

DÉVELOPPEMENT TESTICULAIRE ET ÉTABLISSEMENT DE LA SPERMATOGENÈSE CHEZ LE TAUREAU

J. ATTAL et M. COUROT

avec la collaboration technique de Christiane RICHETIN et Claudine PISSELET

*Laboratoire de Physiologie de la Reproduction,
Centre national de Recherches zootechniques, Jouy-en-Josas (Seine-et-Oise)*

SOMMAIRE

Les observations présentées dans ce travail ont porté sur 70 animaux de race *Normande* de 0 à 3 ans.

La croissance testiculaire, d'abord lente durant la période infantile, s'accélère entre 3 et 12 mois au cours de l'établissement de la spermatogenèse, puis elle ralentit de nouveau par la suite.

Au cours du développement des testicules, l'apparition de la lumière dans les tubes séminifères marque une étape particulière puisqu'elle correspond à une augmentation de la vitesse de croissance du diamètre et à une diminution de la vitesse d'allongement de ces tubes.

Chez le Veau, comme dans les autres espèces, ce sont les gonocytes et eux seuls qui donnent les cellules germinales de l'adulte alors que les cellules de soutien ne donnent que les cellules de Sertoli. Le nombre total de spermatogonies souches augmente constamment pendant toute la période étudiée alors que le nombre de cellules de Sertoli reste relativement constant à partir de l'âge de 6 mois.

Par ailleurs, il y a un cycle très précoce de l'épithélium germinale; son identité avec celui de l'adulte est la preuve que dès l'instant où elle s'établit, la spermatogenèse suit son rythme propre définitif. Mais l'évolution du rendement de la spermatogenèse montre que celui-ci n'est normal qu'au bout d'un an.

INTRODUCTION

Le grand développement de l'insémination artificielle dans l'espèce bovine conduit à l'exploitation la plus intensive possible des taureaux à haut potentiel génétique.

Or, il semble que chez l'adulte les capacités de production de spermatozoïdes sont conditionnées par la façon dont l'animal a été élevé pendant sa vie prépubère (JAMES, 1950; FLIPSE et *al.*, 1953-1961; BAKER et *al.*, 1955; DAVIES et *al.*, 1957; KORDTS et HILDEBRANDT, 1958; BRATTON et *al.*, 1959; VANDEMARK et *al.*, 1960).

Mais jusqu'à présent peu de données sont disponibles sur le mode de développement des testicules chez le Taureau. Quelques travaux ont fourni une analyse incomplète de l'établissement de la spermatogenèse (KUGIMOTO, 1941; HOOKER, 1944; COUROT, 1958; ABDEL-RAOUF, 1960-1961; HAY et *al.*, 1961) ou même des interprétations qu'il y a tout lieu de croire erronées (PHILIPS et ANDREWS, 1936; SANTAMARINA et REECE, 1957; FOSSLAND et SCHULTZE 1961). C'est pourquoi nous avons voulu reprendre en détail, d'une manière qualitative et quantitative, l'étude de l'établissement de la spermatogenèse chez le Taureau.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I — MATÉRIEL

Cette étude porte sur 70 bovins mâles de race *Normande* élevés dans des conditions identiques et abattus à des âges compris entre la naissance et 3 ans. De plus, les testicules de 5 foetus et ceux d'un adulte de 8 ans de même race ont été inclus dans cette étude à titre de comparaison. Tous les abatages ont été effectués le matin pour éliminer des variations nyctémérales possibles de l'activité cellulaire des organes étudiés.

Les testicules prélevés dans les 5 minutes qui suivent l'abattage sont séparés de l'épididyme, pesés et leur densité est déterminée par mesure du poids d'eau déplacée. L'albuginée est pesée après avoir été séparée du parenchyme testiculaire.

Les prélèvements pour l'étude histologique sont toujours faits sur les deux testicules. Si l'organe est petit (poids inférieur à 15 g), un fragment de parenchyme testiculaire est prélevé sur toute sa largeur; s'il est plus gros, le prélèvement est effectué parallèlement à l'albuginée à mi-distance entre celle-ci et le *rete testis*.

II — MÉTHODES

a) Préparations histologiques

Les fragments prélevés sont immédiatement fixés dans le liquide de Bouin-Hollande pendant 4 jours au moins. Après inclusion à la paraffine les coupes de 10 μ d'épaisseur sont colorées suivant la technique de Feulgen avec contre-coloration au bleu alcian.

b) Observations histologiques

Les analyses histologiques ont été pratiquées sur une coupe par testicule.

Le volume relatif des tubes séminifères au sein du parenchyme testiculaire est déterminé suivant la méthode de CHALKLEY (1943) en observant 100 à 200 champs microscopiques répartis sur toute la surface d'une coupe.

Le diamètre des tubes séminifères est mesuré sur 50 sections orthogonales de tube par testicule. Nous considérons comme orthogonale, une section dans laquelle la différence entre le plus grand et le plus petit diamètre n'excède pas 12 p. 100 de leur valeur moyenne.

Pour calculer la longueur totale réelle des tubes séminifères il a fallu tenir compte de la contraction du parenchyme testiculaire au cours des manipulations histologiques. Celle-ci a été déterminée en mesurant le volume d'un fragment de testicule frais et le volume de ce même fragment après fixation et inclusion dans la paraffine. La contraction histologique est donnée par la relation suivante :

$$\text{Contraction} = C = \frac{\text{Volume frais} - \text{Volume inclus}}{\text{Volume frais}} \times 100$$

Il faut travailler avec des pièces de tissu de taille assez semblable d'un échantillon à l'autre, car des études préliminaires ont montré que plus le volume de la pièce est petit, plus la contraction est importante (ATTAL, non publié).

La longueur des tubes séminifères est alors donnée par la relation :

$$\text{Longueur} = L = \frac{(\text{Volume des tubes séminifères frais}) (100 - \text{Contraction})}{\text{Surface moyenne de la section de tube fixé}}$$

c) *Observations cytologiques*

Pour chacun des animaux pris entre la naissance et le moment de l'apparition des premiers spermatozoïdes, nous avons classé et compté tous les noyaux cellulaires présents dans 100 sections transversales de tubes séminifères (50 par testicule).

Chez les animaux possédant déjà des spermatozoïdes, les comptages ont porté sur les différentes catégories cellulaires présentes à des stades précis du cycle de l'épithélium séminifère (ORTAVANT, 1959) à savoir :

- les spermatogonies souches (stades 6 et 7),
- les spermatocytes de 1^{er} ordre aux stades leptotène et diplotène (stades 2 et 3 respectivement),
- les jeunes spermatides à noyau rond (stades 5 et 6),
- les spermatides au moment de l'allongement du noyau (stade 2)
- les spermatozoïdes (stade 7).

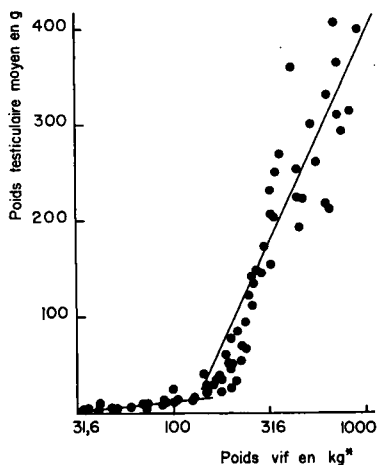


FIG. 1. — Évolution pondérale du testicule en fonction du poids vif chez le Taureau
* Échelle logarithmique

TABEAU I

Corrélations, régressions et tests de linéarité entre le poids testiculaire moyen en g (y) et le logarithme du poids vif (x) chez le Taureau

Tests statistiques	Poids testiculaire moyen < 18 g (19 données)	Poids testiculaire moyen ≥ 18 g (51 données)
Équation de régression.	$y = 23,9 x - 35,3$	$y = 465 x - 995$
Coefficient de corrélation	$r = 0,93$	$r = 0,93$
Test de linéarité	$P < 0,01$	$P < 0,01$

Les valeurs ainsi observées (moyennes de 20 observations chaque fois), ont été corrigées selon la formule d'ABERCROMBIE (1946) sauf dans les cas des cellules de soutien et de Sertoli, et des spermatozoïdes pour lesquels nous avons conservé les chiffres bruts en raison de la forme irrégulière des noyaux.

