

## **Etude des réponses motrices de l'utérus aux catécholamines chez la brebis sous différentes imprégnations stéroïdiennes. Mise en évidence du rôle des catécholamines endogènes**

Marie-Jeanne PRUD'HOMME

avec la collaboration technique de G. COUTHERUT et C. JAMAIN

*Station de Physiologie de la Reproduction, I.N.R.A.,  
Nouzilly, 37380 Monnaie, France.*

---

**Summary.** *Uterine motor responses to catecholamines in ewes under different hormonal conditions and evidence of the role of endogenous catecholamines.*

The electromyographic activity (EMG) of the uterus was recorded *in vivo* in 6 conscious ovariectomized ewes treated with oestrogen. In 6 cyclic ewes, changes in intra-uterine pressure were recorded at the same time as the EMG.

Motor responses to noradrenaline, isoprenaline and adrenaline injections were studied at 3 uterine sites in the ovariectomized ewes. Uterine activity was stimulated by noradrenaline and inhibited by isoprenaline, providing evidence that there were both  $\alpha$  and  $\beta$ -adrenergic receptors in the myometrium of the oestrogen-treated ovariectomized ewes. Adrenaline caused an increase of myometrial activity at the cervical end and the middle of the uterine horn, demonstrating that  $\alpha$ -receptors were predominant. Adrenaline had little effect on activity at the tubal end of the horn, but after the administration of propranolol, a blocker of  $\beta$ -adrenergic receptors, there was a stimulatory effect. These results show that the  $\alpha$ -receptor/ $\beta$ -receptor ratio along the uterine horn was not constant.

In cyclic ewes, the effects of noradrenaline and adrenaline in the middle of the uterine horn were stimulatory during oestrus and luteal phase, indicating that  $\alpha$ -receptors were predominant in that region under both oestrogenic and progesteronic dominance.

The perfusion of phentolamine, a blocker of  $\alpha$ -adrenergic receptors, into ovariectomized ewes treated with oestrogen provided evidence that endogenous catecholamines modulate uterine activity.

---

### **Introduction.**

Il est classiquement admis que les catécholamines agissent sur la motricité utérine par l'intermédiaire de récepteurs spécifiques. Les récepteurs ont été classés en récepteurs  $\alpha$  et récepteurs  $\beta$  en fonction de la réponse tissulaire à une série d'agonistes adrénérgiques (Alhquist, 1948). La réponse utérine de type  $\alpha$  est excitatrice, celle de type  $\beta$  est inhibitrice. La noradrénaline a une plus grande affinité pour les récepteurs  $\alpha$  ; l'adrénaline a une affinité égale pour les récepteurs  $\alpha$  et  $\beta$  ; l'isoprénaline a une plus grande affinité pour les récepteurs  $\beta$ . Ainsi, les effets sur l'utérus de la noradrénaline, de l'adrénaline, de l'isoprénaline et de substances bloquant spécifiquement les adrénorécepteurs permettent de conclure à la

prédominance d'un type de récepteurs par rapport à l'autre (Marshall, 1970). Il apparaît, d'après des études réalisées principalement chez la chatte, la rate et la lapine que les réponses utérines aux catécholamines dépendent de l'imprégnation stéroïdienne (revue dans Marshall, 1970).

Chez la brebis, les effets sur l'utérus des traitements par les catécholamines ont été étudiés chez l'animal en œstrus (Ruckebusch et Babapour, 1976 ; Rexroad et Barb, 1978) : la noradrénaline stimule l'activité utérine ; selon les auteurs, l'adrénaline est soit inhibitrice de l'activité utérine (Ruckebusch et Babapour, 1976), soit stimulatrice (Rexroad et Barb, 1978). Comme il existe des variations de la sensibilité de l'oviducte de la brebis aux stimulations adrénériques selon la région examinée (Ruckebusch et Pichot, 1975), il est possible de faire l'hypothèse que de telles variations existent aussi le long de l'utérus. Dans ces conditions, l'effet de l'adrénaline dépendrait du site d'enregistrement.

C'est pourquoi nous avons étudié les réponses du myomètre aux catécholamines, d'une part en fonction du site d'enregistrement chez la brebis castrée, d'autre part en fonction de l'imprégnation stéroïdienne chez la brebis cyclique au cours de l'œstrus et au cours de la phase lutéale. De plus, une partie de l'étude a été entreprise afin de savoir si les catécholamines endogènes jouent un rôle à l'égard de l'activité utérine.

## Matériels et méthodes.

### I. — Traitements.

Les expériences sont réalisées sur 12 brebis de race Préalpes du Sud dont le poids est d'environ 50 kg.

Six des brebis sont castrées. Deux semaines après la castration, elles reçoivent une injection intramusculaire de 50 µg de benzoate d'œstradiol pour induire l'œstrus. Celui-ci apparaît 24 h après l'injection (Robinson, 1962). Les effets des catécholamines sont étudiés 24 h après l'injection d'œstrogènes, c'est-à-dire au début de l'œstrus induit. La noradrénaline (Badrial), l'adrénaline (Méram), l'isoprénaline (Isuprel, Winthrop) sont administrées seules (50 µg *in toto*) ou après administration d'agents bloquants : la phentolamine,  $\alpha$  bloquant (5 mg *in toto*) (Régistine, Ciba-Geigy), le propranolol,  $\beta$  bloquant (2,5 mg *in toto*) (Avlocardyl, ICI Pharma). Les volumes, pour les doses indiquées, sont ajustés à 2 ml à l'aide de sérum physiologique puis administrés en une seule injection dans la veine jugulaire.

