

## Le cycle des voies génitales femelles de *Nectophrynoides occidentalis* Angel, Amphibien Anoure vivipare

F. Xavier

Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure, Paris (France)

Reçu le 22 Janvier, 1973

### The Cycle of the Female Genital Tract in *Nectophrynoides occidentalis* Angel, a Viviparous Anuran Amphibian

*Summary.* The oviduct of *Nectophrynoides occidentalis* Angel, a small viviparous toad of West Africa, is divided into four parts: ostium, tube, uterus and the distal common uterine segment.

Only the ostium does not show seasonal variations: it always remains transparent and is devoid of glandular cells. A ciliated epithelium lines its lumen.

The tube is rectilinear, about 7–10 millimeters long and may be subdivided into four principal segments, on the basis of the chemical composition of the substances of the mucosa. Its structure is relatively simple and comparable to that of other lower vertebrates. Its appearance differs according to whether it is at rest or in activity. For most of the gestation period the tube is at rest but secretory activity starts several weeks before birth. It reaches its maximum during the days immediately preceding ovulation.

Unlike the tube, the uterus undergoes continuous changes, which can be pregnant, divided into three essential phases: a phase of necrosis, extending to twelve days following birth, and corresponding to the elimination of the superficial layer of the mucosa; a phase of proliferation, extending from the twelfth day after birth until the subsequent ovulation, characterized by the progressive regeneration of the mucosa, which is initiated by the deep layer which was not involved in necrosis; a phase of secretion and hyperemia which lasts during the whole period of gestation.

The terminal part of the oviduct, formed by the confluence of the two Müllerian ducts, undergoes the same variations as the uterus, its epithelium being completely comparable to that of the uterus; its chorion, however, is much denser and better developed but its vascularization is less intense.

*Key words:* Genital tract — Viviparous toad — Cyclic variations — Light microscopy — Biometry.

*Résumé.* L'oviducte de *Nectophrynoides occidentalis* Angel, petit crapaud vivipare d'Afrique occidentale, peut être divisé en quatre parties: le pavillon, la trompe, l'utérus et le tronc commun utérin distal.

Seul le pavillon ne varie pas au cours de l'année; il reste toujours transparent et dépourvu de cellules glandulaires. Un épithélium cilié tapisse sa lumière.

La trompe est un conduit rectiligne de 7 à 10 millimètres de long qui peut être divisé en quatre segments principaux, différenciés par la constitution chimique des substances de la muqueuse. La structure de la trompe est relativement simple et comparable à celle des autres Vertébrés inférieurs. Elle apparaît alternativement sous deux aspects principaux: trompe au repos et trompe active. La période de repos se poursuit pendant une bonne partie de la gestation; la reprise d'activité sécrétrice s'effectue plusieurs semaines avant la parturition et atteint son maximum dans les jours qui précèdent l'ovulation.

L'utérus subit continuellement des remaniements. Tour à tour vide et gravide, il passe par trois phases essentielles: une phase de nécrose s'étendant sur les douze jours qui suivent la parturition et correspondant à l'élimination de la couche superficielle de la muqueuse; une

phase de prolifération, allant du douzième jour après la mise-bas jusqu'à l'ovulation suivante; caractérisée par le régénération progressive de la muqueuse à partir de la couche profonde restée en dehors des processus de nécrose; une phase de sécrétion et d'hypérémie qui dure pendant toute la gestation.

La partie terminale de l'oviducte, formée par la confluence des deux conduits müllériens, subit les mêmes variations que l'utérus gestant. Son épithélium est tout-à-fait comparable à celui de l'utérus; son chorion, en revanche, est beaucoup plus dense et développé mais ne possède qu'une faible vascularisation.

### Introduction

*Nectophrynoïdes occidentalis* est le seul Amphibien Anoure totalement vivipare actuellement connu. C'est un Bufonidé de petite taille — 15 à 26 millimètres à l'état adulte — dont l'aire de répartition est limitée aux quelques kilomètres carrés de la «prairie d'altitude» qui couvre les crêtes des Monts Nimba (Guinée) (Angel et Lamotte, 1944, 1948).

Son cycle sexuel est défini de façon stricte en rapport avec l'alternance des saisons: saison sèche, de novembre à fin mars, où les crapauds vivent enfouis dans le sol sans se nourrir, et saison des pluies, d'avril à octobre, où ils mènent une vie active à la surface du sol (Lamotte, 1959). C'est aux mois de septembre et octobre, à la fin de la saison humide, que les *Nectophrynoïdes* s'accouplent; ils gagnent ensuite les fissures formées par la circulation des eaux dans la cuirasse ferrugineuse de la montagne. Le développement des oeufs, la croissance et la métamorphose des embryons s'effectuent dans l'utérus maternel. La gestation est longue: elle dure neuf mois, d'octobre à juin, mois durant lequel ont lieu les parturitions.

L'oeuf de *Nectophrynoïdes*, de petite taille (0,5 mm) et pauvre en vitellus, donne naissance à un jeune entièrement métamorphosé et bien plus gros que lui (7-8 mm). Un accroissement somatique d'une telle ampleur est inconcevable sans l'intervention trophique de l'organisme maternel. La diminution du matériel de réserve de l'oeuf évolue de pair avec une adaptation des embryons et une spécialisation de la muqueuse utérine qui assure le passage des substances nutritives de la mère au fœtus. *N. occidentalis* est en effet une espèce aplacentaire et les embryons absorbent par voie buccale un liquide sécrété par la muqueuse utérine (Vilter et Lugand, 1959).

L'étude des voies génitales de *N. occidentalis* n'a fait l'objet que de courtes notes (Angel et Lamotte, 1948; Lamotte et Tuchmann-Duplessis, 1948; Vilter et Lamotte, 1956; Vilter, 1957); leurs modifications histologiques et histochimiques, au cours du cycle sexuel annuel, méritent d'être précisées. C'est à cette étude que nous consacrons ce mémoire, en insistant tout particulièrement sur les transformations subies par l'utérus au cours de la gestation et de la parturition.

### Matériel et méthodes

#### *Matériel*

Les données sur le cycle des voies génitales reposent sur l'étude de 150 femelles élevées en terrariums au laboratoire dans des conditions aussi proches que possible de celles de la nature. Comme dans le cycle écologique normal, le degré hygrométrique de l'air est maintenu au voisinage de la saturation du mois d'avril au mois de novembre, grâce à un humidificateur. Pendant toute cette période, les *Nectophrynoïdes* sont nourris trois ou quatre fois par semaine de jeunes grillons, de drosophiles et de vers de vase. Pendant l'hibernation, les crapauds,

enfouis dans la terre des terrariums maintenue humide seulement en profondeur, ne sont nourris qu'une seule fois par mois. Un cycle sexuel complet peut être obtenu dans ces conditions.

Afin de déceler les anomalies que pourraient entraîner à la longue les conditions d'élevage, les tractus des femelles élevées au laboratoire ont été comparées à ceux des femelles capturées dans la nature pendant la saison des pluies.

### Méthodes

1. *Méthodes histochimiques.* Les animaux, mesurés et pesés, sont tués au chloroforme, puis disséqués sous la loupe binoculaire. Les voies génitales sont fixées au Bouin aqueux, au Genre ou au sublimé-formol, puis traitées selon les méthodes de l'histologie classique. Lorsque la femelle est gestante, les utérus sont ouverts et les embryons sont prélevés. Le stade embryonnaire est déterminé et les foetus sont mesurés (Lamotte et Prüm, 1955, 1957; Lamotte et Xavier, 1972).

