en soufre est deux fois plus faible que celle en phosphore (ZITTLE et O'DELL, 1941).

De plus, la séparation des différentes fractions phosphorées semble plus facile que celle des différentes fractions soufrées.

TABLEAU XXIII

Distribution des composés phosphorés dans le sperme de Bélier
(d'après MANN, 1954).

Composé phosphoré	mg P/100 ml sperme		
	Sperme total	Spermatozoïdes	Plasma
P total.....	328,5	186,7	141,8
P acido-soluble.....	159,4	27,4	132,0
P phospholipides.....	30,8	27,9	2,0
P ADN.....	111,0	111,0	0
P résiduel.....	27,3	20,4	6,9

Ce sont ces raisons qui nous ont amené à utiliser le ^{32}P de préférence au ^{35}S , bien que son efficacité autoradiographique soit plus faible (HERZ, 1951 ; LAMERTON, 1953).

1° Incorporation du ^{32}P dans les cellules germinales.

L'examen des autoradiographies des coupes de tubes séminifères ayant subi l'extraction des fractions phosphorées autres que la fraction désoxyribonucléique révèle que, 24 heures après l'injection de ^{32}P , les noyaux des jeunes spermatocytes (stades 1 et 2 du cycle de l'épithélium séminifère) sont pratiquement les seuls parmi ceux des cellules germinales autres que les spermatogonies à manifester d'une façon constante une forte radioactivité. Les autoradiographies sont particulièrement démonstratives lorsqu'elles se trouvent au-dessus de coupes sous-tangentielles passant au niveau de tels spermatocytes. Ces cellules constituent alors une zone homogène de grande surface, permettant une détermination facile de l'origine de la radioactivité (fig. 37 et 38). Celle-ci se manifeste par la présence de nombreuses traces d'électrons et par le nombre de grains d'argent beaucoup plus grand au-dessus de ces noyaux que sur ceux des autres cellules germinales (tableau XXIV).

Cependant, on constate que le nombre de grains d'argent trouvés au-dessus de toutes les cellules germinales est supérieur au nombre de grains d'argent rencontrés dans le « fond ». Ceci tient à plusieurs facteurs : d'une part il existe vraisemblablement un très léger renouvellement du phosphore de l'acide désoxyribonucléique des cellules germinales en dehors des phases de synthèse de ce composé, d'autre part, les parois des tubes séminifères et le tissu intertubulaire présentent une radioactivité non négligeable et des traces d'électrons provenant de ces cellules se retrouvent au-dessus de l'épithélium séminifère.

Nous avons aussi trouvé une certaine radioactivité au-dessus des noyaux des spermatogonies A aux stades 1 et 3, au-dessus des spermatogonies B aux stades 6 et 8, c'est-à-dire avant leur division. Cependant, il est à remarquer que les noyaux des spermatogonies étant presque toujours isolés, il nous a été difficile de faire une étude statistique précise.

TABLEAU XXIV

Nombre de grains d'argent au-dessus des noyaux des cellules germinales du testicule de Bélier 24 heures après l'injection de ^{32}P (ORTAVANT, 1956).

Stade	Nombre de grains par noyau diminué du nombre de grains dans le « fond » pour la même surface			Nombre de noyaux		
	Spermato-cytes I	Spermato-cytes I	Spermatides	Spermato-cytes I	Spermato-cytes I	Spermatides
1.....	4,1	2,9	1,0	280	475	588
2.....	8,2	4,6	0,5	212	238	343
3.....	3,3	3,4	0,2	257	280	383
5-6.....	2,6		0,8	38		68
7-8.....	2,6		1,0	336		651

Il ressort de ce que nous venons de voir que le ^{32}P ne s'incorpore pratiquement pas dans les noyaux des cellules germinales testiculaires après le début du stade leptotène. C'est donc le stade ultime d'incorporation du ^{32}P dans l'acide désoxyribonucléique au cours du cycle spermatogénétique.

Il devrait donc être possible de suivre la radioactivité dans les cellules issues de ces spermatoctes marqués.

2° Évolution des noyaux marqués avec du ^{32}P en fonction du temps.

On constate, en effet, que cette forte radioactivité montrée par les noyaux des spermatoctes au stade préleptotène est conservée au cours de l'évolution ultérieure de ceux-ci. Ainsi, 4 jours après l'injection, les noyaux des spermatoctes I au stade zygotène présentent une forte radioactivité, mais celle-ci ne dépasse pas la fin du stade 4 de l'épithélium séminifère. Si on attend encore plus longtemps, avant d'abattre l'animal, on remarque que le front de radioactivité a encore progressé dans le cours du cycle spermatogénétique. En effet, 11 jours après l'injection, on rencontre des spermatoctes I radioactifs au stade diplotène (fin du stade 1 du cycle de l'épithélium séminifère), et 17 jours après, ce sont les noyaux des spermatides sur lesquels se forme la coiffe acrosomique (fin du stade 7 de l'épithélium séminifère) qui impressionnent l'émulsion. La numération des grains d'argent au-dessus de l'épithélium séminifère montre nettement qu'à 17 jours le front de radioactivité s'arrête aux

spermatides du stade 7 ; aux stades suivants, les spermatides ne manifestent encore aucune radioactivité (tableau XXV).

TABLEAU XXV

Nombre de grains d'argent au-dessus des spermatides, 17 jours après l'injection de ^{32}P .

Stade	Nombre de grains par spermatide diminué du nombre de grains dans le « fond »	Nombre de grains dans le « fond » pour la même surface	Nombre de Spermatides
5-6 (jeunes spermatides)	7,5	4,2	107
7 (formation coiffe acrosomique)	10,5	4,2	183
8	1,1	4,5	306
1	1,9	4,6	301
2 (spermatides allongées)	0,5	4,6	98

En résumé, on peut ainsi suivre la progression des noyaux des cellules germinales marqués au ^{32}P .

Après 24 heures : spermatocytes (stade préleptotène) ;

Après 4 jours : spermatocytes (stade zygotène) ;

Après 11 jours : spermatocytes (fin pachytène, début diplotène) ;

Après 17 jours : spermatides à noyau rond (début de la formation du capuchon céphalique).

Puisque les spermatides à noyau rond possèdent au 17^e jour une radioactivité très nette provenant du ^{32}P incorporé dans l'acide désoxyribonucléique, tout permet de penser qu'il est possible de continuer à suivre le déplacement du front de radioactivité dans le noyau des spermatozoïdes. On doit en particulier recueillir à la sortie du testicule dans la tête de l'épididyme des spermatozoïdes radioactifs au bout d'un temps constant après l'injection de ^{32}P . C'est ce que nous allons essayer de vérifier.

3^o Évolution de la radioactivité des spermatozoïdes épидидymaires.

a) **Radioactivité de l'épididyme.** — Quelques heures après l'injection de ^{32}P la radioactivité de la tête de l'épididyme est importante ; dans les autres parties de l'épididyme elle est d'autant plus faible que l'on se rapproche de la queue. Ce phénomène peut être mis en évidence aussi bien en rapportant la radioactivité à la matière fraîche (tableau XXVI et fig. 43) qu'en calculant la radioactivité spécifique du phosphore (tableau XXVII). Puis, la zone de radioactivité maximum se déplace au fur et à mesure que l'on s'éloigne du jour de l'injection : constituant une véritable onde, elle chemine vers l'extrémité distale de l'épididyme en 23 jours environ avec, cependant, d'assez fortes variations individuelles.

Mais, après le 29^e jour, on remarque une légère augmentation de la radioactivité dans les parties proximales de l'épididyme, donnant naissance à une deuxième onde radioactive qui, comme la première, se déplacera vers la queue de l'épididyme.

TABLEAU XXVI

Variation de la radioactivité de la tête et de la queue de l'épididyme. (C/min/gr de matière fraîche). Résultats rapportés à 3 mC injectées.

Temps après l'injection	3 h	4 j	15 j	23 j	25 j	29 j	37 j
Tête proximale (T ₁).....	33 000	33 000	18 200	8 900	6 000	5 400	6 480
Tête distale (T ₂).....	21 500	32 400	18 300	13 000	9 260	8 680	12 000
Queue proximale (Q ₁)....	11 200	11 400	35 500	23 800	15 600	7 800	3 140
Queue distale (Q ₂).....	2 500	6 700	24 000	35 500	18 160	17 360	8 520

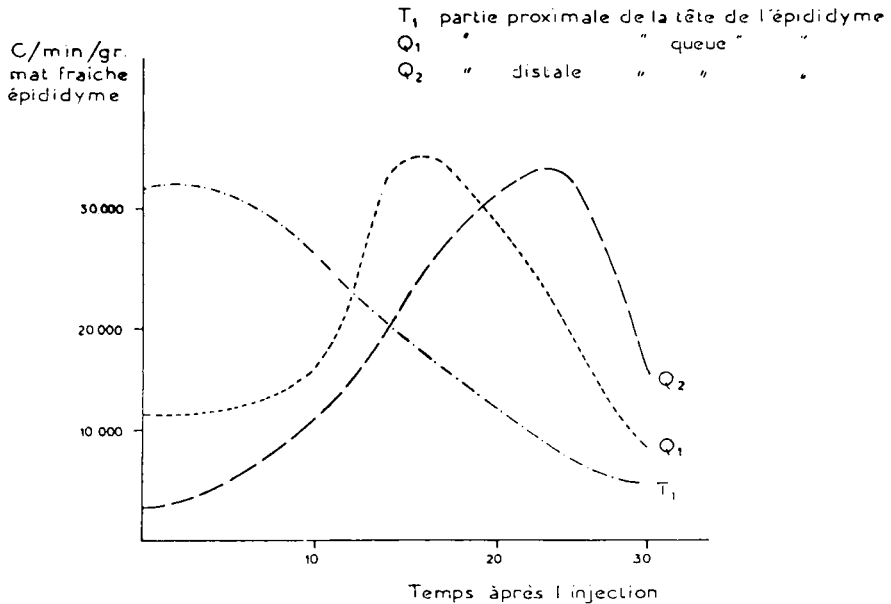


FIG. 43. -- Variations de la radioactivité des différentes parties de l'épididyme dans les 30 jours qui suivent l'injection.

Il est logique de penser que le déplacement de ces ondes radioactives correspond à celui des spermatozoïdes marqués en des points privilégiés de l'épididyme ou du testicule au moment de l'injection. Pour nous en assurer nous avons séparé les spermatozoïdes du canal épидидymaire et effectué les déterminations de la radioactivité sur les différentes fractions phosphorées des spermatozoïdes comme nous l'avons indiqué précédemment.

b) **Radioactivité des spermatozoïdes épидидymaires.** — Les résidus secs délipidés de spermatozoïdes prélevés aux différents niveaux de l'épididyme subissent exactement la même évolution que les fragments

TABLEAU XXVII

Radioactivité spécifique des différentes parties de l'épididyme (Coups/min/γP).

Temps après l'injection	Tête proximale (T 1)	Tête distale (T 2)	Corps proximal (C 1)	Corps distal (C 2)	Queue proximale (Q 1)	Queue distale (Q 2)
3 heures.....	15,9	5,4	5,5	5,6	4,2	0,6
48 heures.....	136	42	41	6,3	8,5	1,4

totaux de cet organe. Nous retrouvons les deux ondes de radioactivité : la première prend naissance le jour suivant l'injection de ³²P et la deuxième le 30^e ou 31^e jour (tableau XXVIII). Le déplacement de ces ondes correspond bien à celui des spermatozoïdes eux-mêmes ; nous pouvons donc très facilement apprécier la vitesse de déplacement des spermatozoïdes et la durée totale de leur voyage épидидymaire. On constate que, chez des Béliers non soumis à des récoltes de sperme, les spermatozoïdes mettent 21 à 23 jours pour parcourir le canal épидидymaire (fig. 45).

TABLEAU XXVIII

Variations de la radioactivité des résidus secs délipidés des spermatozoïdes des différentes parties de l'épididyme (C/min/mg) (Calculs rapportés à une dose de 3 mC injectées).

Temps après l'injection	3 h	18 h	2 j	4 j	7 j	13 j	15 j	23 j	25 j	29 j
Tête distale	1,4	2,2	3,3	16,4	14,4	16,2	19,2	14,4	11,4	10,6
Corps distal	0,3	1,2	2,4	6,4	3,7	12,6	12,5	12,7	8,8	9,0
Queue proximale	0,10	0,8	1,8	1,6	3,6	8,8	10,7	13,0	8,8	10,2
Queue distale	0,06	0,07	0,6	0,1	0,8	4,3	4,4	13,4	12,2	10,2

Temps après l'injection	29 j	31 j	32 j	34 j	37 j	40 j	48 j	49 j	51 j
Tête distale	9,0	28,5	36,5	68,5	184,0	134,0	102,0	72,0	99,2
Corps distal	11,2	7,2	11,2	42,6	128,0	168,0	92,0	85,0	100,6
Queue proximale.....	14,8	11,7	10,3	6,5	35,2	177,0	138,0	117,0	142,4
Queue distale	14,0	11,0	12,2	7,3	8,0	121,0	146,0 344,4	120,0	147,2 176,0

L'analyse des fractions phosphorées montre en outre que la première correspond à du ³²P incorporé sous forme acido-soluble alors que la seconde est liée à l'intégration du ³²P dans l'acide désoxyribonucléique

4° Calcul de la durée des processus spermatogénétiques (fig. 46).

