

ÉTUDE COMPARATIVE DU FLUIDE UTÉRIN ET DE L'ALBUMEN DE L'ŒUF *IN UTERO* CHEZ LA POULE

B. SAUVEUR et P. MONGIN

avec la collaboration technique de J. ROCARD

*Station de Recherches avicoles,
Centre de Recherches de Tours, I. N. R. A.,
37 - Nouzilly*

RÉSUMÉ

Afin d'étudier les transferts d'eau et d'ions effectués dans l'utérus de la poule, nous avons prélevé à cet endroit l'albumen d'œufs en formation et le fluide utérin pendant une période continue s'étendant de 6 à 24 heures après l'oviposition précédente. Ces prélèvements ont été effectués toutes les 2 heures, avec 6 animaux par stade. Pour les prélèvements qui auraient dû normalement être effectués pendant la période nocturne, nous avons utilisé des animaux placés en rythme nyctéméral inversé. Sur chaque échantillon d'albumen et de fluide utérin nous avons mesuré le pH, la $p\text{CO}_2$, la pression osmotique et les teneurs en ions HCO_3^- , Na^+ , K^+ , Ca^{++} et Cl^- .

L'albumen et le fluide utérin sont le siège de flux ioniques qui peuvent s'inverser suivant le stade considéré : ainsi Na^+ est transféré vers l'albumen entre 6 et 12 heures puis réabsorbé de 12 à 22 heures après oviposition. Durant cette deuxième période un échange Na^+/K^+ se produit entre l'albumen et le fluide utérin dans un rapport 1/1 mais il n'est pas démontré qu'un transport couplé Na^+/K^+ existe au niveau de la membrane utérine.

La 18^e heure est caractérisée par une pression osmotique intra-luminale minima et par une acidose maxima due à une mobilisation d'ions HCO_3^- . Au début de la croissance pondérale de la coquille (10^e heure) on observe une baisse de teneur en Ca^{++} de l'albumen et un brusque enrichissement en Ca^{++} du fluide utérin.

Ces résultats sont discutés en fonction des études déjà effectuées sur la provenance des ions Ca^{++} et CO_3^{--} de la coquille ; ils confirment que des ions HCO_3^- en provenance du CO_2 métabolique doivent être sécrétés par les cellules utérines.

La nature des transferts qui interviennent dans l'hydratation de l'œuf *in utero* est également discutée ; il semble bien établi qu'à la suite de la phase de « plumping » (6-12 h), interviennent des échanges cationiques entre l'albumen, le fluide utérin et le sang.

INTRODUCTION

Les transferts d'eau et d'électrolytes effectués à travers la paroi utérine des oiseaux sont d'une importance fondamentale pour la constitution de l'albumen et de la coquille de l'œuf. On sait en particulier que, chez la Poule, l'utérus fournit à l'albumen une quantité très importante d'eau et de potassium (DRAPER, 1966 ; LEONARD, 1968) ; les transferts de sodium, potassium, calcium et chlore effectués dans cet organe varient avec l'équilibre acido-basique de l'animal (SAUVEUR, 1970 *b*) et modifient la structure physique de l'albumen (SAUVEUR, 1970 *a*).

Ainsi, la qualité de l'albumen et celle de la coquille dépendent pour partie ou en totalité des échanges ioniques accomplis *in utero*. Par ailleurs, la composition des sécrétions utérines peut influencer sur le métabolisme des spermatozoïdes lors de leur remontée vers l'infundibulum, lieu de fécondation (EL JACK et LAKE, 1967).

Cependant le fluide présent dans l'utérus, autour de l'œuf, n'a été étudié qu'à quelques instants particuliers qui excluent toujours la période nocturne (BEADLE, CONRAD et SCOTT, 1938 ; EL JACK et LAKE, 1967 ; LEONARD, 1968). C'est pourquoi il nous a semblé indispensable d'en entreprendre une étude continue qui s'étende sur toute la durée du transit utérin de l'œuf et soit complétée par une analyse de l'albumen. Le présent rapport donne les résultats de ces observations et quelques hypothèses qui en résultent sur le mécanisme de transfert des ions *in utero*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette expérience a été conduite sur des poules pondeuses *White Leghorn* (H. N.) placées en cages individuelles, éclairées 16 h/j et recevant un régime standard pour reproducteurs. Vingt animaux environ furent placés en rythme nyctéméral inversé afin de permettre l'étude des stades de formation de l'œuf qui interviennent le plus fréquemment pendant la période nocturne.

L'heure de ponte de chaque œuf étant enregistrée automatiquement, nous avons, après confirmation de la présence d'un œuf *in utero* par palpation à travers le cloaque, prélevé des œufs en formation et du fluide utérin à intervalles de temps réguliers après oviposition de l'œuf précédent.

Ces prélèvements, 6 à chaque stade, ont été effectués sous anesthésie générale de l'animal (par courant de $O_2 + N_2O +$ éther) par laparotomie et pression digitale sur la paroi utérine externe selon la méthode de EL JACK et LAKE (1967). L'œuf en formation est ainsi chassé après retournement du cloaque et le fluide utérin qui s'écoule est recueilli dans un tube conique.