La noradrénaline est éprouvée seule et après administration de bloquants chez 3 animaux. Il en est de même avec l'adrénaline chez les 3 autres animaux. L'isoprénaline est éprouvée seule et après administration de propranolol chez 3 des 6 animaux. Deux autres des 6 animaux reçoivent une perfusion intraveineuse de phentolamine à la dose de 5 mg/min pendant 4 min. Ainsi 3, 4 ou 5 essais séparés par des intervalles de 2 h sont effectués chez chaque animal.

Chez 6 brebis cycliques, les effets des catécholamines sont étudiés le premier jour du cycle, au cours de l'œstrus naturel, c'est-à-dire sous imprégnation œstrogénique (Moore *et al.*, 1969) et le 10<sup>e</sup> jour du cycle, au cours de la phase lutéale, c'est-à-dire au moment où la concentration plasmatique de progestérone est

maximale (Moore *et al.*, 1969). La noradrénaline et l'adrénaline sont administrées une fois par animal chez les 6 animaux (50 µg *in toto*).

## II. — *Enregistrement.*

L'activité électromyographique (EMG) est recueillie par des électrodes bipolaires de platine placées à demeure selon une technique déjà décrite (Rousseau et Prud'homme, 1974). Les variations de potentiel sont amplifiées par des amplificateurs dont la bande passante est de 0,53 à 150 Hertz. Elles sont enregistrées sur papier grâce à un inscripteur à plumes (Beckman).

Chez les brebis castrées, les électrodes sont placées en trois points de la corne utérine : à 2 cm de la jonction utéro-tubaire (électrode 1), au milieu de la corne (électrode 2) et au niveau de la jonction des deux cornes (électrode 3). Les électrodes sont distantes de 3 cm.

Chez les brebis cycliques, une électrode est placée au milieu de la corne utérine. Un cathéter rempli de sérum physiologique dont l'extrémité libre est située dans la lumière de la corne utérine permet l'enregistrement simultané de la pression utérine par l'intermédiaire d'un capteur de pression.

Pour l'analyse, l'activité EMG du myomètre, caractérisée par des salves de potentiels, est quantifiée en déterminant le temps total d'activité par minute au cours des 10 min qui précèdent et qui suivent l'administration de drogues. L'activité mécanique est quantifiée, en déterminant la surface située sous la courbe de pression par tranches de 20 s au cours des 10 min qui précèdent et qui suivent l'administration de drogues. Les surfaces sont mesurées par planimétrie en utilisant le système automatique d'un analyseur ASM Leitz. Les pourcentages de variation sont estimés par rapport à la surface moyenne calculée dans les 10 min précédant l'injection.

## Résultats.

### I. — *Etude chez les brebis castrées en œstrus induit.*

1° *Effets des catécholamines en fonction du site d'enregistrement.* — L'utérus présente une activité EMG rythmique composée de salves de potentiels dont la fréquence est de 2 à 3 par min (moyenne  $\pm$  erreur standard =  $2,5 \pm 0,1$ ), 24 h après le traitement œstrogénique. Les salves de potentiels ayant une durée de 1 à 6 s, le temps d'activité varie de 2 à une vingtaine de secondes par minute (moyenne  $\pm$  erreur standard =  $10,7 \pm 0,9$ ).

L'injection intraveineuse de 2 ml de sérum physiologique (NaCl 0,9 %) n'entraîne aucune modification de l'activité utérine.

a) *Effet de la noradrénaline.* — En moins de 10 s après l'injection de noradrénaline, l'activité EMG du myomètre augmente quel que soit le site d'enregistrement. La réponse consiste en une décharge continue de potentiels pendant environ 1 min, suivie de plusieurs salves au rythme de 5 à 6 par minute. Le temps d'activité par minute atteint 54,7 s, 57,7 s, 52,3 s, la première minute après l'injection, respectivement pour les activités recueillies par les électrodes 1, 2 et 3. L'activité du myomètre retrouve son rythme normal dès la troisième minute après l'injection (fig. 1A).

La réponse est supprimée par la phentolamine (fig. 1B). Après l'administration de propranolol, l'activité recueillie par l'électrode 1 retrouve son rythme normal dès la 3<sup>e</sup> minute ; les activités recueillies par les électrodes 2 et 3 retrouvent leur rythme normal dès la 4<sup>e</sup> minute (fig. 1C).

