HAL
open science

CONSERVATION ET SURVIE PROLONGÉE DES SPERMATOZOÏDES DANS LES VOIES GÉNITALES FEMELLES DES VERTÉBRÉS

C. Thibault, Marie-Claire Levasseur

To cite this version:

C. Thibault, Marie-Claire Levasseur. CONSERVATION ET SURVIE PROLONGÉE DES SPERMATOZOÏDES DANS LES VOIES GÉNITALES FEMELLES DES VERTÉBRÉS. Annales de biologie animale, biochimie, biophysique, 1973, 13 (2), pp.267-284. hal-00896770

HAL Id: hal-00896770

https://hal.science/hal-00896770

Submitted on 11 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 1973, **13** (2), 267-284.

CONSERVATION ET SURVIE PROLONGÉE DES SPERMATOZOÏDES DANS LES VOIES GÉNITALES FEMELLES DES VERTÉBRÉS

C. THIBAULT et Marie-Claire LEVASSEUR

Station centrale de Physiologie animale,
Centre national de Recherches zootechniques, I. N. R. A.,
78350 Jouy en Josas

RÉSUMÉ

La physiologie des spermatozoïdes dans les voies génitales femelles comporte deux aspects importants : d'une part la durée du transport et la régulation du nombre de spermatozoïdes qui atteignent le lieu de la fécondation, et d'autre part la survie des spermatozoïdes et la différenciation de structures ou d'organes spécialisés pour les survies de longue durée.

La durée du transport des spermatozoïdes depuis le vagin jusqu'à la partie supérieure de l'oviducte des Mammifères a fait l'objet de très nombreux travaux aux conclusions contradictoires. Seule l'étude histologique du tractus génital fixé *in toto* immédiatement après l'abattage, à des temps croissants après l'éjaculation, permet d'aboutir à des conclusions cohérentes. Chez la Vache, la Brebis et le Macaque femelle on a ainsi montré que :

— aucun spermatozoïde n'atteint la partie moyenne de l'oviducte avant 2 heures ;

— les spermatozoïdes se retrouvent surtout dans le cervix, les glandes utérines et à la jonction utéro-tubaire ;

— le bas de l'isthme agit comme un régulateur du nombre de spermatozoïdes qui atteignent l'ampoule.

La durée de survie des spermatozoïdes dans les voies génitales femelles est très variable parmi les Vertébrés. Une survie prolongée apparaît comme un mécanisme physiologique de sauvegarde pour assurer la reproduction, par exemple :

— quand les conditions écologiques rendent l'accouplement préovulatoire impossible (Chiroptères, Reptiles, Amphibiens) ;

— quand l'accouplement n'est pas lié à l'ovulation (Oiseaux) ;

— quand l'ovulation se produit avant la parturition (Hase).

Quelle qu'en soit la durée, la survie des spermatozoïdes a lieu le plus généralement dans des replis, des glandes ou des réceptacles séminaux qui peuvent être localisés à n'importe quel niveau des voies génitales.

Seuls les spermatozoïdes mobiles sont capables de pénétrer dans ces structures spécialisées.

Les contacts entre les têtes spermatiques et l'épithélium des sites de conservation sont de trois types : les spermatozoïdes peuvent demeurer pêle-mêle dans la lumière, s'orienter vers les cellules bordantes dont les microvillosités enserrent plus ou moins la tête spermatique, ou pénétrer profondément dans les cellules épithéliales en poussant devant eux la membrane cellulaire. Mais il ne semble pas exister de relation entre le type de contact et la durée de conservation.

Les problèmes pourtant très importants de la repression ou de la dérepression de la motilité des spermatozoïdes ainsi conservés et des apports métaboliques qui assurent leur survie, n'ont été que très peu étudiés et aucune hypothèse ne peut actuellement être formulée.

La conservation des spermatozoïdes dans les voies génitales femelles permet seulement le maintien de spermatozoïdes vivants pendant un temps suffisant pour que, quel que soit l'intervalle entre le coït et l'ovulation, la fécondation puisse se produire.

Mais, il existe dans toutes les classes de Vertébrés, y compris les Mammifères, des espèces chez lesquelles une survie beaucoup plus longue constitue une sécurité physiologique pour assurer la reproduction :

— quand l'accouplement préovulatoire ne peut avoir lieu par suite de conditions écologiques particulières (Chiroptères, Reptiles, Batraciens) ;

— quand l'acceptation du mâle n'est pas liée à l'ovulation (Oiseaux) ;

— quand l'ovulation se produit avant la parturition (Lièvre).

La survie prolongée des spermatozoïdes dans les voies génitales femelles n'est que l'un des moyens permettant d'assurer une reproduction dans ces conditions particulières. Chez des espèces voisines, d'autres solutions physiologiques ont été apportées :

— conservation des spermatozoïdes dans les voies génitales mâles (certaines couleuvres arctiques, sans accouplement automnal) ;

— implantation retardée (Minioptère par opposition aux autres Chauve-Souris à survie prolongée des spermatozoïdes *in utero*).

Quelle que soit la durée de la survie, les spermatozoïdes sont généralement conservés dans des replis ou dans des glandes spécialisées, quelquefois groupées en réceptacles séminaux.

I. — TRANSPORT DANS LES VOIES GÉNITALES

On a cherché à connaître la durée du transport des spermatozoïdes chez les espèces domestiques afin de trouver le moment optimum de l'appariement ou de l'insémination. Ces recherches ont été effectuées chez quelques Mammifères et deux Oiseaux (la Poule et la Dinde). Malheureusement, cette question apparemment simple n'a reçu qu'une réponse équivoque ; certains n'ont observé des spermatozoïdes dans la trompe que plusieurs heures après l'accouplement, tandis que pour d'autres la montée s'effectuait en quelques minutes. Il est clair que de tels écarts reflètent des erreurs techniques, dont certaines ont été mises en évidence par DAUZIER (1958). Or, la connaissance de la durée réelle du transit des spermatozoïdes dans les voies femelles est indispensable pour fixer les limites de temps pendant lesquelles l'insémination peut être pratiquée, compte tenu de la durée de survie de l'ovocyte après l'ovulation.

Considérant les causes d'erreur possible des diverses techniques, nous sommes arrivés à la conclusion que seule la fixation de tout le tractus génital, à des temps croissants après l'accouplement, et la recherche des spermatozoïdes sur coupes sériées, après coloration, pouvaient révéler le front de migration des spermatozoïdes et l'évolution de la population de spermatozoïdes dans les différentes partie du tractus génital.

En utilisant cette technique chez la Brebis (THIBAULT et WINTENBERGER-TORRES, 1967) et chez la Vache (THIBAULT et GÉRARD, 1973), 2 heures après l'accouplement, très rares sont les spermatozoïdes qui atteignent les premiers centimètres

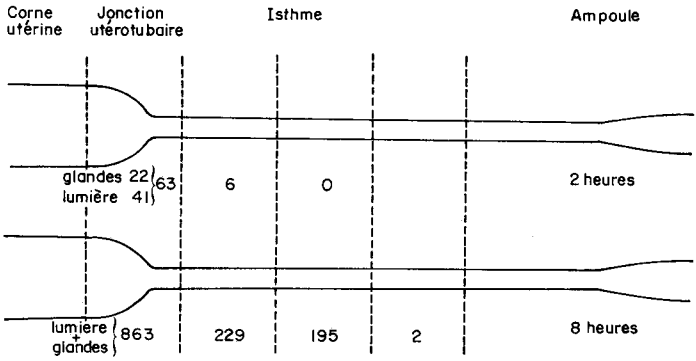

FIG. 1. — *Distribution des spermatozoïdes dans les trompes de Fallope 2 h et 8 h après l'accouplement chez la Vache*
(THIBAULT et GÉRARD)

L'étude est faite en histologie sur coupes sériées
Chaque segment délimité par les pointillés mesure 20 mm