Nous avons vu que le stade ultime d'incorporation du ^{32}P dans les noyaux des cellules germinales testiculaires se situait 24 heures après l'injection au début du stade leptotène de la prophase méiotique des sper-

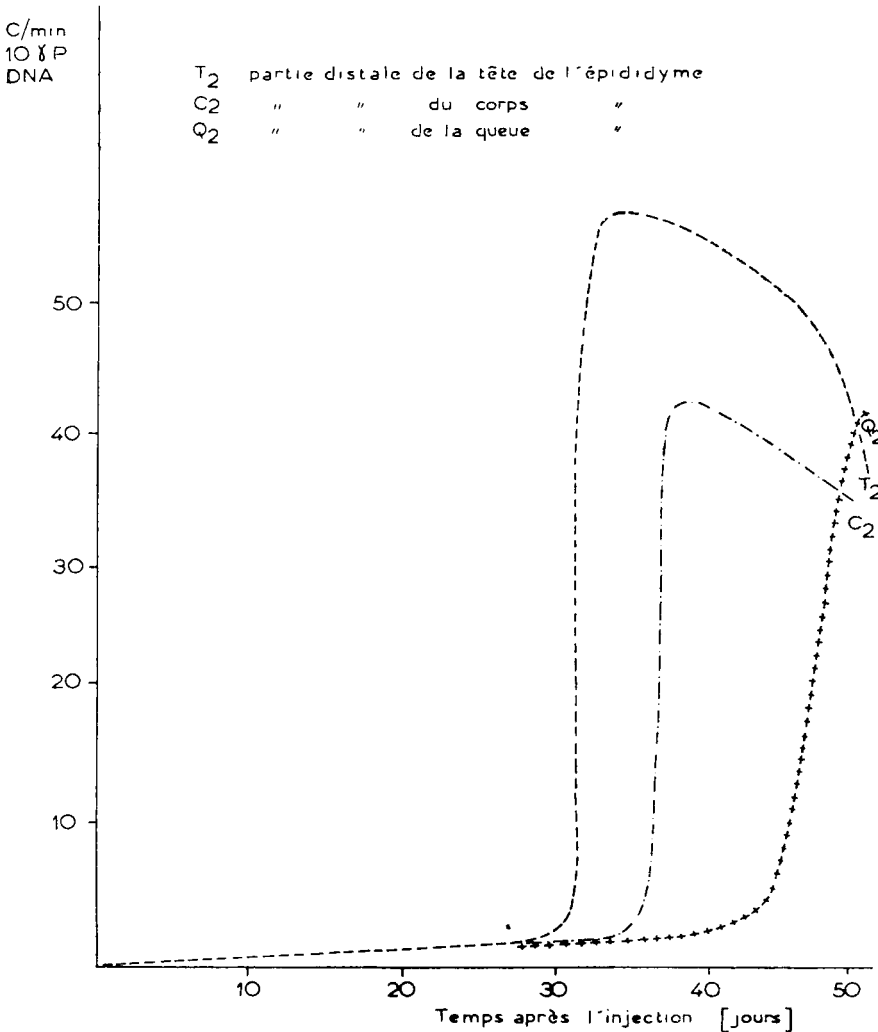


Fig. 45. -- Variations de la radioactivité spécifique du DNA des spermatozoïdes des différentes parties de l'épididyme.

matocytes I (fin du stade 2 du cycle de l'épithélium séminifère). D'autre part, l'étude du cycle spermatogénétique nous a montré qu'il devait se dérouler $2,68 \pm 0,02$ cycles de l'épithélium séminifère avant que les spermatozoïdes provenant de ces cellules ne soient libérés dans la lumière

des tubes séminifères. Or nous avons constaté que, 11 jours après l'injection, nous trouvions des spermatocytes I radioactifs au stade diplotène (vers la fin du stade I de l'épithélium séminifère) ; ceci signifie qu'en 10 jours, il s'est déroulé $0,93 \pm 0,03$ cycle de l'épithélium séminifère. Le même raisonnement nous montre qu'en 16 jours il s'est déroulé $1,56 \pm 0,02$ cycle de l'épithélium séminifère. Une simple règle de trois permet alors de calculer au bout de combien de jours les spermatozoïdes à acide désoxyribonucléique radioactif seront libérés dans la lumière.

Dans le premier cas, nous trouvons :

$$\frac{10 \times 2,68}{0,93} = 28,6 \pm 1,2 \text{ jours}$$

et dans le deuxième :

$$\frac{16 \times 2,68}{1,56} = 27,5 \pm 0,6 \text{ jours.}$$

Il s'écoule donc environ 28 jours avant que les *spermatozoïdes issus des spermatocytes marqués 24 heures après l'injection* ne soient libérés dans la lumière des tubes séminifères. On peut donc estimer que des spermatozoïdes à acide désoxyribonucléique radioactif seront libérés 29 jours après l'injection de P^{32} . Or nous venons de voir qu'on recueillait toujours de tels spermatozoïdes dans la partie proximale de la tête de l'épididyme le 30-31^e jour après l'injection. Ces deux résultats concordent donc parfaitement, les spermatozoïdes ayant dû parcourir tout ou partie des tubes séminifères avant d'arriver dans la tête de l'épididyme ; or, à l'aide d'injection d'encre de Chine et à la suite d'études histologiques nous avons estimé la *durée totale* de ce trajet à environ 1 jour. Les valeurs que nous venons d'obtenir confirment cette estimation.

Nous pouvons de même calculer la durée totale du cycle spermatogénétique. Dans le 1^{er} cas, nous obtenons :

$$\frac{10 \times (4,68 \pm 1,8)}{(0,93 \pm 0,03)} = 50,1 \pm 1,8 \text{ jours}$$

et dans le 2^e :

$$\frac{16 \times (4,68 \pm 1,8)}{(1,56 \pm 0,02)} = 48,0 \pm 1,0 \text{ jours}$$

soit en moyenne 49 jours.

On peut facilement déduire de ces données la durée des différents processus spermatogénétiques (tableau XXX). On constate en particulier la très grande durée de la prophase méiotique (15 jours), alors que les autres stades de cette division cellulaire : métaphase, anaphase, télophase, se déroulent en quelques heures. On remarque également que la vie des spermatocytes de second ordre est extrêmement brève comparée à celle

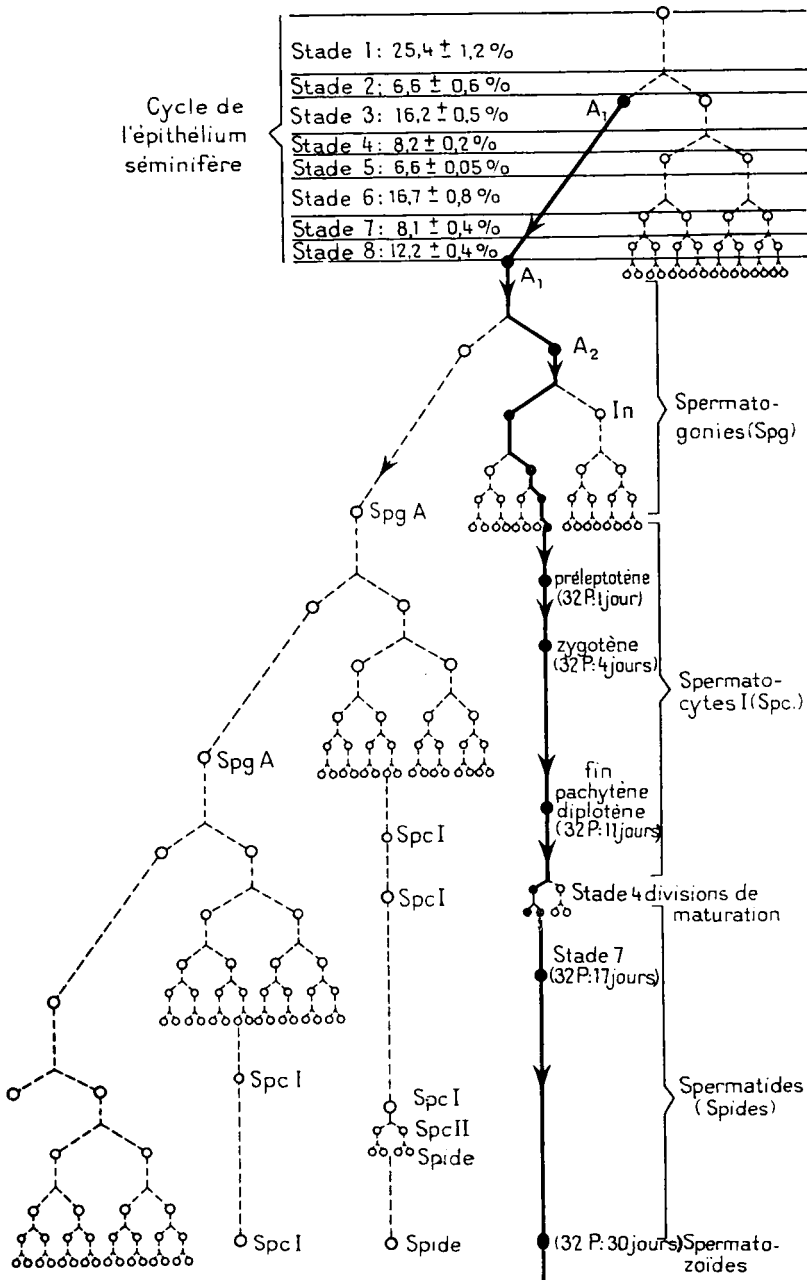


FIG. 46. — Diagramme du cycle spermatogénétique chez le bélier. Dans ce diagramme on peut suivre la progression des spermatocytes et des spermatides dont l'acide désoxyribonucléique est marqué à l'aide du ³²P. On observe de tels spermatocytes au stade zygotène 4 jours, au stade diplotène 11 jours après l'injection. Les spermatozoïdes ainsi marqués ne sont libérés que 29-30 jours après l'injection de ³²P. (Extrait des Arch. Anat. Microsc. Morph. Exp. 45,8).

des autres cellules germinales (spermatogonies, spermatocytes de premier ordre, spermatides).

TABLEAU XXX

Durée approximative de quelques processus spermatogénétiques.

Cycle spermatogénétique	49 jours
Cycle de l'épithélium séminifère	10,4 jours
Stade 1.....	2,3 jours
Stade 2.....	1,1 jour
Stade 3.....	1,9 jour
Stade 4.....	1,1 jour
Stade 5.....	0,4 jour
Stade 6.....	1,4 jour
Stade 7.....	1,1 jour
Stade 8.....	1,1 jour
Spermatogonies A1	10 jours
Spermatogonies A2	1,5 à 2 jours
Spermatogonies In.....	1,5 à 2 jours
Spermatogonies B1.....	1 à 1,5 jour
Spermatogonies B2.....	1 à 1,5 jour
Spermatocytes I.....	15 jours
Stades preleptotène + leptotène.....	3 à 4 jours
Stade zygotène.....	1,5 à 2,5 jours
Stade pachytène.....	4,5 à 6 jours
Stade diplotène.....	2,4 à 3,5 jours
Spermatocytes II.....	7 à 10 heures
Spermiogénèse	14,5 à 15 jours

5^o Discussion

La valeur que nous venons d'indiquer pour la durée totale du cycle spermatogénétique concorde avec celle obtenue par la méthode indirecte. Nous pouvons donc supposer qu'elle correspond à la réalité. Elle est cependant très différente de celle avancée par la plupart des autres expérimentateurs qui ont travaillé sur la spermatogenèse des Mammifères : 20 jours (VON EBNER, 1902), 16 jours (ROOSEN-RUNGE, 1951), 24 jours (FOGG et COWING, 1953), 27 jours (SHAVER, 1953 *b*), chez le Rat ; 4 semaines (HERTWIG, 1938), 26 jours (GLUCKSMANN, HOWARD et PELC (1955) chez la Souris. Elle est cependant voisine de celle obtenue par ASDELL et SALISBURY (1940) et par KOEFED-JOHNSEN (1955) chez le Lapin. Ce dernier auteur trouve en effet à l'aide du ³²P que le temps nécessaire à la formation et à la maturation des spermatozoïdes de Lapin est au minimum de 40 jours. Nous sommes donc en présence d'un résultat comparable au nôtre. Examinons cependant les critiques qui peuvent être faites à cette méthode de détermination.

a) Valeur de la technique d'extraction. — DAVIDSON, FRAZER et HUTCHINSON (1951), DRASHER (1953), HOKIN et HOKIN (1953) ont fortement critiqué la méthode de SCHMIDT et THANNHAUSER (1945) pour la séparation de la fraction désoxyribonucléique dans un milieu radioactif. On peut donc se demander si l'augmentation de radioactivité de cette fraction à la sortie des tubes séminifères n'est pas due à une contamina-

tion. Il n'en est rien, car la radioactivité spécifique des autres fractions phosphorées (liquides de lavage, P acido-soluble, phospholipides) diminue régulièrement (tableau XXXI, fig. 44).

TABLEAU XXXI

Radioactivité spécifique du liquide de lavage et de l'acide désoxyribonucléique des spermatozoïdes de la partie proximale de la tête de l'épididyme (Coups/min γ P). (ORTAVANT, 1954 c).

Temps après l'injection de ^{32}P	3 h.	4 j.	7 j.	25 j.	31 j.	37 j.
Liquides de lavage.....	58	7,8	7,4	2,9	1,1	1,4
ADN.....	0	0,04	0,03	0,06	2,6	2,2

On ne peut pas en outre incriminer une contamination par les phosphoprotéines (JOHNSON et ALBERT, 1953) puisque leur radioactivité spécifique diminue au fur et à mesure que l'on s'éloigne du moment de l'injection de ^{32}P (HABERS et NEUMANN, 1954).

De plus, des coupes traitées à l'aide de désoxyribonucléase ⁽¹⁾ dépourvue d'activité protéolytique ne donnent plus d'autoradiographies. Ainsi, il est indéniable que le ^{32}P s'incorpore dans l'acide désoxyribonucléique des noyaux des spermatozoïdes.

Nos résultats sont d'ailleurs en accord avec ceux de TAYLOR (1953) et de PLAUT (1954). Ces auteurs, étudiant la formation des grains de pollen ont mis en évidence une incorporation très précise de ^{32}P dans l'acide désoxyribonucléique des noyaux des microsporocytes au stade préleptotène. Enfin, CASPERSSON (1940) a également montré que la teneur en acide désoxyribonucléique des noyaux des spermatozoïdes de Criquet augmente au stade leptotène, puis reste constante par la suite. Si on admet que le ^{32}P s'incorpore surtout dans l'acide désoxyribonucléique, au moment de la synthèse de celui-ci (HOWARD et PELC, 1952), les résultats de CASPERSSON concordent assez bien avec les nôtres.

Il est à remarquer que le renouvellement du ^{32}P incorporé dans ces conditions est très faible puisque, 50 jours après l'injection, les noyaux des spermatozoïdes de la queue de l'épididyme ne semblent pas montrer de diminution de radioactivité. Ceci confirme les résultats de HOWARD et PELC (1951) montrant que le ^{32}P incorporé dans l'acide désoxyribonucléique reste dans le noyau pendant un temps considérable et peut être transmis aux cellules filles. BENDICH (1952) avait d'ailleurs montré à l'aide de ^{14}C que la période de l'acide désoxyribonucléique des cellules du foie était de 50 jours.