Après fixation et coupe à la paraffine à 5  $\mu$ , les tractus génitaux et la région cloacale sont traités par plusieurs techniques histochimiques:

le bleu Alcian-PAS selon Mowry (1956), suivi d'une coloration nucléaire à l'hématoxyline de Groat et d'une coloration de fond à l'orange Cleveland, a donné de bons résultats pour la mise en évidence des mucopolysaccharides. Le bleu Alcian à pH 3 et le PAS, suivi des réactions de contrôle, ont été également utilisés séparément;

la métachromasie au bleu de Toluidine, pour la mise en évidence des mucopolysaccharides simples et complexes;

la fuchsine-paraldéhyde selon Gabe (1953), sans oxydation préalable, pour mettre en évidence les mucopolysaccharides acides et les fibres élastiques;

le bleu Astra selon Bloom et Kelly (1960) pour la mise en évidence des mastocytes;

le carmin de Best et le test de digestion enzymatique (amylase salivaire) associé à un PAS pour dépister la présence de glycogène;

la recherche des lipides figurés a été faite, sur des coupes de 8  $\mu$  de tissu frais faites au cryostat, par la technique au noir Soudan suivie d'une coloration des noyaux par le rouge solide. Le montage a été effectué à la glycérine gélatinée.

2. *Méthodes biométriques.* Pour représenter graphiquement l'évolution cyclique de la trompe, nous avons mesuré, sous la loupe binoculaire, le diamètre tubaire au niveau du rein. Cette étude a porté sur une centaine de femelles, autopsiées à différentes époques de l'année. L'indice tubaire est calculé par la formule suivante:  $D/L \times 100$ , D étant le diamètre de la trompe exprimé en mm et L la longueur de la femelle en mm (Vilter, 1957).

### Résultats

Situés dans la région dorso-latérale de la cavité générale, les canaux de Müller comprennent: la trompe, partie antérieure allongée, de texture essentiellement glandulaire, qui débute par un pavillon ouvert au niveau de la ceinture scapulaire, et l'utérus, portion élargie qui lui fait suite. Les poches utérines se réunissent dans leur partie terminale pour former un tronc commun, long de 2 millimètres environ, qui débouche dans une papille dorsale du cloaque (Fig. 1).

#### I. Le cycle de la trompe

La trompe, longue de 7 à 10 millimètres environ, à section circulaire et étroite, a l'aspect d'un fin cordon nacré parsemé de mélanophores. Elle s'ouvre vers l'avant dans la cavité générale (ostium tubaire) et débouche vers l'arrière, à la base du rein, dans la poche utérine. Ce conduit pair ne présente aucune circonvolution, contrairement à ce qui est observé chez d'autres Amphibiens (Christensen,

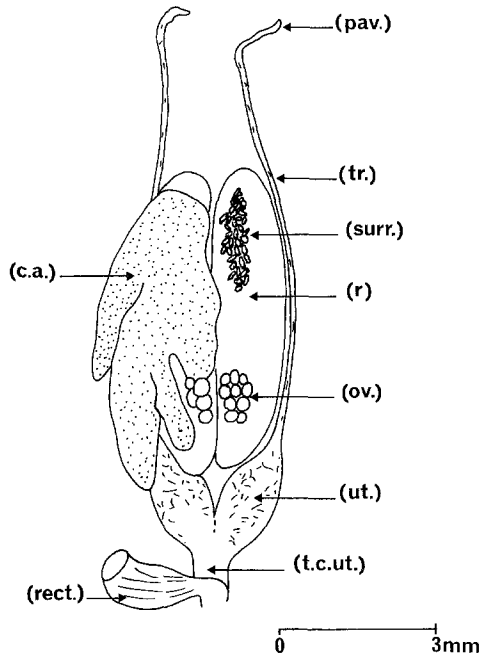


Fig. 1. Appareil génital de femelle vierge. Le corps adipo-lymphoïde gauche a été enlevé afin de laisser voir le rein et la glande surrénale (d'après Lamotte *et al.*, 1964). *pav.* pavillon; *tr.* trompe; *ut.* utérus; *t.c.ut.* tronc commun utérin; *ov.* ovaire; *c.a.* corps adipo-lymphoïde; *r* rein; *surr.* glande surrénale; *rect.* rectum

1930, Adams, 1940, Kambara, 1956, Joly, 1966). Il permet, lors de la ponte ovulaire, le transport des ovules émis par l'ovaire vers l'utérus où ils se développeront.

### 1. Aspects biométriques de l'évolution tubaire

Les jeunes. *Nectophrynoïdes* viennent au monde, totalement métamorphosés, au cours du mois de juin. Leur croissance se poursuit pendant toute la saison des pluies, mais elle n'est pas aussi rapide pour tous; elle conduit ainsi à distinguer deux catégories d'individus.

Les femelles de la première catégorie atteignent leur maturité sexuelle environ trois mois après leur naissance; celles de la deuxième catégorie, dont la croissance est plus lente, ne seront matures que l'année suivante, environ un an après celles de la première catégorie (Lamotte, 1959).

Le diagramme de la figure 2 traduit l'évolution dans le temps du diamètre de la trompe chez ces deux catégories de femelles. Les mesures ont été effectuées sur des femelles vierges dont les âges variaient de 1 à 16 mois. Le développement tubaire est très rapide et s'effectue en trois mois chez les femelles matures la première année. Pour la deuxième catégorie de femelles, en revanche, la croissance de la trompe est plus lente et dure six mois; elle commence après l'émergence des femelles, environ dix mois après la naissance.

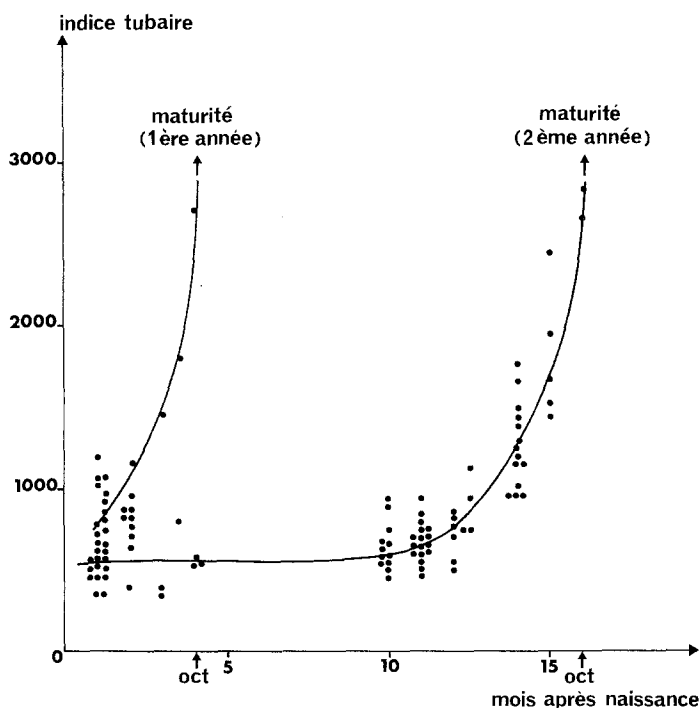


Fig. 2. Evolution de la trompe de la naissance à la maturité: variations de l'indice tubaire ( $=D/L \times 100$ , D étant le diamètre de la trompe exprimé en  $\mu$ , L la longueur de la femelle en mm)

Dans les jours qui précèdent l'ovulation, vers la fin du mois de septembre, la trompe apparaît fortement hypertrophiée. Son diamètre diminue ensuite au cours de l'ovulation et dans les jours qui suivent. L'état de repos, atteint dès le mois de janvier, persiste jusqu'à l'émergence des femelles. C'est vers le mois d'avril que la reprise d'activité se dessine chez les femelles gestantes (Fig. 3). La diminution du diamètre de la trompe correspond à la stase vitellogénétique des ovocytes ovariens et à l'apparition des corps jaunes de post-ovulation. L'hypertrophie tubaire accompagne la maturation folliculaire.