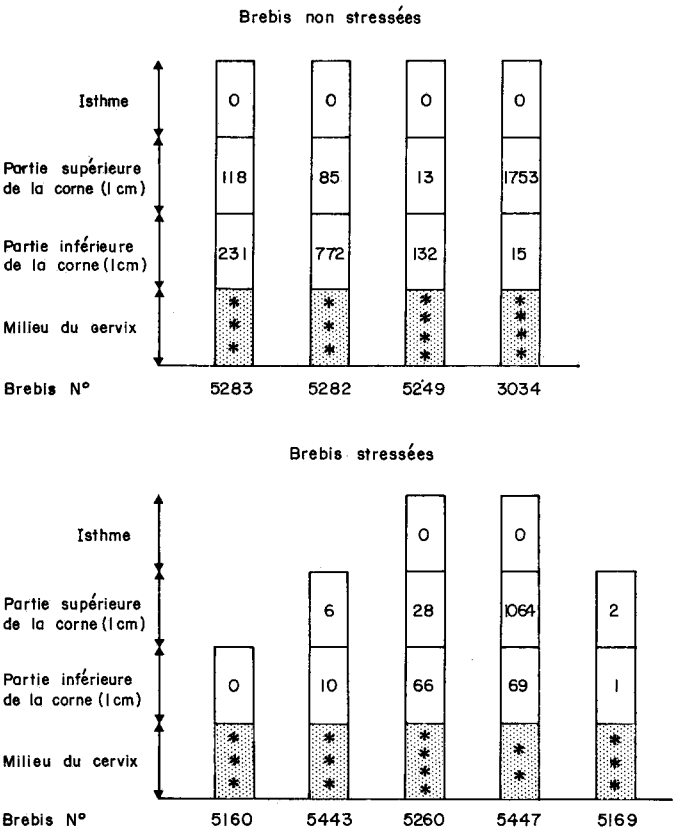

FIG. 2. — *Nombre de spermatozoïdes 2 h après l'accouplement chez des Brebis stressées ou non*
(THIBAULT et WINTENBERGER-TORRÈS)

Pour le cervix la quantité de spermatozoïdes est estimée sur frottis
Spermatozoïdes ** assez nombreux
*** nombreux
**** très nombreux

Pour l'utérus 2 segments de 1 cm à la partie inférieure et supérieure d'une corne sont étudiés sur coupe sériées. L'isthme est étudié sur coupes sériées dans sa totalité.

de l'isthme. Même 8 heures après l'accouplement, chez la Vache, on ne retrouve pas de spermatozoïdes dans la partie supérieure de l'isthme (fig. 1). Chez le macaque, la situation est identique (HAFEZ, communication personnelle).

La découverte par MATTNER (1963) de l'effet défavorable du stress résultant de la manipulation des Brebis, sur le transport des spermatozoïdes, semblait apporter une explication à la divergence des résultats. THIBAULT et WINTENBERGER-TORRES (1967) ont confirmé que le stress freine le transport des spermatozoïdes. Cependant, même lorsque les Brebis peuvent s'accoupler librement, en l'absence de toute présence humaine, aucun spermatozoïde n'atteint l'isthme durant les deux heures qui suivent l'accouplement (fig. 2);

On peut donc conclure que les spermatozoïdes ne peuvent être transportés en quelques minutes sur le lieu de la fécondation, l'ampoule.

A. — *Le passage du cervix*

La jonction entre l'utérus et le vagin (cervix des Mammifères) se comporte comme un filtre intervenant à la fois sur le nombre et la qualité des spermatozoïdes passant dans l'utérus, chez les espèces où le sperme est émis dans le vagin ou le cloaque.

Le franchissement de cette jonction est étroitement lié à la motilité propre des spermatozoïdes, puisque des spermatozoïdes tués ne migrent pas du vagin dans l'utérus (Poule, FUJII et TAMURA, 1963 ; Lapine, NOYES, ADAMS et WALTON, 1958 ; Femme, SOBRERO et Mac LEOD, 1962), mêmes s'ils sont déposés à l'entrée du col (Brebis, LIGHTFOOT et RESTALL, 1971) ou dans ses premiers replis (Brebis, MATTNER et BRADEN, 1969).

Des particules inertes se comportent comme des spermatozoïdes morts ; chez la Poule, des particules ou un liquide radio-opaque déposés dans le vagin ne passent pas dans l'utérus (MIMURA, 1941) ; chez la Femme, des particules d'encre de Chine (DE BOER, 1972) et chez la Lapine un liquide radio-opaque (AKESTER et INKSTER, 1961), déposés dans le vagin, normalement ne franchissent pas le col. Les cas où un passage important a été observé (Femme, EGLI, et NEWTON, 1961 ; Lapine, KREHBIEL et CARSTENS, 1939) peuvent s'expliquer par la position particulière du sujet : position inclinée avec ouverture de la cavité abdominale (Femme), contention en décubitus dorsal (Lapine).

Quoi qu'il en soit, le passage dans ces conditions révèle que des contractions musculaires peuvent joue un rôle pour favoriser le franchissement du col. D'autres observations corroborent cette conclusion : une anesthésie générale à l'halothane diminuerait le nombre de spermatozoïdes normaux franchissant le col (LIGHTFOOT et RESTALL, 1971) ; un stress violent a le même effet (RAYNAUD, 1972). Ces contractions intéressent très certainement le vagin plutôt que le col lui-même, car aucune preuve n'a pu être apportée sur l'existence d'un phénomène de succion à l'intérieur du col ; une substance radio-opaque placée à l'intérieur d'un diaphragme cervical ne remonte pas dans le col pendant l'orgasme chez la Femme (MASTERS et JOHNSON, 1966 : voir MOGHISSI, 1971).

Le fait que la motilité propre des spermatozoïdes permette le franchissement du col de l'utérus, entraîne une sélection des spermatozoïdes les plus vigoureux et l'élimination des spermatozoïdes morts. La motilité des spermatozoïdes récupérés dans l'utérus est significativement plus élevée que la motilité moyenne des sper-

matozoïdes utilisés pour l'insémination artificielle (Vache, SUGA et HIGAKI, 1971; tabl. 1). La motilité des spermatozoïdes dans la glaire cervicale de la Femme est très supérieure à celle des spermatozoïdes de plusieurs éjaculats du mari (Mac LEOD et SOBRERO, 1964) ; de même, le nombre de spermatozoïdes anormaux est plus faible (Mac LEOD et SOBRERO, 1964).

TABLEAU I

Augmentation relative de la motilité des spermatozoïdes dans l'utérus de la Vache

Intervalle insémination-abattage	Spermatozoïdes mobiles (p. 100)			
	IA	Vagin	Cervix	Utérus
30-60 mn	75	35	30	80
1-2 h	70	20	60	90
2-3 h	65	0	45	90
3-5 h	60	0	35	70

D'après SUGA, HIGAKI, (1971).

Ce rejet des spermatozoïdes morts ou déficients serait facilité, au moins chez le Lapin et le Singe, par la présence de courants liquides induits entre les filaments de mucus par les battements des cils épithéliaux (HAFEZ, 1972).

Le mucus cervical est sécrété dans les replis du col. La quantité sécrétée et les caractéristiques physico-chimiques du mucus cervical changent complètement selon le moment du cycle, sous l'influence des hormones stéroïdes et sa perméabilité aux spermatozoïdes en dépend : le nombre de fois où l'on trouve des spermatozoïdes mobiles dans l'utérus de la Femme, quand les spermatozoïdes présents dans le mucus cervical sont fléchants, est beaucoup plus élevé en phase folliculaire qu'en phase lutéale : 67 contre 16 (AHLGREN, 1969). La pénétration des spermatozoïdes dans le mucus cervical de Femme recevant 75 µg/jour de norgestrel est inhibée (MOGHISSI et MARKS, 1971) et même avec 30 µg (dose ne perturbant pas l'ovulation) la migration transcervicale commence, mais les spermatozoïdes n'atteignent pas l'utérus (KESSERÜ *et al.*, 1972).

Au cours de l'œstrus succédant à l'administration de progestogènes chez la Brebis, le nombre de spermatozoïdes présents dans l'utérus, l'isthme et l'ampoule est toujours moindre que chez la Brebis témoin. De plus, la persistance des spermatozoïdes dans le col est moins longue (QUINLIVAN et ROBINSON, 1969).

Chez les Mammifères la durée de passage à travers le cervix est de l'ordre de 30 minutes. Il en est de même chez la Poule pour le franchissement de la jonction vagino-utérine.