RÉSULTATS (1)

I — ÉTUDE PONDÉRALE DES TESTICULES

La courbe de croissance testiculaire exprimée en fonction de l'âge ou du poids vif des animaux présente une allure sigmoïde ; nous avons précisé les deux points de rupture dans le rythme de croissance des testicules en exprimant d'une part le poids

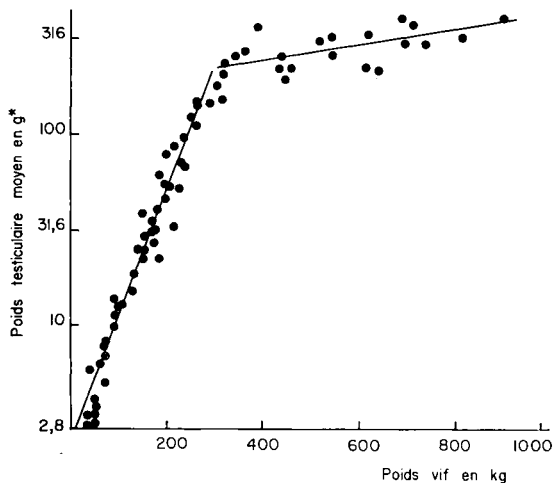


FIG. 2. — Évolution pondérale du testicule en fonction du poids vif chez le Taureau
* Échelle logarithmique

TABLEAU 2

Corrélations, régressions et tests de linéarité entre le logarithme du poids testiculaire moyen (y) et le poids vif en kg (x) chez le Taureau

Tests statistiques	Poids testiculaire moyen < 160 g (48 données)	Poids testiculaire moyen ≥ 160 g (22 données)
Équation de régression	$y = 0,0065 x + 0,4$	$y = 0,004 x + 2,22$
Coefficient de corrélation	$r = 0,96$	$r = 0,63$
Test de linéarité	$P < 0,01$	$P < 0,01$

(1) Les tableaux de résultats individuels, trop importants pour être présentés ici, peuvent être obtenus sur demande.

testiculaire moyen en fonction du logarithme du poids vif (fig. 1, tableau 1) d'autre part le logarithme du poids testiculaire en fonction du poids vif (fig. 2, tableau 2). Les deux points singuliers mis ainsi en évidence se situent l'un pour un poids testiculaire voisin de 18 g (âge de 3 mois), l'autre pour un poids de 160 g (âge de 12 mois), (fig. 1 et 2 ; tableaux 1 et 2) ; il y a une accélération importante de la croissance entre ces 2 points. Celle-ci doit correspondre à une modification profonde de l'évolution histologique de l'organe.

II — DÉVELOPPEMENT DES TUBES SÉMINIFÈRES

Le volume des tubes séminifères sur tissu frais a été obtenu en multipliant le pourcentage des tubes séminifères dans le parenchyme testiculaire par le volume de

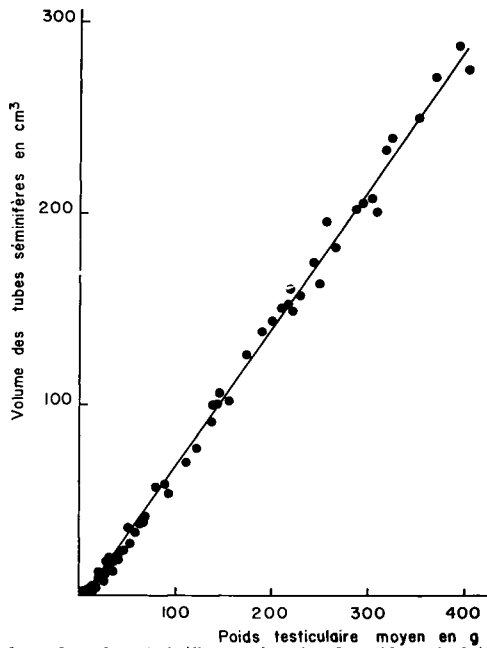


FIG. 3. — Évolution du volume des tubes séminifères en fonction du poids testiculaire moyen chez le Taureau

TABLEAU 3

Corrélation, régression et test de linéarité entre le volume des tubes séminifères en cm³ (y) et le poids testiculaire moyen en g (x) chez le Taureau

Nombre de données	70
Équation de régression	$y = 0,706 x - 4,87$
Coefficient de corrélation	$r = 0,998$
Test de linéarité	$P < 0,01$

ce parenchyme, lequel est égal au volume total du testicule moins le volume de l'albuginée.

Il existe une relation linéaire entre le volume des tubes séminifères et le poids moyen du testicule (fig. 3, tableau 3).

Au moment de la naissance, les tubes séminifères occupent seulement 45 p. 100 du parenchyme testiculaire, contre plus de 80 p. 100 chez l'adulte. L'augmentation du volume des tubes séminifères que nous avons observée est donc plus rapide que celle du tissu intertubulaire (tableau 4) et explique en grande partie l'accroissement du poids des testicules.

TABLEAU 4

Comparaison entre l'accroissement des tubes séminifères et celui du tissu intertubulaire chez le Taureau

	Veau à la naissance	Taureau âgé de 3 ans
Volume du parenchyme testiculaire en cm ³ . .	1,8	350
Volume des tubes séminifères en cm ³	0,8 (= 45 % du parenchyme testiculaire)	280 (= 80 % du parenchyme testiculaire)
Volume du tissu intertubulaire en cm ³	1 (= 55 % du parenchyme testiculaire)	70 (= 20 % du parenchyme testiculaire)

a) Diamètre des tubes séminifères

Le diamètre des tubes séminifères est en relation curviligne avec le poids testiculaire moyen. Par une représentation semi-logarithmique on peut mettre en évidence deux droites de pente différente qui se coupent pour un poids de testicule

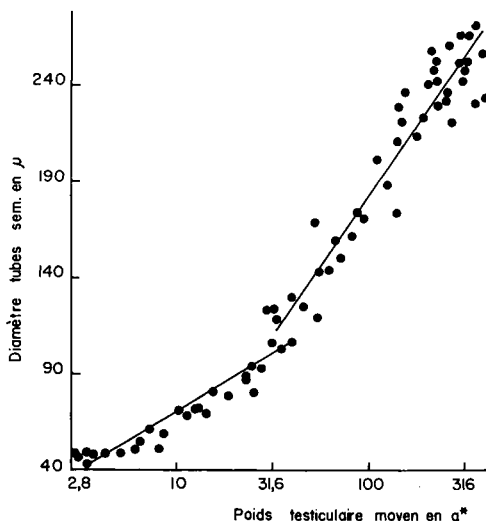


FIG. 4. — *Évolution du diamètre des tubes séminifères en fonction du poids testiculaire moyen chez le Taureau*
* Échelle logarithmique

compris entre 30 et 35 g, soit pour un diamètre moyen d'environ 120 μ (fig. 4, tabl. 5). Tout d'abord le diamètre des tubes séminifères augmente lentement : il passe de 45 μ à 120 μ entre la naissance et l'âge de 6 mois, puis sa croissance s'accélère jusqu'à 2 ans où il atteint une valeur à peu près constante voisine de 260 μ . Or il est intéressant de noter que le début de cette phase d'accélération correspond à la formation de la lumière par vacuolisation du centre des tubes. Ainsi l'apparition de la lumière est la manifestation d'un phénomène important dans l'évolution des tubes séminifères.

TABLEAU 5

Corrélations, régressions et tests de linéarité entre le diamètre des tubes séminifères en μ (y) et le logarithme du poids testiculaire moyen (x) chez le Taureau

Tests statistiques	Poids testiculaire moyen < 33 g (27 données)	Poids testiculaire moyen \geq 33 g (43 données)
Équation de régression	$y = 60,9 x + 9,5$	$y = 146 x - 110$
Coefficient de corrélation	$r = 0,92$	$r = 0,95$
Test de linéarité	$P < 0,01$	$P < 0,01$

b) *Longueur totale des tubes séminifères*

Pour calculer la longueur des tubes séminifères nous avons dû tout d'abord mesurer la contraction subie par les tissus au cours de leur préparation pour l'histologie. Cette contraction varie avec l'âge des animaux (tableau 6) : pratiquement nulle à la naissance, elle se stabilise après 7 mois à une valeur de 0,43.