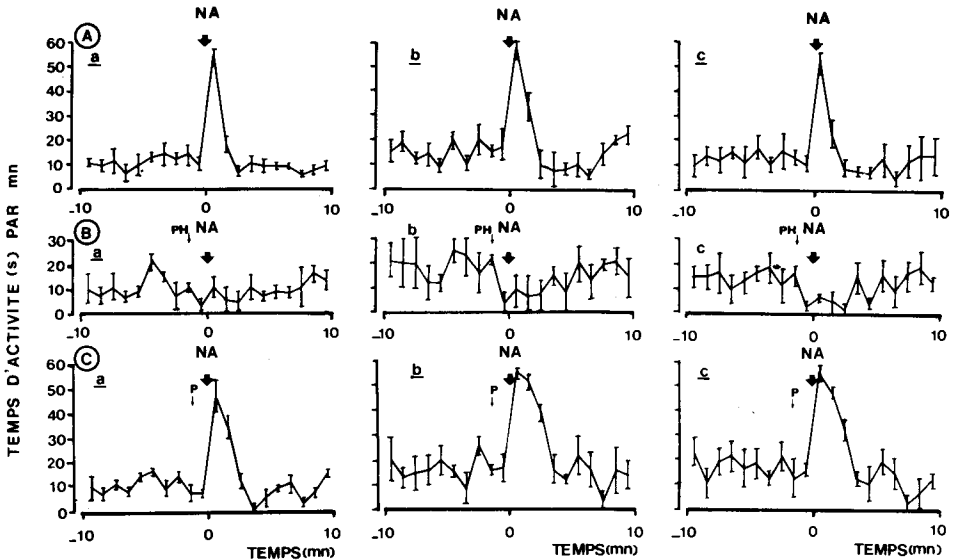


FIG. 1. — Effets d'injections de 50 µg de noradrénaline (NA) sur l'activité EMG du myomètre enregistrée à l'extrémité tubaire (a), au milieu (b) et à l'extrémité cervicale (c) de la corne utérine et exprimée en temps total d'activité (s) par minute (moyenne  $\pm$  erreur standard), chez trois brebis castrées traitées par les œstrogènes.

A : L'activité EMG augmente au niveau des trois points de la corne utérine.

B : La réponse est supprimée par l'administration d'un  $\alpha$  bloquant (5 mg de phentolamine-PH).

C : La réponse est de plus longue durée après l'administration d'un  $\beta$  bloquant (2,5 mg de propranolol-P).

b) *Effet de l'isoprénaline.* — L'isoprénaline provoque l'arrêt de l'activité EMG du myomètre recueillie par l'électrode 1 pendant 1 à 2 min. L'arrêt est de 3 à 4 min pour l'activité recueillie par les électrodes 2 et 3. L'activité ne retrouve pas

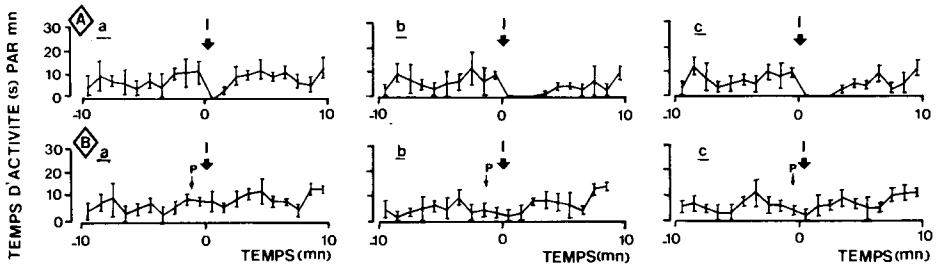


FIG. 2. — Effets d'injections de 50 µg d'isoprénaline (I) sur l'activité EMG du myomètre enregistrée à l'extrémité tubaire (a), au milieu (b) et à l'extrémité cervicale (c) de la corne utérine et exprimée en temps total d'activité (s) par minute (moyenne  $\pm$  erreur standard), chez trois brebis castrées traitées par les œstrogènes.

A : L'activité EMG diminue au niveau des trois points de la corne utérine.

B : La réponse est supprimée par l'administration d'un  $\beta$  bloquant (2,5 mg de propranolol-P).

son rythme normal en même temps sur les 3 tracés : dès la 3<sup>e</sup> minute sous l'électrode 1 ; à la 5<sup>e</sup> minute sous les électrodes 2 et 3 (fig. 2A). Cette inhibition n'apparaît pas après l'administration de propranolol (fig. 2B).

c) *Effet de l'adrénaline.* — L'action de l'adrénaline n'est pas la même selon les régions de l'utérus.

L'adrénaline a peu d'effet sur l'extrémité tubaire de la corne utérine (fig. 3A). L'injection est suivie d'une salve de 6-8 s de durée puis de quelques potentiels isolés et l'activité redevient normale 50 à 60 s après l'injection. Cependant, le temps d'activité par minute n'est pas modifié (fig. 4A).

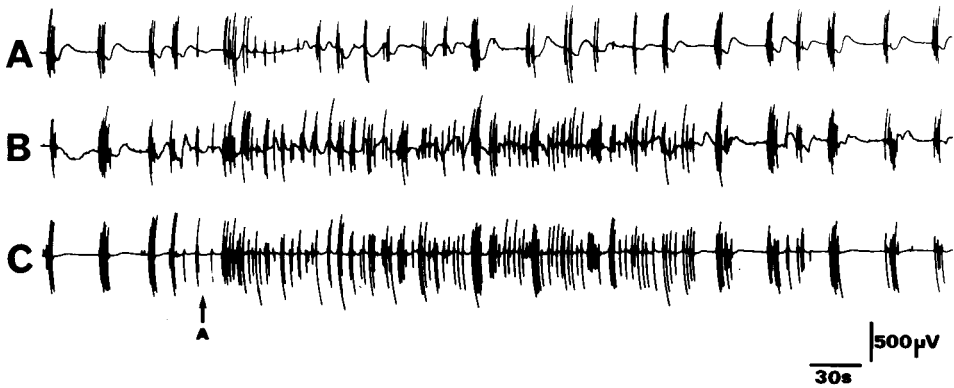


FIG. 3. — *Effet d'une injection de 50 µg d'adrénaline (A) sur l'activité EMG du myomètre enregistrée en trois points d'une corne utérine chez une brebis castrée traitée par les œstrogènes.* A : à l'extrémité tubaire ; B : au milieu de la corne ; C : à l'extrémité cervicale.