B. — *Transport à travers l'utérus des Mammifères ou l'oviducte des Oiseaux*

Les contractions musculaires paraissent jouer un rôle majeur dans le transport à travers l'utérus et le début de l'isthme chez les Mammifères et à travers l'oviducte des Oiseaux. Les observations suivantes le montrent :

Le transport des spermatozoïdes vivants peut être très rapide jusqu'en haut des

cornes utérines chez les mammifères à insémination intrauterine (Hamster, YAMANAKA et SODERWALL, 1960 ; Truie, BAKER et DEGEN, 1972 ; Chienne, EVANS, 1933) ou jusqu'à l'infundibulum chez la Poule, quand le sperme est déposé dans la jonction utero-vaginale (BURKE, OGASAWARA et FUQUA, 1969).

Des spermatozoïdes morts (Poule, ALLEN et GRIGG, 1957 ; Truie, BAKER et DEGEN, 1972), des particules d'encre de Chine ou des substances radio-opaques (Vache, ROWSON, 1955 ; Lapine, INKSTER, 1964 ; Femme, DE BOER, 1972) déposés dans l'utérus sont transportés à la même vitesse que des spermatozoïdes vivants. Cependant le pourcentage de spermatozoïdes vivants est plus élevé dans le haut des cornes utérines (Truie, BAKER et DEGEN, 1972).

Ce rôle des contractions musculaires peut être facilité par la libération du côté utérin, de filaments de mucus cervical (LINEWEAVER *et al.*, 1970). La présence de paquets de mucus riches en spermatozoïdes a été observée dans l'utérus de la Vache (GÉRARD, communication personnelle).

Le nombre de spermatozoïdes présents à la jonction utéro-tubaire augmente tandis que décroît le nombre présent dans le reste de l'utérus (Brebis, DAUZIER, 1958 ; Truie, BAKER et DEGEN, 1972).

L'induction de contractions musculaires péristaltiques par injection d'hormones posthypophysaires, en vue d'induire une oviposition précoce chez la Poule (TANAKA et OKANO, 1971), l'insertion d'un anneau de soie chirurgicale qui entraîne également l'oviposition anticipée (LAKE et GILBERT, 1964), réduisent la montée des spermatozoïdes comme l'indique le faible taux de fécondation. La même réduction est observée si l'insémination a lieu de 0 à 3 heures avant l'oviposition spontanée (JOHNSTON et PARKER, 1970).

C. — *Passage à travers les trompes*

C'est à partir de la réserve de spermatozoïdes accumulés à la jonction utéro-tubaire que s'échappent ceux qui traversent les trompes.

les battements ciliaires dans l'isthme (GADDUM-ROSSE et BLANDAU, 1973), l'activité de la musculature tubaire et la motilité propre des spermatozoïdes contribuent au transport à travers les trompes. L'importance relative de ces deux mécanismes est mise en évidence en comparant le déplacement de spermatozoïdes morts ou vivants : les spermatozoïdes morts sont retrouvés moins loin au-delà et en deçà du point d'injection dans l'isthme que les spermatozoïdes vivants (Brebis, DAUZIER, 1958).

Rappelons que les spermatozoïdes passent dans la cavité générale et y demeurent vivants (Lapine, SKATKIN et RUMIANTZEVA, 1948 ; AHLGREN, 1969 ; Brebis, MATTNER, 1963 ; Femme, HORNE et THIBAULT, 1962 ; AHLGREN, 1969).

II. — MÉCANISMES LIMITANT LE NOMBRE DE SPERMATOZOIDES ATTEIGNANT L'AMPOULE

Le dénombrement des spermatozoïdes révèle que seule une faible fraction des spermatozoïdes émis, de 1×10^{-3} à 1×10^{-5}, atteignent l'infundibulum (voir THIBAULT, 1969, 1972 ; EL BANNA et HAFEZ, 1970).

L'examen microscopique des œufs au moment de la fécondation chez la Lapine montre que tous les œufs ne sont pas fécondés en même temps, par absence de spermatozoïdes.

Cette limitation est assurée chez les Mammifères d'abord par le cervix, ensuite ou seulement par la jonction utéro-tubaire et l'isthme ; chez la Poule, par la jonction utéro-vaginale.

Ce sont les expériences et observations suivantes qui permettent cette conclusion :

Chez la Lapine, 12 heures après l'insémination, on retrouve 66 p. 100 des spermatozoïdes dans le vagin, 27 p. 100 dans le cervix, 4 p. 100 dans l'utérus, 2 p. 100 à la jonction utéro-tubaire et 0,25 p. 100 dans les trompes (EL BANNA et HAFEZ, 1970).

La fertilité reste anormale chez la Poule quand on dépose au-delà de la jonction utéro-vaginale, dix fois moins de spermatozoïdes qu'il n'en faut quand l'insémination est vaginale (ALLEN et GRIGG, 1957).

Si l'insémination intramagnale est effectuée avec le même nombre de spermatozoïdes que pour une insémination vaginale, une mortalité embryonnaire très élevée (52,3 p. 100) apparaît (VAN KREY, OGASAWARA et LORENZ, 1966 ; LORENZ et OGASAWARA, 1968). Cette mortalité résulterait d'une fréquence anormalement élevée de la polyspermie par surabondance de spermatozoïdes sur le lieu de la fécondation.

La résection de la jonction utéro vaginale chez la Poule (TANAKA et KOGA, 1971), la résection de l'isthme chez la Truie ou la Lapine (HUNTER et LÉGLISE, 1971 *a* et *b*), provoquent également une élévation de la fréquence de la polyspermie (32,4 contre 0,6 p. 100 Truie), qui entraîne une mortalité embryonnaire élevée chez la Poule : 37,8, 28,0 et 37,5 p. 100 pendant les trois semaines qui suivent l'insémination contre 2,5, 2,5 et 16,7 p. 100 respectivement pour les témoins (TANAKA et KOGA, 1971).

On ne sait rien chez les autres vertébrés.

Les mécanismes par lesquels se produit la limitation de la remontée des spermatozoïdes ne sont pas connus. On ne dispose que de quelques observations.

Dans le cervix, on observe une accumulation dans les replis, des spermatozoïdes guidés par les filaments de mucus. Par perfusion du cervix on peut enlever 90 p. 100 du mucus, alors que 50 p. 100 des spermatozoïdes restent dans les replis du col (Vache et Chèvre, MATTNER, 1968).

Dans l'isthme le dénombrement et la localisation des spermatozoïdes sur coupes sériées révèlent une diminution brutale du nombre de spermatozoïdes avant le début de l'ampoule (Vache, THIBAULT et GÉRARD, 1973) (fig. 3). Le même phénomène semble se produire chez la Souris, au niveau de la jonction utéro-tubaire (REINIUS, 1969 ; ZAMBONI, 1971). Aucun changement anatomique (réduction du diamètre, présence d'un sphincter,...) ne permet d'expliquer cette brusque diminution du

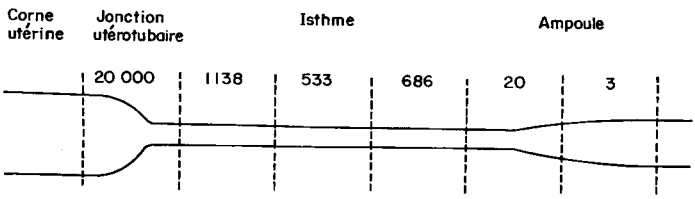

FIG. 3. — *Distribution des spermatozoïdes dans les trompes de Fallope 18 h après l'accouplement chez la Vache*
(THIBAULT et GÉRARD)

nombre de spermatozoïdes aussi bien au niveau de la jonction utéro-tubaire que de l'isthme lui-même. Cependant à la jonction isthme ampoule, les courants ascendants créés par les battements des cils de l'isthme et les courants descendants résultant de ceux de l'ampoule se rencontrent, créant une zone de turbulence qui peut limiter la progression des spermatozoïdes (Lapine, Truie, GADDUM-ROSSE et BLANDAU, 1973).

L'échappement des spermatozoïdes dans la cavité péritonéale par le pavillon est le dernier mécanisme qui intervient pour limiter le nombre de spermatozoïdes présents dans l'ampoule, lieu de la fécondation.