Les mêmes méthodes d'analyse ont été appliquées à l'albumen et au fluide utérin : mesure du pH par microélectrode Radiometer (E 5021), de la pCO_2 par la méthode d'ASTRUP (microtonomètre Radiometer) et calcul de la concentration des ions bicarbonates par l'équation d'Haselbach-Henderson affectée des coefficients utilisés par SAUVEUR (1969). La pression osmotique des échantillons a été déterminée par mesure de l'abaissement du point de congélation (osmomètre Fiske), les teneurs en Na^+ , K^+ , Ca^{++} par spectrophotométrie de flamme (Eppendorf) et celles en Cl^- par titration potentiométrique au nitrate d'argent (électrode Radiometer P 401).

RÉSULTATS

Les données numériques enregistrées ayant fait l'objet d'une publication partielle (MONGIN et SAUVEUR, 1970) nous donnerons principalement ici des figures illustrant les variations observées.

Les teneurs en électrolytes de l'albumen sont rapportées, d'une part à la matière sèche du milieu, d'autre part à l'eau. Le premier mode d'expression s'appuie sur le fait que la matière sèche de l'albumen ne varie pratiquement plus dans l'utérus ; il représente donc une estimation des quantités totales d'ions présentes (SAUVEUR, 1970 b).

1° Le dépôt de la coquille (fig. 1) s'effectue entre 10 et 22 heures après ovulation de l'œuf, à la vitesse constante de 318 mg/h. Entre ces deux instants le coefficient de corrélation entre le poids de coquille déposée et le temps est de 0,97 (calculé sur 27 couples de valeurs).

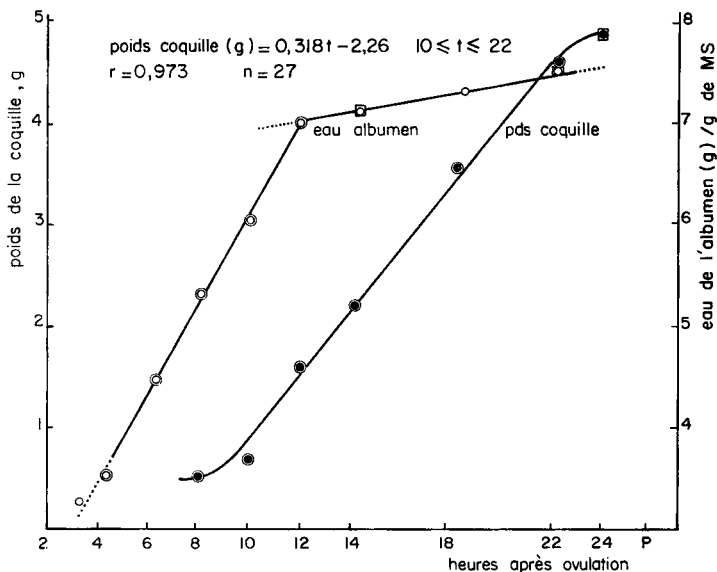


FIG. 1. — Dépôt de la coquille (g) et apport d'eau à l'albumen (g/g matière sèche) en fonction du temps écoulé depuis l'oviposition précédente

○ ● : valeur différente de celle du stade ($n - 1$) ($P \leq 0,05$)

□ ■ : valeur différente de celle du stade ($n - 2$) ($P \leq 0,05$)

2° L'enrichissement de l'albumen en eau (fig. 1) commence dès l'entrée de l'œuf dans l'utérus et se poursuit jusqu'à la 12^e heure après ovulation (soit 2 heures après le début de la calcification de la coquille) au taux de 458 mg eau/h/g de matière sèche ; pendant cette période le coefficient de corrélation entre la teneur en eau de l'albumen et le temps est de 0,92. Entre 12 et 22 heures, l'hydratation se poursuit beaucoup plus lentement à travers la coquille : l'apport d'eau, linéaire en fonction du temps, n'est plus alors que de 38 mg/h/g de matière sèche.

3° La teneur en sodium de l'albumen évolue de façon diphasique (fig. 2). Entre la 6^e et la 12^e heure après ovulation, il existe un flux net de sodium dirigé vers l'albumen égal à 34 $\mu\text{éq/h/g}$ de matière sèche ; ce transfert est donc simultané à l'hydratation rapide décrite ci-dessus et correspond au phénomène couramment appelé « plumping » de l'albumen. Entre 12 et 22 heures il se produit un flux net de sodium en sens opposé, dirigé de l'albumen vers les liquides extracellulaires, égal à 14 $\mu\text{éq/h/g}$ de matière sèche. L'abaissement constant de concentration du sodium dans l'albumen