En revanche, au milieu et à l'extrémité cervicale de la corne utérine, la réponse consiste en une décharge continue de potentiels pendant environ 2 min, suivie de plusieurs salves au rythme de 6 à 7 par minute (fig. 3B et C). La 1<sup>re</sup> minute après l'injection le temps d'activité atteint respectivement 47,4 s et 57,5 s pour les électrodes 2 et 3. L'activité du myomètre retrouve son rythme normal dès la 5<sup>e</sup> minute au niveau de l'électrode 2, dès la 6<sup>e</sup> minute au niveau de l'électrode 3 (fig. 4A).

La réponse stimulatrice de l'adrénaline recueillie au milieu de la corne et à son extrémité cervicale est supprimée par l'administration de phentolamine (fig. 4B).

Après administration de propranolol, l'activité EMG recueillie par les 3 électrodes augmente : celle recueillie par l'électrode 1 retrouve son rythme normal dès la 4<sup>e</sup> minute ; celles recueillies par les électrodes 2 et 3 retrouvent leur rythme normal dès la 6<sup>e</sup> et 7<sup>e</sup> minute (fig. 4C).

Les différents effets des catécholamines sont résumés dans le tableau 1.

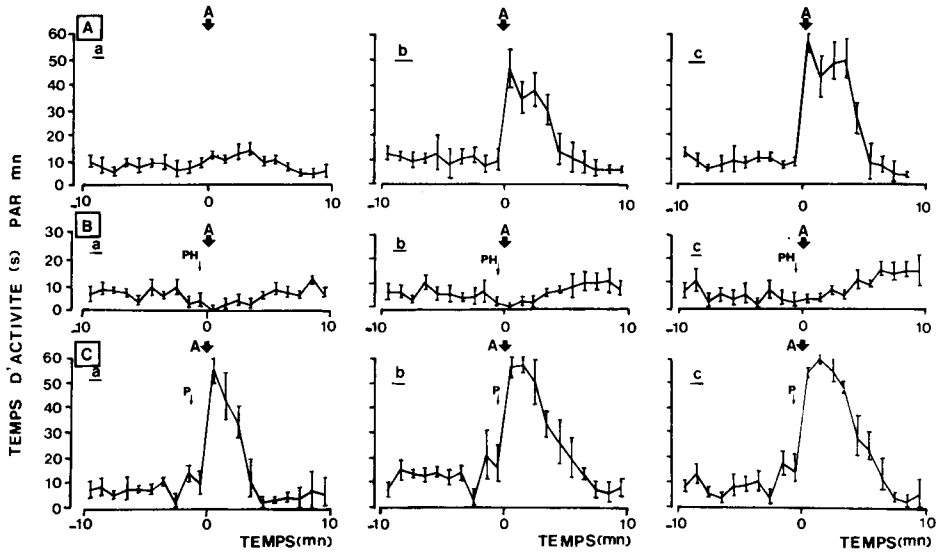


FIG. 4. — Effets d'injections de 50 µg d'adrénaline (A) sur l'activité EMG du myomètre enregistrée à l'extrémité tubaire (a), au milieu (b) et à l'extrémité cervicale (c) de la corne utérine et exprimée en temps total d'activité (s) par minute (moyenne ± erreur standard), chez trois brebis castrées traitées par les œstrogènes.

A : Le temps par min de l'activité EMG augmente au milieu et à l'extrémité cervicale de la corne utérine, il n'est pas modifié à l'extrémité tubaire.  
 B : La réponse stimulatrice recueillie au milieu et à l'extrémité cervicale de la corne utérine est supprimée par l'administration d'un α bloquant (5 mg de phentolamine-PH).  
 C : L'activité EMG augmente au niveau des trois points de la corne utérine après l'administration d'un β bloquant (2,5 mg de propranolol-P).

TABLEAU 1

Action des catécholamines sur l'activité EMG du myomètre de la brebis castrée, traitée par les œstrogènes.

Substance administrée	Site d'enregistrement sur la corne utérine		
	Extrémité tubaire	Milieu	Extrémité cervicale
Sérum physiologique .....	0	0	0
Noradrénaline seule .....	+	+	+
après α bloquant .....	0	0	0
après β bloquant .....	+	+	+
Isoprénaline seule .....	-	-	-
après β bloquant .....	0	0	0
Adrénaline seule .....	0	+	+
après α bloquant .....	0	0	0
après β bloquant .....	+	+	+

2° *Effet de la perfusion d'un  $\alpha$  bloquant.* — La perfusion de phentolamine pendant 4 min provoque, chez la brebis castrée traitée par les œstrogènes, un arrêt de l'activité EMG pendant la durée de la perfusion (fig. 5).