III. — CONSERVATION PROLONGÉE DES SPERMATOZOIDES DANS LE TRACTUS FEMELLE

A. — *Lieux de conservation*

Mammifères.

Il est généralement admis que chez les Mammifères le cervix constitue le lieu de conservation privilégié de l'ensemble du tractus. Chez la Brebis c'est dans le cervix que les spermatozoïdes survivent le plus longtemps, 78 heures (DAUZIER et WINTENBERGER, 1952). Chez la Femme on observe souvent des spermatozoïdes mobiles pendant 3 à 4 jours (NICHOLSON, 1965).

Cependant, chez la Vache, le rôle efficace du cervix semble limité aux premières heures après l'accouplement, en permettant le peuplement progressif de l'utérus, car ultérieurement, bien que des spermatozoïdes y demeurent vivants, l'absence de spermatozoïdes dans la lumière utérine indique que le maintien d'une population de spermatozoïdes dans les trompes est assuré par un autre réservoir.

La pénétration et éventuellement la conservation dans des glandes utérines privilégiées a été reconnue chez de nombreux Mammifères (Cobaye, AUSTIN, 1960 ; Chauve-Souris, AUSTIN, 1960 ; RACEY et POTTS, 1970 ; Souris, ZAMBONI, 1971 ; Hermine, DEANESLY, 1935 ; Vache, THIBAULT et GÉRARD, 1973 ; Brebis THIBAULT et WINTENBERGER-TORRES, 1967).

Chez la Chienne des spermatozoïdes ont été retrouvés dans les glandes utérines 168 heures après l'accouplement (DOAK, HALL et DALE, 1967) et chez le Hérisson pendant la moitié au moins de la gestation (DEANESLY, 1934).

Chez la Hase, les spermatozoïdes survivent à la jonction utéro-tubaire pendant au moins toute la durée d'une gestation ; ils conservent leur fécondance vis-à-vis des ovules libérés à la suite d'un accouplement intervenant au cours de l'œstrus *prepartum* (MARTINET et RAYNAUD, 1972).

Chez un Camélidé, *Lama guanico*, 20 à 25 p. 100 des spermatozoïdes de l'éjaculat sont retrouvés 120 heures après l'accouplement dans la partie inférieure de l'isthme. Le même phénomène se produit chez d'autres Camélidés du genre Lama et Camelus (STEKLENIOV, 1968). La partie de l'isthme servant au stockage est anatomiquement différenciée.

Chez la Musaraigne, c'est dans des cryptes qui existent dans l'ampoule que les spermatozoïdes survivent le plus longtemps (au moins trois jours, BRAMBELL, 1935).

La conservation chez les Chauve-Souris hibernantes se prolonge depuis l'automne où a lieu l'accouplement, jusqu'au moment de l'ovulation au printemps suivant.

Les spermatozoïdes demeurent dans l'utérus et dans les glandes utérines (KOHLBRUGGE, 1913 ; COURRIER, 1921 ; RACEY et POTTS, 1970).

La conservation ne peut se prolonger que si les macrophages n'envahissent pas les sites de stockage. Chez la Vache, les spermatozoïdes présents dans les glandes utérines sont phagocytés, alors qu'aucun polynucléaire n'envahit simultanément les replis de la jonction utéro-tubaire où les spermatozoïdes survivent plus longtemps (THIBAULT et GÉRARD, 1973).

Oiseaux.

Chez la Poule, les replis et les glandes infundibulaires dans lesquels survivent les spermatozoïdes ont été découverts par TAUBER (1875). VAN DRIMMELEN (1951) confirma les observations de TAUBER et donna le nom de « sperm nest » à ces formations. LAKE (1960) montra que les spermatozoïdes pénètrent et survivent également dans les glandes de la jonction utéro-vaginale.

Puisqu'après une seule insémination des périodes fertiles de plusieurs semaines ont été observées chez tous les Oiseaux domestiques étudiés (PETITJEAN, communication personnelle), la conservation dans ces deux groupes de glandes doit être très fréquente parmi les Oiseaux (tabl. 2), mais elle n'a été démontrée que chez la Poule et la Dinde (OGASAWARA et FUQUA, 1972).

TABLEAU 2

Durée de fécondité du sperme dans l'oviducte des Oiseaux domestiques

Espèces	Intervalle entre IA et dernier œuf fécondé (en jours)
Canard de Barbarie (*Cairina* M.)	11
Canard (*Anas* P.)	12
Caille (*Coturnix* J.)	14
Pintade (*Numida* M.)	17
Poule (*Gallus* D.)	19
Oie (*Anser* A.)	24
Dinde (*Meleagris* G.)	45

D'après PETITJEAN (communication personnelle).

Reptiles.

Chez plusieurs Serpents des régions tempérées et froides, notamment *Thamnophis sirtalis* (FOX, 1956) et *Vipera aspis* (SAINT GIRONS, 1956), il existe deux périodes d'accouplement, l'une à l'automne, l'autre au printemps, au début de la période de maturation des ovocytes.

Quand les femelles sont isolées et que l'accouplement de printemps ne peut avoir lieu, les spermatozoïdes conservés depuis l'automne assurent la fécondation. Ils peuvent même survivre plus longtemps, puisque des femelles isolées des mâles pen-

dant plusieurs années restent fécondes chez quelques espèces de Tortues et de Serpents (FOX, 1956).

Lorsque l'accouplement se produit au printemps, il a lieu durant la maturation des ovocytes et avant l'ovulation, ainsi, même dans ce cas, les spermatozoïdes doivent survivre quelque temps.

Le stockage a lieu dans deux régions :

1° à la partie inférieure du tractus génital indifférenciée (Serpents) ou dans des tubules en doigt de gant situés au fond des replis du vagin et qui restent différenciés en toute saison (*Chamaeleo lateralis*, SAINT-GIRONS, 1962 ; *Anolis carolinensis*, FOX, 1963 ; Iguanidés, CUELLAR, 1966).

2° à la partie supérieure de l'oviducte dans des glandes alvéolaires qui se développent dans les replis des trompes (*Vipera aspis*, SAINT-GIRONS, 1956, 1959 ; *Thamnophis*, FOX, 1956).

Chez les Serpents, le stockage a lieu après l'accouplement d'automne dans la partie inférieure du tractus génital, puis au printemps avant l'ovulation dans les réceptacles de la trompe (FOX, 1956). Chez les Iguanidés, les réceptacles vaginaux sont généralement le seul lieu de stockage ; cependant, chez quelques espèces, on trouve comme chez les Oiseaux, des spermatozoïdes à la fois dans les réceptacles du vagin et dans des réceptacles de la trompe (CUELLAR, 1966).

Poissons.

Chez les Poissons, la fécondation interne, la survie prolongée des spermatozoïdes et la viviparité sont la règle chez les Élasmobranches. Elles existent également dans deux ordres de Téléostéens, les Cyprinodontiformes et les Perciformes.

Chez les Élasmobranches, les spermatozoïdes pénètrent dans la partie de la glande nidamentaire qui sécrète la coquille. Ils semblent y survivre longtemps, puisque des spermatozoïdes sont toujours retrouvés, quel que soit le stade d'activité de cette glande (METTEN, 1941) et que des femelles isolées pondent des œufs fécondés pendant un an (KOHLBRUGGE, 1913).

Chez les Téléostéens vivipares le développement embryonnaire se fait partiellement ou totalement dans le follicule ovarien (HOAR, 1969).

C'est également dans l'ovaire que les spermatozoïdes sont conservés. On les trouve regroupés dans les entonnoirs de fécondation qui se différencient à la surface des follicules en maturation (*Poecilia reticulata*, STOLK, 1950 ; *Glaridichthys*, PHILIPPI, 1909) ; quand la fécondation s'est produite les spermatozoïdes surnuméraires disparaissent. Chez *Poecilia reticulata* existe en outre un réceptacle séminal dans la partie dorsale de l'ovaire (JALABERT et BILLARD, 1969). Les spermatozoïdes conservés dans ce réceptacle gagnent progressivement les entonnoirs de fécondation et peuvent assurer la fertilité de femelles isolées pour plusieurs portées successives (WINGE, 1937). La durée de conservation serait de 8-10 mois.

Urodèles.