TABLEAU 6

Contraction du parenchyme testiculaire à différents âges chez le Taureau

	Veau à la naissance	Veau de 0 à 3 mois	Veau de 3 à 7 mois	Veau au-delà de 7 mois
$\frac{\text{Vol. testicule frais} - \text{vol. testicule inclus}}{\text{Volume testicule frais}}$	0	0,15	0,36	0,43

Avec toutes ces données nous avons alors calculé la longueur des tubes séminifères : à la naissance elle est égale à 400 m, elle augmente ensuite pour atteindre sa valeur définitive, 2700 m, vers 2 ans. Les résultats exprimés graphiquement en fonction du poids testiculaire moyen se répartissent suivant 2 droites qui se coupent pour un poids testiculaire de 30-35 g environ et une longueur de tube séminifère de

1 000 m environ (fig. 5, tableau 7). Cette rupture marque un ralentissement dans la vitesse d'allongement des tubes.

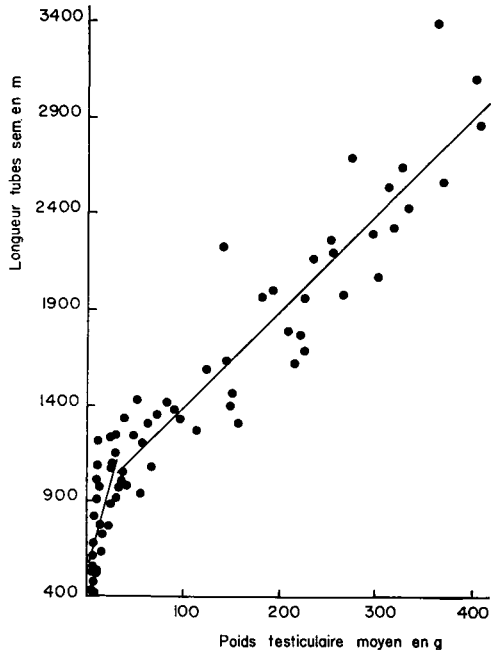


FIG. 5. — Évolution de la longueur des tubes séminifères en fonction du poids testiculaire moyen chez le Taureau

TABLEAU 7

Corrélations, régressions et tests de linéarité entre la longueur totale des tubes séminifères en m (y) et le poids testiculaire moyen en g (x) chez le Taureau

Tests statistiques	Poids testiculaire moyen < 33 g (27 données)	Poids testiculaire moyen \geq 33 g (43 données)
Équation de régression	$y = 19 x + 559$	$y = 5,08 x + 886$
Coefficient de corrélation	$r = 0,69$	$r = 0,93$
Test de linéarité	$P < 0,01$	$P < 0,01$

Tous les résultats présentés jusqu'ici se rapportent à des données morphologiques qui sont la conséquence de l'évolution cytologique de l'épithélium germinal ; c'est donc celle-ci que nous allons examiner maintenant.

III — ÉTABLISSEMENT DE LA SPERMATOGENÈSE

Au cours de l'évolution de l'épithélium germinal, nous pouvons distinguer trois grandes périodes :

- la période infantile, de la naissance à l'apparition des premières spermatogonies souches ;
- la mise en place des premiers cycles spermatogénétiques, de l'apparition des spermatogonies souches jusqu'à la libération des spermatozoïdes ;
- la phase de maturation sexuelle.

a) Période infantile

Au cours de cette période les cordons sexuels ne contiennent que deux types de cellules : les cellules de soutien et les gonocytes ou cellules germinales primordiales.

1. — *Les cellules de soutien* sont celles dont le petit noyau (6,5 μ de diamètre moyen) contient des granules de chromatine fortement colorables et présente un

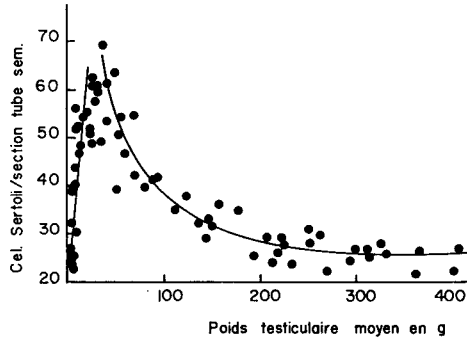


FIG. 6. — Évolution du nombre de cellules de soutien et de Sertoli par section transversale de tube séminifère en fonction du poids testiculaire moyen chez le Taureau (courbe approximative)

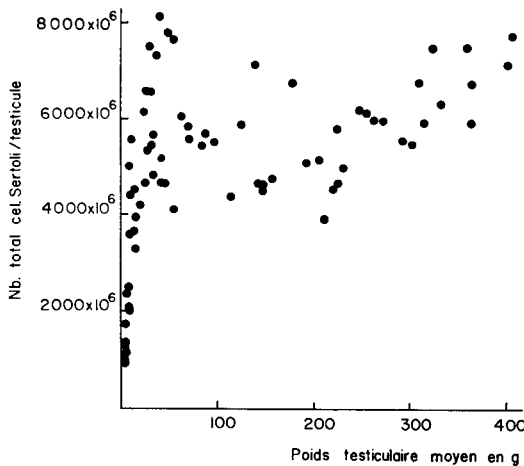


FIG. 7 — Évolution du nombre total de cellules de soutien et de Sertoli par testicule en fonction du poids testiculaire moyen chez le Taureau

contour plus ou moins régulier, avec une membrane nucléaire épaisse. Chez les animaux pris au moment de la naissance, les noyaux des cellules de soutien sont situés en une couche qui s'étend contre la membrane basale (planche I a) ; chez les animaux plus âgés, certaines de ces cellules sont en position plus centrale. Dans le premier cas, elles correspondent aux « bis-cells » et dans le deuxième cas aux « cis-cells » d'ABDEL-RAOUF (1960). Il est d'ailleurs très probable qu'elles dérivent l'une de l'autre par division mitotique (planche I b) comme le suggère aussi ABDEL-RAOUF (1961).

Durant toute cette période, le nombre brut des cellules de soutien par section de tube augmente de 23 à 56 (fig. 6) ; leur nombre total par testicule (fig. 7) passe de 970 millions à la naissance (poids testiculaire moyen voisin de 3 g) à 4 560 millions pour un âge de 3 mois (poids testiculaire moyen de l'ordre de 12 g).

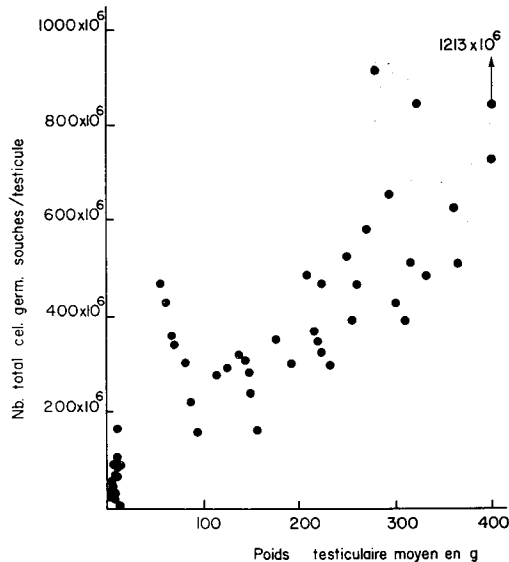


FIG. 8. — Évolution du nombre total de cellules germinales souches par testicule en fonction du poids testiculaire moyen chez le Taureau

2. — *Les gonocytes* sont les grandes cellules très peu nombreuses situées au hasard à l'intérieur des cordons sexuels. Leur noyau sphérique assez gros (9 μ de diamètre moyen) est granuleux, peu colorable et entouré d'une très mince membrane ; parfois il peut contenir un ou plusieurs nucléoles clairs. Contrairement aux cellules de soutien les gonocytes montrent souvent une zone cytoplasmique périnucléaire bien délimitée (planche I, a).

Les résultats de comptage laissent apparaître une grande variabilité du nombre de gonocytes par section transversale de tube séminifère d'un animal à l'autre : alors que chez certains il peut atteindre 1,46 (nombre corrigé), chez un autre nous n'en trouvons que 0,60 (nombre corrigé). Cependant le nombre total de gonocytes par testicule augmente durant cette période : il passe de 30 à 90 millions (fig. 8).