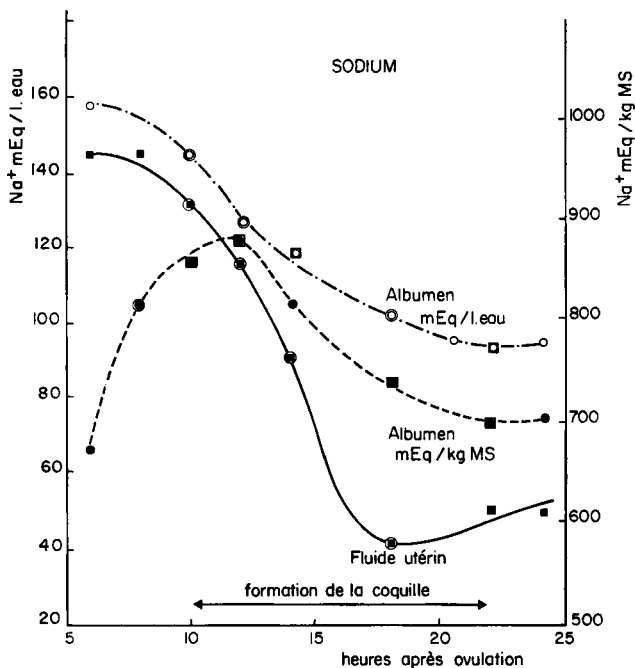


FIG. 2. — Teneur en sodium de l'albumen et du fluide utérin en fonction du temps écoulé depuis l'oviposition précédente
 ●—● : en mEq/kg matière sèche de l'albumen
 ○—○ : en mEq/l d'eau de l'albumen □
 ■—■ : en mEq/l de fluide utérin

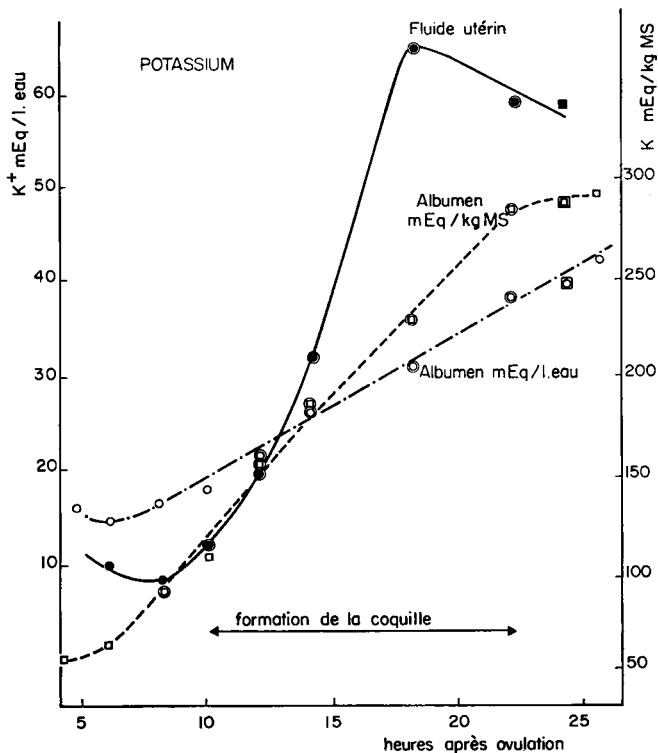


FIG. 3. — Teneur en potassium de l'albumen et du fluide utérin en fonction du temps écoulé depuis l'oviposition précédente
 Légende : voir fig. 1 et 2

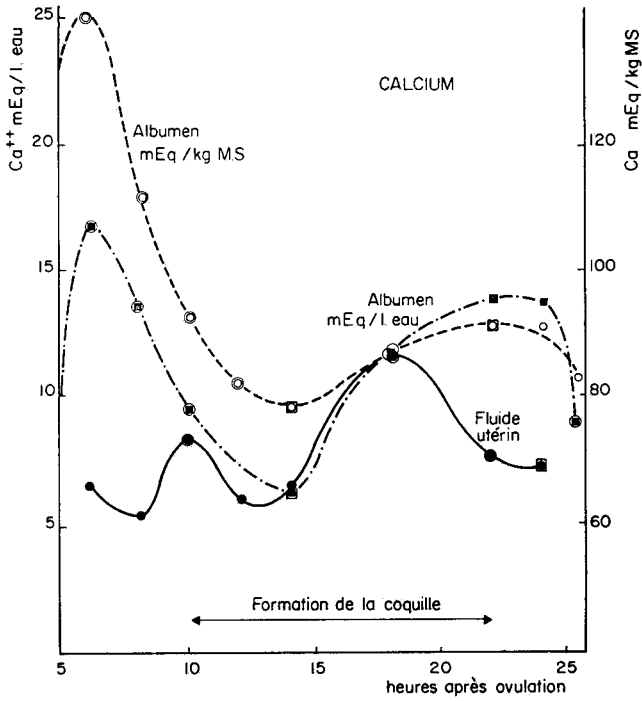


FIG. 4. — Teneur en calcium de l'albumen et du fluide utérin en fonction du temps écoulé depuis l'oviposition précédente
Légende : voir fig. 1 et 2