Chez la plupart des Urodèles, les spermatozoïdes libérés du spermatophore ne migrent pas dans l'oviducte de la femelle, mais vers une structure différenciée du cloaque, la spermathèque formée de nombreux tubules s'ouvrant indépendamment

dans le cloaque (Salamandres) ou réunis par un tube collecteur (Ambystomidés, Plethodontidés) NOBLE, 1954 ; JOLY, 1966 ; DENT, 1970).

Une conservation de longue durée permettant d'assurer la fécondation si les femelles sont isolées, semble être très répandue chez les Urodèles : six semaines chez *Pleurodeles waltlii* (LEMAITRE-LUTZ, 1968) ; un an chez *Triturus viridescens* (BENSON, 1968 ; DENT, 1970) ; deux ans et demi chez *Salamandra salamandra* (JOLY, 1960).

Conclusion.

Des organes de conservation se sont donc différenciés chez les Vertébrés à tous les niveaux de l'appareil génital femelle, y compris dans l'ovaire comme chez certains Téléostéens vivipares. Ce sont les Mammifères qui présentent la plus grande diversité des lieux de stockage : cervix, glandes utérines, jonction utéro-tubaire, isthme et ampoule.

Chez les Oiseaux et les Reptiles, les lieux de stockage sont très comparables : glandes ou réceptacles différenciés au niveau de l'infundibulum, lumière du tractus génital ou glandes différenciées au niveau de la jonction utéro-vaginale (tabl. 3).

Les Urodèles forment une exception : leur spermathèque est une formation extra-génitale et correspond à une glande pelvienne.

TABLEAU 3

Sites spécialisés de conservation des spermatozoïdes

	Cervix	Utérus (glandes)	Jonction utéro-tubaire	Isthme	Ampoule
Mammifères (connus)	si insémination vaginale	Chauve-souris Souris Hérisson Hermine Chienne Brebis Vache	Vache Hase Truie	Lama	Musaraigne
Oiseaux (connus)	Glandes utéro-vaginales Poule Dinde				Glandes infundibulaires Poule Dinde
Reptiles	Glandes : quelques Lézards Lumière (partie inférieure du tractus indifférenciée pendant l'hibernation) : tous autres lézards et Serpents étudiés.				Quelques Iguanidés Serpents

B. — *Mécanismes de stockage et de libération*

a) *Stockage.*

La pénétration des spermatozoïdes dans les lieux de stockage est un phénomène actif. Les spermatozoïdes morts n'y pénètrent pas (Poule, FUJII et TAMURA, 1963 ; Brebis, MATTNER et BRADEN, 1969).

En dehors de leur motilité, la capacité des spermatozoïdes à glisser le long d'une paroi (REINIUS, 1969, Souris) et probablement une attraction spécifique exercée par les sites de stockage, contribuent à leur pénétration. Cependant, jusqu'à présent, aucun facteur physico-chimique spécifique n'a pu être mis en évidence ; on a seulement remarqué que les glandes ou la partie des glandes dans lesquelles les spermatozoïdes pénètrent se différencient soit par leur activité sécrétoire (Poule, GILBERT, REYNOLDS et LORENZ, 1968 *a*), soit par un aspect cytologique particulier (Vache, THIBAULT et GÉRARD, 1973).

La pénétration des spermatozoïdes dans les glandes est rapide. Chez la Poule, 10 minutes après l'accouplement, les spermatozoïdes ont pénétré dans les glandes utéro-vaginales (BOBR, LORENZ et OGASAWARA, 1964). Chez la Brebis, deux heures après accouplement, 36 p. 100 des spermatozoïdes qui ont atteint la partie supérieure des cornes utérines sont dans les glandes (THIBAULT et WINTENGERGER-TORRES, 1967). Il en est de même chez la Vache (environ 30 p. 100 après 2 heures) et ce pourcentage croît avec le temps (tabl. 4).

TABLEAU 4

Nombre de spermatozoïdes à la jonction utéro-tubaire chez la Vache
(THIBAULT et GÉRARD)

	Temps après accouplement			
	2 h	8 h	18 h	48 h
Glandes utérines ou replis tubaires	24	500	4 262*	1 301
Lumière	62	363	1 751*	26

Comptages sur des fragments de 2 mm ou * 2,5 mm.

Les spermatozoïdes peuvent demeurer pêle-mêle dans la lumière des voies génitales (Chauve-Souris, Reptiles) ; ils peuvent s'orienter vers les cellules bordantes et dans ce cas les microvillosités enserrent la tête du spermatozoïde (Poule). Au contraire, chez les Salamandres (dans la spermathèque), le Guppy (dans le réceptacle dorsal ovarien), chez *Thamnophis sirtalis* (dans le réceptacle tubaire), ils pénètrent profondément dans les cellules bordantes, mais toujours en repoussant devant eux les membranes de ces cellules ; si plusieurs cellules sont traversées, leur membranes forment autant d'enveloppes autour de la tête du spermatozoïde (Salamandre, BOISSEAU, 1970). Ces observations, en microscopie électronique, n'ont jamais révélé de pénétration intracellulaire et les exemples de pénétration rapportées dans la littérature s'expliquent par la définition insuffisante de la microscopie photonique.

b) *Libération.*

Il est impossible de formuler une hypothèse sur les mécanismes assurant la libération des spermatozoïdes.

L'existence d'une musculature entourant les sites de stockage (replis, tubules ou glandes) (Poule, GILBERT, REYNOLDS et LORENTZ, 1968 *b* ; *Notopthalmus viridescens*, DENT, 1970 ; *Salamandra Salamandra*, JOLY, 1966), pourrait laisser penser à un rôle des contractions musculaires. Cependant aucune innervation spécifique n'a été découverte (Poule, VAN KREY, OGASAWARA et PANGBORN, 1967).

Par contre, des cellules myo-épithéliales sous-jacentes aux cellules bordant la lumière des réceptacles ont été décrites chez les Urodèles (JOLY, 1966 ; DENT, 1970).

Chez la Poule le nombre de spermatozoïdes stockés après un accouplement diminue régulièrement. Cette fuite semble être continue car des prélèvements de liquide dans la région utéro-vaginale contiennent des spermatozoïdes à tous les stades du cycle de ponte (BURKE et OGASAWARA, 1969). Au contraire, BOBR, OGASAWARA et LORENZ (1964) n'ont touvé des spermatozoïdes par perfusion de l'oviducte qu'au moment de l'ovulation. Les techniques différentes peuvent expliquer cette contradiction apparente ; cependant, on peut penser que la libération des hormones posthypophysaires et l'activité musculaire accrue qui accompagnent l'oviposition favorisent alors la libération d'un plus grand nombre de spermatozoïdes. La libération intéresserait successivement et individuellement les glandes (SCHINDLER *et al.*, 1967).

Chez *Poecilia reticulata* la libération des spermatozoïdes présents dans le réceptacle dorsal de l'ovaire, pourrait résulter de la cytolyse des cellules dans lesquelles ils sont enfoncés (JALABERT et BILLARD, 1969). L'observation d'une vacuolisation croissante des cellules du réceptacle séminal parallèle à la maturation ovocytaire chez *Thamnophis sirtalis* (HOFFMAN et WIMSATT, 1972) est un argument en faveur de cette hypothèse. Toutefois, la présence d'un trop grand nombre de spermatozoïdes dans une même cellule pourrait avoir en soi un effet cytolytique (Salamandre, JOLY, 1966).

c) *Survie des spermatozoïdes.*

1. Les spermatozoïdes ne survivent pas dans n'importe quelle partie du tractus et les lieux de conservation correspondent bien à une entité physiologique.

Chez la Poule, si les spermatozoïdes sont retenus 2 jours dans l'utérus et le magnum avant de pouvoir pénétrer dans les glandes utéro-vaginales ou infundibulaires (insémination intra-utérine entre deux ligatures), la fertilité est très basse (TANAKA et KOGA, 1971). Au contraire, quand ils ont un accès direct, soit aux glandes utéro-vaginales (accouplement ou insémination artificielle), soit aux glandes infundibulaires (insémination intra-utérine, intra-magnale ou intrapéritonéale), ils survivent environ 3 semaines (VAN DRIMMELEN, 1951 ; FUJII et TAMURA, 1963 ; BOBR, LORENZ et OGASAWARA, 1964).