(1) Nous remercions vivement M. A. DURAND pour nous avoir aimablement fourni de la désoxyribonucléase.

b) **Influence du ^{32}P sur la spermatogénèse.** — Une autre critique atteint le principe même de cette détermination. Le ^{32}P n'a-t-il pas par lui-même, une action nocive sur la spermatogénèse, entraînant une modification de la vitesse des processus spermatogénétiques?

Plusieurs auteurs ont en effet rapporté que le ^{32}P injecté à des animaux provoquait des dommages considérables aux testicules.

Avec $1\mu\text{C}$ par gramme de poids vif RUSS (1950) a trouvé que la plupart des tubes séminifères de Hamster étaient endommagés et ne renfermaient plus, 30 jours après l'injection, que des cellules de Sertoli, qui, pas plus que le tissu interstitiel, ne paraissaient altérées. Avec $6\mu\text{C}$ par gramme de poids vif la stérilisation, nette après 24 heures, semblait définitive. Enfin la mort survenait inmanquablement dès le 11^e jour avec des doses de $10\mu\text{C}$ par gramme de poids vif.

Chez la Souris, les résultats de WARREN, MACMILLAN et DIXON (1950) sont comparables, bien qu'obtenus avec des doses plus élevées. Injectant $250\mu\text{C}$ par animal, ces auteurs obtiennent un arrêt des multiplications goniales, mais les spermatoctytes et les spermatides semblent se développer normalement dans la plupart des tubes et, vers le 50^e jour, il y a réapparition des multiplications goniales ; la stérilisation n'est donc pas complète. L'action stérilisante du rayonnement β du phosphore radioactif sur la spermatogénèse semble être moins puissante que celle des neutrons (NEARY, MUNSON et MOLE, 1950) mais est absolument comparable à celle des rayons X (BERGONIE et TRIBONDEAU, 1904 *a* et *b* ; REGAUD et BLANC, 1906 ; REGAUD et DUBREUIL, 1908 ; REGAUD, 1910 ; FERROUX, REGAUD et SAMSONOW, 1938 ; HERTWIG, 1938 ; FOGG et COWING, 1952 *a* et *b* et 1953 : SHAVER, 1953 *a* et *b*). Or il est *extrêmement important de noter que SHAVER a montré que la maturation des cellules germinales autres que les spermatogonies se poursuit, après stérilisation aux rayons X, à la vitesse normale.*

Chez le Bélier, nous avons une sensibilité beaucoup plus importante au ^{32}P que celle constatée chez le Hamster et la Souris. En effet, la mort intervient toujours entre la 3^e et la 4^e semaine après l'injection de doses de 1 mC par kilogramme de poids vif, doses 10 fois et 100 fois moins fortes que celles nécessaires pour provoquer la mort chez le Hamster et la Souris. Sur le testicule, les effets observés ont été comparables à ceux déjà rapportés par SHAVER (1953 *a* et *b*) avec les rayons X, mais cela uniquement avec les fortes doses. Avec des doses faibles (1,5 à 3 mC par animal) les effets enregistrés ont été presque nuls (tableau XXXII).

Avec des doses de l'ordre de 1 mC par kilogramme de poids vif, il y a arrêt des multiplications spermatogoniales, mais les spermatoctytes primaires déjà formés dans les 48 heures qui suivent l'injection continuent à se développer normalement. Nous trouvons en effet exactement la même vitesse spermatogénétique avec de fortes doses (autoradiographies) qu'avec de faibles doses (fractionnement biochimique des spermatozoïdes).

De plus les valeurs obtenues pour la durée du cycle spermatogénétique coïncident avec celles calculées à l'aide de la méthode indirecte où nous n'introduisons aucun facteur de trouble.

TABLEAU XXXII

*Influence du ^{32}P sur la spermatogenèse.
Nombre de cellules germinales par section orthogonale
de tube séminifère (10 μ)*

Dose	Temps après l'injection	Spermatocytes I				Spermatides	
		leptotène	début pachytène	fin pachytène	diplotène	Stades 6 -- 7	Stade I
3 mC.....	3 heures	54,0	54,2	69,3	62,1	185,5	193,2
3 mC.....	15 jours	31,9	30,0	34,3	38,8	144,0	201,0
3 mC.....	31 jours	39,9	39,3	43,0	44,6	123,3	166,4
1,5 mC.....	37 jours	62,3	58,8	65,8	67,2	194,9	186,2
50 mC.....	2 jours	54,0	54,8	48,3	57,0	144,5	140,0
50 mC.....	17 jours	4,2	14,2	38,6	57,0	171,1	180,0

En conclusion, nous pouvons donc affirmer que la durée du cycle spermatogénétique chez le Bélier est de 49 jours environ.

D'autre part l'étude faite à l'aide du ^{32}P suggère que, lorsqu'un facteur trouble la spermatogenèse, les cellules qui parviennent à poursuivre leur développement le font à la vitesse normale. Il semble donc que nous soyons en présence d'une véritable constante biologique et il serait important de savoir si, sous l'influence d'autres facteurs externes modifiant l'activité spermatogénétique, la durée du cycle spermatogénétique reste inchangée.

IV. — INFLUENCE DE LA DURÉE D'ÉCLAIREMENT SUR LA SPERMATOGÉNÈSE. — CONSTANCE DE LA DURÉE DU CYCLE SPERMATOGÉNÉTIQUE

Parmi les facteurs externes qui influent sur la spermatogenèse, la durée quotidienne d'éclairement est certainement celui qui s'est révélé le plus spectaculaire et le plus efficace.

Si, en effet, quelques expériences n'ont pas mis en évidence une modification de la spermatogenèse à la suite de changements lumineux (DEMPSEY, MYERS, YOUNG et JENNISON, 1934 ; MAQSOOD et PARSONS, 1954 ; ANTHONY, 1953), de très nombreux travaux ont montré l'influence de la lumière sur les testicules des Oiseaux et des Mammifères.

ROWAN (1925) fut le premier chercheur à étudier rationnellement l'influence de la lumière sur les gonades du junco ; mais il conclut que l'éclairement ne stimulait les fonctions testiculaires qu'indirectement,

une veille prolongée favorisant une augmentation de l'exercice musculaire et du métabolisme. Le mérite revient à BISSONNETTE d'avoir le premier montré, d'une façon indéniable, l'influence spécifique de la lumière sur le mécanisme gonado-stimulant de l'Étourneau d'abord (1931 *a, b*), du Furet ensuite (1932). Il trouva que l'exercice ou la veille ne modifiaient que légèrement la réponse testiculaire à la lumière.

Ces résultats furent confirmés sur de très nombreux animaux (Oiseaux ou Mammifères) et en particulier par MARSHALL et BOWDEN (1934, 1936), chez le Furet, KIRSCHBAUM (1933) et KIRSCHBAUM et RINGOEN (1936) chez le Moineau domestique, BENOIT (1936) chez le Canard, WHITAKER (1940) chez la Souris américaine, LAMOREAUX (1943), PARKER et SPADEN (1943), BONNADONNA et POZZI (1955) chez le Coq, NISCHIKAWA et HORIE (1952) chez l'Étalon.

BAKER et RANSON (1932), BISSONNETTE (1935) constatèrent les uns chez la Souris des champs et l'autre chez le Furet, qu'une diminution de la durée d'exposition à la lumière entraînait une régression de l'activité testiculaire ; de même il a été trouvé que l'obscurité totale provoquait une très forte diminution du poids des testicules chez le Rat (FISKE, 1941 ; MEYER et MEYER, 1944). Certains auteurs ont même remarqué qu'une forte ration lumineuse pouvait suppléer, dans certains cas, une alimentation défectueuse (ALEXANDER et FRAZER, 1952).

Cependant, comme chez les plantes, certains animaux réagissent favorablement à une diminution de la durée d'éclaircissement, tels les Caprins (BISSONNETTE, 1941) ou les Ovins (YEATES, 1949). La production spermatique du Bélier est soumise en effet à des variations saisonnières importantes (MACKENZIE et BERLINER, 1937 ; GREEN, 1940 ; CHANG, 1941 ; GUNN, SANDERS et GRANGER, 1942 ; PHILLIPS, SCHOTT, EATON et SIMMONS, 1943 ; BOGART et MAYER, 1946 ; STARKES, 1949 ; VOLCANI, 1953 ; HAFEZ, BADRELDIN et DARWISH, 1955) dont la période défavorable se situe au printemps ou en été. Nous avons nous-mêmes constaté une diminution importante de l'efficacité de la spermatogenèse chez les Béliers Ile-de-France que nous avons utilisés de mars à juin, variations que nous rappelons dans le tableau XXXIII.

TABLEAU XXXIII

Influence des variations saisonnières sur l'activité spermatogénétique des Béliers Ile-de-France.

Saison	Poids d'un testicule (g)	Nombre testiculaire (10 ⁶)	Coefficient testiculaire (10 ⁸ / g)	Réserves de la queue de l'épididyme (10 ⁹)	Nombre de données
Sept. - Déc. (Inclus)	223 ± 11	237 ± 14	1,05 ± 0,04	63,1 ± 5,1	36
Mars - Juin (Inclus)	243 ± 15 P = 0,27	196 ± 15 P = 0,05	0,80 ± 0,04 P < 0,01	39,5 ± 5,9 P < 0,01	23

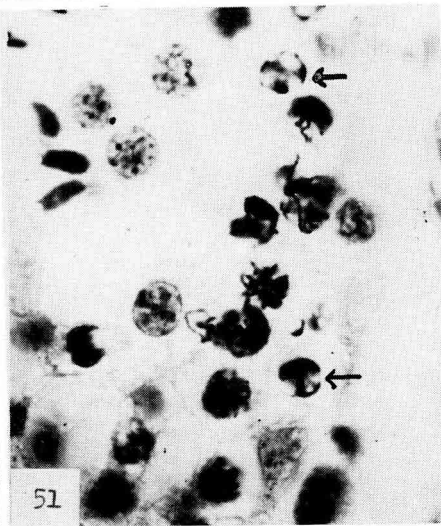
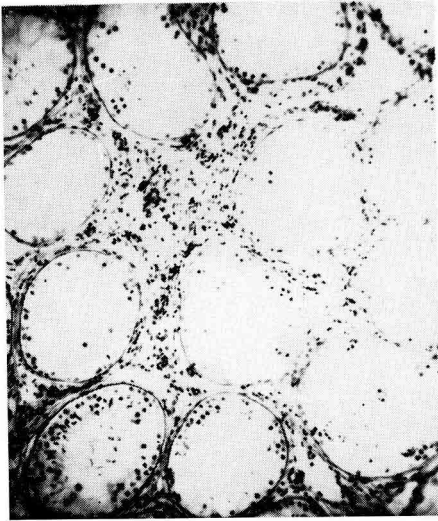


FIG. 48. — Tubes séminifères de Bélier soumis à des jours courts (8 heures 10) ($\times 70$).

FIG. 49. — Tubes séminifères de Bélier soumis à des jours longs (16 heures) ($\times 70$).

FIG. 50. — Tubes séminifères de Bélier soumis à une action prolongée des longs éclaircements (1 mois, 16 heures) ($\times 70$).

FIG. 51. — Pycnose des noyaux des spermatocytes de 1^{er} ordre dans un tube séminifère de Bélier soumis à des jours longs (stade 4) ($\times 1150$).

On peut donc se demander si, pour cet animal, le facteur de diminution d'efficacité spermatogénétique n'est pas l'augmentation de la longueur du jour au printemps. YEATES (1949), premier auteur à émettre cette hypothèse, a effectivement obtenu une amélioration de la qualité et de la quantité des spermatozoïdes récoltés chez 3 Béliers soumis à des éclaircissements progressivement décroissants. De même, MOULE (1950) a décrit une amélioration de la libido chez des béliers Mérinos australiens mis à l'obscurité pendant une partie de l'après-midi. Mais l'effet inhibiteur d'une photopériode longue a été démontré d'une façon indiscutable par ORTAVANT et THIBAUT (1954, 1956 *a* et *b*) : des Béliers de même développement corporel, recevant la même alimentation, mais soumis à des régimes lumineux dissemblables, possèdent des différences d'activité spermatogénétique très nettes (tableau XXXIV).

TABLEAU XXXIV

Influence de la durée d'éclaircissement sur la production de spermatozoïdes de Béliers Ile-de-France (ORTAVANT et THIBAUT, 1956 a).

Mode d'éclaircissement	Poids moyen de la carcasse (kg.)	Poids moyen d'un testicule (g.)	Nombre testiculaire (10^9 spermatozoïdes)	Réserves épидидymaires 10^9 spz (1 épидидyme)	Nombre de Béliers
(Jours courts 8 h 10)	49,4 ± 1,8	285,3 ± 8,8	24,8 ± 0,8	62,5 ± 5,0	18
(Jours longs 16 h 08)	47,5 ± 1,4	224,6 ± 6,6	17,7 ± 0,7	48,1 ± 2,9	18

Le poids des testicules, les réserves spermatiques, sont beaucoup plus grands chez les animaux qui ont été soumis à une faible durée quotidienne d'éclaircissement.

L'évolution des réserves spermatiques suit d'ailleurs d'une façon très précise les variations de la durée d'éclaircissement. Lorsque celle-ci augmente, les réserves spermatiques épидидymaires diminuent et inversement. Il est évident d'ailleurs que les variations de ces réserves spermatiques s'effectuent avec un certain décalage nécessité comme nous l'avons vu précédemment, par l'accomplissement des processus spermatogénétiques et le transfert des spermatozoïdes le long du canal épидидymaire (tableau XXXV et graphique de la fig. 47).

L'analyse histologique montre que ces effets nocifs de l'augmentation de la durée d'éclaircissement sur la production spermatique du Bélier prennent naissance par la dégénérescence d'un certain nombre de cellules germinales, dégénérescence qui affecte au total plus de 40 p. 100 de celles-ci. C'est ainsi qu'une spermatogonie A au lieu de produire 64 spermatides, n'en donne plus qu'environ 40 lorsque le Bélier a été soumis

TABLEAU XXXV

Évolution des réserves spermatiques épидидymaires en fonction de la durée quotidienne d'éclairément (ORTAVANT et THIBAUT, 1956 a).