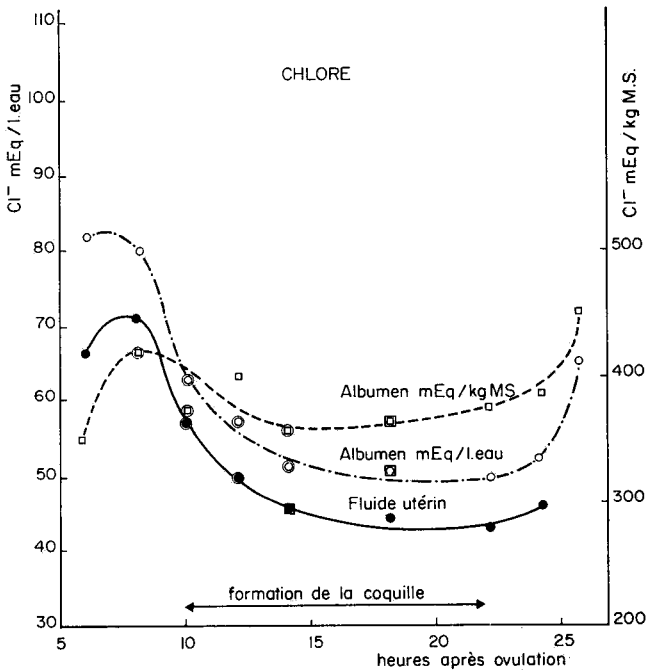


FIG. 5. — Teneur en chlore de l'albumen et du fluide utérin en fonction du temps écoulé depuis l'oviposition précédente
Légende : voir fig. 1 et 2

apparaît donc dû, jusqu'à 12 heures, à un flux hypoosmotique puis à un faible apport d'eau accompagné de la réabsorption de sodium évoquée ci-dessus.

4° Il se produit un flux constant de potassium vers l'albumen (14 $\mu\text{eq/h/g}$ de matière sèche) depuis l'entrée de l'œuf dans l'utérus jusqu'à la 22^e heure (fig. 3). Pendant environ 10 heures, l'albumen s'enrichit donc en potassium à travers la coquille plus ou moins calcifiée. Remarquons de plus que, entre 12 et 22 heures, ce flux d'ions K^+ est, en valeur absolue, exactement identique à celui de Na^+ mais dirigé en sens opposé.

5° L'apport de calcium à l'albumen effectué dans l'isthme se termine 6 heures après ovulation (fig. 4) et est suivi d'une diminution du contenu calcique de ce milieu jusqu'à la 14^e heure. Un nouvel apport est effectué *in utero* entre la 14^e et la 22^e heure. La concentration du calcium dans l'albumen suit les transferts nets.

6° Les flux d'ions Cl^- (fig. 5) varient de façon identique à ceux du sodium, avec une amplitude et une signification moindres. L'albumen s'enrichit en chlore durant le début du « plumping » (6-8 h) puis son contenu diminue jusqu'à la 18^e heure. L'augmentation apparente de la teneur en chlore du blanc durant les dernières heures passées dans l'utérus n'est pas significative.

TABLEAU I

Équilibre acido-basique de l'albumen et du fluide utérin au cours du séjour de l'œuf in utero

Heures après oviposition précédente		6	8	10	12	14	18	22	24	F
pH	Albumen	7,39	7,45	7,40	7,37	7,36	7,18 ^a	7,12 ^b	7,38 ^a	10,9 ***
	f.u.	7,64	7,61	7,45 ^a	7,52	7,34 ^a	7,11 ^a	7,13 ^b	7,48 ^a	14 ***
$p\text{CO}_2$ (mmHg)	Albumen	82	103	108	105	110	94	114	111	1,6 NS
	f.u.	—	177,5	238	93	172	141	174	119	2,0 NS
HCO_3^- (méc./l)	Albumen	51,3	41	62,3 ^a	59,4 ^b	59,7	32,9 ^a	39,2 ^b	67 ^a	7,8 ***
	f.u.	—	128	130,6	84,7 ^a	74,7 ^b	42,6 ^a	57	90,4 ^a	13,9 ***

^a Significativement différent du stade ($n-1$) ($P \leq 0,01$).

^b Significativement différent du stade ($n-2$) ($P \leq 0,01$).

*** Effet global du stade de prélèvement ($P \leq 0,001$).

7° La pression osmotique (fig. 6) de l'albumen diminue de 30 mOsm/l au cours du séjour de l'œuf dans l'utérus, et, principalement, entre 6 et 14 heures. Cette diminution peut être attribuée en partie à l'apport massif d'eau (renfermant cependant Na^+ et K^+ pendant la durée du « plumping ») et en partie aux diminutions de teneur en Ca^{++} et Cl^- qui interviennent à partir de la 6^e et de la 8^e heure respectivement.

8° Le pH de l'albumen (fig. 7 et tabl. I) reste inchangé et voisin du pH sanguin (7,40) pendant la phase de « plumping » (6-12 h). Il diminue ensuite jusqu'aux environs de la 20^e heure pour atteindre une valeur minimale de 7,12 et reprend sa valeur

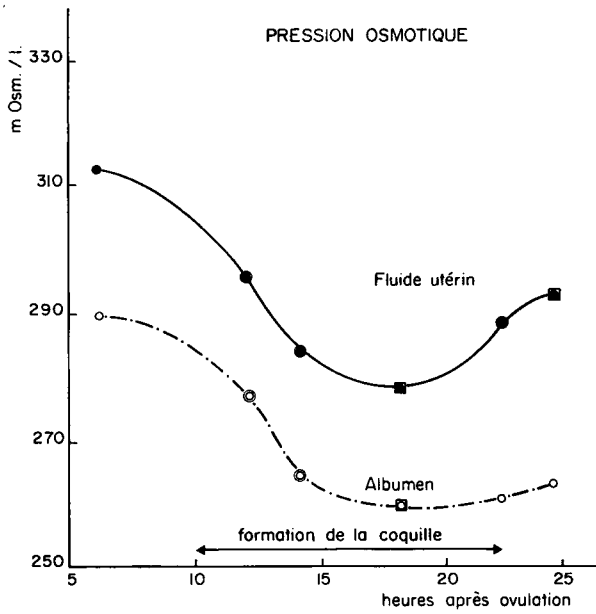


FIG. 6. — Pression osmotique de l'albumen et du fluide utérin (mOsm/l) en fonction du temps écoulé depuis l'oviposition précédente
Légende : voir figure 1