Ces résultats biométriques ne sont pas en accord avec ceux publiés par Vilter en 1957. En effet, cet auteur n'avait pas observé la régression complète de la trompe pendant l'hibernation. Pour lui, l'effondrement structural tubaire ne se effectuait vraiment que pendant les jours suivant la parturition, il ne pouvait d'ailleurs donner aucune explication à cette régression post-gravidique de la trompe.

## 2. Modifications histologiques et histochimiques de la trompe au cours du cycle sexuel

La trompe possède essentiellement trois tuniques: une muqueuse, constituée d'un épithélium simple reposant sur un chorion très mince, une tunique musculaire lisse disposée en une seule couche circulaire, et une tunique externe.

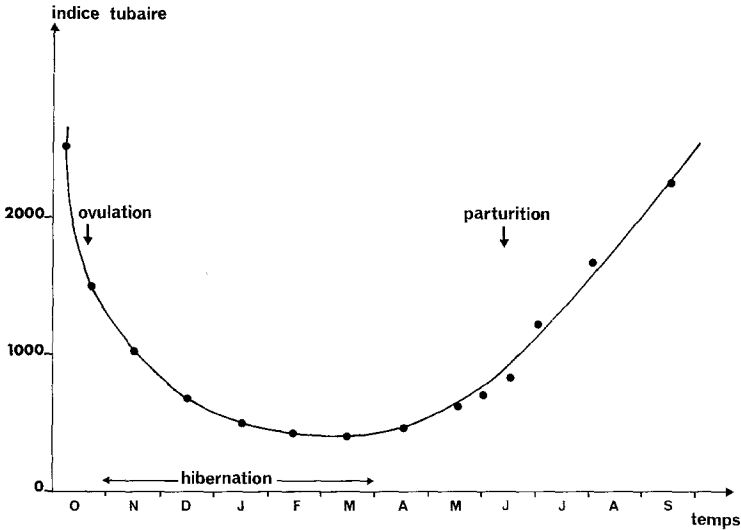


Fig. 3. Evolution de la trompe au cours de la gestation: variations de l'indice tubaire moyen

Ces différentes structures, et plus particulièrement l'épithélium, subissent des modifications importantes au cours du cycle sexuel annuel.

a) Chez la femelle vierge de 15 millimètres, la trompe a l'aspect d'un très fin cordon rectiligne blanc. La muqueuse est constituée par un épithélium prismatique simple à gros noyau occupant presque toute la cellule. L'épithélium est soulevé en houppes de 4 à 5 cellules par des épines conjonctives formées par les rares fibres du chorion. Le pôle des cellules est occupé par quelques gouttelettes de mucosubstances neutres PAS<sup>+</sup>. La musculature, très mince, est représentée par une seule couche de cellules musculaires lisses (Fig. 4a).

Au niveau de l'ostium tubaire, la section de la trompe est ovulaire. L'épithélium, non plissé, est formé de cellules ciliées cubiques à gros noyaux; aucune sécrétion n'est visible. Le chorion et la musculature sont très minces.

b) Chez la femelle mature, juste avant la ponte ovulaire, la trompe, rectiligne dans sa partie antérieure, apparaît contournée et boursouflée même dans sa partie distale. L'hypertrophie tubaire est due à la mucification intense de la muqueuse. L'étude de la constitution chimique des substances épithéliales a permis de distinguer quatre secteurs dans la trompe:

*Premier secteur.* Dans la zone située près de l'ostium tubaire le conduit est formé par un épithélium simple, très légèrement plissé, tapissé de cellules ciliées. Ces cellules ont un noyau clair, ovoïde, situé dans la partie basale de la cellule et entouré de quelques grains de sécrétion PAS<sup>+</sup>.

*Deuxième secteur.* C'est le début du segment muqueux de la trompe. L'épithélium se soulève pour former des villosités à axe conjonctif. Le creux des villosités est occupé par des mucocytes dont le produit de sécrétion, réticulé, manifeste une forte affinité pour le bleu Alcian dissous dans un liquide de pH 0,2 et une affinité moindre pour la fuchsine-paraldéhyde (Fig. 4b). La coloration par le

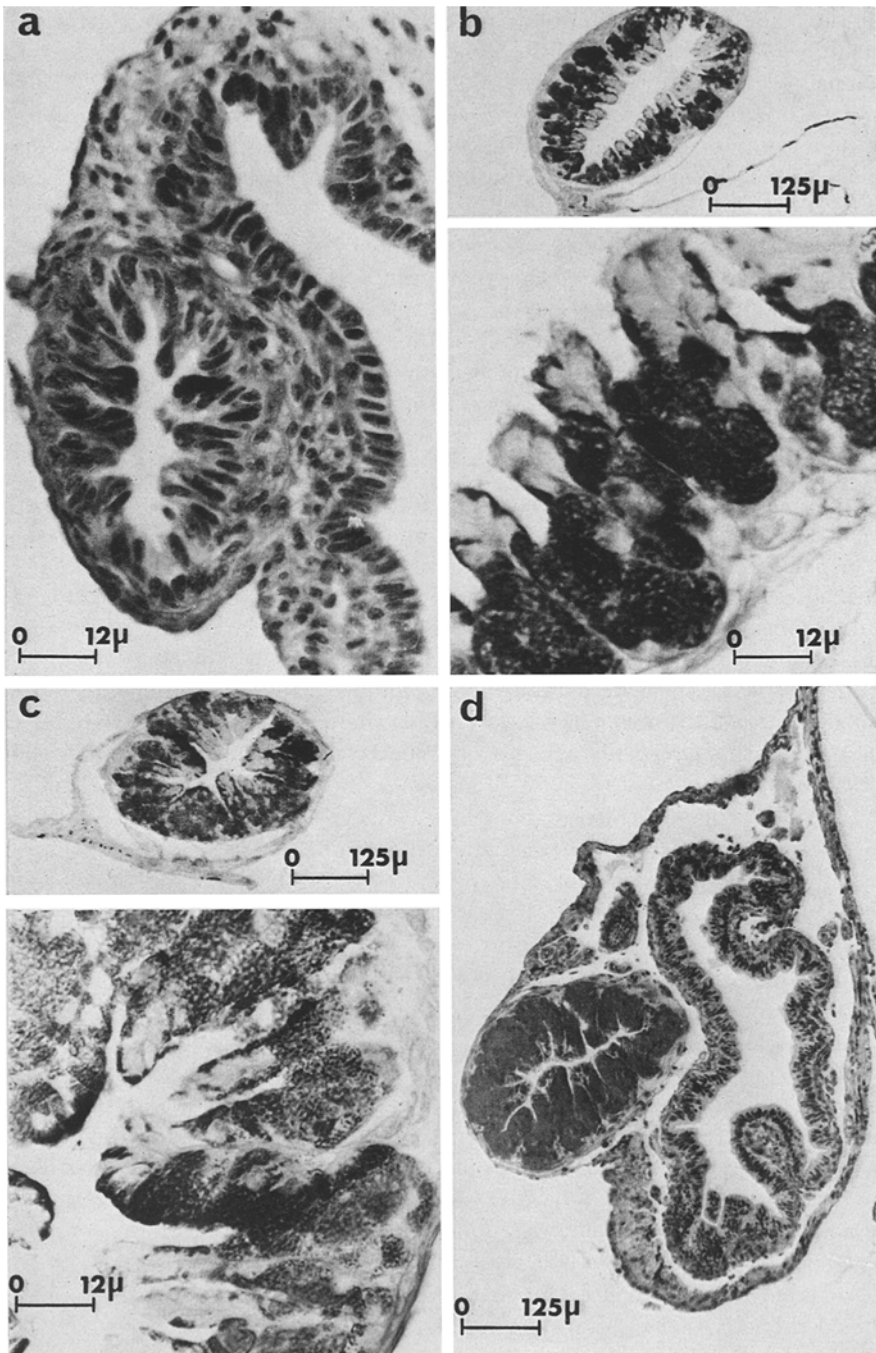


Fig. 4a—d. Coupes transversales de trompes colorées au PAS-bleu Alcian à pH 0,2. a, femelle immature, zone utéro-tubaire; b—d, femelle mature quelques jours avant l'ovulation: second secteur réticulé (b), troisième secteur micro-granuleux (c), zone uterotubaire (d)