Date	Durée d'éclairément		Réserves épидидymaires (10 ⁹ spz)		Nombre d'animaux dans chaque lot
	Lot I	Lot II	Lot I	Lot II	
7-15/12/53.....	8 h 10 mn	8 h 10 mn	64,2	64,2	3
3-5/2/54.....	9 h 35 mn	12 h 40 mn	73,6	53,9	3
22-25/3/54.....	10 h 35 mn	14 h 30 mn	51,2	41,6	3
17-23/3/54.....	12 h 05 mn	16 h 08 mn	45,0	34,2	3
23-30/4/54.....	14 h 20 mn	13 h 40 mn	41,7	25,5	3
18-25/6/54.....	16 h 08 mn	8 h 10 mn	36,9	63,9	3

à des jours longs. Les stades critiques où se manifeste cette diminution d'efficacité des processus spermatogénétiques sont la production des spermatogonies intermédiaires, la transformation des spermatocytes de pre-

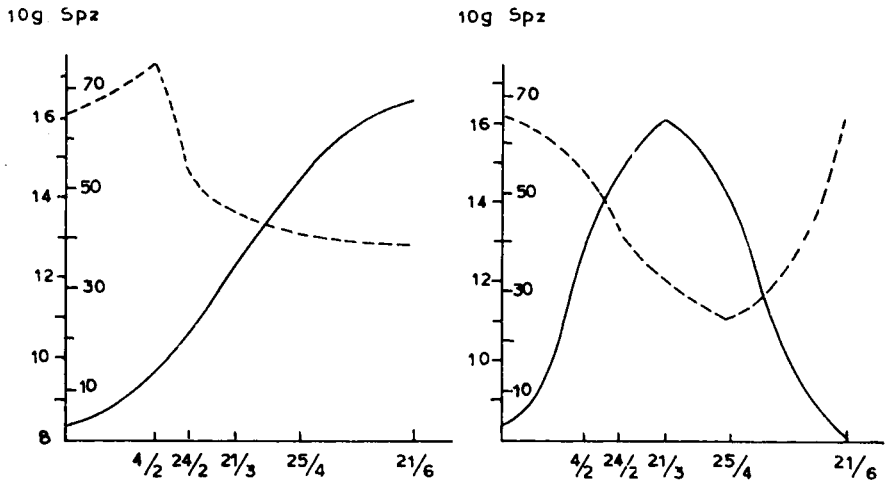


FIG. 47. — Influence de la durée d'éclairément sur les réserves spermatiques du Bélier. (ORTAVANT et THIBAUT, 1956 a).
 — durée quotidienne d'éclairément
 ---- réserves spermatiques

mier ordre du stade zygotène au stade pachytène et enfin les divisions méiotiques (ORTAVANT, 1956 b). Les résultats sont représentés dans le tableau XXXVI et dans les figures 48 à 51.

Ainsi, il est certain que l'augmentation de la durée quotidienne d'éclairément affecte très fortement la spermatogénèse chez le Bélier.

Il est intéressant, donc, d'examiner si, dans ce cas, la durée du cycle spermatogénétique est troublée ou non. Nous constatons que, contrairement à ce qu'on pourrait penser, les processus spermatogénétiques ne subissent aucun ralentissement pour les cellules qui franchissent les stades critiques

TABLEAU XXXVI

Influence de la durée quotidienne d'éclairément sur l'épithélium séminifère de Béliers : nombre de cellules germinales par coupe transversale de tube séminifère (10 μ) (ORTAVANT 1956 b).

Cellules germinales	Béliers à jours courts		Béliers à jours longs		Diminution (%)
	Nombre de cellules par tube	Nbre de tubes	Nombre de cellules par tube	Nbre de tubes	
Spermatogonies A	2,14 \pm 0,06	735	1,90 \pm 0,06	340	11,2 \pm 5,6
Spermatogonies In.	5,55 \pm 0,13	169	4,27 \pm 0,18	60	23,1 \pm 5,5
Spermatogonies B 2	18,69 \pm 0,52	97	14,02 \pm 0,44	84	24,9 \pm 5,1
Spermatocytes I (leptotène).	37,74 \pm 0,92	121	28,18 \pm 0,96	71	25,3 \pm 4,9
Spermatocytes I (zygotène).	35,87 \pm 0,46	474	27,65 \pm 0,47	418	22,9 \pm 2,6
Spermatocytes I (pachytène).	39,05 \pm 0,76	155	24,85 \pm 0,98	64	36,3 \pm 4,4
Spermatocytes I (diplotène).	37,48 \pm 1,04	110	25,20 \pm 0,89	71	32,7 \pm 5,1
Spermatides	159,6 \pm 7,5	28	85,5 \pm 4,7	48	43,5 \pm 7,6
Spermatides	142,7 \pm 4,5	47	76,7 \pm 5,2	53	43,7 \pm 6,7

que nous avons indiqués. En effet, chez des animaux ayant reçu une injection de ^{32}P , les spermatozoïdes à noyau radioactif arrivent en même temps dans la tête de l'épididyme, quel que soit le mode d'éclairément (ORTAVANT, 1956 b) (tableau XXXVII).

TABLEAU XXXVII

Apparition des spermatozoïdes à acide désoxyribonucléique radioactif dans la tête de l'épididyme (ORTAVANT, 1956 b).

Mode d'éclairément	Jours après l'injection	Coups/min. /10 γ Phosphore		
		Tête épидидyme		Queue épидидyme
		proximale	distale	
Jours courts	29 ^e	0	0	0
	31 ^e	0	0	0
	31 ^e	19	9	0
	32 ^e	24	115	0
Jours longs	29 ^e	0	0	0
	31 ^e	0	0	0
	31 ^e	13	0	0
	32 ^e	61	30	0

La durée relative d'éclairement joue donc un rôle essentiel dans l'activité testiculaire du Bélier : la production spermatogénétique est significativement réduite quand l'animal est placé en photopériode longue.

Diagramme du cycle spermatogénétique

du Bélier à jours courts

du Bélier à jours longs

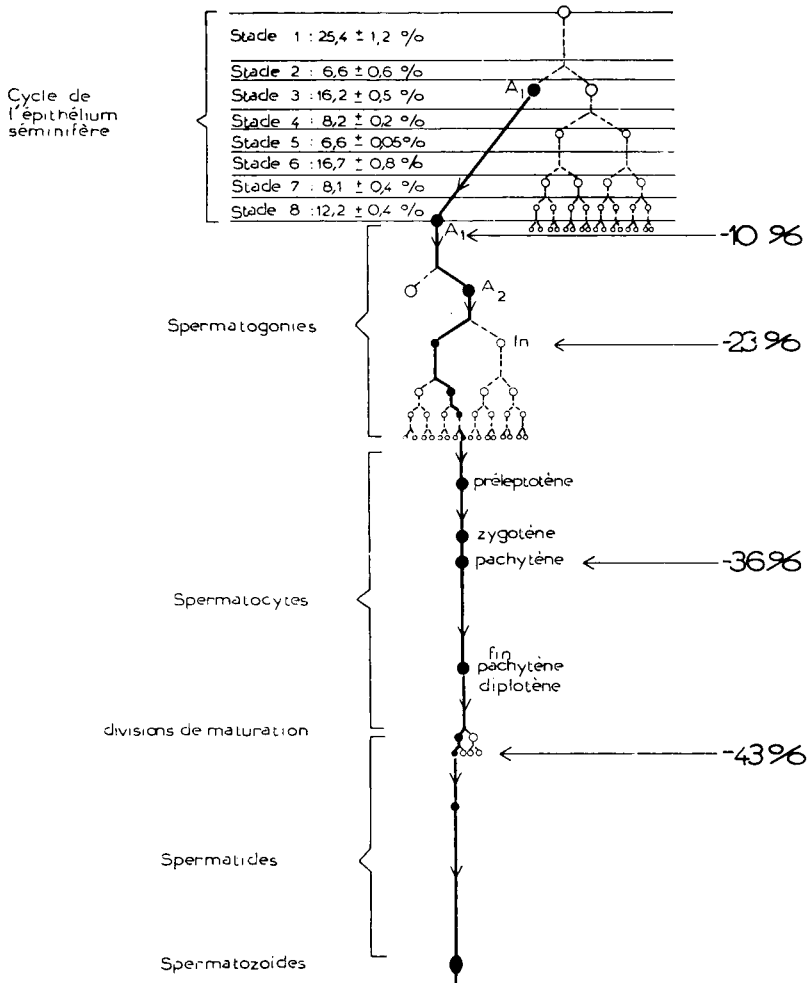


FIG. 52. — Influence de la durée d'éclairement sur l'épithélium séminifère.

Mais, bien que des cellules, qui auraient normalement dû donner des spermatozoïdes, dégèrent à certains stades critiques, celles qui poursuivent une évolution complète effectuent celle-ci à une vitesse absolument normale.

Ainsi les facteurs qui diminuent la production testiculaire : rayons X, rayonnement du ^{32}P , action des éclaircissements longs, sont sans effet sur la vitesse de déroulement de chacune des étapes de la spermatogenèse. On peut donc *considérer la durée du cycle spermatogénétique comme une constante biologique, l'une des plus rigides qui soit, puisqu'elle ne semble pas connaître de variations individuelles.*

CONCLUSIONS DE LA DEUXIÈME PARTIE

La rigidité avec laquelle se déroule le cycle de l'épithélium séminifère nous a conduit à l'idée de constance de la durée de chacun des processus spermatogénétiques, donc de la durée totale du cycle spermatogénétique. Chez le Bélier, aucune estimation de cette durée n'ayant été publiée, nous avons donc recherché, par des méthodes directes ou indirectes, à la déterminer.

1° La connaissance de la production, par unité de temps, d'une catégorie de cellules germinales, dont on connaît les proportions par rapport à l'ensemble des autres cellules germinales, permet de déterminer, par un raisonnement simple, la durée du cycle spermatogénétique.

La détermination de la production quotidienne de spermatozoïdes à l'aide de collectes de sperme nécessite une connaissance exacte des réserves épидидymaires ($80,36 \pm 6,41 \cdot 10^9$ spermatozoïdes par épидидyme en saison sexuelle). En effet, des collectes fréquentes de sperme entraînent une diminution des réserves spermatiques de la queue de l'épидидyme (30 p. 100 dans nos conditions expérimentales) : la quantité totale de spermatozoïdes récoltés en un temps donné est donc supérieure à la production réelle pendant le même temps. Tenant compte de ce fait, nous avons pu calculer qu'un testicule de Bélier moyen produit $2,60 \cdot 10^9$ spermatozoïdes par jour. Sachant que la quantité totale de spermatides à noyau allongé est égale à $20,6 \cdot 10^9$ par testicule, on peut en déduire que cette fraction de la spermiogenèse se déroule en 7,9 jours. Il est alors facile de calculer que la durée totale du cycle spermatogénétique est égale à 47,2 jours. Malheureusement, cette méthode fait intervenir trop de variables pour que l'on puisse être assuré de sa précision. Il est donc nécessaire de confirmer ce résultat.

2° En nous basant sur des recherches relatives à la synthèse de l'acide désoxyribonucléique dans les noyaux des cellules germinales, nous avons pu constater que l'injection de ^{32}P à des Béliers permettait de marquer électivement les noyaux des spermatocytes au stade préleptotène : aucun noyau radioactif postérieur à ce stade n'est détectable 24 heures après l'injection. Il y a constitution d'un véritable front de radioactivité : 4 jours après l'injection, ce front de radioactivité englobe les spermatocytes

au stade zygotène, puis les spermatocytes au stade pachytène (11 jours), et les jeunes spermatides (17 jours). Les spermatozoïdes radioactifs ne sont libérés dans la lumière des tubes séminifères que 29-30 jours après l'injection de ^{32}P . Nous avons ainsi pu calculer que la durée totale du cycle spermatogénétique est égale à 49 jours, chiffre très voisin de celui obtenu à l'aide de la première méthode.

3° Ayant trouvé que l'allongement de la durée d'éclairement provoque une diminution importante de l'activité spermatogénétique chez le Bélier, nous avons pu, en utilisant le ^{32}P sur des Béliers soumis à des conditions expérimentales d'éclairement très différentes, constater que la durée du cycle spermatogénétique ne variait pas, même dans le cas d'une dégénérescence cellulaire intense.

Cette constance dans les résultats, quelle que soit la méthode employée, nous permet de conclure que la durée du cycle spermatogénétique est une constante biologique, l'une des plus invariables qui soit, puisque ni l'action néfaste du ^{32}P , ni l'allongement de la durée journalière d'éclairement, ne la perturbent.

La durée à laquelle nous arrivons pour le Bélier est beaucoup plus longue que celles généralement admises pour d'autres Mammifères. On peut cependant penser que les méthodes qui furent employées ne sont pas exemptes de critiques : chez le Rat, en effet, les estimations varient de 16 à 27 jours selon les auteurs, alors que l'organisation de l'épithélium séminifère est aussi précise et aussi rigide que chez le Bélier.

La durée de la spermatogenèse étant connue et fixe, il en résulte d'importantes possibilités d'expérimentation dans l'étude des facteurs externes et des méthodes d'élevage sur la production spermatogénétique des mâles domestiques.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABERCROMBIE (M.). — Estimation of nuclear population from microtome sections. *Anat. Rec.*, **94**, 238-248, 1946.
- ALEXANDER (D. P.), FRAZER (J. F. D.). — Some aspects of male fertility in the rodent. *Proceed. Soc. Study Fert.*, **5**, 55, 1953.
- ALLEN (E.). — Studies on cell division in the albino Rat. III. Spermatogenesis : the origin on the first spermatocytes and the organisation of the chromosomes, including the accessory. *J. Morph.*, **31**, 133-174, 1918.
- ALLEN (R. J. L.). — The estimation of phosphorus. *Bioch. J.*, **34**, 858-865, 1940.
- ALMQUIST (J. O.), HALE (E. B.). — An approach to the measurement of sexual behaviour and semen production of dairy Bulls. *IIIrd Int. Cong. Phys. Path. Anim. Reprod. and Art. Ins.* (Cambridge), plenary papers, 50-59, 1956.
- ANDERSON (J.). — The semen of animals and its use for artificial insemination. Edinburgh : *Imperial Bureau of Anim. Genetics*, 1 vol. 151 pp., 1945.