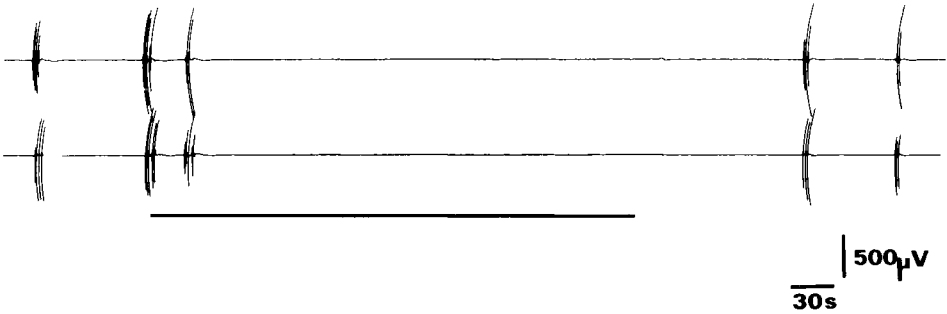


FIG. 5. — *Effet d'une perfusion de phentolamine (trait horizontal) (à la dose de 5 mg/min) pendant 4 min sur l'activité EMG du myomètre enregistrée en deux points d'une corne utérine chez une brebis castrée traitée par les œstrogènes.*

## II. — *Etude chez les brebis cycliques : effets des catécholamines en fonction des phases du cycle.*

Chez la brebis cyclique en période d'œstrus, l'utérus présente une activité EMG rythmique composée de salves de potentiels dont la fréquence moyenne

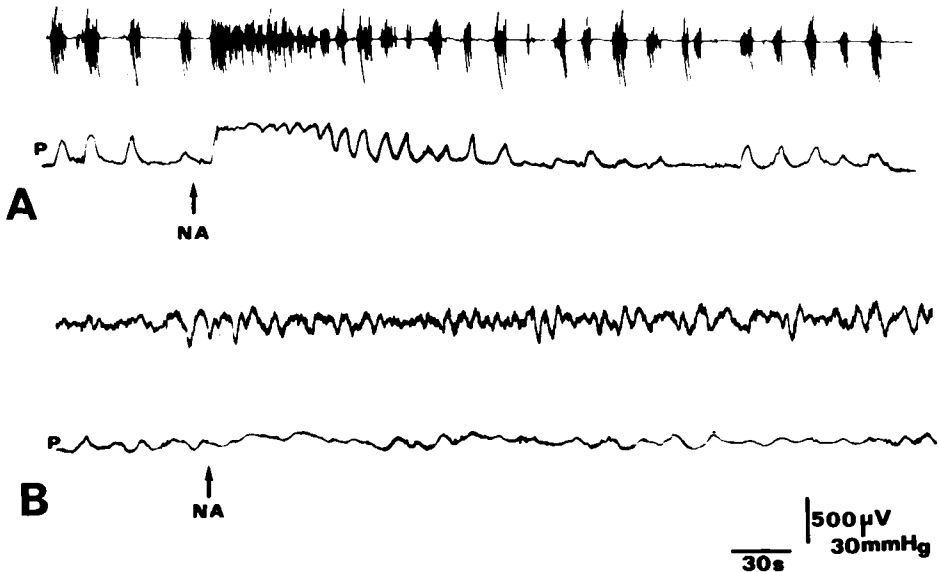


FIG. 6. — *Effet d'une injection de 50  $\mu$ g de noradrénaline (NA) sur l'activité EMG du myomètre et la pression intra-utérine (P), chez une brebis cyclique.*

A : au cours de l'œstrus ( $J_1$ ) ; B : en phase lutéale ( $J_{10}$ ).

( $\pm$  erreur standard) est de  $1,95 \pm 0,18$  par minute. L'activité mécanique se traduit par des pics de la pression intra-utérine de 10 à 20 mm de Hg correspondant aux salves de potentiels. Le 10<sup>e</sup> jour du cycle pendant la phase lutéale, l'activité électrique est caractérisée par des variations lentes de potentiel. Ces ondes lentes