Tout au long de cette période nous observons de fréquentes divisions mitotiques mais il est souvent difficile de distinguer s'il s'agit de gonocytes ou de cellules de soutien. A l'exemple de CLERMONT et PEREY (1957), nos critères de classification ont

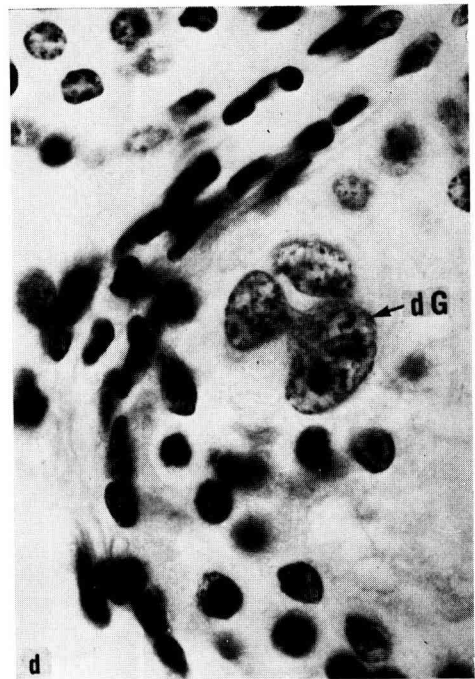
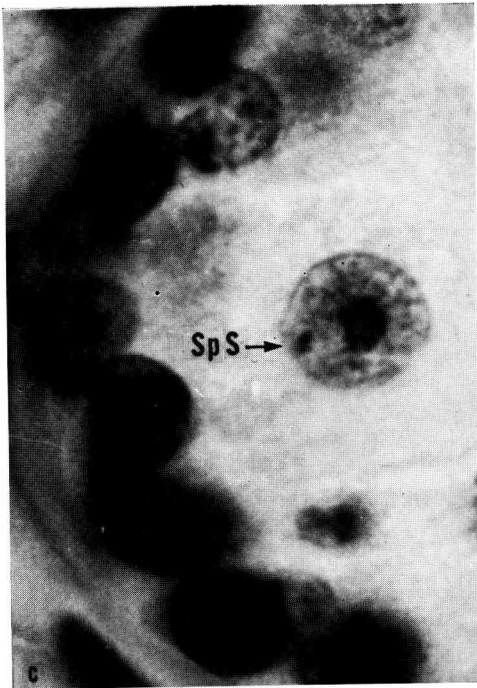
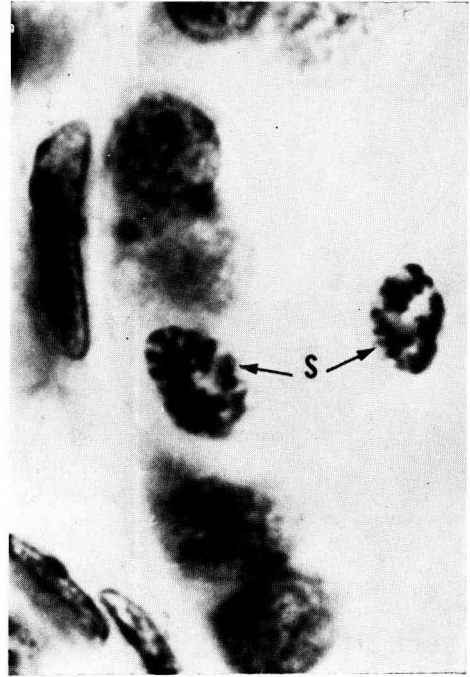
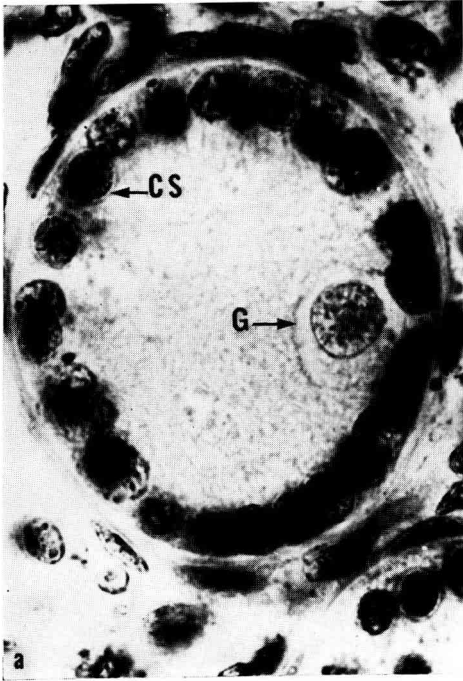


PLANCHE I

- a — Cordon sexuel d'un jeune veau (1 mois) avec cellules de soutien (CS) contre la membrane basale et gonocyte plus au centre du cordon ($\times 820$).
- b — Portion de cordon sexuel d'un jeune veau (2 mois) — Remarquer 2 noyaux de cellules de soutien (S) issus d'une division toute récente ($\times 2070$).
- c — Premières spermatogonies souches (SpS) avec nucléole entouré de chromatine condensée (animal âgé de 3 mois) ($\times 1860$).
- d — Dégénérescence (dG) de gonocyte dans un testicule de veau âgé de 7 mois ($\times 930$).

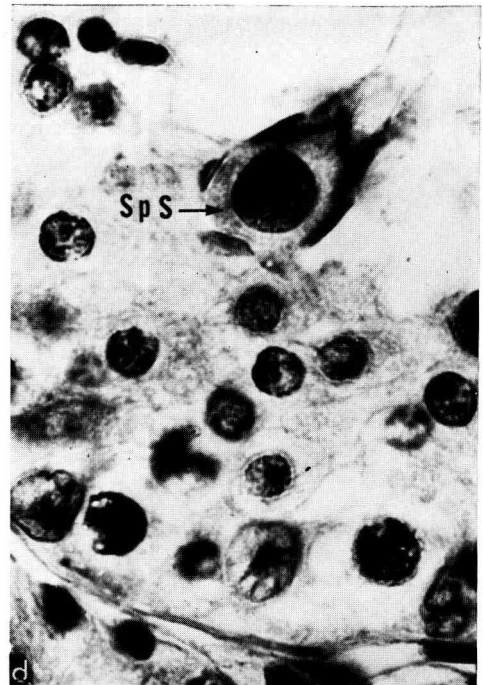
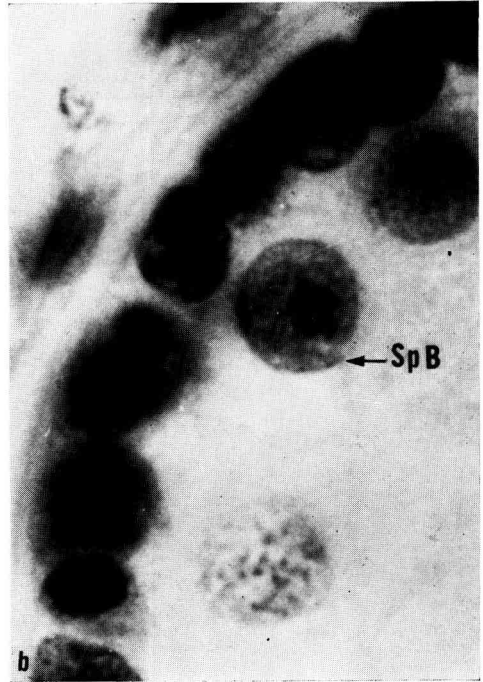
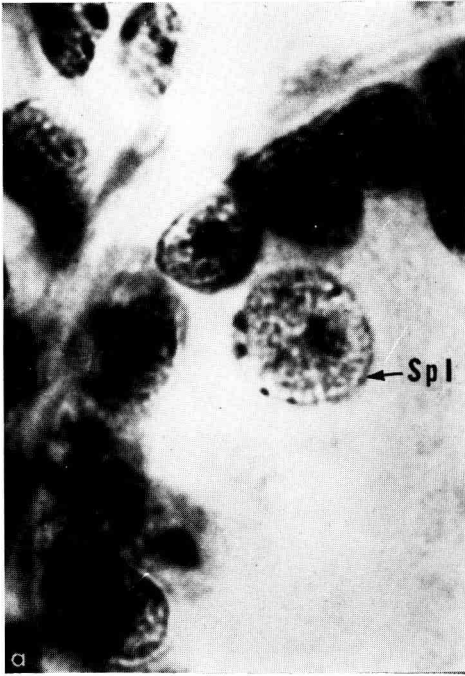


PLANCHE II

- a — Premières spermatogonies intermédiaires (Sp I) avec granulations de chromatine sous la membrane nucléaire (veau âgé de 4 mois) ($\times 1860$).
- b — Premières spermatogonies B (Sp B) avec crotelle de chromatine (veau âgé de 4 mois) ($\times 1860$).
- c — Premiers spermatocytes primaires en prophase méiotique : stade leptotène (L) (veau âgé de 4 mois) ($\times 260$).
- d — Elimination d'une spermatogonie souche (Sp S) entourée de spermatozoïdes dans un testicule de veau âgé de 11 mois ($\times 840$).

porté sur la finesse des chromosomes et la taille des figures de division qui sont plus grandes lorsqu'il s'agit de gonocytes, mais ces différences sont beaucoup moins nettes chez le Taureau que chez le Rat.