- ANTHONY (A.). — Seasonal reproductive cycle in the normal and experimentally treated male prairie Dog, *Cynomys ludovicianus*. *J. Morph.*, **93**, 361-369, 1953.
- ASDELI (S. A.), SALISBURY (G. W.). — The rate at which spermatogenesis occurs in the Rabbit. *Anat. Rec.*, **80**, 145-153, 1941.
- ATKINSON (W. B.). — Differentiation of nucleic acids and acid mucopolysaccharides in histologic sections by selective extraction with acids. *Science*, **116**, 303-304, 1952.
- AUSTIN (C. R.), SAPSFORD (C. S.). — The development of the Rat spermatid. *J. Roy. Micr. Soc.*, **71**, 397-406, 1951.
- BAKER (J. R.), RANSON (R. M.). — Factors affecting the breeding of the field Mouse (*Microtus agrestis*). I. Light. *Proc. Roy. Soc.*, London B, **110**, 313-322, 1932.
- BANGS (C. L.), UNDERWOOD (E. J.). — A comparison of methods of estimating sperm concentration in Ram's semen. *Aust. Veter. J.*, **24**, 89-93, 1948.
- BATELLI (F.). — Une méthode pour obtenir l'émission complète du liquide des vésicules séminales chez le Cobaye. *C. R. Soc. Phys. Hist. Nat.*, Genève, **39**, 73, 1922.
- BENDA (C.). — Untersuchungen über den Bau des funktionierenden Samenkanälchens einiger Säugetiere und Folgerungen für Spermatogenese dieser Werbelthierklasse. *Arch. Mikr. Anat. Entwickl.*, **30**, 49-110, 1887.
- BENDA (C.). — Neue Mittheilungen über die Entwicklung der Genitaldrüsen und über die Metamorphose der Samenzellen. *Arch. Anat. Physiol. Phys. Abth.*, 549-552, 1891.
- BENDICH (A.). — Studies on the metabolism of the nucleic acids. *Exptl. Cell Res.*, *Supp.*, **2**, 182-199, 1952.
- BENGTSSON (L. P.). — Spermaresorption hos kaniner Ett preliminar meddelande. *Kgl. Fysiogr. Sällsk. Lund. Forhdlg.*, **19**, 1-3, 1949.
- BENHAM (T. A.), ENDERS (R. K.). — An improved stimulator for obtaining semen from small Mammals. *N. Amer. Veter.*, **22**, 300-301, 1941.
- BENOIT (J.). — Recherches anatomiques, cytologiques et histophysiologiques sur les voies excrétrices du testicule chez les Mammifères. *Trav. Inst. Histol.*, Strasbourg, 232 pp., 1925.
- BENOIT (J.). — Facteurs externes et internes de l'activité sexuelle. I. Stimulation par la lumière de l'activité sexuelle chez le Canard et la Cane domestique. *Bull. Biol.*, **70**, 487-533, 1936.
- BERGONIE (J.), TRIBONDEAU (L.). — Action des rayons X sur le testicule du Rat blanc. *C. R. Soc. Biol.*, **56** (2), 400-402, 1904 a.
- BERGONIE (J.), TRIBONDEAU (L.). — Action des rayons X sur le testicule du Rat blanc. *C. R. Soc. Biol.*, **56** (2), 592-595, 1904 b.
- BIRILLO (I. M.), PUHALSKII (L. H.). — Problèmes de conservation prolongée du sperme de Taureau et de Bélier. *Probl. Životn.*, **10**, 24-40, 1936. (*Anim. Breed. Abst.*, **5**, 219-220, 1937).
- BISHOP (D. W.). — The metabolic machinery of sperm activity. Dans « Studies on testis and ovary, eggs and sperm ». E. T. Engle, **95**, 122, 1952.
- BISHOP (D. W.), WEINSTOCK (I.). — Uptake of radioactive phosphorus by Bull spermatozoa. *Anat. Rec.*, **101**, 81, 1948.
- BISSONNETTE (T. H.). — Studies on the sexual cycle in Birds. IV. Experimental modification of the sexual cycle in male of the european Starling (*Sturnus vulgaris*) by changes in the daily period of illumination and muscular work. *J. Exp. Zool.*, **58**, 281-314, 1931 a.
- BISSONNETTE (T. H.). — Studies on the sexual cycle in Birds. V. Effects of light of different intensities upon the testis activity of the european Starling (*Sturnus vulgaris*). *Physiol. Zool.*, **4**, 542-574, 1931 b.
- BISSONNETTE (T. H.). — Modification of Mammalian sexual cycles reactions of ferrets of both sexes to electric light added after dark in November and December. *Proc. Roy. Soc.*, London B, **110**, 322-366, 1932.

- BISSONNETTE (T. H.). — Modification of Mammalian sexual cycles. III. Reversal of the cycle in male Ferrets (*Putorius vulgaris*) by increasing periods of exposure to light between October 2d and March 30th. *J. Exp. Zool.*, **71**, 341-367, 1935.
- BISSONNETTE (T. H.). — Experimental modification of breeding cycle in Goats. *Physiol. Zool.*, **14**, 379-383, 1941.
- BISSONNETTE (T. H.), WADLUND (A. P. R.). — Spermatogenesis in *Sturnus vulgaris*: refractory period and acceleration in relation to wave length and rate of increase of light ration. *J. Morph.*, **52**, 403-427, 1931.
- BLACKSHAW (A. W.), EMMENS (C. W.). — The interaction of pH, osmotic pressure and electrolyte concentration on the motility of Ram, Bull and Human spermatozoa. *J. Physiol.*, **114**, 16-27, 1951.
- BOGART (R.), MAYER (D. T.). — Environmental temperature and thyroid gland involvement in lowered fertility of rams. *Mo. Agric. Exp. Stat. Res. Bull.*, **402**, 43 pp, 1946.
- BONADONNA (T.). — Il metodo dell elettroiaculazione negli Ovini e nei Caprini (Prima nota). *Fec. art. Anim. domest.*, **1**, 70-79, 1938.
- BONADONNA (T.). — Nozioni di tecnica della fecondazione artificiale degli animali. I. — Istituto Editor Cisalpino. Milano, p. 315-333, 1948.
- BONADONNA (T.), POZZI (G. C.). — Osservazioni sull' azione del fattore luce nei riguardi della produzione spermatica nel « *Gallus gallus* ». *Zootec. Veter.*, **10**, 43-61, 1955.
- BORDET. — Electroéjaculation chez le Cobaye. — *Thèse Doct. Méd. Vét.* (Toulouse), 1941.
- BOYD (G. A.). — Autoradiography in biology and medicine. *Academic Press*, N. Y., 339 pp., 1955.
- BOYD (G. A.), LEVI (H.). — Carbon 14 β -track autoradiography. *Science*, **111**, 68-69, 1950.
- BRADY (D. E.), GILDOW (R. M.). — Characteristics of Ram semen as influenced by the method of collection. *Proc. Amer. Soc. Anim. Prod.*, 32nd Ann. Meet., 250-254, 1939.
- BRANCA (A.). — Les canalicules testiculaires et la spermatogenèse de l'Homme. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, **62**, 53-252, 1924.
- BROCHART (M.). — Augmentation de la durée de conservation du sperme de Taureau par dilution progressive en milieu hypotonique. *Rec. Med. Veter.*, **127**, 153-160, 1951.
- BROWN (H. H.). — On spermatogenesis in the Rat. *Quart. J. Micr. Sci.*, **25**, 343-370, 1885.
- BUCHMAN (E. G.). — O morfologii epididimisa. *Dokl. Akad. Seljskhoz Nauk.*, **516**, 31-36, 1939. (*Anim. Breed. Abst.*, **8**, 140).
- CASPERSSON (T.). — Die eiweiss Verteilung in der Strukturen des Zellkerns. *Chromosoma*, **1**, 562-604, 1940.
- CASPERSSON (T.). — Nükleinsäureketten und Genvermehrung. *Chromosoma*, **1**, 605-619, 1940.
- CHALLICE (C. E.). — Electron microscope studies of spermiogenesis in some Rodents. *J. Roy. Micr. Soc.*, **73**, 115-127, 1953.
- CHANG (M. C.). — A study of the physiology of Ram spermatozoa. *Thesis Ph. D. School Agric. Univ., Cambridge*, 1941 (Communication personnelle).
- CHANG (M. C.). — The sperm production of adult Rams in relation to frequency of semen collection. *J. Agric. Sci.*, **35**, 243-246, 1945.
- CLELAND (K. W.). — The spermatogenic cycle of the Guinea Pig. *Austr. J. Sci. Res.*, B, **4**, 344-369, 1951.
- CLERMONT (Y.). — Histology of the seminiferous epithelium of the Rat, Hamster and Monkey. *Doctorate Thesis*. Mc Gill Univ., Montreal (Canada), 1953.
- CLERMONT (Y.). — Cycle de l'épithélium séminal et mode de renouvellement des spermatogonies chez le Hamster. *Rev. Canad. Biol.*, **13**, 208-245, 1954.

- CLERMONT (Y.), CLEGG (R. E.), LEBLOND (C. P.). — Presence of carbohydrates in the acrosome of the Guinea Pig spermatozoon. *Exptl. Cell. Res.*, **8**, 453-458, 1955.
- CLERMONT (Y.), LEBLOND (C. P.). — Rôle des polysaccharides dans la formation et le sort des spermatozoïdes. *Ext. Annales Acfas*, **16**, 103-105, 1950.
- CLERMONT (Y.), LEBLOND (C. P.). — Renewal of spermatogonia in the Rat. *Amer. J. Anat.*, **93**, 475-502, 1953.
- CLERMONT (Y.), LEBLOND (C. P.). — Spermiogenesis of Man, Monkey, Ram and other Mammals as shown by the « periodic acid schiff » technique. *Amer. J. Anat.*, **96**, 220-253, 1955.
- CLERMONT (Y.), LEBLOND (C. P.), EINBERG (cité par CLERMONT Y. et LEBLOND (C. P.)). *Amer. J. Anat.*, **96**, 229-253, 1955.
- COLLERY (L.). — The electrical production of semen in the Guinea Pig and the characters of the ejaculate. *Proc. R. Irish. Acad.*, B, **50**, 1-14, 1944.
- COMSTOCK (R. E.), GREEN (W. W.), WINTERS (L. M.), NORDSKOG (A. W.). — Studies of semen and semen production. *Tech. Bull. Minn. Agric. Exp. Sta.*, **162**, 55 pp., 1943.
- COX (C. P.), MELROSE (D. R.). — The calibration of a photoelectric absorptiometer for the rapid estimation of counts of spermatozoa in Bull semen. *J. Agric. Sci.*, **43**, 375-379, 1953.
- CROSSMON (G.). — The isolation of muscle nuclei. *Science*, **85**, 250, 1937.
- CURTIS (G. M.). — The morphology of the Mammalian seminiferous tubule. *Amer. J. Anat.*, **24**, 339-394, 1918.
- DALED (H. J.). — Étude cytochimique sur l'évolution de l'acide ribonucléique dans la spermatogenèse du Rat. *Arch. Anat. Micr. Morph. Exp.*, **40**, 183-194, 1951.
- DALLAM (R. D.), THOMAS (L. E.). — Chemical studies on Mammalian sperm. *Biochim. Biophys. Acta*, **11**, 79-89, 1953.
- DAIZIEL (C. K.), PHILLIPS (C. L.). — Electric ejaculation. Determination of optimum electric shock to produce ejaculation in Chinchillas and Guinea Pigs. *Amer. J. Veter. Res.*, **9**, 225-232, 1948.
- DAOUST (R.), CLERMONT (Y.). — Distribution of nucleic acids in germ cells during the cycle of the seminiferous epithelium in the Rat. *Amer. J. Anat.*, **96**, 255-283, 1955.
- DAUZIER (L.), MESNIL DU BUISSON (F. DU), GROS (D.), ORTAVANT (R.), THIBAUT (C.). — Utilisation d'une pâte soluble à l'eau froide (« Marsolub ») pour la lubrification des vagins artificiels et des speculums. *Elev. Insém.*, **11**, 12-13, 1952.
- DAVIDSON (J. N.), FRAZER (S. C.), HUTSCHINSON (W. C.). — Phosphorus compounds in the cell. I. — Protein bound phosphorus fractions studied with the aid of radioactive phosphorus. *Bioch. J.*, **49**, 311-321, 1951.
- DAVIDSON (J. N.), SMELLIE (R. M. S.). — Phosphorus compound in the cell. III. — The incorporation of radioactive phosphorus with the ribonucleotide fraction of liver tissue. *Bioch. J.*, **52**, 599-606, 1952.
- DEMPSEY (E. W.), MYERS (H. I.), YOUNG (W. C.), JENNISON (D. B.). — Absence of light and the reproductive cycle in the Guinea Pig. *Amer. J. Physiol.*, **109**, 307-311, 1934.
- DENAMUR (R.), SIMONNET (H.). — Quelques aspects du mécanisme physiologique de l'érection et de l'éjaculation. *Rec. Méd. Véter. Alfort.*, **126**, 577-594, 1950.
- DONIACH (I.), PELC (S. R.). — Autoradiograph technique. *Brit. J. Radiol.*, **23**, 184-192, 1950.
- DONIACH (I.), HOWARD (A.), PELC (S. R.). — Autoradiography. *Progr. in Biophysics and biophysical Chem.*, **3**, 1-26., 1953.