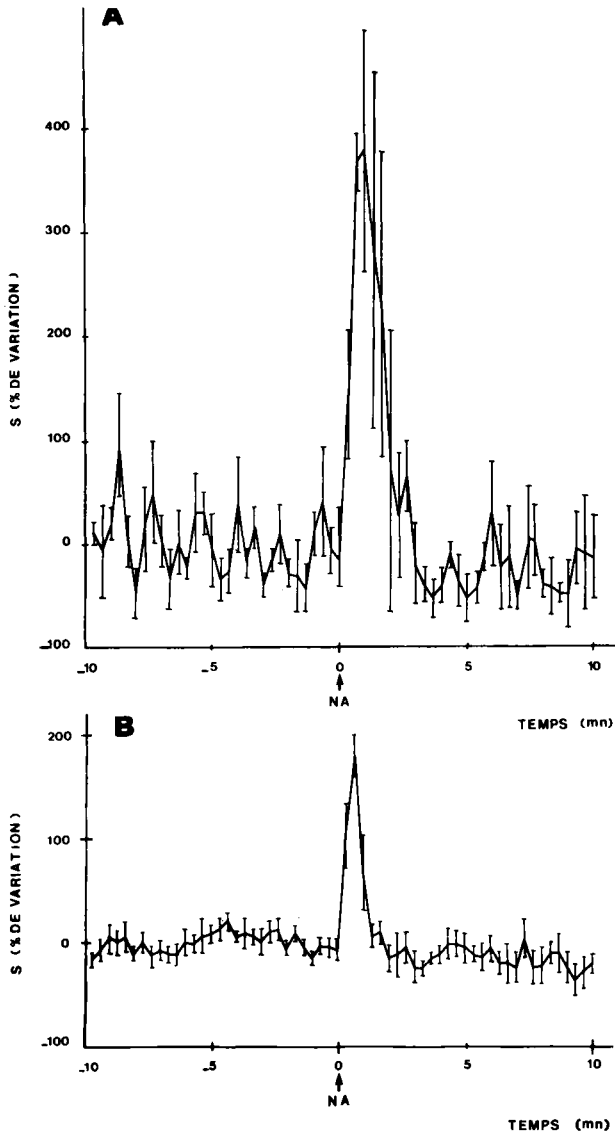


FIG. 7. — Effets d'injections de 50  $\mu$ g de noradrénaline (NA) sur la pression intra-utérine chez 6 brebis cycliques. S représente la surface située sous la courbe de variation de pression, mesurée par tranches successives de 20 s. Les % de variation de S sont déterminés par rapport à la surface moyenne calculée dans les 10 min précédant l'injection.

Les graphiques représentent les % de variation de S (moyenne  $\pm$  erreur standard) dans les 10 min qui précèdent et qui suivent l'injection.

A : au cours de l'œstrus ( $J_7$ ) ; B : en phase lutéale ( $J_{10}$ ).



ne sont jamais synchronisées avec les contractions du myomètre qui sont plus faibles ( $3 \text{ à } 5 \text{ mm Hg}$ ) et plus fréquentes ( $3,50 \pm 0,15$  contractions par minute) que pendant l'œstrus.

1° *Effet de la noradrénaline.* — Chez la brebis en œstrus, la noradrénaline produit une stimulation de l'activité électrique et mécanique du myomètre. La réponse consiste en une décharge continue de potentiels pendant environ 1 min, à laquelle est associée une contraction soutenue. Cette décharge est suivie de plusieurs salves au rythme de 5 à 6 par minute auxquelles correspondent des contractions (fig. 6A).

La durée de l'effet est en moyenne de 100 s ; le maximum se situe entre 40 et 60 s après l'injection et représente une augmentation de  $381 \pm 96 \%$  (fig. 7A).

Le 10<sup>e</sup> jour du cycle, en phase lutéale, la noradrénaline ne modifie pas l'activité électrique mais provoque une contraction soutenue d'environ 60 s (fig. 6B). L'effet est maximum entre 20 et 40 s après l'injection et représente une augmentation de  $180 \pm 18 \%$  (fig. 7B). La différence observée entre les deux phases du cycle n'est pas significative ( $P > 0,05$ ).

2° *Effet de l'adrénaline.* — Chez la Brebis en œstrus, l'adrénaline provoque une stimulation de l'activité électrique et mécanique du myomètre (fig. 8A). La durée moyenne de l'effet est de 60 s et l'augmentation maximum de la surface sous la courbe de pression, entre 20 et 40 s après l'injection, est de  $241 \pm 78 \%$  (fig. 9A), ce qui n'est pas différent de l'effet de la noradrénaline ( $P > 0,05$ ).

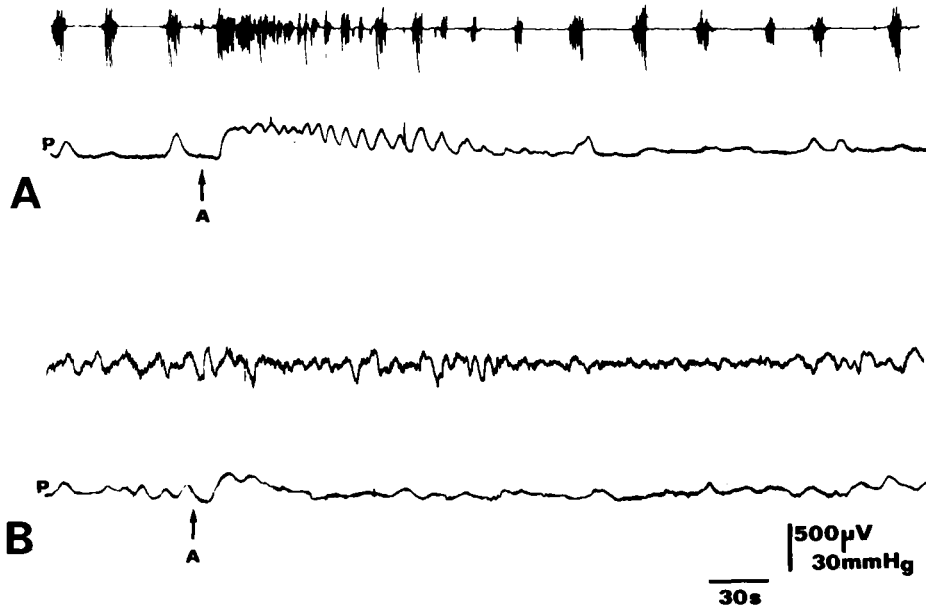


FIG. 8. — Effet d'une injection de  $50 \mu\text{g}$  d'adrénaline (A) sur l'activité EMG du myomètre et la pression intra-utérine (P), chez une brebis cyclique.