In vitro la survie des spermatozoïdes de la Salamandre n'est que de 7-14 jours, quand ils sont libres dans le milieu de culture, alors que dans le réceptacle séminal ils sont toujours vivants après 28 jours de culture (BOISSEAU, 1970, 1971).

2. Il n'existe aucune relation entre le type de contact des spermatozoïdes avec les cellules épithéliales du réceptacle et la durée de survie.

Chez la Chauve-Souris (RACEY et POTTS, 1970) quelques spermatozoïdes sont alignés perpendiculairement à la paroi utérine et établissent des contacts étroits avec les microvillosités des cellules épithéliales, mais la plupart sont libres dans la

lumière utérine dilatée. Comme chez les Chauves-Souris, chez les Ophidiens les spermatozoïdes survivent des mois dans la partie inférieure du tractus génital indifférenciée, sans établir de contact avec les cellules bordantes (FOX, 1965).

Chez *Poecilia reticulata*, dans les entonnoirs de fécondation, les spermatozoïdes sont organisés en faisceaux, la tête contre les cellules bordantes, ils survivent peu de temps ; alors que dans le réceptacle dorsal de l'ovaire les têtes spermatiques s'enfoncent profondément dans les cellules épithéliales (JALABERT et BILLARD, 1969) et survivent beaucoup plus longtemps.

Mais chez les Reptiles comme chez les Urodèles, espèces où la conservation pendant des mois ou des années est la plus répandue, tous les types de contact se retrouvent, sans qu'il soit possible d'établir une relation entre le type de contact et la durée de conservation.

L'existence de sites de stockage spécialisés et isolés dans le tractus génital favorise le maintien des spermatozoïdes pendant le passage des œufs (Poule), des embryons (Salamandre) ou pendant la gestation (Guppy, Lièvre).

Cependant, le mode de conservation des spermatozoïdes peut être différent selon que la femelle est au repos sexuel saisonnier ou en période d'ovulation.

Pendant la période de repos ovarien entre l'accouplement d'automne et l'ovulation de printemps, chez les Serpents et les Chauves-souris, les spermatozoïdes sont conservés en masse dans la partie inférieure des voies génitales femelles.

Pendant la période de ponte ovulaire chez la Chauve-souris (*Rhinolophus ferrumequinum*), les spermatozoïdes disparaissent de la lumière utérine et ne subsistent que dans quelques glandes utérines (SAINT-GIRONS, BROSSET et SAINT-GIRONS, 1969). Chez les Serpents, *Thamnophis sirtalis* et *T. elegans* on observe quelques semaines avant l'ovulation, une migration dans les réceptables spécialisés de la trompe (FOX, 1956). Ces spermatozoïdes s'enfoncent alors profondément dans les cellules épithéliales (HOFFMAN et WIMSATT, 1972).

3. Les conditions chimiques et physiques qui permettent la survie dans les sites privilégiés sont complètement inconnues. La localisation très étroite de ces régions implique pour leur étude des prélèvements localisés des sécrétions génitales et non une analyse globale de la sécrétion du cervix, de l'utérus ou de l'oviducte. ODEBLAD a montré la voie en identifiant deux types de mucus cervical par des prélèvements limités à un repli glandulaire dans le cervix de la Femme.

L'activité sécrétrice paraît être sous la dépendance des stéroïdes sexuels (cryptes utérines du Lézard *Xantusia vigilis*, YARON, 1972 ; cervix de la Femme, ODEBLAD, 1969 ; de la Vache, GIBBONS et MATTNER, 1966). Ces réceptacles séminaux constituent donc dans le tractus génital des organes cibles des stéroïdes fort intéressants, car possédant une sécrétion biochimiquement et physiologiquement spécifique.

L'importance des glandes utérines ou de la jonction utéro-tubaire chez les Mammifères conduit à s'interroger sur l'effet des stéroïdes contraceptifs sur la survie des spermatozoïdes à ces niveaux, effet qui n'a été étudié jusqu'à présent que pour le cervix.

Reçu pour publication en janvier 1973.

SUMMARY

SPERM TRANSPORT AND LONG TERM SURVIVAL IN THE FEMALE TRACT OF VERTEBRATES

The main aspects of sperm physiology in the female tract are : the duration of sperm ascent, the distribution of spermatozoa along the tract in special reference to their number at the site of fertilization, sperm survival, and the differentiation of special structures or organs as related to longterm survival.

There are too many conflicting conclusions on the duration of sperm transport from the vagina to the ampullary portion of the mammalian oviduct. Immediate fixation of the whole female tract after slaughter, at increasing time after ejaculation, and microscopic examination of serial sections of the tract in cattle, sheep and monkey, show that :

— no spermatozoa reach the middle part of the oviduct before 2 hours (fig. 1) ;

— more sperms are found in the glands than in the lumen of the uterus and at the utero-tubal junction than in other parts (fig. 3, tabl. 4).

— the lower isthmus acts as a potent regulator of the number of sperms reaching the ampulla.

The duration of sperm survival is very variable among vertebrates. Long-term survival of spermatozoa in the female genital tract appears as a physiological safety mechanism for insuring reproduction when :

— ecological conditions render preovulatory mating impossible (cheiropters, reptiles, amphibians) ;
— mating is unrelated to ovulation (birds) ;
— ovulation occurs before parturition (hare).

Whatever may be the duration of sperm survival, spermatozoa generally survive in folds, glands, and even in seminal receptacles. These differentiated structures can be located in any part of the genital tract, as summarized in table 3.

Only motile sperms penetrate these structures.

Two types of contact are observed between female tract epithelium and sperm heads : sperm heads are « stuck » by cell microvillies ; sperm heads penetrate inside the epithelial cell, forcing the cell membrane like a glove finger ; however there is no evidence of a relation between type of contract and survival.

The fascinating question of repression and derepression of sperm motility by these cells and the metabolic supplies of spermatozoa, have been scarcely studied in long-term survival.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AHLGREN M., 1969. *Migration of spermatozoa to the fallopian tubes and the abdominal cavity in women including some immunological aspects.* Thesis, Lund, Suède.

AKESTER A. R., INKSTER I. J., 1961. Cine-radiographic studies of the genital tract of the rabbit (Proc.). *J. Reprod. Fert.*, **2**, 507-508.

ALLEN T. E., GRIGG G. W., 1957. Sperm transport in the fowl. *Austr. J. Agric. Res.*, **8**, 788-799.

AUSTIN C. R., 1960. Fate of spermatozoa in the female genital tract. *J. Reprod. Fert.*, **1**, 151-156.

BAKER R. D., DEGEN A. A., 1972. Transport of live and dead boar spermatozoa within the reproductive tract of gilts. *J. Reprod. Fert.*, **28**, 369-377.

BENSON D. G., 1968. Reproduction in urodeles. 2. Observations on the spermatheca (*Triturus viridescens*). *Experientia*, **24**, 853-854.

BOBR L. W., LORENZ F. W., OGASAWARA F. X., 1964. Distribution of spermatozoa in the oviduct and fertility in domestic birds. I. Residence sites of spermatozoa in fowl oviducts. *J. Reprod. Fert.*, **8**, 39-47.

BOBR L. W., OGASAWARA F. X., LORENZ F. W., 1964. Distribution of spermatozoa in the oviduct and fertility in domestic birds. II. Transport of spermatozoa in the fowl oviduct. *J. Reprod. Fert.* **8**, 49-58.

BOER C. H. de, 1972. Transport of particulate matter through the human female genital tract. *J. Reprod. Fert.*, **28**, 295-297.

BOISSEAU C., 1970. *Cytologie ultrastructurale des organes assurant la conservation des spermatozoïdes chez* Salamandra salamandra. Thèse 3e cycle, Fac. Sci., Rennes.

BOISSEAU C., 1971. Étude en culture organotypique du rôle de la spermathèque et du canal de Wolff dans la survie des spermatozoïdes de *Salamandra salamandra* (L.). *Ann. Sci. nat. Zool.*, **13**, 163-180.

BRAMBELL F. W. G., 1935. Reproduction in the common shrew (*Sorex araneus* L.). I. The œstrous cycle of the female. *Phil. Trans. Roy. Soc. B.*, **225**, 1-49.