bleu de Toluidine leur confère une métachromasie  $\gamma$ ; cette affinité tinctoriale ne se manifeste pas lorsque le pH du liquide colorant est inférieur à 3. Il s'agit donc de mucines acides de type carboxylique. Au sommet des villosités se trouvent des îlots de cellules ciliées et quelques cellules muqueuses; ces cellules contiennent des mucines très acides; elles manifestent une forte affinité pour le bleu Alcian, réagissent à la fuchsine-paraldéhyde sans prétraitement et présentent une métachromasie  $\beta$  au bleu de Toluidine.

*Troisième secteur.* Les mucocytes des creux des villosités s'organisent en véritables glandes tubulaires qui s'enfoncent dans le chorion; ils contiennent de fines granulations colorées en pourpre par la technique au PAS-Bleu Alcian (Fig. 4c) et en violet par le Bleu de Toluidine de pH 3. Il y a donc coexistence de fonctions vic-glycol et de groupement acide.

Le sommet des villosités est tapissé, comme dans le deuxième secteur, par des cellules ciliées peu chromophiles et par quelques cellules muqueuses, colorées assez vivement par la fuchsine-paraldéhyde sans prétraitement.

*Quatrième secteur.* C'est la zone de transition utéro-tubaire. Les villosités, et par conséquent les glandes tubulaires muqueuses, atteignent leur taille maximale, puis décroissent progressivement jusqu'à l'utérus. Les mucocytes du fond des glandes s'hypertrophient et leurs propriétés tinctoriales se modifient (Fig. 4d). Leur cytoplasme est bourré de grains de sécrétion présentant une forte affinité pour l'acide périodique-Schiff; ils ne sont pas colorés par le bleu Alcian et ne prennent pas la fuchsine-paraldéhyde appliquée sans prétraitement. Ce sont donc des mucosubstances neutres. Les cellules muqueuses bordantes disparaissent peu à peu et le sommet des villosités est constitué uniquement de cellules ciliées peu chromophiles.

Le chorion et la musculature, très minces dans la partie antérieure de la trompe, s'épaississent légèrement dans la zone utéro-tubaire. Le chorion, pauvre en cellules, possède quelques fibres fortement PAS<sup>+</sup>. De rares capillaires sanguins sont situés entre le chorion et la musculature; celle-ci n'est constituée que d'une seule couche de cellules musculaires lisses.

c) Au moment de l'ovulation, la diminution du diamètre de la trompe correspond à l'excrétion des substances muqueuses tubaires. Cette excrétion, faible dans la partie antérieure de la trompe, devient presque totale dans la zone proche de l'utérus.

Les glandes du secteur 2 sont encore abondamment chargées de produits muqueux et ont en coupe transversale l'aspect de rosaces. Cet aspect disparaît à partir du troisième secteur où presque tous les mucocytes se sont vidés de leur contenu. Au niveau de la zone utéro-tubaire quelques grains de sécrétion sont visibles au pôle apical des cellules muqueuses, mais celles-ci ne sont plus organisées en glandes et la plupart des villosités ont disparu.

Au moment de la ponte ovulaire, le chorion devient plus dense et riche en fibres conjonctives et élastiques. Des mastocytes à grains de sécrétion très basophiles commencent à apparaître dans la musculature et le chorion.

d) La rétention des oeufs dans les utérus marquent le début de la gestation, qui va durer neuf mois. L'excrétion muqueuse, maximale au moment de l'ovulation se poursuit pendant les deux premiers mois de la gravidité jusqu'à l'épuisement



total des produits muqueux. Trois mois après la ponte ovulaire, il n'y a plus de mucosubstances tubaires. La trompe est alors très régressée; son diamètre est petit et sa lumière large: elle a l'aspect d'une trompe de femelle vierge.

Vers la fin de la gestation (stades III-IV des embryons), huit mois après la ponte ovulaire, les processus sécrétoires reprennent; quelques granulations PAS<sup>+</sup> apparaissent au pôle apical des cellules épithéliales et sont excrétées dans la lumière tubaire.

e) Pendant les premiers jours qui suivent la mise-bas, la sécrétion et l'excrétion des mucosubstances neutres PAS<sup>+</sup> se poursuivent dans les cellules situées au creux des villosités épithéliales de la trompe. Le chorion et la musculature sont très minces et contiennent quelques mastocytes.

Un mois environ après la parturition, ces sécrétions deviennent plus abondantes; les mucocytes sont chargés de granulations PAS<sup>+</sup> mais ne forment pas encore de véritables glandes. Des cellules ciliées garnissent le sommet des villosités et des mitoses apparaissent dans l'épithélium, surtout au niveau de la zone utéro-tubaire. Le chorion et la musculature s'épaississent.

La mise en charge en mucosubstances neutres et acides s'effectue progressivement tout le long de la trompe. Les mucocytes s'organisent en glandes tubulaires qui s'enfoncent dans le chorion. Trois mois après la parturition, la mise en charge tubulaire est maximale; les cellules muqueuses sont bourrées de produit de sécrétion dont la plus grande partie subira l'extrusion à la prochaine ponte ovulaire.

## II. Le cycle de l'utérus

### 1. Les poches utérines

L'utérus est un organe pair en forme de poche qui fait suite à la trompe. Il apparaît alternativement dans le temps sous deux aspects principaux: utérus vide et utérus gravide.

Sa structure, comme les transformations qu'il subit au cours du cycle, est en liaison étroite avec la viviparité de l'espèce.

a) Chez la femelle immature de 15 millimètres, l'utérus a la forme d'une poche aplatie longue de 2 à 3 millimètres, large de 0,5 à 1 millimètre et épaisse en moyenne de 0,3 millimètre (Fig. 5a).

La muqueuse est constituée par un épithélium cubique à noyaux ovoïdes auquel est accolé un chorion conjonctif très mince. Les cellules de l'épithélium utérin sont de deux sortes: des cellules cubiques simples de 10 à 12  $\mu$  de hauteur, et des cellules ciliées, légèrement plus grandes, à cytoplasme plus clair. Le chorion, très réduit, renferme quelques cellules à noyau arrondi très chromophile et des fibres très minces présentant des bifurcations et tendant à former des réseaux. Ces fibres réticulées donnent une réaction à l'acide périodique-Schiff nettement positive; elles accompagnent les quelques capillaires sanguins qui bordent les cellules épithéliales et constituent, sous forme d'un feutrage épais, l'essentiel de la membrane basale (Fig. 6a).

La musculature, peu épaisse (10  $\mu$ ), est formée d'une couche musculaire lisse à disposition circulaire, bordée extérieurement par un épithélium simple pavimenteux. Les cellules de cet épithélium, aplaties, dentelées, ont un cytoplasme entièrement occupé par un noyau volumineux et prenant fortement les colorants.