A : au cours de l'œstrus ( $J_1$ ) ; B : en phase lutéale ( $J_{10}$ ).

En phase lutéale, l'adrénaline ne modifie pas l'activité électrique mais elle provoque une contraction soutenue d'une vingtaine de secondes (fig. 8B). L'augmentation qui dure 20 s est de  $133 \pm 27 \%$  (fig. 9B), ce qui n'est pas différent de la noradrénaline ( $P > 0,05$ ). La différence observée entre les deux phases du cycle n'est pas significative ( $P > 0,05$ ).

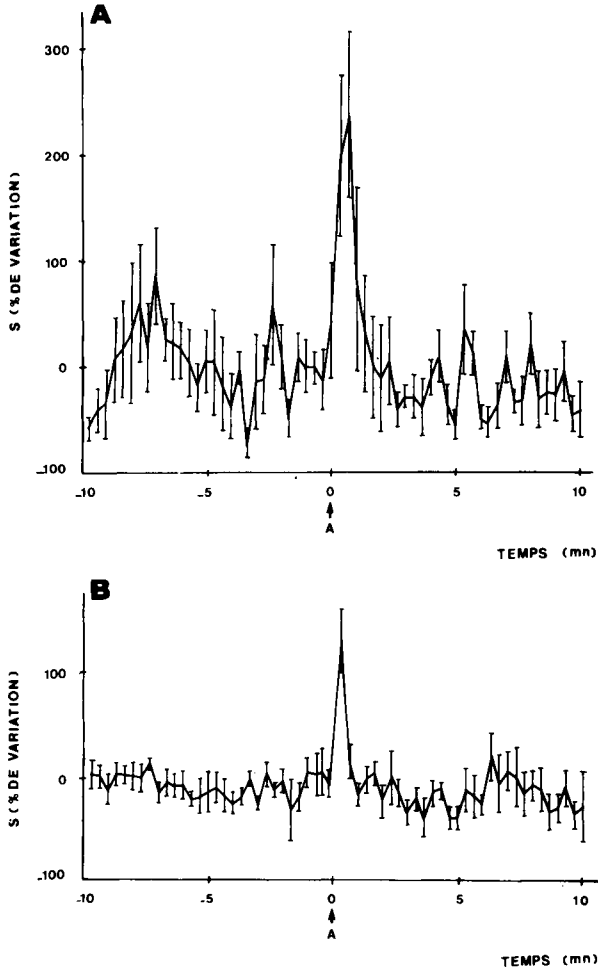


FIG. 9. — Effets d'injections de  $50 \mu\text{g}$  d'adrénaline (A) sur la pression intra-utérine chez 6 brebis cycliques. Les graphiques représentent les % de variation de S (déterminés comme pour la figure 7) (moyenne  $\pm$  erreur standard) dans les 10 min qui précèdent et qui suivent l'injection. A : au cours de l'œstrus ( $J_1$ ) ; B : en phase lutéale ( $J_{10}$ ).

## Discussion.

### 1. — Catécholamines et stéroïdes.

L'action stimulatrice de la noradrénaline indique l'existence d' $\alpha$  récepteurs, l'action inhibitrice de l'isoprénaline celle de  $\beta$  récepteurs sur le myomètre sous imprégnation œstrogénique.

Ces résultats concordent avec ceux de Ruckebusch et Babapour (1976) et de Rexroad et Barb (1978) obtenus de façon pharmacologique chez la brebis en œstrus.

Les réponses du myomètre à l'adrénaline, enregistrées au milieu de la corne utérine, sont stimulatrices que ce soit sous imprégnation œstrogénique ou progestéronique. Ceci indique une prédominance des  $\alpha$  récepteurs quelle que soit l'imprégnation stéroïdienne. Ces résultats concordent avec ceux de Rexroad (1981) obtenus par les techniques de liaison par radioligand chez la Brebis : le nombre des récepteurs  $\alpha$  est supérieur au nombre des récepteurs  $\beta$  quel que soit le jour du cycle. En revanche, ils diffèrent de ceux observés chez la Chatte, la Ratte et la Lapine. Chez ces espèces, les effets des catécholamines varient avec l'imprégnation hormonale, du fait que la nature des récepteurs adrénergiques est modulée par les hormones stéroïdes (Marshall, 1970). Chez la Brebis, Rexroad (1981) a également montré des variations dans le nombre des récepteurs adrénergiques au cours du cycle : les  $\alpha$  récepteurs augmentent entre l'œstrus et le 12<sup>e</sup> jour du cycle alors que les  $\beta$  récepteurs diminuent. Ces variations ne sont cependant pas suffisantes pour inverser les effets des catécholamines. Nos observations pharmacologiques permettent ainsi de montrer la signification physiologique de ces mesures de récepteurs.