Enfin, aussi bien dans les testicules de fœtus que dans ceux d'animaux après la naissance on peut observer des figures de dégénérescence caractérisées par une hypertrophie anormale des noyaux de quelques gonocytes (diamètre de 15 à 18 μ).

b) *Mise en place des premiers cycles spermatogénétiques*

Les premières spermatogonies « souches » ou spermatogonies du type A se forment à partir des gonocytes vers l'âge de 3 mois lorsque le testicule atteint un poids moyen de 13 g environ (planche I, c). La distinction entre spermatogonies A et gonocytes ne porte que sur des critères cytologiques : dans un noyau de spermatogonie A la chromatine est finement poussiéreuse, alors qu'elle est plutôt granuleuse dans un noyau de gonocyte. Par ailleurs les spermatogonies A présentent souvent un nucléole entouré d'une condensation de chromatine, alors que les gonocytes n'ont presque jamais de nucléole et de toute façon celui-ci n'est pas entouré d'un amas de chromatine.

Pendant toute cette période des figures de dégénérescence sont encore visibles dans les gonocytes (planche I, d).

Nous avons pu observer ensuite les différents types de spermatogonies caractéristiques de l'évolution du cycle spermatogénétique du Taureau déjà décrites par SCHOENFELD, 1901; MASUI, 1919; ORTAVANT, 1959; KRAMER, 1960; AMANN, 1961. (Planche II, a et b).

Les premières figures de prophase méiotique (planche II, c) apparaissent chez des animaux dont le poids testiculaire est encore faible 13,8 g et 15,1 g), ce qui correspond à un âge de 4 mois, mais, dans ce cas, elles sont peu nombreuses et présentes dans quelques tubes seulement (1 p. 100). Ce n'est que 140 jours plus tard, pour un poids testiculaire de 55 g, que les spermatocytes I seront présents dans tous les tubes.

Les premières spermatides apparaissent aussitôt après la formation de la lumière des tubes séminifères, lorsque le poids testiculaire moyen est de 30-35 g environ. Mais, comme précédemment, il s'écoule un certain temps avant que s'établisse la spermiogénèse dans l'ensemble des tubes séminifères (Ceci n'a lieu que pour un poids testiculaire de 80 g et un âge de 9 mois). C'est alors que les premiers spermatozoïdes sont libérés dans la lumière des tubes. Ainsi il s'est écoulé 180 jours entre l'apparition des premières spermatogonies poussiéreuses et la libération des premiers spermatozoïdes.

Quant aux cellules de soutien, leur nombre par section de tube séminifère augmente jusqu'à un poids testiculaire moyen de 30-35 g environ après quoi il diminue (fig. 6). C'est à partir de ce moment aussi que les cellules de soutien commencent à se transformer en cellules de Sertoli. Nous pouvons, en effet, observer un grand nombre de figures de transition entre ces deux types cellulaires ; c'est d'ailleurs pourquoi dans nos comptages nous les avons groupés sous la même rubrique. Lorsque les cellules de soutien ont subi cette transformation elles ne se divisent plus (poids testiculaire de 50 g) et la diminution du nombre des cellules de Sertoli par section de tube séminifère que nous avons signalée est donc un effet secondaire de l'allongement des tubes séminifères. La même chose a été observée aussi chez le Rat (CLERMONT et PEREY, 1957) et l'Agneau (COUROT, 1962).

c) Période de maturation sexuelle

Les différents types de cellules germinales, en très petit nombre au moment de leur apparition, augmentent graduellement par la suite. C'est donc à cette période que se situe le problème du peuplement des tubes séminifères c'est-à-dire de l'efficacité des différents processus spermatogénétiques. Nous avons voulu l'étudier en ana-

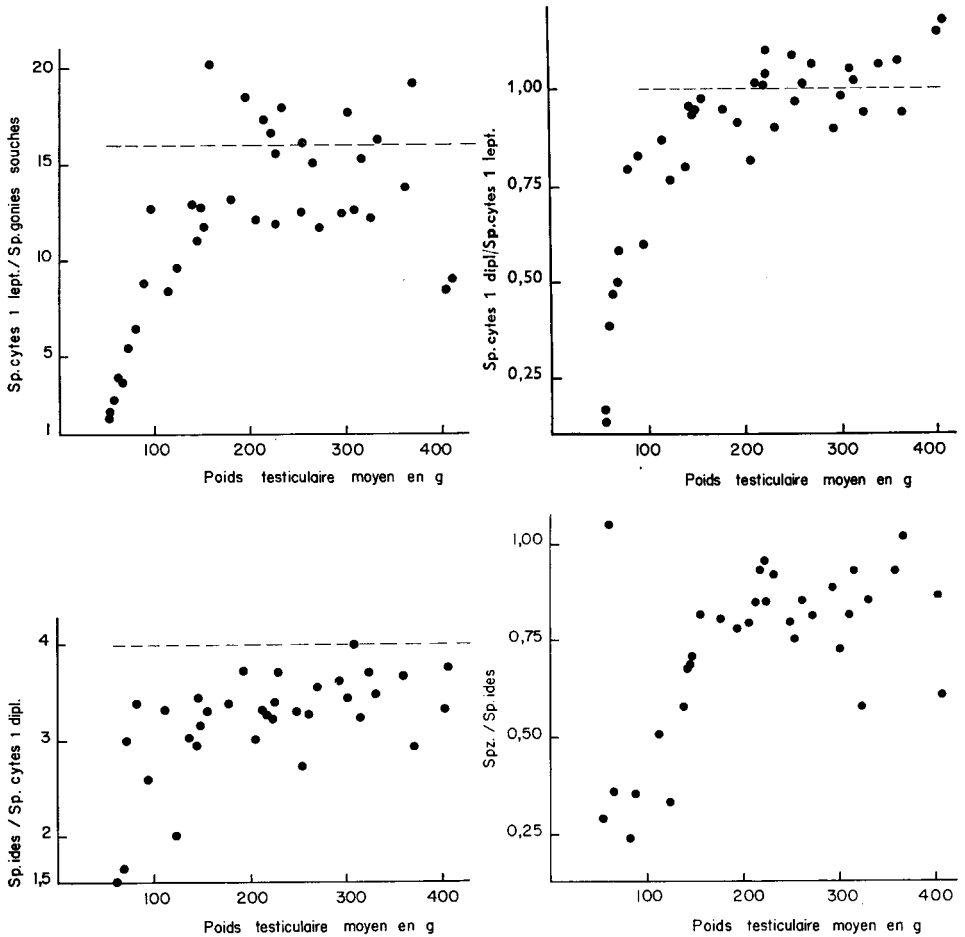


FIG. 9. — Évolution de l'activité spermatogénétique en fonction du poids testiculaire moyen chez le Taureau

lysant les rapports qui définissent respectivement les rendements des divisions spermatogoniales, de la prophase méiotique, des divisions de maturation et de la spermiogénèse. Nous les avons aussi comparés à leur valeur théorique chez l'adulte (ORTAVANT, 1959 ; AMANN, 1961). Les résultats présentés en fonction du poids du testicule sont rapportés dans la figure 9.

Malgré les variations individuelles quelquefois assez importantes, les courbes obtenues sont assez semblables entre elles. Après une augmentation linéaire jusqu'à

un poids de testicule voisin de 160g, elles montrent un plateau pour lequel les résultats sont assez voisins de la valeur théorique adulte.

On peut donc considérer que c'est vers un poids testiculaire de 160 g et à un âge de 12 mois que le rendement optimum de la spermatogenèse est atteint.

Au cours de cette période, le nombre de cellules de Sertoli par section transversale de tubes continue à diminuer lorsque le poids testiculaire augmente (fig. 6) : ainsi, de 54 cellules pour un poids testiculaire de l'ordre de 50 g, il décroît à 23 cellules lorsque le testicule atteint un poids voisin de 400 g.