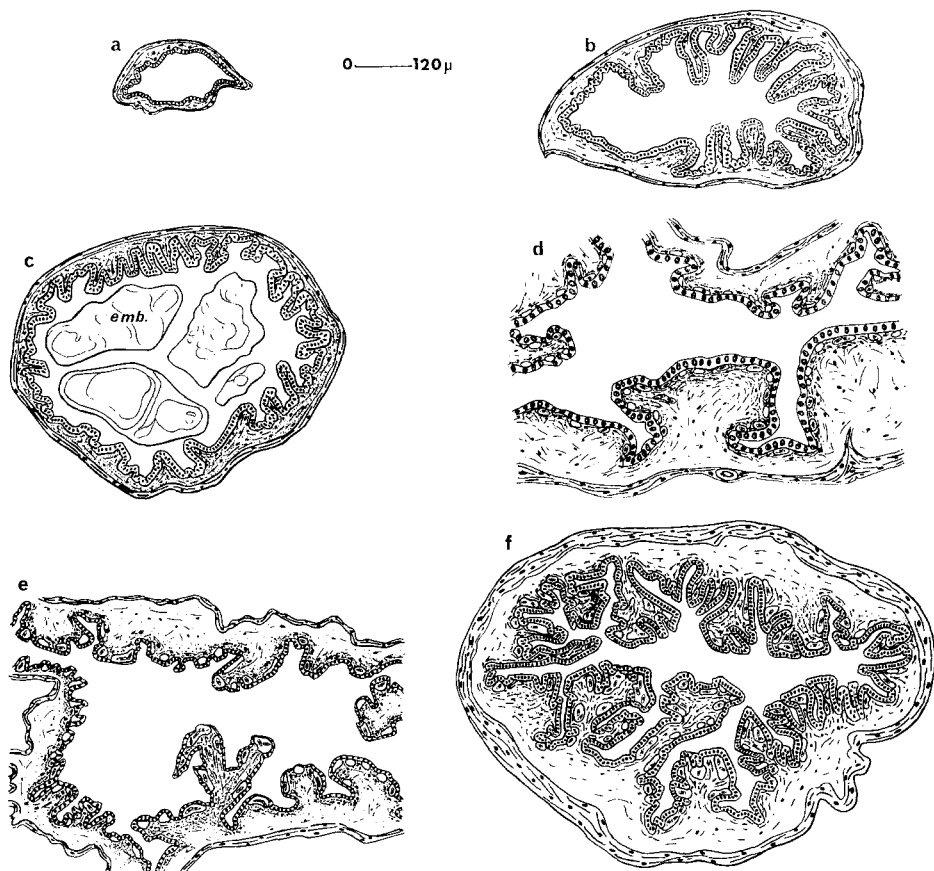


Fig. 5a—f. Aspects schématiques, en coupes transversales, de l'utérus au cours du cycle sexuel. a, femelle immature; b, femelle mature avant l'ovulation; c, femelle en début de gestation (embryons au stade du bourgeon caudal); d, femelle en cours de gestation (embryons au stade I); e, femelle en fin de gestation (embryons au stade III); f, femelle parturiente

b) En septembre, juste avant la ponte ovulaire, l'utérus apparaît fortement gonflé; il peut atteindre 4 millimètres de long, 2 millimètres de large et 1 à 2 millimètres d'épaisseur.

La muqueuse utérine présente de nombreuses villosités; l'endomètre, en effet, est soulevé en crêtes longitudinales disposées radialement. Ces replis chorio-épithéliaux sont complètement décollés de la muqueuse qui délimite la forme de l'utérus (Fig. 5b). Les cellules épithéliales, comme chez la femelle immature, sont de deux types: des cellules prismatiques à noyau allongé, possédant quelques grains de sécrétion PAS<sup>+</sup> à leur pôle apical et des cellules ciliées à cytoplasme clair et à noyau arrondi. La répartition de ces cellules n'est pas régulière. Les cellules ciliées, moins nombreuses, sont disséminées çà et là dans l'épithélium utérin; elles présentent des signes très nets de dégénérescence. Leur nécrose correspond à une transformation lente de certains éléments. Les cellules ciliées

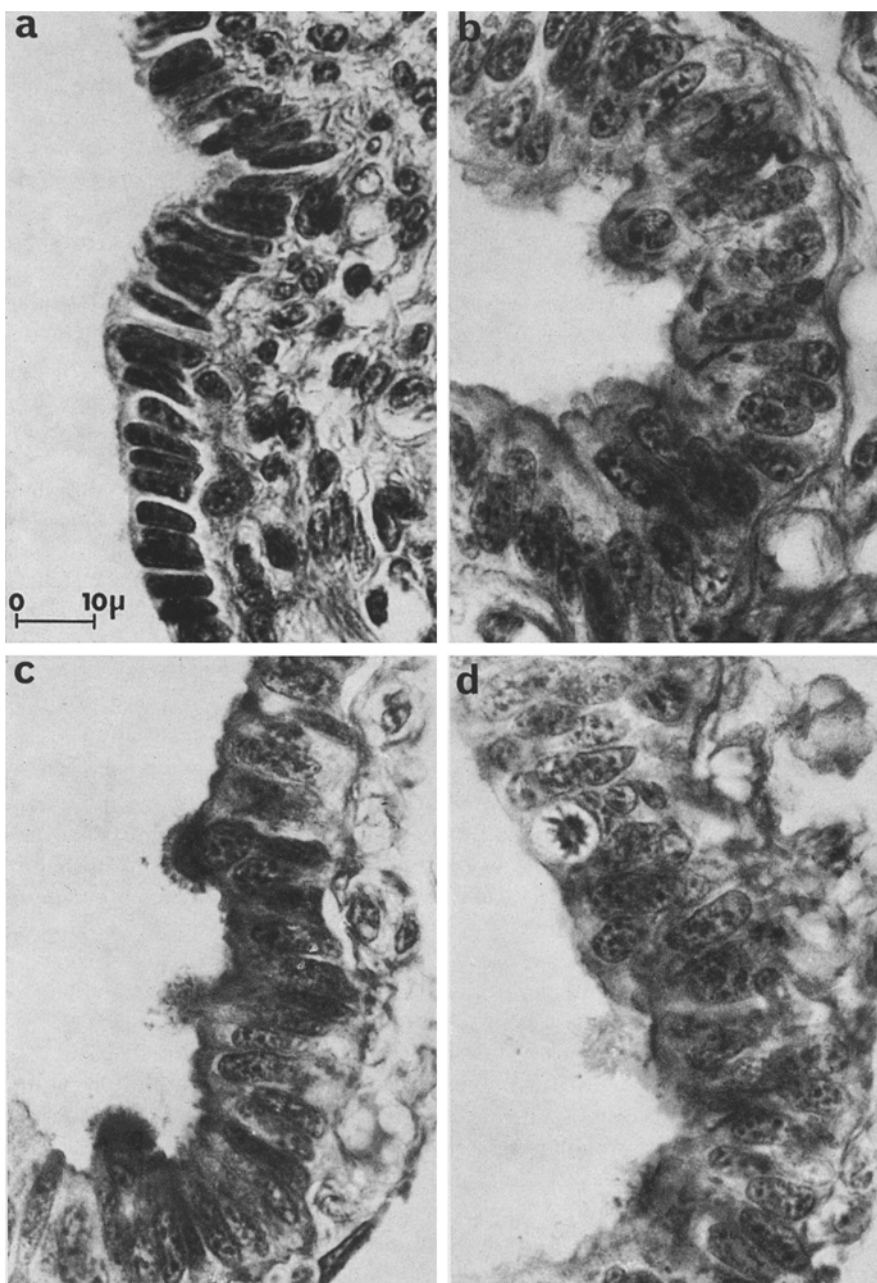


Fig. 6a—d. Coupes transversales d'utérus, colorées au PAS-Bleu Alcian à pH 0,2. a, muqueuse utérine de femelle immature; b—d, muqueuse utérine de femelle mature avant l'ovulation: les cellules ciliées montent dans l'épithélium (b), puis dégèrent (c) tandis que les cellules sécrétrices se multiplient (d). (Toutes les photographies sont au même grossissement)

montent progressivement dans l'épithélium et s'arrondissent (Fig. 6b). Leur cytoplasme, clair au début, s'opacifie et se charge de fines granulations. Ces granulations, colorées en bleu par la réaction au PAS-bleu Alcian à pH 0,2, donc basophiles, occupent tout le pôle apical de la cellule qui fait saillie dans la lumière utérine (Fig. 6c). La tuméfaction de la cellule augmente progressivement et ses cils deviennent hirsutes. La cellule finit par s'exfolier et tomber dans la lumière utérine. Alors que les cellules ciliées dégénèrent, les cellules sécrétrices au contraire se multiplient et une activité mitotique intense se manifeste dans l'épithélium (Fig. 6d).