●—● fluide utérin ○—○ albumen

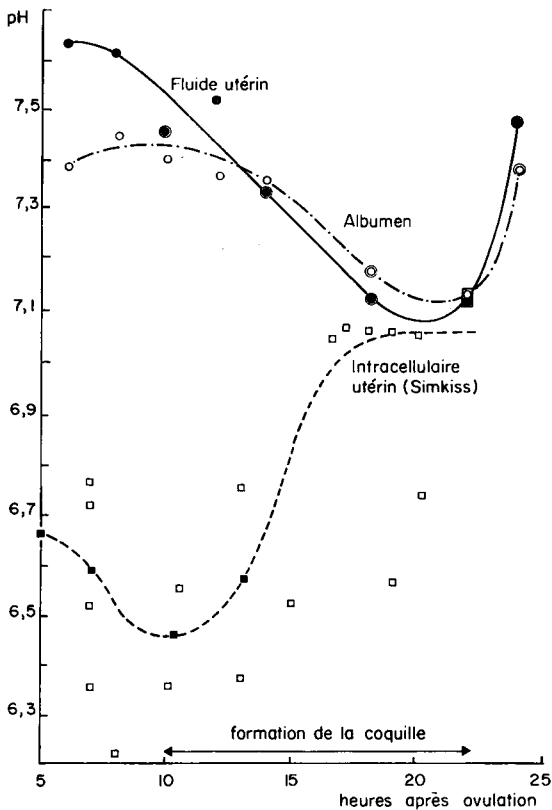


FIG. 7. — pH de l'albumen et du fluide utérin en fonction du temps écoulé depuis l'oviposition précédente

●—● fluide utérin ○—○ albumen ■—■ pH intracellulaire d'après Simkiss (1969)

initiale à 24 heures. Cet abaissement du pH de l'albumen entre 12 et 22 heures n'est accompagné d'aucune variation de $p\text{CO}_2$ (stable entre 100-110 mm Hg) mais d'une réduction significative de la teneur du blanc en bicarbonate (tabl. 1).

9° Les variations de composition du fluide utérin apparaissent particulièrement remarquables et de plus grande amplitude que celles de l'albumen de l'œuf. Elles suivent toutefois des directions identiques.

Nous constatons en particulier (fig. 7 et tabl. 1) qu'une acidose intra-luminale se développe entre la 10^e et la 22^e heure, caractérisée à 18 heures par un pH de 7,11 et une teneur minimale en bicarbonate de 42,6 méq/l sans modification significative de $p\text{CO}_2$. Après 22 heures le pH et la teneur en HCO_3^- du fluide utérin remontent brutalement aux valeurs du début de calcification. Ainsi les évolutions des pH de l'albumen et du fluide utérin sont exactement identiques.

La comparaison des figures 2 et 3 montre qu'entre 6 et 18 heures le liquide utérin, comme l'albumen, s'enrichit considérablement en potassium et que, simultanément, sa teneur en sodium décroît (+ 51 et - 102 méq/l respectivement). Cette dernière apparaît en permanence inférieure à celle de l'albumen (fig. 2) alors que la situation est inversée pour K^+ (fig. 3).

Au niveau de ce fluide utérin, la 18^e heure est également caractérisée par un pic de concentration du calcium qui succède à une première augmentation visible à 10 heures (fig. 4).

Notons enfin que la pression osmotique de ce liquide est constamment supérieure de 20 à 25 mOsm/l à celle de l'albumen (fig. 6) et présente un minimum à la 18^e heure, inférieur de 40 mOsm/l à la pression osmotique du plasma (320 mOsm/l selon EL JACK et LAKE, 1966).

DISCUSSION

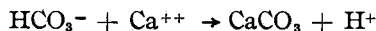
I. — Équilibre acido-basique utérin

Les valeurs de $p\text{CO}_2$ du fluide utérin enregistrées ici semblent plus proches de celles calculées à partir des données de MUELLER (1967) (113-117 mm Hg) qu'à partir de celles de EL JACK et LAKE, 1967 (73 à 78 mm Hg). Compte tenu de l'imprécision des stades de prélèvements choisis par ces auteurs, les valeurs de pH qu'ils rapportent sont, en revanche, toutes compatibles avec les nôtres mais ne donnent aucune indication sur les fluctuations de pH liées au fonctionnement de l'utérus.

Les différents ions transférés des liquides extracellulaires à l'œuf transitent nécessairement par les liquides intracellulaires et le fluide utérin et la composition de ce dernier règle les conditions physico-chimiques de précipitation du carbonate de calcium de la coquille (MONGIN, 1968). Ce phénomène se traduit ici par une chute de concentration des ions HCO_3^- du liquide utérin égale à 88 méq/l, entre 10 et 18 heures après oviposition, c'est-à-dire pendant les 8 premières heures de formation de la coquille.