BURKE W. H., OGASAWARA F. X., 1969. Presence of spermatozoa in uterovaginal fluids of the hen at various stages of the ovulatory cycle. *Poultry Sci.*, **48**, 408-413.

BURKE W. H., OGASAWARA F. X., FUGUA C. L., 1969. Transport of spermatozoa to the site of fertilization in the absence of oviposition and ovulation in the chicken. *Poultry Sci.*, **48**, 602-608.

COURRIER R., 1921. Sur le rôle physiologique des sécrétions utérine et tubaire chez la Chauve-souris hibernante. *C. R. Soc. Biol.*, **84**, 572.

CUELLAR O., 1965. Oviducal anatomy and sperm storage structures in lizards. *J. Morph.*, **119**, 7-20.

DAUZIER L., 1958. Physiologie du déplacement des spermatozoïdes dans les voies génitales femelles chez la Brebis et chez la Vache. *Ann. Zootech.*, **7**, 281-306. *Ann. Zootech.*, **8**, 5-37.

DAUZIER L., WINTENBERGER S., 1952. Recherches sur la fécondation chez les Mammifères. Durée du pouvoir fécondant des spermatozoïdes de Bélier dans le tractus génital de la Brebis et durée de la période de fécondité de l'œuf après l'ovulation. *C. R. Soc. Biol.*, **146**, 660-663.

DEANESLY R., 1934. The reproductive processes of certain mammals. VI. The reproductive cycle of the female Hedgehog. *Phil. Trans. Roy. Soc., B*, **223**, 239-276.

DEANESLY R., 1935. The reproductive processes of certain mammals. IV. Growth and reproduction in the stoat (*Mustela herminea*). *Phil. Trans. Roy. Soc., B*, **225**, 459-492.

DENT J. N., 1970. The ultrastructure of the spermatheca in the red spotted newt. *J. Morph.* **132**, 397-424.

DOAK R. L., HALL A., DALE H. E., 1967. Longevity of spermatozoa in the reproductive tract of the bitch. *J. Reprod. Fert.* **13**, 51-58.

DOBROWOLSKI W., HAFEZ E. S. E., 1970. Transport and distribution of spermatozoa in the reproductive tract of the cow. *J. Anim. Sci.*, **31**, 940-943.

EGLI G., NEWTON M., 1961. The transport of carbon particles in the human female reproductive tract. *Fertil. Steril.*, **12**, 151-155.

EL-BANNA A. A., HAFEZ E. S. E., 1970. Sperm transport and distribution in rabbit and cattle female tract. *Fertil. Steril.*, **21**, 534-540.

EVANS E. I., 1933. The transport of spermatozoa in the dog. *Am. J. Physiol.*, **105**, 287.

FOX W., 1956. Seminal receptacles of snakes. *Anat. Rec.*, **124**, 519-533.

FOX W., 1963. Special tubules for sperm storage in female lizards. *Nature*, **198**, 500-501.

FUJII S., TAMURA T., 1963. Location of sperms in the oviduct of the domestic fowl with special reference to storage of sperms in the vaginal gland. *J. Fac. Fish. anim. Husb., Hiroshima Univ.*, **5**, 145-163.

GADDUM-ROSSE P., BLANDAU R. J., 1973. *In vitro* studies on ciliary activity within the oviducts of the rabbit and pig. *Am. J. Anat.*, **136** , 91-104.

GIBBONS R. A., MATTNER P., 1965. Some aspects of the chemistry of cervical mucus. *Internat. J. Fert.*, **11**, 366-372.

GILBERT A. B., REYNOLDS M. E., LORENZ F. W., 1968 *a*. Distribution of spermatozoa in the oviduct and fertility in domestic birds. V. Histochemistry of the uterovaginal sperm-host glands of the domestic hen. *J. Reprod. Fert.*, **16**, 433-444.

GILBERT A. B., REYNOLDS M. E., LORENZ F. W., 1968 *b*. Distribution of spermatozoa in the oviduct and fertility in domestic birds. VII. Innervation and vascular supply of the utero-vaginal sperm-host glands of the domestic hen. *J. Reprod. Fert.*, **17**, 305-310.

HAFEZ E. S. E., 1972. Scanning electron microscopy of rabbit and monkey female reproductive tract epithelium. *J. Reprod. Fert.*, **30**, 293-296.

HOAR W. S., 1969. Reproduction, 1-72, in : HOAR W. S. and RANDALL D. J., *Fish Physiology*, vol. **3**, Acad. Press, New York.

HOFFMAN L. H., WIMSATT W. A., 1972. Histochemical and electron microscopic observations on the sperm receptacles in the Gartner snake oviduct. *Am. J. Anat.*, **134**, 71-96.

HORNE H. W., THIBAULT J. P., 1962. Sperm migration through the human female reproductive tract. *Fertil. Steril.*, **13**, 135-139, 444-447.

HUNTER R. H. F., LEGLISE P. C., 1971 *a*. Polyspermic fertilization following tubal surgery in pigs, with particular reference to the role of the isthmus. *J. Reprod. Fert.*, **24**, 233-246.

HUNTER R. H. F., LEGLISE P. C., 1961 *b*. Tubal surgery in the rabbit : fertilization and polyspermy after resection of the isthmus. *Am. J. Anat.*, **132**, 45-52.

INKSTER I. J., 1964. Sperm transport in the female rabbit. *Proc. N. Z. Soc. Anim. Prod.*, **24**, 67-68.

JALABERT B., BILLARD R., 1969. Étude ultrastructurale du site de conservation des spermatozoïdes dans l'ovaire de *Poecilia reticulata* (Poisson téléostéen). *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **9**, 273-280.

JOHNSTON N. P., PARKER J. E., 1970. The effect of time of oviposition in relation to insemination on fertility of chicken hens. *Poultry Sci.*, **49**, 325-327.

JOLY J., 1960. La conservation des spermatozoïdes et les particularités histophysiologiques du réceptacle séminal chez la Salamandre, *Salamandra salamandra*. *C. R. Acad. Sci.*, **250**, 2269-2271.

JOLY J., 1966. *Écologie et cycles sexuels de* Salamandra salamandra. Thèse Doctorat, Fac. Sci., Paris, C. N. R. S., n° 1093.

KOHLBRUGGE J. H. F., 1913. Die Verbreitung der Spermatozoiden im weiblichen Körper und im befruchten Ei. *Arch. EntwMech. Org.*, **35**, 165-188.

KREHBIEL R. H., CARSTENS S. G. P., 1939. Roentgen studies of the mechanism involved in sperm transport in the female rabbit. *Am. J. Physiol.*, **125**, 571.

KESSERÜ E., LARRANAGA A., HURTADO H., BENAVIDES G., 1972. Fertility control by continuous administration of *d*-norgestrel 0,03 mg. *Internat. J. Fert.*, **17**, 17-27.

LAKE P. E., 1960. Personnal communication, in : BOBR L. W., LORENZ F. W., OGASAWARA F. X., 1964. *J. Reprod. Fert.*, **8**, 39-47.

LAKE P. E., GILBERT A. B., 1964. The effect of a foreign object in the shell gland on the fertility of the domestic hen. *J. Reprod. Fert.*, **8**, 272-273.

LEMAITRE-LUTZ F., 1968. Anatomie des glandes pelviennes de la femelle de *Pleurodeles waltlii* MICHAH. ; leur rôle de réceptacle séminal. *Ann. Embryol. Morphogen.*, **1**, 409-416.

LIGHTFOOT R. J., RESTALL B. J., 1971. Effects of site of insemination, sperm motility and genital tract contractions on transport of spermatozoa in the ewe. *J. Reprod. Fert.*, **26**, 1-13.

LINEWEAVER J. A., HAFEZ E. S. E., EHLERS M. H., DICKSON W. M., KING J. R., 1970. Sperm transport in cattle and gonadotropin-treated calves. *Cornell Vet.*, **60**, 372-382.

LORENZ F. W., OGASAWARA F. X., 1968. Distribution of spermatozoa in the oviduct and fertility in domestic birds. VI. The relations of fertility and embryo normality with site of experimental insemination. *J. Reprod. Fert.*, **16**, 445-455.

MACLEOD J., SOBRERO A., 1964. L'examen de la glaire cervicale post-coïtale et la qualité du sperme, 299-309, in : *Les fonctions du col utérin*, Masson et Cie, Paris.