Le chorion conjonctif, très mince, est accolé à l'épithélium. Sa trame, très serrée dans la région sous-épithéliale, constitue au contraire un feutrage plus lâche dans la partie médiane des villosités. Dans cette région, des îlots de cellules à cytoplasme basophile, prenant les colorants nucléaires, progressent et se creusent dans le chorion, en suivant des lignes de moindre résistance, pour former le réseau superficiel de capillaires sanguins.

La musculuse, assez épaisse (70  $\mu$ ), est constituée par des fibres musculaires lisses; elle est richement vascularisée. Elle renferme, surtout à sa périphérie, des cellules ovalaires caractérisées par la présence de nombreux grains de sécrétion dans leur cytoplasme. Ces grains de sécrétion sont fortement basophiles et méta-chromatiques; ils sont colorés en bleu par le bleu Alcian à pH 0,2, en violet par la fuchsine-paraldéhyde sans oxydation et donnent une forte réaction au bleu Astra, réaction spécifique des mastocytes.

c) En octobre, la ponte ovulaire est suivie par le passage rapide des ovules des ovaires dans les trompes. Les oeufs s'accumulent dans les utérus et cette rétention marque le début de la gestation qui se poursuivra jusqu'au mois de juin. Durant toute la gravidité, l'utérus va présenter une distension considérable qui retentit sur toutes les assises cellulaires; en fin de gestation, les utérus qui contiennent des jeunes à terme occupent toute la cavité abdominale. L'étude des différentes tuniques utérines durant la gestation est malaisée. Aussi avons-nous préféré étudier les modifications de l'utérus gravide sur des organes dont les embryons avaient été prélevés. Les comparaisons entre les deux stades — utérus vide et utérus gravide — devenaient alors plus aisées et les transformations subies par les différentes assises cellulaires pouvaient être observées.

Après la ponte ovulaire, les cellules ciliées ont complètement disparu; l'épithélium utérin n'est plus constitué que par une seule catégorie de cellules commençant à sécréter et ne se divisant plus. Les cellules épithéliales prismatiques, de 20  $\mu$  de hauteur, à noyau allongé très chromophile, présentent à leur pôle apical de nombreuses et très fines granulations colorées en violet par la réaction au PAS-bleu Alcian à pH 0,2; elles contiennent à la fois des mucosubstances neutres et acides (Fig. 7a). Au fur et à mesure que progresse la gestation, les sécrétions deviennent plus abondantes; elles sont fortement cyanophiles et fuchsinophiles, donc basophiles, et contiennent des mucines acides complexes sulfatées. Les grains de sécrétion s'accumulent au pôle apical des cellules et passent à travers leur surface libre vers la lumière interne (sécrétion mérocrine) (Fig. 7b).

Le chorion, très mince en début de gestation, est constitué de fibres réticulées très fortement PAS<sup>+</sup> (Fig. 5c); il s'oedématie progressivement et les cellules conjonctives s'élargissent et s'arrondissent (Fig. 5d). Le réseau de capillaires

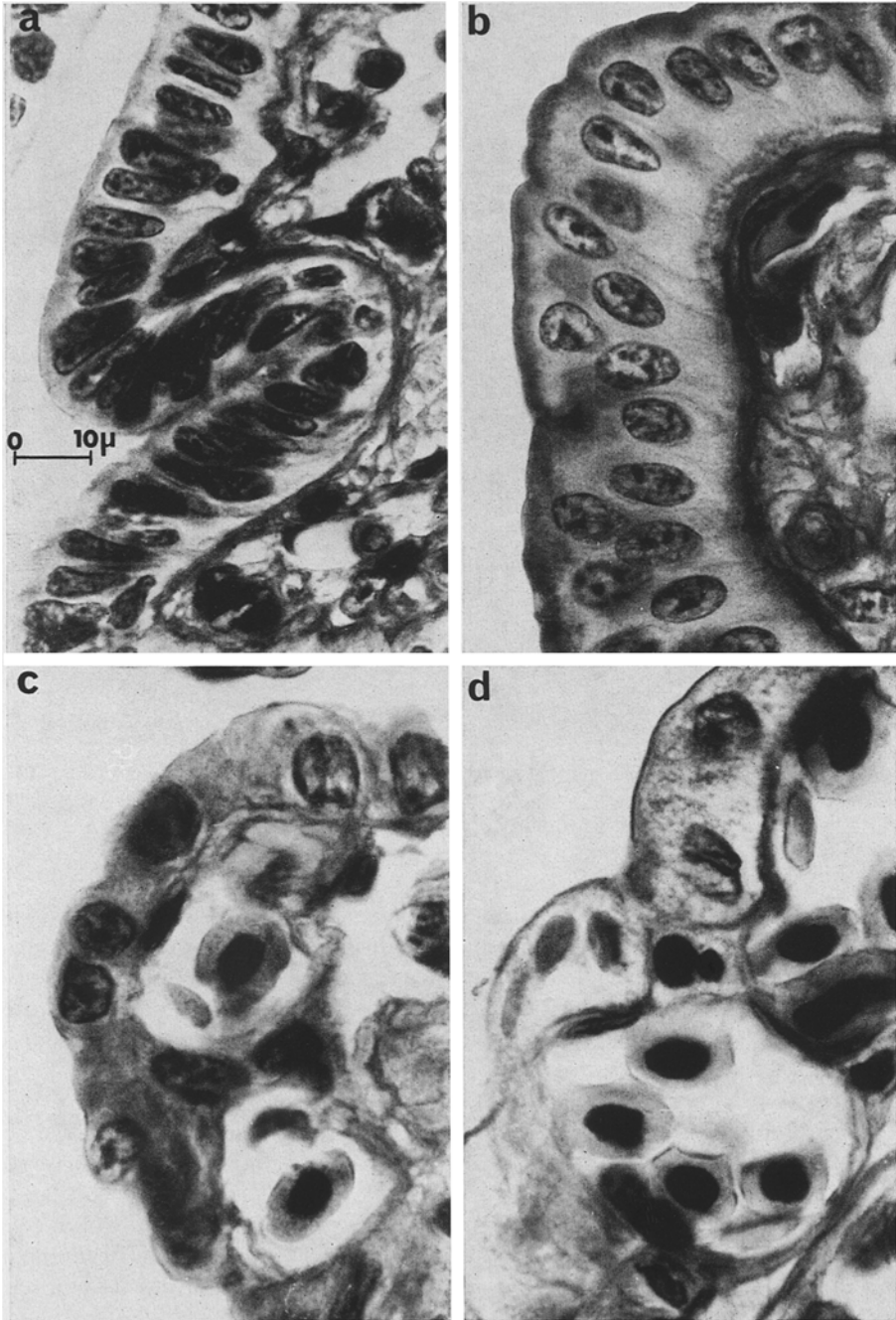


Fig. 7a—d. Muqueuse utérine de femelles gestantes; coupes transversales colorées au PAS-Bleu Alcian à pH 0,2. a, femelle au premier mois de la gestation (embryons au stade Ib); c, femelle au sixième mois de la gestation (embryons au stade IIa); d, femelle au septième mois de la gestation (embryons au stade III). (Toutes les photographies sont au même grossissement)