Cette diminution débutant alors que la lumière est déjà formée dans les tubes, il peut y avoir une certaine desquamation cellulaire. Elle se produit en effet et nous voyons des cellules de Sertoli qui se détachent de la paroi des tubes séminifères pour venir dans la lumière, souvent par petits groupes, et migrer ensuite vers l'épididyme où on les retrouve. Cette élimination porte sur une proportion plus ou moins grande des tubes (10 p. 100 maximum) mais elles ne concerne jamais que quelques cellules, 2 p. 100 au maximum des cellules de Sertoli, et n'est visible que pendant peu de temps (poids testiculaire compris entre 50 et 60 g).

Au-delà d'un poids testiculaire de 60 g, le nombre de ces cellules éliminées diminue de plus en plus pour devenir pratiquement nul vers un poids testiculaire de 150 g. Ce phénomène n'est donc pas suffisant pour expliquer la diminution apparente révélée par nos comptages. En fait celle-ci provient surtout de ce que les tubes séminifères s'allongent sans que les cellules de Sertoli se multiplient. En effet, le nombre total de cellules de soutien et de Sertoli par testicule augmente jusqu'à un poids testiculaire de 50 g, après quoi il reste sensiblement constant (fig. 7).

Pendant la même période, nous observons aussi une élimination de spermatogonies A dans la lumière qui atteint jusqu'à 8 p. 100 de leur nombre moyen par section de tube. Celle-ci a lieu, soit sous forme de cellules isolées entourées ou non de spermatozoïdes (planche II, *d*), soit sous forme de groupes de cellules pouvant rassembler jusqu'à 10 ou 15 spermatogonies A. Cette élimination ne concerne jamais que les spermatogonies A et non les spermatogonies B ou intermédiaires. Mais, de toute façon, elle est toujours faible et le nombre total de spermatogonies souches par testicule continue à augmenter lentement pendant toute la période que nous avons étudiée (fig. 8) : ainsi de l'ordre de 300 millions pour un poids testiculaire voisin de 90 g, il passe à 1 milliard environ (avec de fortes variations individuelles, chez des animaux de trois ans ayant un poids testiculaire voisin de 400 g).

DISCUSSION

I — *Croissance des testicules*

Les résultats rapportés dans ce travail montrent que la courbe de croissance des testicules du Taureau a une allure sigmoïde. Ceci est en accord avec les différentes observations rapportées sur ce sujet chez le Veau (KUGIMOTO, 1941 ; BRATTON *et al.*, 1959 ; ABDEL-RAOUF, 1960) et dans d'autres espèces : Mouton (CARMON et GREEN 1952 ; WATSON, SAPSFORD et McCANCE, 1956 ; COUROT, 1962) ; Cobaye (BESSESEN et CARLSON, 1923 ; MIXNER *et al.*, 1943) ; Lapin (KIBLER *et al.*, 1943).

Dans notre étude, l'utilisation des coordonnées logarithmiques nous a permis en outre de préciser les points de rupture de pente dans la croissance des testicules (18 g et 160 g) et l'analyse histologique a montré que ces points délimitent différentes phases de la mise en place de la spermatogenèse : dans le 1^{er} cas ; démarrage de la spermatogenèse, dans le second ; obtention du rendement optimal des processus spermatogénétiques.

Nous pouvons donc dire que chez le taureau la spermatogenèse s'établit quand le poids testiculaire est compris entre 18 et 160 g, c'est-à-dire entre 3 et 12 mois en moyenne ce qui est en accord avec KUGIMOTO (1941). Elle se traduit par une accélération de la croissance testiculaire, phénomène qui a été montré aussi chez le Bélier (COUROT, 1962).

II — Développement des tubes séminifères

Il semble que l'apparition de la lumière représente une étape de grande importance dans le développement des tubes séminifères. Celles-ci est en effet concomitante de l'apparition des spermatozoïdes et d'une inversion des rythmes d'accroissement du diamètre et de la longueur des tubes.

Chez l'Agneau, WATSON, SAPSFORD, et McCANCE (1956) ont déjà signalé que la formation de la lumière dans les tubes séminifères coïncidait avec une plus forte augmentation de leur diamètre, laquelle n'est pas en relation simple avec le poids du testicule (COUROT, 1962). Chez le Taureau, ABDEL-RAOUF (1960) a obtenu des résultats comparables à ceux que nous présentons ici alors que HAY, LINDNER et MANN (1961) ont trouvé que le diamètre des tubes séminifères est en relation linéaire directe avec le poids des testicules ($r = 0,92$; $P < 0,01$), mais ceci n'est valable que dans les six premiers mois de la vie des animaux.

Pour la longueur des tubes séminifères, nous obtenons chez le Taureau des résultats sensiblement inférieurs à ceux présentés par BASCOM et OSTERUD (1925) et par AMANN (1963). Par exemple, pour un animal ayant un poids testiculaire de 260 g, la longueur totale des tubes séminifères est de 2 100 m dans notre étude, alors qu'elle est de 4 900 m pour BASCOM et OSTERUD et de 2 800 à 3 000 m pour AMANN. Cette différence nous semble s'expliquer, dans le premier cas, par le fait que les auteurs n'ont tenu compte dans leurs calculs ni de la rétraction du tissu fixé ni du poids de l'albuginée ; dans le second cas, la différence nettement plus faible est peut-être une question de race, comme le suggère AMANN.

III — Établissement de la spermatogenèse

a) *Cellules germinales souches.* — L'aspect histologique des cordons sexuels du très jeune veau avec des cellules de soutien et des gonocytes est une figure normale que l'on retrouve dans de nombreuses espèces. Mais, même à l'heure actuelle, tous les auteurs ne sont pas d'accord pour y voir l'origine respectivement de la lignée sertolienne et de la lignée germinale.

Certains auteurs prétendent que les cellules germinales primordiales dégèrent totalement peu de temps après la naissance et qu'ensuite les cellules de soutien donnent à la fois des spermatogonies souches et des cellules de Sertoli (SNIFFEN, 1952 chez l'Homme ; YAO et EATON, 1954, chez le Bouc ; SANTAMARINA et REECE, 1957 ; FOSSLAND et SCHULTZE, 1961 chez le Taureau ; TSIPER, 1960, chez la Souris, pour ne

citer que les travaux les plus récents) ; d'autres auteurs ont commis une certaine confusion entre cellules de soutien, gonocytes, et spermatocytes I (CARMON et GREEN 1952, chez l'Agneau).

A l'opposé, les expériences d'ANCEL et BOUIN (1926), STCHEGOLEW (1934) et MINTZ (1960) ont apporté la preuve expérimentale de l'interprétation que nous adoptons à savoir que les cellules de soutien donnent uniquement les cellules de Sertoli. Par ailleurs, nous pouvons l'appuyer par des arguments d'ordre histologique analogues à ceux relevés chez le Rat (CLERMONT et PEREY, 1957 ; SAPSFORD, 1962) chez la Souris (NEBEL AMAROSE et HACKETT, 1961) ; chez l'Agneau (SAPSFORD, 1962 ; COUROT, 1962).

Contrairement à ce qu'indiquent SANTAMARINA et REECE (1957), la dégénérescence des gonocytes observée après la naissance ne porte que sur un nombre relativement faible de cellules (3 pour 100 au maximum). De plus, en accord avec ABDEL-RAOUF (1960, 1961) nous n'observons jamais la disparition complète des gonocytes avant que n'apparaissent les spermatogonies souches, et nombreuses sont les figures de cellules germinales où il est difficile de dire s'il s'agit d'un gonocyte ou d'une spermatogonie souche. D'autre part, nous n'avons jamais vu de figures de transition entre cellules de soutien et spermatogonies souches contrairement à ce qu'on rapporté BOOKHOUT (1936) chez le Cobaye et TSIPER (1960) chez la Souris. Mais nous avons observé plusieurs formes de passage entre cellules de soutien et cellules de Sertoli.

b) *Mise en place des premiers cycles spermatogénétiques.* — Jusqu'au démarrage de l'activité spermatogénétique, il n'y a pas de variation notable de l'allure des tubes séminifères. Chez le Veau, comme chez l'Agneau (SAPSFORD, 1962 ; COUROT, 1962), nous ne retrouvons pas les différentes phases de poussée de l'épithélium germinale que signalent MANCINI, NARBATZ et LAVIERI (1960) au cours de la phase pré-bubertaire humaine.