Il serait donc confirmé que des ions HCO_3^- sont mobilisés *in utero* ; on sait, par ailleurs, que ces ions proviennent vraisemblablement du CO_2 métabolique (SIMKISS, 1961 ; HODGES et LÖRCHER, 1967 ; LÖRCHER, ZSCHEILE et BRONSCH, 1970 ; KUTAS,

KEMENY et LENCÉSÉS, 1970). Cette observation est en accord avec l'hypothèse de DIAMANSTEIN (1966), reprise par MONGIN (1969), suivant laquelle les cellules épithéliales utérines sécrèteraient des ions HCO_3^- provenant de l'hydratation intracellulaire du CO_2 sous l'action de l'anhydrase carbonique. La baisse de pH intraluminal enregistrée entre 10 et 22 heures, est un argument supplémentaire puisqu'elle est conforme à la réaction :



L'hypothèse de SIMKISS (1969, 1970) qui suppose une sécrétion d'ions OH^- vers la lumière utérine et leur combinaison directe avec le CO_2 suivant la réaction.



peut également être soutenue par les résultats présents. Nous n'avons certes pas enregistré de variations significatives de la $p\text{CO}_2$ du fluide utérin au cours de la formation de la coquille mais la très grande dispersion des valeurs ne permet pas de conclure à la non-existence de telles variations.

Nous avons reporté sur la figure 6 les valeurs de pH intracellulaire utérin enregistrées par SIMKISS : elles montrent que l'acidose intracellulaire est surtout importante pendant la durée du « plumping ». En fin de calcification (18-22 h) les trois valeurs de pH de l'albumen, du fluide utérin et des liquides intracellulaires convergent vers une valeur unique voisine de 7,10.

II. — Importance des stades 18 et 10 heures

On sait que la 22^e heure qui suit l'ovulation est une étape caractéristique de la formation de l'œuf (MONGIN et LACASSAGNE, 1966 ; HODGES 1969, 1970) et nous la retrouvons ici. Il apparaît cependant que le stade 18 heures en est une autre, remarquable par les pics de pH que nous venons d'évoquer mais aussi par une teneur maxima du fluide utérin en Ca^{++} et K^+ , et par un minimum de pression osmotique et de teneur en sodium de ce même milieu.

La 10^e heure qui marque le début de la croissance des cristaux de la coquille, est caractérisée par des mouvements importants de calcium. Il est possible qu'une faible part du calcium de l'albumen ait participé au préalable à l'initiation des nodules de calcification qui, selon SIMKISS (1968) intervient dans l'isthme ou à la jonction isthmo-utérine. Nous observons, quant à nous, une diminution du contenu calcique de l'albumen entre 6 et 10 heures, donc lorsque l'œuf est déjà *in utero*, mais elle ne représente que l'équivalent de 4 mg de CaCO_3 .

Il existe, par ailleurs, à la 10^e heure une brusque décharge de calcium dans le fluide utérin. En fait la teneur de 8,4 méq Ca^{++}/l observée à cet instant est la résultante de deux séries de valeurs dont les moyennes, égales à 4,5 et 12,4 méq/l, sont statistiquement différentes. Dans le premier cas, la croissance des cristaux doit déjà être commencée alors qu'elle ne l'est pas encore dans le second comme le prouvent les valeurs de pH et de teneur en HCO_3^- du liquide utérin et le poids de la coquille.

III. — Transferts ioniques vers l'albumen

Les variations de concentrations électrolytiques observées dans l'albumen et le fluide utérin méritent quelques commentaires en fonction des résultats déjà connus.

La composition ionique de l'albumen des œufs prélevés pendant le « plumping » ou en fin de calcification est dans l'ensemble en bon accord avec les résultats de DRAPER (1966), LEONARD (1968) et SAUVEUR (1970 b). L'analyse complète du séjour de l'œuf *in utero* effectuée ici permet d'avoir une vue plus précise des phénomènes.

Nos résultats montrent en particulier qu'entre 12 et 22 heures l'albumen s'enrichit en potassium à raison de 14 $\mu\text{eq/h/g}$ de matière sèche alors que le sodium est réabsorbé suivant un flux exactement identique en valeur absolue. Il est probable cependant que le phénomène essentiel ne se situe pas au niveau des échanges albumen-fluide utérin, compte tenu de la grande perméabilité des membranes coquillières, et même de la coquille, aux électrolytes (LEONARD, 1968). Le fait même qu'entre 12 et 22 heures, le classement relatif de l'albumen et du fluide utérin en fonction de leur teneur en K^+ et Na^+ suive la direction des échanges, nous confirme dans l'idée que ces transferts doivent s'effectuer suivant de simples gradients chimiques.