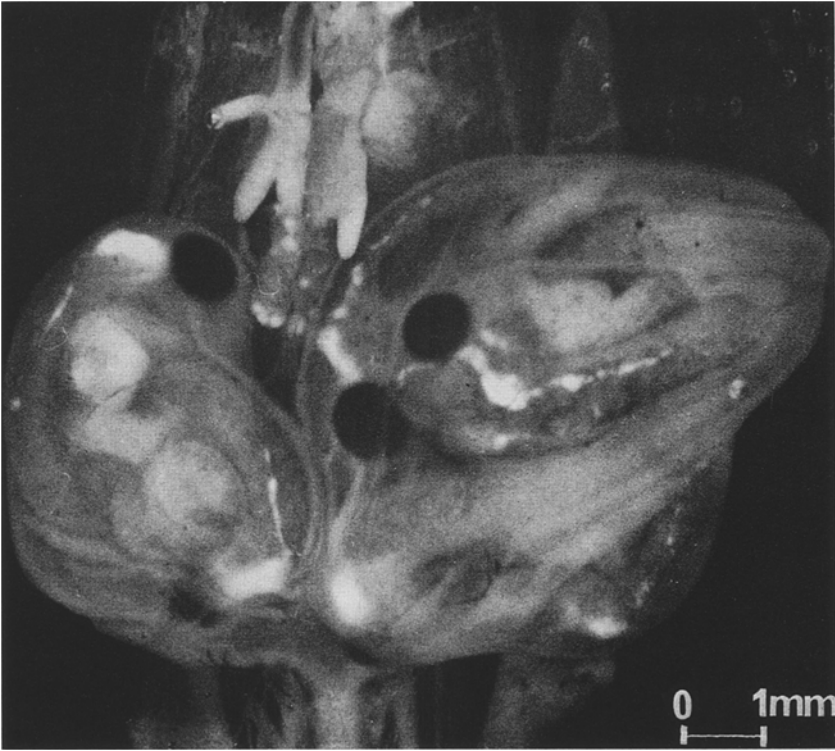


Fig. 8. Appareil génital d'une femelle gestante à la fin de l'hibernation (embryons au stade Ib): les utérus sont distendus et leur paroi est très mince; les ovaires sont de petite taille et les corps adipo-lymphoïdes très régressés

sanguins s'intensifie et de nombreux bourgeons cellulaires progressent et se creusent dans le chorion; ils sont généralement accompagnés de nombreux mastocytes.

Le myomètre subit également quelques transformations. La musculature s'épaissit; ses fibres deviennent plus longues et la vascularisation est importante. La média des artérioles est constituée par des lames élastiques concentriques. Des fibres élastiques, formant un réseau à mailles larges, sont également observées dans la paroi externe du myomètre.

Ainsi, durant cette longue période de vie souterraine (environ six mois, d'octobre à avril), l'utérus des femelles gestantes est caractérisé par une phase de sécrétion intense de la muqueuse.

Au mois d'avril, au moment de l'émergence des femelles, les embryons sont déjà bien développés et atteignent 3 à 4 millimètres (longueur museau-anus), mais c'est surtout pendant les trois mois suivants que le développement embryonnaire s'accélère et que la métamorphose s'effectue.

L'utérus est distendu et sa paroi très mince (Fig. 8). Sur les coupes histologiques, toutes les couches cellulaires sont étirées au niveau des embryons et leur épaisseur totale ne dépasse pas  $15\mu$ . Il reste cependant toujours une ou deux villosités, dans la région médio-dorsale de l'utérus des femelles gestantes (Fig. 5e).

L'utérus des femelles gestantes, au sortir de l'hibernation, présente un épithélium crénelé aux noyaux volumineux, clairs, possédant deux à trois nucléoles. Les sécrétions à propriétés basophiles sont encore très abondantes et occupent le pôle apical des cellules. Ces sécrétions, cyanophiles au PAS-bleu Alcian à pH 0,2, vont diminuer légèrement; l'épithélium s'aplatit et sa hauteur ne dépasse pas  $14\mu$  (Fig. 7c). En fin de gestation, les sécrétions cyanophiles ont presque complètement disparu. En revanche, de nombreuses et très fines gouttelettes, positives aux réactions du PAS et du Carmin de Best, commencent à envahir le cytoplasme des cellules épithéliales; le test de digestion salivaire permet de penser qu'il s'agit de glycogène.

Le chorion est très dense dans sa partie superficielle; il est constitué par des fibres réticulées PAS<sup>+</sup> entourant des capillaires sanguins de plus en plus dilatés et nombreux. Par endroits, ces capillaires repoussent l'épithélium et viennent affleurer la lumière utérine, facilitant ainsi les échanges respiratoires entre mère et fœtus (Fig. 7d). Dans sa partie profonde, le chorion forme un feutrage lâche qui apparaît riche en lipides sur les préparations de tissu frais faites au cryostat et colorées au Noir Soudan.

La musculature richement vascularisée est étirée et très mince les mastocytes ont presque complètement disparu.

d) Au moment de la parturition, au mois de juin, des changements importants se produisent dans l'utérus et particulièrement au niveau de la muqueuse.

La mise-bas provoque naturellement une réduction importante des poches utérines. L'utérus est collapsé et sa paroi fortement épaissie. Du fait de la forte contraction du myomètre, l'endomètre apparaît fortement plissé; ces replis endométriaux ne sont pas réguliers et ne présentent aucune organisation; ils occupent presque entièrement la lumière utérine (Fig. 5f).

Les cellules épithéliales prismatiques, de  $25\mu$  de hauteur, aux noyaux chromophiles arrondis ou ovalaires, ont leur cytoplasme entièrement piqueté de fines gouttelettes de glycogène, PAS<sup>+</sup> et carminophiles; des mucosubstances neutres et acides sont encore visibles au pôle apical des cellules. Glycogène et mucoprotéines sont excrétés dans la lumière utérine. Entre ces cellules sécrétrices apparaissent quelques cellules ciliées et des cellules en mitose.

Les fibres du chorion, fortement PAS<sup>+</sup> sous l'épithélium; forment des épines soulevant les cellules épithéliales en houppes; elles entourent le réseau sanguin superficiel qui présente au moment de la parturition des signes très nets de régression. Le diamètre des capillaires a nettement diminué et les hématies sont rattachées. Des polynucléaires basophiles, jusqu'alors invisibles dans les vaisseaux sanguins, font leur apparition; ce sont des cellules rondes dont le noyau présente l'aspect de deux masses arrondies accolées; leur cytoplasme est chargé de granulations régulières, sphériques, prenant des colorants basiques et donnant la réaction du PAS. Le chorion profond, qui était constitué par un feutrage lâche de fibres conjonctives pendant toute la gravidité, devient plus dense et riche en cellules. Il est infiltré de diverses cellules mobiles: histiocytes, leucocytes basophiles, monocytes et quelques mastocytes. L'axe des villosités est souvent occupé par quelques fibres musculaires lisses qui ont envahi le chorion au moment de la contraction du myomètre.