- DOUNCE (A. L.). — Enzyme studies on isolated cell nuclei of Rat liver. *J. Biol. Chem.*, **147**, 685-698, 1943 a.
- DOUNCE (A. L.). — Further studies on isolated cell nuclei of normal Rat liver. *J. Biol. Chem.*, **151**, 221-233, 1943 b.
- DOUNCE (A. L.). — The desoxyribonucleic acid content of isolated nuclei of tumor cells. *J. Biol. Chem.*, **151**, 235-240, 1943 c.
- DRASHER (M. L.). — A criticism of the indiscriminate use of the Schmidt-Thannhauser method for the fractionation of nucleic acids in biological material. *Science*, **118**, 181-182, 1953.
- DUESBERG (J.). — La spermiogenèse chez le Rat. *Arch. Zellforsch.*, **2**, 137-180, 1908.
- DUFFEE (F. W.). — An electrical method for collecting semen from fur bearing animals. *Agric. Engng.*, **20**, 349-350. (Saint-Joseph Mich.), 1939. (*Anim. Breed. Abst.*, **9**, 242-243).
- DURFEE (T.), LERNER (M. W.), KAPLAN (N.). — The artificial production of seminal ejaculation. *Anat. Rec.*, **76**, 65-68, 1940.
- DZIUK (P. J.), GRAHAM (E. F.). — Application of the electroejaculation technique to the Bull. *J. Dairy Sci.*, **36**, 598 (Abstract), 1953.
- DZIUK (P. J.), GRAHAM (E. F.), PETERSEN (W. E.). — The technique of electroejaculation and its use in dairy Bulls. *J. Dairy Sci.*, **37**, 1035-1041, 1954.
- DZIUK (P. J.), GRAHAM (E. F.), DONKER (J. D.), MARION (G. B.), PETERSEN (W. E.). — Some observations in collection of semen from Bulls, Goats, Boars and Rams by electrical stimulation. *Veter. Med.*, **49**, 455-458, 1954.
- EBNER (V. von). — Untersuchung über den Bau der Samenköhälchen und die entwickel der Spermatozoiden bei den Säugetieren und beim Menschen. *Rolle's Unters. Inst. f. Physio. Histol. in graz*, p. 200, 1871 (cité par RENSON, 1882).
- EBNER (V. von). — Zur Spermatogenese bei den Säugetieren. *Arch. Mikr. Anat.*, **31**, 236-292, 1888.
- EBNER (V. von). — Die Geschlechtsorgane-A. Kölliker's Handbuch der Gewebelehre des Menschen., Vol. 3, 6th Ed. Leipzig, 1902 (cité par ROOSERUNGE, 1951).
- EDWARDS (J.). — The effect of unilateral castration on spermatogenesis. *Proc. Roy. Soc., London B*, **128**, 407-421, 1940.
- EGRON. — Sur quelques résultats pratiques de l'électroéjaculation. *Elev. Insém.*, **13**, 19-21, 1952.
- EIN (J. O.), ROSS (M. H.). — Nucleic acids and the Feulgen reaction. *Anat. Rec.*, **104**, 103-123, 1949.
- EMIK (L. O.), SIDWELL (G. M.). — Factors affecting the estimation of concentration of sperm in Ram's semen by the photoelectrometric method. *J. Anim. Sci.*, **6**, 467-475, 1947.
- ERICKSON (R. O.), SAX (K. B.), OGUR (M.). — Perchloric acid in the cytochemistry of pentose nucleic acid. *Science*, **110**, 472-473, 1949.
- ERRERA (M.). — Étude photochimique de l'acide désoxyribonucléique. Mesures énergétiques. *Biochim. Biophys. Acta*, **8**, 30-37, 1952.
- ESDANIAN (B. A.). — Développement des spermatogonies à partir de la substance vivante (en russe). *Ark. Anat. Gistol. Embryol. (Moscou)*, **30** (6), 51-57, 1953.
- FARAGGI (H.). — Détection des éléments radioactifs par la technique photographique. — Autoradiographie. — *Comm. En. Atom.*, France, 33 p., 1952.
- FERRIS (L. P.), KING (B. G.), SPENCE (P. W.), WILLIAMS (H. B.). — Effect of electric shock on the heart. *Electric Engin.*, **55**, 496-515, 1936.
- FERROUX (R.), REGAUD (C.), SAMSONOW (N.). — Effets des rayons de roentgen administrés sans fractionnement de la dose sur les testicules du Rat, au point de vue de la stérilisation de l'épithélium séminal. *C. R. Soc. Biol.*, **128**, 170-173, 1938.

- FISKE (V. M.). — Effect of light on sexual maturation, estrous cycles and anterior pituitary of the Rat. *Endocrinology*, **29**, 187-196, 1941.
- FLORU (E.). — Longueur du canal épидidymaire chez l'Homme. *Bull. Acad. Roum. Section Sci.*, **28**, 482-487, 1946.
- FOGG (L. C.), COWING (R. F.). — Post irradiation studies on Mammalian testes. Effect of hourly intervals for first 24 hours. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, **79**, 88-92, 1952 a.
- FOGG (L. C.), COWING (R. F.). — Effect of direct X-irradiation on Mammalian testicles. *Exptl. Cell. Res.*, **3**, 19-32, 1952 b.
- FOGG (L. C.), COWING (R. F.). — Cytologic changes in the spermatogonial nuclei correlated with increased radioresistance. *Exptl. Cell. Res.*, **4**, 107-115, 1953.
- GATENBY (J. B.), WOODGER (J. H.). — The cytoplasmic inclusions of the germ cells. IX. On the origin of the Golgi apparatus on the middle-piece of the ripe sperm of Cavia, and the development of the acrosome. *Quart. J. Micr. Sci.*, **65**, 265-291, 1921.
- GHETTE (U.). — Präparation und Läuge des ductus epididymidis beim Pferd und Schwein. *Anat. Anz.*, **87**, 369-374, 1939 (*Anim. Breed. Abst.*, **3**, 95-96).
- GLADCINOVA (E. F.). — Influence des chutes de températures marquées sur la survie des spermatozoïdes (en russe). *Usp. Zootch., Nauk.*, **4**, 56-64, 1937 (*Anim. Breed. Abst.*, **7**, 373).
- GLUCKSMANN (A.), HOWARD (A.), PELC (S. R.). — Incorporation of ³⁵S-DL-methionine in Mouse tissues as indicated by autoradiographs. I. Testis, epididymis and seminal vesicle. *J. Anat. (G. B.)*, **89**, 13-18, 1955.
- GRASSE (P. P.), CARASSO (N.), FAVARD (P.). — Les dictyosomes (appareil de Golgi) et leur ultra-structure. *C. R. Acad. Sci.*, **241**, 1243-1245, 1955 a.
- GRASSE (P. P.), CARASSO (N.), FAVARD (P.). — L'ultra-structure de la spermatide de l'Escargot (*Helix pomatia*, L.) : chromosomes, enveloppes nucléaires, centrosome. *C. R. Acad. Sci.*, **241**, 1430-1432, 1955 b.
- GREEN (W. W.). — Seasonal trends of sperm cells type in Sheep. *Proc. Amer. Soc. Anim. Prod.*, 33rd Ann. Meet., 207-210, 1940.
- GRESSION (R. A. R.). — A study of the cytoplasmic inclusions during the spermatogenesis of the Mouse. *Proc. Roy. Soc., Edin. B*, **61**, 197-210, 1942.
- GRESSION (R. A. R.). — A study of the male germ cells of the Rat and the Mouse by phase contrast microscopy. *Quart. J. Micr. Sci.*, **91**, 73-79, 1950.
- GRESSION (R. A. R.). — The structure and formation of the Mammalian spermatozoa. *La Cellule*, **54**, 81-102, 1951.
- GRESSION (R. A. R.), ZLOTNIK (I.). — A comparative study of the cytoplasmic components of the male germ cells of certain Mammals. *Proc. Roy. Soc., Edin. B*, **62**, 137-170, 1945.
- GRESSION (R. A. R.), ZLOTNIK (I.). — A study of the cytoplasmic components during the gametogenesis of *Bos Taurus*. *Quart. J. Micr. Sci.*, **89**, 219-228, 1948.
- GUNN (R. M. C.). — Fertility in Sheep : artificial production of seminal ejaculation and the characters of the spermatozoa contained therein. *Bull. Counc. Sci. Indus. Res. Austr.*, n° 94, 116 pp., 1936.
- GUNN (R. M. C.), SANDERS (R. N.), GRANGER (W.). — Studies in fertility in Sheep. II. Seminal changes affecting fertility in Rams. *Bull. Counc. Sci. Indus. Res. Austr.*, n° 148, 140 pp., 1942.
- HABERS (E.), NEUMANN (K.). — Grundlagen der autoradiographischen Darstellung der Nukleinsäuren in gewebsschnitten mit Hilfe von Radiophosphor. *Ztschr. f. Naturforsch.*, **9**, 175-180, 1954.
- HAFEZ (E. S. E.), BADRELDIN (A. L.), DARWISH (Y. H.). — Seasonal variations in semen characteristics of Sheep in the subtropics. *J. Agric. Sci.*, **45**, 283-292, 1955.

- HAMMOND (J.), ASDELL (S. A.). — The vitality of the spermatozoa in the male and female reproductive tracts. *Brit. J. Exp. Biol.*, **4**, 155-185, 1927.
- HASHIM (S. A.). — Feulgen hydrolysis with phosphoric acid. *Stain Technol.*, **28**, 27-31, 1953.
- HEATH (H.), RIMINGTON (C.), GLOVER (T.), MANN (T.), LEONE (E.). — Studies using radioactive sulphur on ergothioneine formation in the Pig. *Biochim. J.*, **54**, 606-611, 1953.
- HERTWIG (P.). — Die Regeneration des Samenepithel der Maus nach Röntgenbestrahlung, unter besonderer Berücksichtigung der Spermatogonien. *Arch. Exptl. Zellforsch. Gewebekucht*, **22**, 68-73, 1938.
- HERZ (R. H.). — Photographic fundamentals of autoradiography. *Nucleonics*, **9**, 24-39, 1951.
- HILL (H. J.), SCOTT (F. S.), HOMAN (N.), GASSNER (F. X.). — Electroejaculation in the Bull. *J. Amer. Veter. Med. Ass.*, **128**, 375-380, 1956.
- HOERR (N. L.). — Methods of isolation of morphological constituents of the liver cell. *Biol. Symposia*, **10**, 185-231, 1943. Dans Glick D. « Techniques of Histo- and Cytochemistry ». Interscience publishers, N. Y., London, p. 458-459.
- HOKIN (L. E.), HOKIN (M. R.). — The incorporation of ^{32}P into the nucleotides of RNA in Pigeon pancreas slices. *Biochim. Biophys. Acta*, **11**, 591-592, 1953.
- HOTCHKISS (R. D.). — A microchemical reaction resulting in the staining of polysaccharide structures in fixed tissue preparations. *Arch. Bioch.*, **16**, 131-141, 1948.
- HOWARD (A.), PELC (S. R.). — ^{32}P autoradiographs of Mouse testis. Preliminary observations on the timing of spermatogenic stages. *Brit. J. Radiol.*, **23**, 634-641, 1950.
- HOWARD (A.), PELC (S. R.). — Synthesis of nucleoprotein in bean root cells. *Nature*, **167**, 599-600, 1951.
- HOWARD (A.), PELC (S. R.). — Nuclear incorporation of ^{32}P as demonstrated by autoradiographs. *Exptl. Cell Res.*, **2**, 178-187, 1951.
- ITIKAWA (O.), OGURA (Y.). — The Feulgen reaction after hydrolysis at room temperature. *Stain Technol.*, **29**, 13-15, 1954.
- JOEL (C. A.). — Ueber eine Modifikation des elektrischen Ejakulationstest. *Schweiz. Med. Wschr.*, **71**, 1074-1075, 1941 (*Anim. Breed. Abst.*, **11**, 249).
- JOHNSON (R. M.), ALBERT (S.). — Incorporation of ^{32}P into the « phosphoprotein » fraction of Mammalian tissue. *J. Biol. Chem.*, **200**, 335-344, 1953.
- KAMINSKI (E. J.). — Histological processing in autoradiography : loss of radioactivity. *Stain Technol.*, **30**, 139-146, 1955.
- KARPOV — 1935 Cité par Esdanian (B. A.). *Arkh. Anat. Gistol. Embryol.*, **30**, (6), 51-57.
- KIEN (K. Van), SENTEN (P.). — Sur l'application de la réaction nucléale de Turchini, Castel et Kien à l'étude de la spermatogénèse. *Bull. Ass. Anat.*, **34**, 264-267, 1947.
- KIRSCHBAUM (A.). — Experimental modification of the seasonal sexual cycle of the English Sparrow, *Passer domesticus*. *Anat. Rec.*, **57**, 62, 1933.
- KIRSCHBAUM (A.), RINGOEN (A. R.). — Seasonal sexual activity and its experimental modification in the male Sparrow, « *Passer domesticus* ». *Anat. Rec.*, **64**, 453-473, 1936.
- KNUDSEN (O.). — Cytomorphological investigations into the spermiocytogenesis of Bulls with normal fertility and Bulls with acquired disturbances in spermiogenesis. *Act. Path. Micro. Scand. Supp. CI* — Thesis 79 pp., 1954.
- KOBOZIEFF (N.), LARVOR (P.). — Sur un nouveau procédé d'électroéjaculation chez la Souris mâle. *C. R. Soc. Biol.*, **147**, 62-63, 1953.
- KOEFOD-JOHNSEN. — (Communication personnelle), 1956.