Ensuite, dès le début de l'évolution des lignées germinales, nous remarquons l'existence d'un synchronisme dans les événements cytologiques. Au fur et à mesure qu'elles se présentent et se complètent, les associations de cellules germinales rencontrées dans les tubes séminifères du Veau sont en tout point identiques à celles de l'adulte (ORTAVANT, 1959 ; HOCHEREAU, 1963). Dès l'instant où elle s'établit, la spermatogenèse suit son cycle normal et son rythme propre définitif, particularité que CLERMONT et PEREY (1957) et COUROT (1962) ont aussi observé chez le Rat et l'Agneau, mais que NEBEL, AMAROSE et HACKETT (1961) ainsi que FOOSLAND et SCHULTZE (1961) mettent en doute dans le tout début de l'évolution des spermatogonies chez la Souris et chez le Veau, niant l'existence de certaines divisions spermatogoniales pour les premiers cycles spermatogénétiques.

Entre l'apparition des premiers spermatocytes I et la libération des premiers spermatozoïdes, il s'est écoulé 150 jours. Sachant qu'il faut 41 jours chez l'adulte pour franchir la même étape (ORGBIN, 1961) et venant de voir que les processus spermatogénétiques ont dès leur début une vitesse d'évolution normale, nous en tirons la conclusion que les premiers cycles spermatogénétiques n'évoluent pas jusqu'à leur terme. Nous en avons d'ailleurs l'indication dans les très nombreuses figures de dégénérescence visibles dans les spermatocytes I et les spermatides. Ce phénomène existe aussi chez l'Agneau, mais à un degré moindre (COUROT, 1962).

c) *Réserve de cellules germinales souches.* — L'élimination des spermatogonies A que nous avons constatée au cours du développement testiculaire des animaux âgés

de 10 à 12 mois nous amène à considérer le problème des cellules germinales souches chez le Taureau.

Malgré cette élimination, le nombre total des spermatogonies souches augmente régulièrement avec le poids des testicules (fig. 8), ce qui rejoint les observations de KRAMER (1960). Or le schéma des divisions spermatogoniales proposé chez l'adulte, qui dans son principe est le même quelles que soient les espèces (ROOSEN-RUNGE, 1952; CLERMONT et LEBLOND, 1953, CLERMONT, 1962; ORTAVANT, 1954-1959; AMANN, 1961) indique qu'il y a une préservation de la cellule souche à chaque cycle spermatogénétique. Donc si leur nombre total augmente, c'est qu'à côté des divisions normales il y a des divisions de spermatogonies souches qui n'entrent pas dans le cadre du cycle spermatogénétique mais qui contribuent à multiplier ces cellules souches. Est-ce une division supplémentaire avant les divisions spermatogoniales normales ou bien s'agit-il de gonocytes qui persistent toujours chez l'adulte et qui continuent de se multiplier? Il ne nous est pas encore possible de le dire mais le phénomène est confirmé par le fait que l'augmentation du poids testiculaire au-delà de 160 g, poids à partir duquel la spermatogenèse a atteint son rendement normal, ne peut être expliquée que par la mise en route de nouvelles lignées germinales issues de nouvelles spermatogonies souches. Nous avons constaté en effet une augmentation du nombre total de toutes les cellules germinales présentes dans le testicule et nous avons obtenu une relation linéaire significative entre le nombre de spermatides à noyau allongé contenues dans les testicules (« nombre testiculaire » d'ORTAVANT, 1958) et le poids testiculaire moyen chez le Veau ($r = 0,85$, $P < 0,01$) (COUROT, non publié). Ce nombre testiculaire obtenu sur broyat d'organe est d'ailleurs en corrélation avec le nombre de spermatides à noyau allongé calculé d'après les résultats d'histologie quantitative ($r = 0,69$, $P < 0,01$). Ces deux techniques entièrement différentes aboutissent au même résultat; elles permettent donc d'affirmer que de nouvelles spermatogonies souches entrent en activité au fur et à mesure du développement testiculaire.

IV — Rendement des différents processus spermatogénétiques

Les résultats obtenus montrent que dans son ensemble la spermatogenèse atteint son rendement optimum lorsque le poids du testicule est égal à 160 g, c'est-à-dire autour de 12 mois chez le Taureau.

La variabilité observée dans le rendement des divisions spermatogoniales peut provenir de trois causes :

— soit des phénomènes de dégénérescence des spermatogonies; ORTAVANT (1959) a montré combien les spermatogonies intermédiaires en particulier étaient sensibles chez le Bélier;

— soit de l'incorporation dans les comptages de spermatogonies souches, de spermatogonies rondes, poussiéreuses dont l'allure est très voisine de celle des gonocytes et qui se présentent souvent par groupes. L'origine et la destinée de ces cellules sont totalement inconnues; peut-être constituent-elles une réserve pour la formation des spermatogonies souches, auquel cas ce serait une erreur de les assimiler à des spermatogonies souches *sensu stricto*;

— soit enfin du décalage dans le temps entre les spermatogonies souches qui ont donné les spermatocytes I au stade leptotène et les spermatogonies souches que

nous comptons puisque nous savons qu'il y en a une augmentation du nombre des cellules souches avec le temps.

Nous pensons que ce sont surtout les dégénérescences au cours des divisions spermatogoniales qui sont la cause la plus influente de la variabilité du rendement de ces divisions entre animaux.

Nous remarquons par ailleurs que la prophase méiotique est la fraction du cycle spermatogénétique qui s'établit le plus vite à son niveau normal. Et enfin il apparaît que les divisions de maturation qui assurent le passage des spermatocytes I aux spermatides représentent une étape sûrement critique, chez le Taureau, car il est très rare qu'elles aient un rendement qui atteigne le niveau théorique (AMANN, 1961). Ce même phénomène a été observé aussi chez le lapin (SWIERSTRA, 1962).

En conclusion, cette étude montre que l'établissement de la spermatogenèse est relié de façon assez étroite au développement des testicules chez le Taureau. La vitesse de déroulement des processus spermatogénétiques est immédiatement normale mais leur rendement n'est optimum qu'au bout d'un certain temps.

Reçu pour publication en mai 1963.

SUMMARY

THE ONSET OF SPERMATOGENESIS IN THE BOVINE

The following observations have been made on 70 males of the *Normandy* breed from birth up to three years of age.

Testes grow slowly between birth and 3 months and faster between 3 and 12 months. At the end of this period the spermatogenic process is fully established. Then testicular growth slows down again. With the opening of the lumen in the seminiferous tubules there is an increase in their enlargement rate and a decrease in their lengthening rate.

In this species gonocytes give rise to spermatogonia whereas the supporting cells only produce Sertoli cells. The total number of spermatogonia is raising constantly during the period studied (i. e. 3 years), while the number of Sertoli cells remains practically constant since 6 months of age.

Even at its beginning the spermatogenesis develops at the same speed as it does in the adult. But it is only after one year that its normal efficiency is attained : before this age degenerative phenomena take place at many levels of the spermatogenic process, namely during meiosis and elongation of the spermatids.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABDEL-RAOUF M., 1960. The postnatal development of the reproductive organs in bulls with special reference to puberty. *Acta Endocr.*, **34**, sup. 49, 109 p.
- ABDEL-RAOUF M., 1961. The proliferation of germ cells in the testes of bull calves and young bulls. *Acta Vet. Scand.*, **2**, 22-31.
- ABERCROMBIE M., 1946. Estimation of nuclear population from microtome sections. *Anat. Rec.*, **94**, 238-248.
- AMANN R. P., 1961. Reproductive physiology of the Male Bovine. *Ph. D thesis, Pennsylvania State University Park*, 206 p.
- AMANN R. P., 1963. Communication personnelle.
- ANCEL P., BOUIN P., 1926. Recherches expérimentales sur l'origine des gonocytes dans le testicule des Mammifères. *C. R. Assoc. Anat.*, **21**, 1-11.