MARTINET L., RAYNAUD F., 1972. Mécanisme possible de la superfœtation chez la Hase. *C. R. Acad. Sci.*, D, **274**, 2683-2686.

MASTERS W. H., JOHNSON V. E., 1966. *The human sexual response*. Little Brown, Boston.

MATTNER P. E., 1963. Spermatozoa in the genital tract of the ewe. II. Distribution after coïtus. *Austr. J. Biol. Sci.*, **16**, 688-694.

MATTNER P. E., 1968. The distribution of spermatozoa and leucocytes in the female genital tract in goats and cattle. *J. Reprod. Fert.*, **17**, 253-261.

MATTNER P. E., BRADEN A. W. H., 1969. Comparison of the distribution of motile and immotile spermatozoa in the ovine cervix. *Austr. J. Biol. Sci.*, **22**, 1069-1070.

METTEN H., 1941. Studies on the reproduction of the dogfish. *Phil. Trans. Roy. Soc., B.*, **230**, 217-238.

MIMURA H., 1941. Studies on the mechanism of travel of spermatozoa through the oviduct in the domestic fowl. *J. Dept. Agric. Kyusyu Imp. Univ.*, **6**, 167-259.

MOGHISSI K. S., 1971. Sperm migration through cervical mucus. In : SHERMAN A. I. *Pathways to conception*. Charles C. Thomas publisher.

MOGHISSI K. S., MARKS C., 1971. Effects of microdose norgestrel on endogenous gonadotropic and steroid hormones, cervical mucus properties, vaginal cytology, and endometrium. *Fertil. Steril.*, **22**, 424-434.

NICHOLSON R., 1965. Vitality of spermatozoa in the endocervical canal. *Fertil. Steril.*, **16**, 758-764.

NOBLE G. K., 1954. *The biology of the amphibia*. Dover publications, N. Y.

NOYES R. W., ADAMS C. E., WALTON A., 1958. Transport of spermatozoa into the uterus of the rabbit. *Fertil. Steril.*, **9**, 288-299.

ODEBLAD E., 1969. Types of human cervical secretion. *Acta Europ. Fert.*, **1**, 99-116.

OGASAWARA F. X., FUQUA C. L., 1972. The vital importance of the uterovaginal sperm-host glands for the turkey hen. *Poultry Sci.*, **51**, 1035-1039.

PHILIPPI E., 1909. Fortpflanzungsgeschichte der viviparen teleosteer *Glaridichthys januarius* und *G. decem-maculatus* in ihrem Einfluss auf Lebensweise, makroskopische und mikroskopische Anatomie. *Zool. Jahrb.*, **27**, 1-94.

QUINLIVAN T. D., ROBINSON T. J., 1969. Numbers of spermatozoa in the genital tract after artificial insemination of progestagen-treated ewes. *J. Reprod. Fert.*, **19**, 73-86.

RACEY P. A., POTTS D. M., 1970. Relationship between stored spermatozoa and the uterine epithelium in the pipistrelle bat (*pipistrellus pipistrellus*). *J. Reprod. Fert.*, **22**, 57-63.

RAYNAUD F., 1972. *Physiologie du transport des spermatozoïdes dans le col utérin de la Brebis dans diverses conditions expérimentales*. Thèse 3e cycle, Paris.

REINIUS S., 1969. *Morphology of oviduct, gametes and zygotes as a basis of oviductal function in the mouse*. Thesis, Uppsala.

ROWSON L. E. A., 1955. The movement of radio-opaque material in the bovine uterine tract. *Brit. Vet. J.*, **111**, 334-342.

SAINT GIRONS H., 1956. Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* (L.) dans l'ouest de la France. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **91**, 284-350.

SAINT-GIRONS H., 1959. Données histochimiques sur les glucides de l'appareil génital chez les Vipères, au cours du cycle reproducteur. *Ann. Histochim.*, **4**, 235-243.

SAINT-GIRONS H., 1962. Présence de réceptacles séminaux chez les Caméléons. *Beaufortia*, **9**, 165-172.

SAINT-GIRONS H., BROSSET A., SAINT-GIRONS M. C., 1969. Contribution à la connaissance du cycle annuel de la Chauve-souris *Rhinolophus ferrumequinum*. *Mammalia*, **33**, 357-470.

SCHINDLER H., BEN-DAVID E., HURWITZ S., KEMPENICH O., 1967. The relation of spermatozoa to the glandular tissue in the storage sites of the hen oviduct. *Poultry Sci.*, **46**, 1462-1471.

SKATKIN P. N., RUMIANTZEVA E. J., 1948. Vitesse du déplacement des spermatozoïdes dans les organes sexuels des femelles (en russe). *C. R. Acad. Agric. V. I. Lenine*, **10**, 45-51.

SOBRERO A. J., MACLEOD J., 1962. The immediate postcoital test. *Fertil. Steril.*, **13**, 184-189.

STEKLENIOV E. P., 1968. Des particularités anatomo-morphologiques de la structure et des fonctions physiologiques des trompes de Fallope chez les Camelidés (genres *Lama* et *Camelus*) (en russe). *VIe Congr. intern. Reprod. anim. Insém. artif.*, Paris, vol. **1**, 71-74.

STOLK A., 1950. *Histo-endocrinological analysis of the gestation phenomena in the Cyprinodont*, Lebistes reticulatus. Thesis, Univ, Utrecht.

SUGA T., HIGAKI S., 1971. Studies on the uterine secretion of the cow. II. Distribution of spermatozoa and seminal plasma after intra-uterine insemination in the reproductive tract of cow during estrous stage. *Bull. nat. Inst. anim. Ind.*, (24), 41-49.

TANAKA K., KOGA O., 1971. Studies on the maintenance of fertilizing spermatozoa in the hen's oviduct. *Jap. J. Zootech. Sci.*, **42**, 327-249.

TANAKA K., OKANO K., 1971. The influence of time of oviposition in relation to intravaginal insemination on fertility of chicken hens. *Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ.*, **25**, 97-102.

TAUBER P., 1875. Fécondation de l'œuf de poule dans l'oviducte (en danois). *Naturhist. Tidsskr.*, **10**, 63-106.

THIBAULT C., 1969. La fécondation chez les Mammifères, 911-963 in : GRASSÉ P. P. *Traité de Zoologie*, tome 16, fasc. 6, Masson et Cie, Paris.

THIBAULT C., 1972. Physiology and physiopathology of the Fallopian tube. *Internat. J. Fertil.*, **17**, 1-13.

THIBAULT C., GÉRARD M., 1973. Transport et survie des spermatozoïdes dans les voies génitales de la vache (à paraître).

THIBAULT C., WINTENBERGER-TORRES S., 1967. Oxytocin and sperm transport in the ewe. *Internat. J. Fertil.*, **12**, 410-415.

Van DRIMMELEN G. C., 1951. Artificial insemination of birds by the intraperitoneal route. A study in sex physiology of pigeons and fowls with reports upon a modified technique of semen collection, and a new technique of insemination, and observation on the spermatozoa in the genital organs of the fowl hen. *Onderstepoort J. Vet. Res.*, suppl, 1, 3-212.

VAN KREY H. P., OGASAWARA F. X., LORENZ F. W., 1966. Distribution of spermatozoa in the oviduct and fertility in domestic birds. IV. Fertility of spermatozoa from infundibular and uterovaginal glands. *J. Reprod. Fert.*, **11**, 257-262.

VAN KREY H. P., OGASAWARA F. X., PANGBORN J., 1967. Light and electron microscopic studies of possible sperm gland emptying mechanisms. *Poultry Sci.*, **46**, 69-78.

WINGE O., 1937. Succession of broods in *Lebistes*. *Nature*, **140**, 467.

YAMANAKA H. S., SODERWALL A. L., 1960. Transport of spermatozoa through the female genital tract of hamsters. *Fertil. Steril.*, **11**, 470-474.

YARON Z., 1972. Effects of ovariectomy and steriod replacement on the genital tract of the viviparous lizard, *Xantusia vigilis*. *J. Morph.*, **136**, 313-326.

ZAMBONI L., 1971. *Fine morphology of mammalian fertilization*. 1 vol., Harper and Row publishers.