- KUN (H.), PECZENICK (O.). — Die biologische Wirksamkeit der männlichen sexual Hormone verstärkt durch Follikelhormon. Nachweis am elektrischen Rattentest. *Wien. Keim. Woch.*, **50**, 439-441, 1937.
- LAMERTON (L. F.). — Cité par DONIACH (I.), HOWARD (A.), PELC (S.R.), *Progress in Biophys. Biophys. Chem.*, **3**, 1-26, 1953.
- LAMOREAUX (W. F.). — The influence of different amounts of illumination upon the production of semen in the Fowl. *J. Exp. Zool.*, **94**, 73-95, 1943.
- LANGENDORFF (H.). — Ueber die Wirkung einzeitig verabreichter Röntgendosen auf den rhythmischen Verlauf der Spermatogonienteilungen im Mäusehoden. *Strahlentherapie*, **55**, 58-71, 1936.
- LAPLAUD (M.), CASSOU (R.). — Nouveau procédé de récolte du sperme par électrode bipolaire rectale unique. *C. R. Acad. Agric.*, **31**, 37-38, 1945.
- LAPLAUD (M.), CASSOU (R.). — Recherches sur l'électroéjaculation sur le Tau-reau et le Verrat. *C. R. Soc. Biol.*, **142**, 726-727, 1948.
- LAPLAUD (M.), ORTAVANT (R.), THIBAUT (C.). — L'électroéjaculation peut-elle devenir une méthode courante de collecte de sperme. *C. R. Acad. Agric.*, **34**, 731-733, 1948.
- LAURANS (R.), CLEMENT (P.). — Nouvelles électrodes pour l'électroéjaculation des Ovins et des Bovins. *C. R. Acad. Agric.*, **36**, 450-451, 1950.
- LA VALLETTE SAINT GEORGES (Von). — Ueber die Genese der Samenkörper. *Arch. Mikro. Anat.*, **12**, 797-825, 1876.
- LEBLOND (C. P.). — Distribution of periodic acid-reactive carbohydrates in the adult Rat. *Amer. J. Anat.*, **86**, 1-50, 1950.
- LEBLOND (C. P.), CLERMONT (Y.). — Spermiogenesis of Rat, Mouse, Hamster and Guinea Pig as revealed by the « periodic acid fuchsin sulfurous acid » technique. *Amer. J. Anat.*, **90**, 167-216, 1952 a.
- LEBLOND (C. P.), CLERMONT (Y.). — Definition of the stages of the cycle of the seminiferous epithelium in the Rat. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **55**, 548-573, 1952 b.
- LEBRETON (P.). — Remarques sur l'électroéjaculation. *Elev. Insém.*, **26**, 27-28, 1954.
- LENHOSSEK (M. von). — Untersuchungen über Spermatogenese. *Arch. Mikr. Anat. Entwickl.*, **51**, 215-318, 1898.
- LEUCHTENBERGER (C.). — Critical evaluation of Feulgen microspectrophotometry for estimating amount of DNA in cell nuclei. *Science*, **120**, 1022-1023, 1954.
- LEVI (H.). — Quantitative ζ -track autoradiography of single cells. *Exptl. Cell Res.*, **7**, 44-51, 1954.
- LIKAR (I.), KAMBI (S.). — Elektro ejaculacija kod Ovna Veterinaria. *Sarajevo*, **1**, 506-514, 1953 (*Anim. Breed. Abst.*, **21**, 59).
- LORENTZ (F. W.), CAVOULAS (M.), CARSON (J. D.). — Deposition of ^{32}P in Cock spermatozoa. *Poultry Sci.*, **29**, 769 (abstract), 1950.
- LUTWAK-MANN (C.), ROWSON (L. E.). — The chemical composition of the presperm fraction of Bull ejaculate obtained by electric stimulation. *J. Agric. Sci.*, **43**, 131-135, 1953.
- MAC KENZIE (F. F.), BERLINER (V.). — The reproductive capacity of Rams. *Mo. Agric. Expt. Stat. Res. Bull.*, n° 265, 142 pp., 1937.
- MAC MANUS (J. F. A.). — Histological demonstration of mucin after periodic acid. *Nature*, **158**, 202, 1946.
- MAC MILLAN (E. W.), HARRISON (R. G.). — The rate of passage of radioopaque medium along the ductus epididymidis of the Rat. *Proc. Soc. Studies Fert.*, **7**, 35-40, 1955.
- MANN (T.). — Metabolism of semen. *Advances in Enzymology*, **9**, 329-390, 1949.
- MANN (T.). — The biochemistry of semen. *Methuen's monographs on biochemical subjects*. Methuen, London, 1 vol., 240 pp., 1954.
- MAQSOOD (M.), PARSONS (U.). — Influence of continuous light or darkness on sexual development in the male Rabbit. *Experientia*, **10**, 188-189, 1954.

- MARDEN (W. R. G.). — New advances in the electroejaculation of the Bull. *J. Dairy Sci.*, **37**, 556-561, 1954.
- MARSHALL (F. H. A.), BOWDEN (F. P.). — The effect of irradiation with different wave length on the estrous cycle of the Ferret with remarks on the factors controlling sexual periodicity. *J. Exper. Biol.*, **11**, 409-422, 1934.
- MARSHALL (F. H. A.), BOWDEN (F. P.). — The further effects of irradiation on the estrous cycle on the Ferret. *J. Exper. Biol.*, **13**, 383-386, 1936.
- MASCARENHAS (H.), GOMES (W. V.). — Contribuição ao estudo da electroejaculação em Bovinos, Ovinos e Caprinos. Aplicação da corrente continua ao electrodobipolar. *II Cong. Int. Veter. Zootec.*, Madrid, 146-155, 1952.
- MASON (K. E.), SHAVER (L. S.). — Some functions of the caput epididymis. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **55**, 585-593, 1952.
- MATA (G. E.), CANO (A. E.). — L'applicazione dell elettroeiaculazione ed il controllo della fecondita. *Zootech. Veter.*, **7**, 38-40, 1952.
- MERKEL (S. T.). — Erste Entwicklungsstadium der Spermatozoïden. *Unters. aus dem Anat. Inst. Zu., Rostock.*, (cité par RENSON, 1882), 1874.
- MEVES (F. von). — Ueber Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meer-schweinchen. *Arch. Mikr. Anat. Entwicklungsmech.*, **54**, 329-402, 1899.
- MEYER (B. J.), MEYER (R. K.). — The effect of light on maturation and the estrous cycle of the cotton Rat, « *Sigmodon hispidus-hispidus* ». *Endocrinology*, **34**, 276-281, 1944.
- MICKLEWRIGHT (H. L.), KURNICK (N. B.), HODES (R.). — The determination of cell volume. *Exptl. Cell Res.*, **4**, 151-158, 1953.
- MOORE (C. R.). — On the properties of the gonads as controllers of somatic and psychical characteristics. *J. Exp. Biol.*, **50**, 455-494, 1928.
- MOORE (C. R.), GALLAGHER (T. F.). — On the prevention of castration effects in Mammals by testis extract injection. *Amer. J. Physiol.*, **89**, 388-394, 1929.
- MOORE (C. R.), GALLAGHER (T. F.). — Seminal vesicle and prostate function as a testis hormone indicator; the electric ejaculation test. *Amer. J. Anat.*, **45**, 39-69, 1930.
- MOREE (R.). — The normal spermatogenic wave cycle in *Peromyscus*. *Anat. Rec.*, **99**, 163-176, 1947.
- MOULE (G. R.). — The influence of a rapid decrease in the hours of daylight on the sexual desire of Merino Rams. *Austral. Veter. J.*, **26**, 84-87, 1950.
- NAORA (H.). — Microspectrophotometry of cell nucleus stained by Feulgen reaction. I. — Microspectrophotometric apparatus without Schwarzschild Villiger effect. *Exptl. Cell Res.*, **8**, 259-278, 1955.
- NAORA (H.), SIBATANI (A.). — Unreliability of the data hitherto reported on the DNA content of cell nuclei determined by microspectrophotometry. *Biochim. Biophys. Acta*, **9**, 582-584, 1952.
- NEARY (G. J.), MUNSON (R. J.), MOLE (R. H.). — Effects of daily irradiation by fast neutrons on male fertility. *Nature*, **171**, 256, 1953.
- NIESSING (G.). — Die Beteiligung von Centralkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugetieren. *Arch. Mikr. Anat. Entwickl.*, **48**, 111-142, 1897.
- NISHIKAWA (Y.), HORIE (I.). — Studies on the effect of day length on the reproductive function of Horses. II. Effect of day length on the function of testes. *Bull. Nat. Inst. Agric. Sci.*, **3**, série G, 45-52, 1952.
- NIZET (A.). — Érythropoïese et métabolisme protéique. *J. Physiologie*, **47**, 7-60, 1955.
- NOVOSELJCEV (D. V.). — La quantité de spermatozoïdes dans l'épididyme de Verrat et les principes la dirigeant (en russe). *Sovetsk. Zootec.*, **6**, 76-83, 1951 (*Anim. Breed. Abst.*, **20**, 58).

- OAKBERG (E. F.). — Duration of spermatogenesis in the mouse and timing of stages of the cycle of the seminiferous epithelium. *Amer. J. Anat.*, **99**, 507-516, 1956.
- OETTLE (A. G.). — Golgi apparatus of living human testicular cells seen with phase contrast microscopy. *Nature*, **162**, 76-77, 1948.
- OGUR (M.), ROSEN (G.). — Extraction and estimation of desoxypentose nucleic acid (DNA) and pentose nucleic acid (PNA) from plant tissues. *Feder. Proc.*, **8**, 234, 1949.
- OGUR (M.), ROSEN (G.). — The nucleic acids of plant tissues. I. The extraction and estimation of desoxypentose nucleic acid and pentose nucleic acid. *Arch. Biochem.*, **25**, 262-276, 1950.
- ORTAVANT (R.). — Recherches quantitatives sur la spermatogenèse et les réserves spermatiques du Bélier. *IId Int. Congr. Physiol. Pathol. Anim. Reprod. Art. Ins.* (Copenhagen), 63-69, 1952.
- ORTAVANT (R.). — Etude des générations spermatogoniales chez le Bélier. *C. R. Soc. Biol.*, **148**, 1958-1960, 1954 a.
- ORTAVANT (R.). — L'appareil acrosomique du spermatozoïde de Bélier. *C. R. Acad. Sci.*, **239**, 830-832, 1954 b.
- ORTAVANT (R.). — Contribution à l'étude de la durée du processus spermatogénétique du Bélier à l'aide du ³²P. *C. R. Soc. Biol.*, **148**, 804-806, 1954 c.
- ORTAVANT (R.). — Détermination de la vitesse du transfert des spermatozoïdes dans l'épididyme de Bélier à l'aide de ³²P. *C. R. Soc. Biol.*, **148**, 866-868, 1954 d.
- ORTAVANT (R.). — Autoradiographie des cellules germinales du testicule de Bélier. Durée des phénomènes spermatogénétiques. *Arch. Anat. Micr. Morph. Exp.*, **45**, 1-10, 1956 a.
- ORTAVANT (R.). — Action de la durée d'éclairement sur les processus spermatogénétiques chez le Bélier. *C. R. Soc. Biol.*, **150**, 471-474, 1956 b.
- ORTAVANT (R.), LAPLAUD (M.), THIBAUT (C.). — Influence de l'électroéjaculation sur la qualité du sperme chez le Bélier. *C. R. Acad. Agric.*, **34**, 733-736, 1948.
- ORTAVANT (R.), THIBAUT (C.). — Influence de la durée d'éclairement sur la fonction sexuelle du Bélier. *4^{es} Journées Europ. Zootech.* Lucerne 1954.
- ORTAVANT (R.), THIBAUT (C.). — Influence de la durée d'éclairement sur les productions spermatiques du Bélier. *C. R. Soc. Biol.*, **150**, 358-361, 1956 a.
- ORTAVANT (R.), THIBAUT (C.). — Action de la durée d'éclairement sur la spermatogenèse chez le Bélier. *IId Int. Congr. Fert. Ster.* (Naples), sous presse, 1956 b.
- PAPANICOLAOU (G. N.), STOCKARD (C. R.). — The development of the idiosome in the germ cells of the male Guinea Pig. *Amer. J. Anat.*, **24**, 37-64, 1918.
- PARKER (J. E.), SPADDEN (Mac). — Seasonal variation in semen production in domestic fowls. *Poultry Sci.*, **22**, 142-147, 1943.
- PHILLIPS (R. W.), ANDREWS (F. N.). — The development of the testes and scrotum of the Ram, Bull and Boar. *Mass. Agric. Exptl. Stat. Bull.*, n° 331, 16 pp, 1936.
- PHILLIPS (R. W.), SCHOTT (R. G.), EATON (O. N.), SIMMONS (V. L.). — Seasonal variations in the semen of Sheep and Goat. *Cornell Vet.*, **33**, 227-235, 1943.
- PIGOURY (L.), NIZZA (P.). — Radio-contamination des viandes et possibilité de récupération. *Rec. Méd. Vétér.*, **7**, 434-440, 1954.
- PLAUT (W. J.). — DNA synthesis in the microsporocytes of *Lilium Henryi*. *Hereditas*, **39**, 438-444, 1954.
- POLOVCEVA (V.). — La vitesse de passage et le temps de maturation des spermatozoïdes dans l'épididyme de Bélier (en russe). *Dokl. Akad. Sel'skhoz. Nauk.*, n° 15115, 43-52, 1938.
- POTTER (V. R.), ELVEJEHM (C. A.). — A modified method for the study of tissue oxidations. *J. Biol. Chem.*, **114**, 495-504, 1936.

- POUYET (J.). — L'acide chlorhydrique, succédané de la ribonucléase dans l'élimination spécifique de l'acide ribonucléique chez les cellules des êtres supérieurs aussi bien que chez les Bactéries ; aspect chimique de la question. *C. R. Acad. Sci.*, **228**, 608-610, 1949.
- PRICE (A. T.), JONES (R. P.), SMYTH (J. D.). — Golgi apparatus by phase contrast microscopy. *Nature*, **157**, 553-554, 1946.
- PURSELY (G. R.), HERMAN (H. A.). — Some effects of hypertonic and hypotonic solutions on the livability and morphology of bovine spermatozoa. *J. Dairy Sci.*, **33**, 220-227, 1950.
- RANDALL (J. T.), FRIEDLANDER (M. H. G.). — The microstructure of Ram spermatozoa. *Exptl. Cell Res.*, **1**, 1-32, 1950.
- RATHER (L. J.). — Experimental alterations of nuclear and cytoplasmic components of the liver cell with thio-acetamide. I. — Early onset and reversibility of volume changes of the nucleolus, nucleus and cytoplasm. *Bull. Johns Hopkins Hosp.*, **88**, 38-58, 1951.
- REGAUD (C.). — Direction hélicoïdale du mouvement spermatogénétique dans les tubes séminifères du Rat. *C. R. Soc. Biol.*, **52**, 1042-1044, 1900.
- REGAUD (C.). — Etudes sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogenèse chez les Mammifères. *Arch. Anat. Micr.*, **4**, 101-156, 231-380, 1901.
- REGAUD (C.). — Etudes sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogenèse chez les Mammifères. *Arch. Anat. Micr.*, **11**, 291-431, 1909.
- REGAUD (C.). — Particularités d'action des rayons de Röntgen sur l'épithélium séminal du Chat. *C. R. Soc. Biol.*, **68**, 541-543, 1910.
- REGAUD (C.), BLANC (J.). — Action des rayons X sur les diverses générations de la lignée spermatique. Extrême sensibilité des spermatogonies à ces rayons. *C. R. Soc. Biol.*, **58**, 163-165, 1906.
- REGAUD (C.), DUBREUIL (G.). — Action des rayons de Röntgen sur le testicule de Lapin. I. Conservation de la puissance virile et stérilisation. *C. R. Soc. Biol.*, **63**, 647-649, 1907.
- REGAUD (C.), DUBREUIL (G.). — Influence de la röntgenisation des testicules sur la structure de l'épithélium séminal et des épидидymes, sur la fécondité et sur la puissance virile du Lapin. *Arch. Electr. Med.*, **16**, 564-566, 1908.
- RENSON (G.). — De la spermatogenèse chez les Mammifères. *Arch. Biol.*, **3**, 291-334, 1882.
- RIS (H.), MIRSKEY (A. E.). — Quantitative cytochemical determination of desoxyribonucleic acid with the Feulgen nuclear reaction. *J. Gen. Physiol.*, **33**, 125-146, 1949.
- RISLEY (P. L.). — Autoradiographs of Hamster spermatozoa. *J. Cell. Compar. Physiol.*, **45**, 21-32, 1955.
- RISLEY (P. L.), SODERWALL (A. L.), CHAIMOV (A. L.). — Distribution of radioactive phosphorus in the Hamster epididymis. *Anal. Rec.*, **120**, 714 (Abstract), 1954.
- RODIN (M.). — L'influence de la température du vagin artificiel sur l'acte éjaculatoire du Bélier (en russe). *Ovcevodstvo*, **7**, 34-35, 1934 (*Anim. Breed. Abst.*, **2**, 331).
- RODIN (M.). — L'influence des stimuli thermiques et mécaniques sur l'éjaculation dans le vagin artificiel chez les Béliers (en russe). *Trud. Lab. iskusst. Osemen. Zivotn.* (Mosk.), **1**, 225-241, 1940 (*Anim. Breed. Abst.*, **13**, 38-39).
- ROLSHOVEN (E.). — Zur Frage des « Alterns » der generativen Elementen in den Hodenkanälchen. *Anat. Anz.*, **91**, 1-8, 1941.
- ROLSHOVEN (E.). — Spermatogenese und Sertoli syncytium. *Zeits. Zell. Mikr. Anat.*, **33**, 439-460, 1945.