- BAKER F. N., VANDEMARK N. L., SALISBURY G. W., 1955. Growth in Holstein bulls and its relation to sperm production. *J. Anim. Sci.*, **14**, 746-752.
- BASCOM K. F., OSTERUD H. L., 1925. Quantitative studies of the testis. II. Pattern and total tubule length in the testicles of certain common mammals. *Anat. Rec.*, **31**, 159-169.
- BESSESEN A. N., CARLSON H. A., 1923. Postnatal growth in weight of the body and of the various organs in the guinea pig. *Amer. J. Anat.*, **31**, 483-521.
- BOOKOUT C. G., 1936. The germ cell cycle in the guinea pig. II. The post natal development of the testis. *Z. Zellforsch.*, **25**, 749-763.
- BRATTON R. W., MUSGRAVE S. D., DUNN H. O., FOOTE R. H., 1959. Causes and Prevention of Reproductive Failures in Dairy Cattle. II. Influence of Underfeeding and Overfeeding from Birth to 80 Weeks of Age on Growth, Sexual Development, and Semen Production of Holstein Bulls. *Cornell Univ. Agr. Expt. Sta., Bull.* **940**, 45 p.
- CARMON J. L., GREEN W. W., 1952. Histological study of the development of the testis of the ram. *J. Anim. Sci.*, **11**, 674-687.
- CHALKLEY H. W., 1943. Method for the quantitative morphologic analysis of tissues. *J. Nat. Canc. Inst.*, **4**, 47-53.
- CLERMONT Y., 1962. Quantitative Analysis of Spermatogenesis of the Rat : a revised model for the renewal of spermatogonia. *Amer. J. Anat.*, **111**, 111-129.
- CLERMONT Y., LEBLOND C. P., 1953. Renewal of spermatogonia in the rat. *Amer. J. Anat.*, **93**, 475-502.
- CLERMONT Y., PEREY B., 1957. Quantitative study of the cell population of the seminiferous tubules in immature rats. *Amer. J. Anat.*, **100**, 241-267.
- COUROT M., 1958, cité par ORTAVANT R., 1959. Spermatogenesis and morphology of the spermatozoon., in COLE H. H., CUPPS P. T., *Reproduction in Domestic Animals*, Vol. 2, 1-73, Acad Press, New York and London.
- COUROT M., 1962. Développement du testicule chez l'Agneau. Établissement de la spermatogénèse. *Ann Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **2**, 25-41.
- DAVIES D. V., MANN T., ROWSON L. E. A., 1957. Effect of Nutrition on the Onset of Male Sex Hormone Activity and Sperm Formation in Monozygous Bull-Calves. *Proc. Roy. Soc. B.*, **147**, 332-352.
- FLIPSE R. J., ALMQUIST J. O., 1961. Effect of total digestible nutrient intake from birth to four years of ages on growth and reproductive development and performance of dairy bulls. *J. Dairy Sci.*, **44**, 905-914.
- FLIPSE R. J., SNYDER J. W., THACKER D. L., ALMQUIST J. O., 1953. Effect of Total Digestible Nutrient Intake on Growth and Reproductive Development of Dairy Bulls. *Pennsylvania Agr. Expt. Sta., Prog. Report* **104**, 14p
- FOSSLAND R. G., SCHULTZE A. B., 1961. A histological study of the postnatal development of the bovine testis. *Univ. Nebraska Coll. Agric., Res. Bull.* **199**, 15 p.
- HAY M. F., LINDNER H. R., MANN T., 1961. Morphology of bull testes and seminal vesicles in relation to testicular androgens. *Proc. Roy. Soc. B.*, **154**, 433-448.
- HOCHEREAU M. T., 1963. Constance des fréquences relatives des stades du cycle de l'épithélium séminifère chez le Taureau et chez le Rat. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **3**, sous presse.
- HOOKE C. W., 1944. The postnatal history and function of the interstitial cells of the testis of the bull. *Amer. J. Anat.*, **74**, 1-37.
- JAMES J. P., 1950. The effect of level of nutrition on the sexual capacity of dairy bulls. *Proc. 10th Ann. conf. N.Z. Soc. An. Prod.*, 84-88.
- KIBLER H. H., BERGMAN A. J., TURNER C. W., 1943. Relation of certain endocrine glands to body weight in growing and mature New Zealand white rabbits. *Endocrinology*, **33**, 250-256.
- KORDTS E., HILDEBRANDT H. H., 1958. Untersuchungen über unterschiedliche Aufzuchtintensitäten an Zwillingsbullen unter besonderer Berücksichtigung ihres späteren Befruchtungsvermögens (Spermaqualität). *Kieler Milchv. Forschungsber.*, **10**, 481-516.
- KRAMER M. F., 1960. Spermatogenesis bij de stier. *Dr. Diergeneesk. Rijksuniversiteit te Utrecht*, 183 pp.
- KUGIMOTO S., 1941. Studies on the age of sexual maturity of the bull, with particular reference to the development of the testes and spermatozoa (en japonais). *Imp. Zoot. Expt. Sta. Tiba-Si, Res. Bull.* **46**, 63 p.
- MANCINI R. E., NARBAITZ R., LAVIERI J. C., 1960. Origin and development of the germinative epithelium and Sertoli cells in the human testis : cytological, cytochemical and quantitative study. *Anat. Rec.*, **136**, 477-490.
- MASUI K., 1919. The spermiogenesis of domestic animals. II. The spermiogenesis of cattle (*Bos Taurus*). *J. Coll. Agric. Tokyo*, **3**, 337-403.
- MINTZ B., 1960. Symposium on mammalian genetics and reproduction. Embryological phases of mammalian gametogenesis. *J. Cell. Comp. Physiol.*, **56** (sup. 1), 31-47.
- MIXNER J. P., BERGMAN A. J., TURNER C. W., 1943. Relation of certain endocrine glands to body weight in growing and mature guinea pigs. *Endocrinology*, **32**, 298-304.
- NEBEL B. R., AMAROSE A. P., HACKETT E. M., 1961. Calendar of gametogenic development in the prepuberal male mouse. *Science*, **134**, 832-833.
- ORGBIN M. C., 1961. Détermination expérimentale de la vitesse de transit épидидymaire des spermatozoïdes de Taureau. *Proc. 4th Int. Congr. Anim. Reprod.*, Vol. 2, 232-235.
- ORTAVANT R., 1954. Étude des générations spermatogoniales chez le Bélier. *C. R. Soc. biol.* **148**, 1958-1960.
- ORTAVANT R., 1958. Le cycle spermatogénétique chez le Bélier. Thèse Doct., Paris, 127 p., éd. 1959, *Ann. Zootech.*, **8**, 183-244 et 271-322.

- ORTAVANT R., 1959. Spermatogenesis and morphology of the spermatozoon., in COLE H. H., CUPPS P. T., *Reproduction in Domestic Animals*, Vol. 2, 1-73, Acad. Press, New York and London.
- PHILIPS R. W., ANDREWS F. N., 1936. The development of testes and scrotum of the ram, bull and boar. *Mass. Agric. Expt. Stat., bull.* **331**, 16 p.
- ROOSEN-RUNGE E. C., 1952. Kinetics of spermatogenesis in mammals. *Ann. New York, Acad. Sci.*, **55**, 574-584
- SANTAMARINA E., REECE R. P., 1957. Normal development of the germinal epithelium and seminiferous tubules in the bull. *Amer. J. Vet. Res.*, **18**, 261-278.
- SAPSFORD C. S., 1962. The development of the testis of the merino ram, with special reference to the origin of the adult stem cells. *Aust. Agr. Res. J.*, **13**, 487-502.
- SAPSFORD C. S., 1962. Changes in the cells of the sex cords and seminiferous tubules during the development of the testis of the rat and mouse. *Aust. J. Zool.*, **10**, 178-192.
- SCHOENFELD H., 1901. La spermatogenèse chez le Taureau et chez les Mammifères en général. *Arch. Biol.* **18**, 1-72.
- SNIFFEN R. C., 1952. Histology of the normal and abnormal testis at puberty. *Ann. New York, Acad. Sci.*, **55**, 609-618.
- STCHEGOLEW G. G., 1934. Les cellules germinales se développent-elles à partir des cellules folliculaires dans les testicules de jeunes rats (en russe). *Arch. Anat. Histol. Embr.*, **2**, 309-314.
- SWIERSTRA E. E., 1962. The cytology and kinetics of spermatogenesis in the rabbit, and the desoxyribonucleic acid content of spermatogenic cells. *Ph. D thesis, Cornell University*, 164 p., in *Diss Abstr.* **23**, 3087.
- TSIPER S. M., 1960. Origin of spermatogonia in albino mouse (en russe). *Zh. Obshei. Biol.*, **21**, 20-27.
- VANDEMARK N. L., FRITZ G. R., EWING L. L., MAUGER R. E., 1960. Limiting effects of underfeeding during growth on sperm production of mature bulls (Abstr.). *J. Anim. Sci.*, **19**, 1338.
- WATSON R. H., SAPSFORD C. S., McCANCE I., 1956. The development of the testis, epididymis and penis in the young merino ram. *Austr. J. Agric. Res.*, **7**, 574-590.
- YAO T. S., EATON O. N., 1954. Postnatal growth and histological development of reproductive organs in male goats. *Amer. J. Anat.*, **95**, 401-432.
-