## II. — *Catécholamines et sites d'enregistrement.*

Le rapport récepteurs  $\alpha$ /récepteurs  $\beta$  n'est pas constant le long de la corne utérine de la brebis castrée en œstrus induit puisque l'effet de l'adrénaline n'est pas le même au niveau des 3 sites d'enregistrement ; l'effet stimulant bloqué par la phénotolamine à l'extrémité cervicale et au milieu de la corne utérine permet de démontrer une prédominance des  $\alpha$  récepteurs en ces régions ; le peu d'effet à l'extrémité tubaire de la corne utérine ne permet pas de démontrer la prédominance d'un type de récepteurs par rapport à l'autre. Les contradictions entre auteurs concernant les effets de l'adrénaline peuvent alors s'expliquer par des différences dans les sites d'enregistrement.

Si nous comparons les effets des deux catécholamines étudiées, après l'administration de p<sub>1</sub>opranolol, chez la brebis castrée en œstrus induit, l'effet stimulant de l'adrénaline est de plus longue durée que celui de la noradrénaline. Ceci laisse supposer que l'inactivation de la noradrénaline est plus rapide que celle de l'adrénaline. Deux processus sont connus pour mettre un terme à l'activité des catécholamines : la dégradation enzymatique et le captage tissulaire (neuronal et extraneuronal) (revue de Peyrin et Dalmaz, 1975). La vitesse de dégradation de la noradrénaline est sensiblement la même que celle de l'adrénaline dans les premières minutes qui suivent la sécrétion ou l'administration. Le principal mécanisme qui met un terme à l'activité des catécholamines semble être leur captage tissulaire. Ce captage est variable en fonction des tissus mais la proportion de l'adrénaline injectée captée par différents tissus de chat est plus faible que celle de la noradrénaline injectée (Axelrod *et al.*, 1961). Il est alors possible de supposer que la proportion de l'adrénaline injectée qui atteint l'utérus est plus importante que celle de la noradrénaline. De plus, dans la même hypothèse, au niveau de l'utérus lui-même, l'action de la noradrénaline sur les récepteurs serait limitée par un cap-

tage tissulaire qui serait plus important. Si nous comparons également la durée des effets sur les 3 sites d'enregistrements, l'effet, après administration de propranolol, est de plus courte durée à l'extrémité tubaire de la corne, à la fois pour la noradrénaline et pour l'adrénaline, ce qui laisse supposer que ces catécholamines sont dégradées ou captées plus rapidement à ce niveau.

### III. — Rôle des catécholamines endogènes.

Chez la brebis castrée traitée par les œstrogènes, la phentolamine provoque l'arrêt de l'activité du myomètre. Cette observation confirme celle de Harbert et Zuspan (1977) chez le macaque non gravide ; la perfusion de phentolamine y entraîne une réduction du tonus de base utérin et de la fréquence des contractions ; elle fait disparaître les variations circadiennes de l'activité utérine, sans altérer celles du taux de noradrénaline urinaire avec lesquelles elles sont habituellement corrélées. Les catécholamines jouent donc vraisemblablement un rôle de modulateur de l'activité utérine.

Reçu en juin 1982.

Accepté en septembre 1983.

## Références

- AHLQUIST R. P., 1948. A study of adrenergic receptors. *Am. J. Physiol.*, **153**, 586-600.
- AXELROD J., WHITBY L. C., HERTTING G., KOPIN I. L., 1961. Studies on the metabolism of catecholamines. *Circul. Res.*, **9**, 715-719.
- HARBERT G. M., ZUSPAN F. P., 1977. Relationship between catecholamines and the periodicity of spontaneous uterine activity in a non pregnant primate (*Macaca mulatta*). *Am. J. Obstet. Gynec.*, **129**, 51-58.
- MARSHALL J. M., 1970. Adrenergic innervation of the female reproductive tract: anatomy, physiology and pharmacology. *Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol.*, **62**, 6-67.
- MOORE N. W., BARRET S., BROWN I. B., SCHINDLER I., SMITH M. A., SMYTH B., 1969. Oestrogen and progesterone content of ovarian vein blood of the ewe during the oestrous cycle. *J. Endocr.*, **44**, 55-62.
- PEYRIN L., DALMAZ Y., 1975. La sécrétion et l'inactivation périphérique des catécholamines (adrénaline, noradrénaline, dopamine). *J. Physiol., Paris*, **70**, 353-433.
- REXRoad C. E., 1981. Binding of dihydroalprenolol and dihydroergocryptine to sheep myometrium. *Biol. Reprod.*, **24**, 831-838.
- REXRoad C. E., BARB C. R., 1978. Contractile response of the uterus of the estrous ewe to adrenergic stimulation. *Biol. Reprod.*, **19**, 297-305.
- ROBINSON T. J., 1962. Comparative studies of several gonadotrophin, progestin and oestrogen treatments in the anoestrous ewe. *J. Endocr.*, **24**, 33-51.
- ROUSSEAU J. P., PRUD'HOMME M. J., 1974. Etude électromyographique de la motricité de l'utérus chez la brebis. Action des hormones. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **14**, 67-85.
- RUCKEBUSCH Y., BABAPOUR V., 1976. La motricité utéro-tubaire au cours du cycle œstral chez les ruminants. *Rev. Méd. vét.*, **127**, 431-445.
- RUCKEBUSCH Y., PICHOT D., 1975. Effects of adrenergic drugs on sheep oviduct motility. *Eur. J. Pharmacol.*, **33**, 193-196.