Il n'en est sans doute pas de même au niveau de la paroi utérine. Nous assistons dans le fluide utérin lui-même à des variations antagonistes des teneurs en Na^+ et K^+ et HODGES (1969, 1970) a mis en évidence une mobilisation effective du potassium plasmatique à partir de la 10^e heure qui suit l'oviposition. D'après HURWITZ, COHEN et BAR (1970) il existe pendant la calcification de la coquille, une différence de potentiel électrique au niveau de la paroi utérine, compatible avec l'existence d'une « pompe » à sodium. Ces faits ne démontrent pas cependant qu'un transport couplé Na^+/K^+ est effectué par la paroi utérine ; la sécrétion très importante d'ion Ca^{++} et la réabsorption d'ions H^+ qui interviennent au même niveau, doivent être considérées dans l'ensemble des échanges.

Rappelons enfin que l'existence de la réabsorption de sodium que nous démontrons ici avait été supposée par HOOVER et SMITH (1958), DRAPER (1966) et LEONARD (1968) mais que ces auteurs ne disposaient que de valeurs relatives au début et à la fin de la calcification.

Le transfert important d'eau effectué vers l'albumen entre 6 et 12 heures ne peut pas être de nature simplement osmotique si l'on se fie aux deux courbes de la figure 6. Nous pensons avec LEONARD (1968) que, pendant cette période, l'eau doit être attirée à l'intérieur des membranes coquillières grâce aux capacités de gonflement du gel protéique que constitue l'albumen. Nous trouvons au début du « plumping » un pH maximum de 7,4 qui est le plus éloigné du point isoélectrique de protéines et par conséquent favorable à leur hydratation ; la présence de NaCl peut favoriser ce processus en abaissant la répulsion électrostatique entre les groupements électro-négatifs des protéines suivant le schéma décrit par HAMM (1963) pour le muscle.

L'intervention d'équilibres de DONNAN pourrait par ailleurs expliquer un appel d'eau et d'électrolytes diffusibles dans le compartiment contenant l'ion protéique non diffusible. A la suite de LEONARD (1968), nous envisageons comme possible cette intervention mais il resterait à la démontrer, de façon certaine.

Ce dernier auteur ne trouve pas de variation significative de pression osmotique de liquide utérin entre le début et la fin de calcification de la coquille. Les valeurs reportées à la figure 6 justifient ce résultat mais montrent qu'un écart existe cependant entre le début du « plumping » et le stade 18 heures. Ce résultat étant également valable pour l'albumen, nous pouvons en déduire que, globalement, le séjour de l'œuf *in utero* entraîne un abaissement de la pression osmotique de ce milieu, malgré

l'apport très important de potassium et de glucose (DAVIDSON et DRAPER, 1969) qui y est effectué.

Nous rappellerons pour terminer que tous ces phénomènes de transfert d'ions effectués *in utero* sont vraisemblablement dépendants de l'équilibre acido-basique de l'animal puisqu'une acidose métabolique entraîne une diminution de l'épaisseur de la coquille (HALL et HELBACKA, 1959; HUNT et AITKEN, 1962) et modifie la composition électrolytique de l'albumen (SAUVEUR, 1970 *a* et *b*).

Ces altérations étant uniquement imputables aux transferts utérins (SAUVEUR, 1970 *b*), d'autres recherches sont actuellement en cours afin d'étudier l'action de telles acidoses sur la composition du fluide utérin.

Reçu pour publication en février 1971.

SUMMARY

COMPARATIVE STUDY OF UTERINE FLUID AND EGG ALBUMEN IN THE SHELL GLAND OF THE HEN

The purpose of this work was to study water and ions transfers which occur in the uterus (shell gland) of the hen. Eggs at various stages of development and uterine fluid samples were drawn out of the shell gland, after laparotomy. Between 6 and 24 hours after the previous oviposition, six birds were used every two hours. To avoid doing samplings during the night, we used about 20 hens submitted to an inverted nycthemeral rhythm. On each sample of egg albumen and uterine fluid, we measured pH, $p\text{CO}_2$, osmotic pressure and the HCO_3^- , Na^+ , K^+ , Ca^{++} and Cl^- ions levels.

Our results show that ionic fluxes take place in both the albumen and uterine fluid. They have opposite directions according to each considered stage; so Na^+ is secreted into the albumen between 6 and 12 hours, then reabsorbed between 12 and 22 hours after the previous oviposition. During this last period, an exchange $\text{Na}^+\text{-K}^+$ (ratio 1/1) occurs between albumen and uterine secretion; nevertheless it is not actually demonstrated that a coupled transport of Na^+ and K^+ exists in the shell gland epithelium.

The 18th hour is characterized by a minimum osmotic pressure and by a maximum acidosis due to a mobilization of HCO_3^- ions. When eggshell growth begins (on the 10th hour), we observe a decrease of the albumen calcium content and a sudden increase of the calcium level in the uterine fluid.

These results are discussed in relation to studies already made on the origin of Ca^{++} and CO_3^{--} ions of the eggshell; they confirm that HCO_3^- ions, originating from metabolic CO_2 , are probably secreted in the lumen by the uterine cells.

The nature of transfers which permit albumen hydratation *in utero*, is also discussed; it seems well established that, after the plumping period (6-12 h), cationic exchanges arise between egg albumen, uterine fluid and blood.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BEADLE B. W., CONRAD R. M., SCOTT H. M., 1938. Composition of the uterine secretion of the domestic fowl. *Poultry, Sci.*, **17**, 498-504.
- DAVIDSON M. F., DRAPER M. H., 1969. The accumulation of glucose in the white of the egg of the hen. *J. Physiol.*, **202**, 119-120 p.
- DIAMANSTEIN T., 1966. Über die lokale rolle der carboanhydratase im hinblick auf die eischalenverkalung. *Arch. Geflügelk.*, **30**, 309-320.