- ROLSHOVEN (E.). — Ueber die Reifungsteilungen bei der Spermatogenese mit einer Kritik des bisherigen Begriffes der Zellteilung. *Verhandl. D. Anat. Ges.*, **49**, 189-197, 1951.
- ROOSEN-RUNGE (E. C.). — Quantitative studies on spermatogenesis in the albino Rat. II. The duration of spermatogenesis and some effects of colchicine. *Amer. J. Anat.*, **88**, 163-176, 1951.
- ROOSEN-RUNGE (E. C.), GIESEL (L. O.). — Quantitative studies on spermatogenesis in the albino Rat. *Amer. J. Anat.*, **87**, 1-30, 1950.
- ROOSEN-RUNGE (E. C.), BARLOW (F. D.). — Quantitative studies on human spermatogenesis. I. Spermatogonia. *Amer. J. Anat.*, **93**, 143-170, 1953.
- ROTSCHILD (Lord). — Counting spermatozoa. *J. Exp. Biol.*, **26**, 388-395, 1950.
- ROWAN (W.). — Relation of light to bird migration and development changes. *Nature*, **115**, 494-495, 1925.
- ROWSON (L. E.), MURDOCH (M. J.). — Electric ejaculation in the Bull. *Veter. Rec.*, **66**, 326, 1955.
- RUSS (C.). — Effects of Phosphorus 32 on the Hamster. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, **74**, 729-731, 1950.
- SCHMIDT (G.), THANNHAUSER (S. J.). — A method for the determination of desoxyribonucleic acid, ribonucleic acid and phosphoproteins in animal tissues. *J. Biol. Chem.*, **161**, 83-89, 1945.
- SCHNEIDER (W. C.). — Phosphorus compounds in animal tissues. I. Extraction and estimation of desoxypentose nucleic acid and of pentose nucleic acid. *J. Biol. Chem.*, **161**, 293-303, 1945.
- SCHNEIDER (W. C.). — Phosphorus compounds in animal tissues. III. A comparison of methods for the estimation of nucleic acids. *J. Biol. Chem.*, **164**, 747-751, 1946.
- SCHOENFELD (H.). — La spermatogenèse chez le Taureau et chez les Mammifères en général. *Arch. Biol.*, **18**, 1-72, 1901.
- SCHREIBER (G.). — Statistical and physiological studies on the interphasic growth of nuclei. *Biol. Bull.*, **97**, 187-205, 1949.
- SERTOLI. — Sulla struttura dei canalicali seminiferi. *Gaz. Medi. Ital.*, vol. V., 1874.
- SHAVER (S. L.). — X-irradiation injury and repair in the germinal epithelium of male Rats. I. Injury and repair in adult Rats. *Amer. J. Anat.*, **92**, 391-432, 1953 a.
- SHAVER (S. L.). — X-irradiation injury and repair in the germinal epithelium of male Rats. II. Injury and repair in immature Rats. *Amer. J. Anat.*, **92**, 433-450, 1953 b.
- SHAVER (S. L.). — The role of stereocilia in removing india ink particles from the lumen of the Rat epididymis. *Anat. Rec.*, **119**, 177-185, 1954.
- SIBATANI (A.). — Feulgen reaction and quantitative cytochemistry of DNA. V. Chemical determination of colour intensity of the reaction in situ. *Biochim. Biophys. Acta*, **13**, 65-71, 1954.
- SIBATANI (A.), FUKUDA (M.). — Feulgen reaction and quantitative cytochemistry of DNA. I. Estimation of the loss of tissue DNA caused by fixation and acid hydrolysis. *Biochim. Biophys. Acta*, **10**, 93-103, 1953.
- SIBATANI (A.), NAORA (H.). — Feulgen reaction and quantitative cytochemistry of DNA. IV. Microspectrophotometric study of the Feulgen reaction in situ. *Biochim. Biophys. Acta*, **12**, 515-520, 1953.
- SIRLIN (J. L.), EDWARDS (R. G.). — The labelling of Mouse sperm by adenine 8-C¹⁴. *Exptl. Cell Res.*, **9**, 596-599, 1955.
- SISSON (S.), GROSSMAN (J. D.). — The anatomy of the domestic animals. W. B. Saunders Co. Philadelphia and London, 972 pp., 1 vol., 1948.
- SOKOLOVA (L. M.). — Etude des réflexes sexuels conditionnés chez les Béliers (en russe). *Trud. Lab. Iskustt. Osemen Zivotn.* (Moscou), **1**, 23-35, 1940 (*Anim. Breed. Abst.*, **13**, 36).

- STARKES (N. C.). — The sperm picture of Rams of different breeds as an indication of their fertility. *Onderstepoort J. Vet. Sci.*, **22**, 415-472, 1949.
- STEFANO (H. DI), MAZIA (D.). — The role of the midpiece in the incorporation of ^{32}P into the ribonucleic acid of Arbacia spermatozoa. *Biol. Bull.*, **103**, 299-300, 1953.
- STEVENS (N. M.). — Heterochromosomes in the Guinea Pig. *Biol. Bull.*, **21**, 155-167, 1911.
- STONEBURG (C. A.). — Lipids of the cell nuclei. *J. Biol. Chem.*, **129**, 189-196, 1939.
- STROGANOVA (N. S.). — Origine et développement des cellules sexuelles mâles chez les Mammifères (en russe). *Izvest. Akad. Nauk SSSR (Sér. Biol.)*, **6**, 37-48, 1952.
- STROGANOVA (N. S.). — Amitose dans la spermatogenèse chez les Mammifères (en russe). *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, **85**, 897-900, 1952.
- SULKIN (N. M.). — Histochemical localization of ribonucleoproteins by alkaline hydrolysis. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, **78**, 32-34, 1951.
- SULKIN (N. M.), KUNTZ (A.). — Histochemical determination of ribose nucleic acid in Vertebrate tissues following extraction with perchloric acid. *Proc. Soc. Exper. Biol. Med.*, **78**, 413-415, 1950.
- SUZUKI (Y.). — New ejaculatory responses in the Rat and their application as the indicators of sexual activities. *Id Int. Cong. Phys. Path. Anim. Reprod. Art. Ins.* (Copenhagen), 53-62, 1952.
- SWAEN (A.), MASQUELIN (H.). — Etude sur la spermatogenèse. *Arch. Biol.*, **4**, 749-801, 1883.
- TAYLOR (J. H.). — Autoradiographic detection of incorporation of ^{32}P into chromosomes during meiosis and mitosis. *Exptl. Cell Res.*, **4**, 164-173, 1953.
- TERRILL (C. E.). — Comparison of Ram semen collection obtained by three different methods for artificial insemination. *Proc. Amer. Soc. Anim. Prod.*, 33rd Ann. meet., 201-207, 1940.
- TERRILL (C. E.). — The artificial insemination of farm animals. Sheep and Goats. Enos J. Perry Editor. Rutgers University Press, p. 137-159, 1949.
- THIBAULT (C.). — Les besoins alimentaires dans la vie sexuelle. *Ann. Nutrit. Alim.*, **7**, 23-28, 1953.
- THIBAULT (C.), LAPLAUD (M.), ORTAVANT (R.). — L'électroéjaculation chez le Taureau. Technique et résultats. *C. R. Acad. Sci.*, **226**, 2006-2008, 1948.
- THOMAS (R.). — Réactions chimiques au cours de l'hydrolyse préalable à la réaction de Feulgen. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, **32**, 469-472, 1950.
- THOMAS (L. E.), MAYER (D. T.). — The proteins of Mammalian spermatozoa and cellular nuclei. *Science*, **110**, 393, 1949.
- TINET (R.). — Electroéjaculation chez les Volailles, Cobayes, Souris, Chiens. Thèse Doct. Méd. Vétér. Alfort, 1939.
- TOOTHILL (M. C.), YOUNG (W. C.). — The time consumed by spermatozoa in passing through the ductus epididymidis of the Guinea Pig as determined by means of india ink injections. *Anat. Rec.*, **50**, 95-107, 1931.
- TRAUTMANN (A.), FIEBIGER (J.). — Fundamentals of the histology of domestic animals. Comstock publishing associates. Ithaca, N. Y., 426 pp., 1 vol., 1952.
- VAN HOOF (L.). — L'évolution de l'élément chromatique dans la spermatogenèse du Rat. *La Cellule*, **27**, 291-347, 1912.
- VAU (E.), LAURINCAA (J.). — Longueur du conduit épидидymaire chez quelques étalons de la race Tori. *Eesti Esomaarslt. Ring*, **15**, 137-143, 1939 (*Anim. Breed. Abst.*, **8**, 345).
- VAN MOLLE (J.). — La manchette dans le spermatozoïde des Mammifères. *La Cellule*, **26**, 423-449, 1910.

- VENDRELY-RANDAVEL (G.). — HCl, succédané de la ribonucléase dans la localisation de RNA chez les cellules des êtres supérieurs aussi bien que chez les Bactéries : aspect histologique de la question. *C. R. Acad. Sci.*, **228**, 606-608, 1949.
- VERCAUTEREN (R.). — Sur l'emploi de la ribo- et la désoxyribonucléase. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, **32**, 473-475, 1950.
- VINCENT (W. S.). — Loss of radioactivity from tissue sections during histological processing. *Biol. Bull.*, **107**, 321 (Abstract), 1954.
- VOLCANI (R.). — Seasonal variations in spermatogenesis of some farm animals under the climatic conditions of Israël. *Bull. Res. Council. Israël*, **3**, 123-126, 1953.
- WAGENEN (G. van), SIMPSON (M. E.). — Testicular development in the rhesus Monkey. *Anat. Rec.*, **118**, 231-252, 1954.
- WALDEYER (W.). — Die Geschlechtszellen. Handb. vergl. u. expt. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. (O. Hertwig), **1**, 86-476, 1906.
- WALTON (A.), EDWARDS (J.). — Criteria of Fertility in the Bull. I. The exhaustion test. *Proc. Amer. Soc. Anim. Prod.*, 31st Ann. Meet., 254-259, 1938.
- WARREN (S.), DIXON (F. J.). — Effects of continuous radiation on Chick embryos and developing Chicks. I. Growth rate, gonads and bone. *Radiology*, **52**, 714-729, 1949.
- WARREN (S.), MAC MILLAN (J. C.), DIXON (F. J.). — Effects of internal irradiation of Mice with ³²P. II. Gonads, kidneys, adrenal glands, digestive tract, spinal cord, lungs, liver. *Radiology*, **55**, 557-570, 1950.
- WATSON (N. L.). — Spermatogenesis in the albino Rat as revealed by electron microscopy. *Biochim. Biophys. Acta*, **8**, 369-374, 1952.
- WHITAKER (W. L.). — Some effects of artificial illumination on reproduction in the white-footed Mouse, *Peromyscus Leucopus Noveboracensis*. *J. Exper. Zool.*, **83**, 33-60, 1940.
- WILKINS (M. H. F.), RANDALL (J. T.). — Crystallinity in sperm head : molecular structure of nucleoproteins in vivo. *Biochim. Biophys. Acta*, **10**, 192-193, 1953.
- WISLOCKI (G. B.). — Seasonal changes in the testes, epididymides and seminal vesicles of Deer investigated by histochemical methods. *Endocrinology*, **44**, 167-189, 1949.
- YEATES (N. T. M.). — The breeding season of the Sheep with particular reference to its modification by artificial means using light. *J. Agric. Sci.*, **39**, 1-43, 1949.
- YOUNG (W. C.). — A study of the function of the epididymis. II. The importance of an aging process in sperm for the length to the period during which fertilizing capacity is retained by sperm isolated in the epididymis of the Guinea Pig. *J. Morph. Physiol.*, **48**, 475-491, 1929.
- YOUNG (W. C.). — Die Resorption in den ductuli efferentes des Maus und ihre Bedeutung für das Problem der Unterbindung in Hoden Nedenhoden System. *Ztschr. Zellforsch. Mikro. Anat.*, **17**, 729-759, 1933.
- ZAJDELA (F.). — Une nouvelle technique autohistoradiographique. *J. Rad. Electrol.*, **33**, 549-551, 1952.
- ZITTLE (C. A.), O'DELL (R. A.). — Chemical studies of Bull spermatozoa lipid, sulfur, cystine nitrogen, phosphorus and acid content of whole spermatozoa and of the parts obtained by physical means. *J. Biol. Chem.*, **140**, 899-907, 1941.
-