- DRAPER M. H., 1966. The accumulation of water and electrolytes in the egg of the hen. In *Physiology of the domestic fowl* (B. E. M. B. Symposium I), 63-74; Oliver and Boyd, Edinburgh and London.
- EL JACK M. H., LAKE P. E., 1966. The distribution of the principal inorganic ions in venous blood of the adult domestic cock and the content of carbon dioxide in the plasma. *Brit. Poult. Sci.*, **7**, 315-318.
- EL JACK M. H., LAKE P. E., 1967. The content of the principal inorganic ions and carbon dioxide in uterine fluids of the domestic hen. *J. Reprod. Fert.*, **13**, 127-132.
- HALL K. N., HELBACKA N. V., 1959. Improving albumen quality. *Poultry. Sci.*, **38**, 111-114.
- HAMM R., 1963. The water imbibing power of foods. In LEITCH J. M., RHODES D. N. *Recent Advances in Food Sciences*, vol. 3, 218-229, Butterworths, London.
- HODGES R. D., 1969. pH and mineral ion levels in the blood of the laying hen (*Gallus domesticus*) in relation to egg shell formation. *Comp. Biochem. Physiol.*, **28**, 1243-1257.
- HODGES R. D., 1970. Blood pH and cation levels in relation to egg shell formation. In Symposium on the physiology of the egg shell formation. *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.*, **10**, n° hors-série 2, 199-213.
- HODGES R. D., LÖRCHER K., 1967. Possible sources of the carbonate fraction of the egg shell calcium carbonate. *Nature*, **216**, 609-610.
- HOOPER G. N., SMITH A. H., 1958. Secretion of fluid by the shell gland of the laying hen. *Poultry Sci.*, **37**, 467-471.
- HUNT J. R., AITKEN J. R., 1962. The effect of ammonium and chloride ions in the diet of hens on egg shell quality. *Poultry, Sci.*, **41**, 434-438.
- HURWITZ S., COHEN I., BAR A., 1970. The transmembrane electrical potential difference in the uterus (shell gland) of birds. *Comp. Biochem. Physiol.*, **35**, 873-878.
- KUTAS F., KEMÉNY A., LENCSE S. G. Y., 1970. Studies on the influence of egg shell formation on the acid-base balance of the laying hen. *Acta Vet. Acad. Scient. Hung.*, **20**, 281-287.
- LEONARD Elizabeth M., 1968. *The accumulation of minerals in avian oviduct*. Ph. D. Thesis, Edinburgh.
- LÖRCHER K., ZSCHEILE C., BRONSCH K., 1970. Transfert of continuously i. v. infused $\text{NaH}^{14}\text{O}_3$ and $\text{Ca}^{47}\text{Cl}_2$ to the hen egg shell. In Symposium on the Physiology of the egg shell formation. *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.*, **10**, n° hors série 2, 193-198.
- MONGIN P., 1968. Role of acid-base balance in the physiology of egg shell formation. *World's Poultry. Sci. J.*, **24**, 200-230.
- MONGIN P., 1969. *Physiologie de la formation de la coquille chez les oiseaux. Rôle de l'équilibre acido-basique*. Thèse de Doctorat ès-Sciences, Paris.
- MONGIN P., LACASSAGNE L., 1966. Équilibre acido-basique du sang et formation de la coquille de l'œuf. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **6**, 93-100.
- MONGIN P., SAUVEUR B., 1970. Composition du fluide utérin et de l'albumen durant le séjour de l'œuf dans l'utérus chez la poule domestique. *C. R. Acad. Sci., Paris, Sér. D.*, **270**, 1715-1718.
- MUELLER W. J., 1967. Effects of spironolactone on laying pullets. *Poultry. Sci.*, **46**, 742-749.
- SAUVEUR B., 1969. Étude de la composition électrolytique des différentes zones de l'albumen de l'œuf chez deux races de poules. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **9**, 563-573.
- SAUVEUR B., 1970 a. Acidoses métaboliques expérimentales chez la Poule pondeuse. II. Action sur la composition minérale de l'albumen de l'œuf. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **10**, 81-100.
- SAUVEUR B., 1970 b. Action d'une acidose métabolique sur les transferts d'ions effectués dans l'oviducte de la Poule. In Symposium on the Physiology of the egg shell formation. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **10**, n° hors-série 2, 215-227.
- SIMKISS K., 1961. Calcium metabolism and avian reproduction. *Biol. Rev.*, **36**, 321-367.
- SIMKISS K., 1968. The structure and formation of the shell and shell membranes. In CARTER T. C., *Egg quality: a study of the hen's egg*, 3-25, Oliver and Boyd, Edinburgh.
- SIMKISS K., 1969. Intracellular pH during calcification. A study of the avian shell gland. *Biochem. J.*, **111**, 647-652.
- SIMKISS K., 1970. Effect of acetazolamide on intracellular pH of avian shell gland. *J. Physiol.*, **207**, 63-64 P.