e) Durant les trois jours qui suivent la parturition, la mise en charge glycogénique de la muqueuse utérine demeure très importante. Le glycogène envahit tout l'épithélium, le chorion et les capillaires sanguins; par endroits les gouttelettes de glycogène forment des plaques sous-épithéliales qui provoquent, par pression, le décollement de l'épithélium (Fig. 9a). Dans le chorion, les capillaires sanguins poursuivent leur régression; le segment inférieur des artères va se contracter et provoquer une ischémie progressive des capillaires situés en aval de la contraction. La région basale de l'endomètre est épargnée par ce processus. Le ralentissement circulatoire dans la zone superficielle du chorion provoque une nécrose des capillaires sanguins qui présentent alors de nombreuses vacuoles claires, des hématies dégénérées et des polynucléaires basophiles. Ces leucocytes, de plus en plus nombreux, émigrent dans le tissu conjonctif, traversent l'épithélium et tombent dans la lumière utérine où ils forment avec le glycogène un magma dense. Dans le chorion profond, on observe de grosses cellules arrondies, très mobiles, renfermant du matériel phagocyté (débris de cellules, hématies, etc...). Ce sont des cellules histiocytaires, des macrophages, provenant en partie de la transformation de fibrocytes ou même de cellules musculaires. Ces macrophages, de plus en plus nombreux, vont «nettoyer» complètement le chorion, phagocytant les hématies dégénérées, les débris cellulaires, et facilitant ainsi l'élimination des tissus en régression. Ils émigrent ensuite vers la lumière utérine où ils sont rejetés.

Simultanément, c'est-à-dire entre le 4<sup>ème</sup> et le 10<sup>ème</sup> jour après la parturition, l'épithélium utérin se détache progressivement du reste de la muqueuse et tombe dans la lumière utérine (Fig. 9b). Ces phénomènes de nécrose et d'exfoliation s'accompagnent d'une activité mitotique intense dans les cellules basales de l'épithélium et permettent ainsi la reconstitution d'une partie de l'endomètre (Fig. 9c).

f) Douze jours après la parturition, le nouvel endomètre est constitué et semblable à celui d'une femelle vierge (Fig. 9d). L'épithélium est formé de cellules cubiques, de 10 à 11  $\mu$  de hauteur, à noyau ovoïde et présentant quelques sécrétions PAS<sup>+</sup> à leur pôle apical. Le chorion, étroitement accolé à l'épithélium, est fait de fibres réticulées entourant des îlots de cellules basophiles à noyau chromophile, cellules souches des nouveaux capillaires sanguins. Quelques mastocytes accompagnent ces bourgeons cellulaires. La musculature, qui n'a pas participé aux phénomènes de nécrose superficielle, est assez épaisse et peut atteindre 40 à 50  $\mu$  d'épaisseur.

g) Un mois après la parturition, et jusqu'à la ponte ovulaire suivante, se déroulent les phénomènes d'hypertrophie et d'hyperplasie progressives de la muqueuse. L'endomètre se soulève alors en crêtes longitudinales disposées radialement. Les cellules de l'épithélium deviennent plus hautes et atteignent 18  $\mu$ ; elles possèdent à leur pôle apical de nombreuses granulations basophiles. Les cellules ciliées, de plus en plus nombreuses, font saillie dans la lumière utérine; leur cytoplasme est clair et leurs cils nettement visibles. L'activité mitotique est intense. Dans le chorion, le réseau superficiel de capillaires commence à se creuser. Des mastocytes, en nombre croissant dans le myomètre, émigrent dans le chorion pour atteindre la région vasculaire sous-épithéliale.



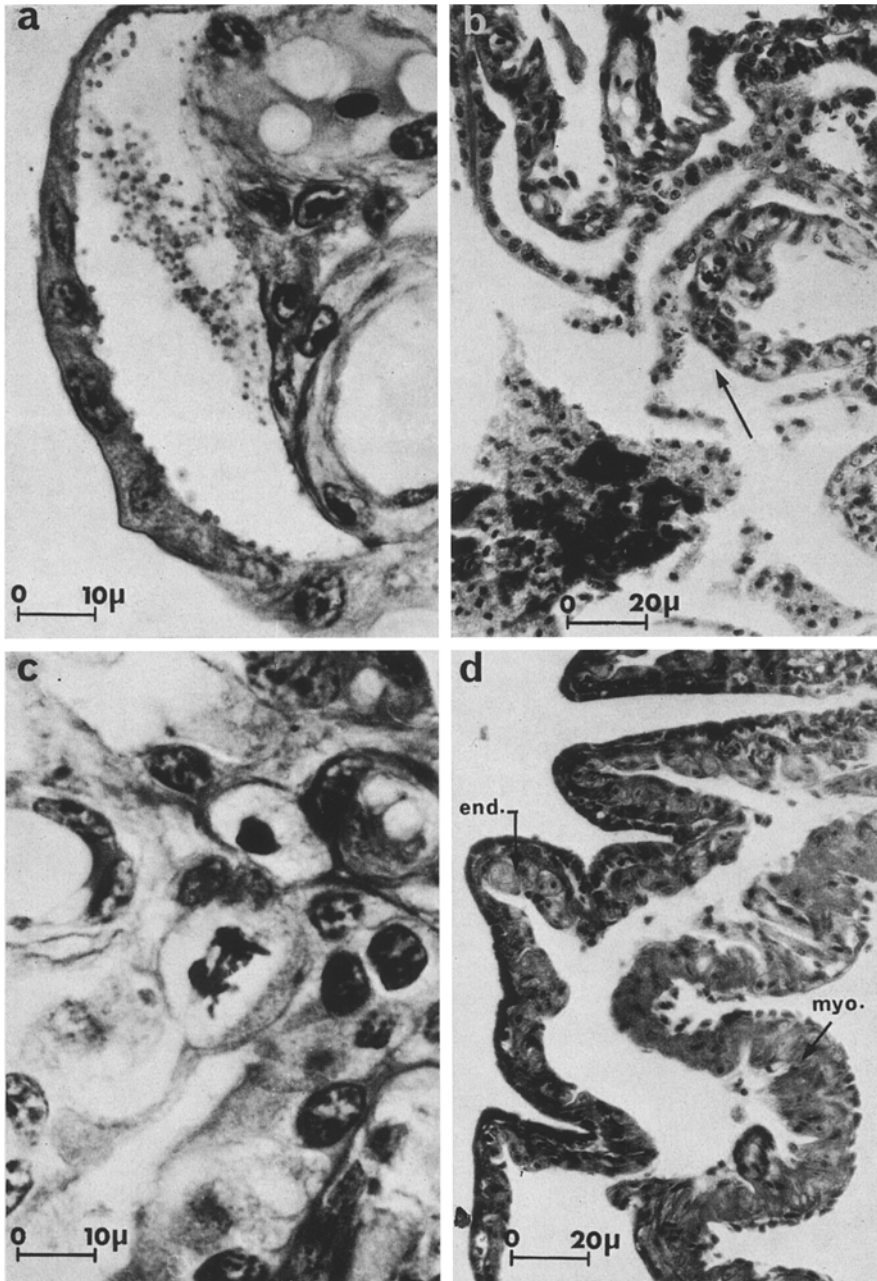


Fig. 9a—d. Coupes transversales d'utérus de femelles post-parturientes, colorées au PAS-Bleu Alcian à pH 0,2. a, muqueuse utérine de femelle autopsiée deux jours après la parturition: flaques sous-épithéliales de glycogène et dégénérescence des capillaires sanguins; b et c, muqueuse utérine de femelle autopsiée huit jours après la parturition: l'épithélium se détache du reste de la muqueuse (b) tandis qu'une activité mitotique intense est observée dans les cellules basales de l'épithélium (c); d, utérus de femelle autopsiée douze jours après la parturition: le nouvel endomètre est acquis (*end.*); le myomètre est épais et plissé (*myo.*)

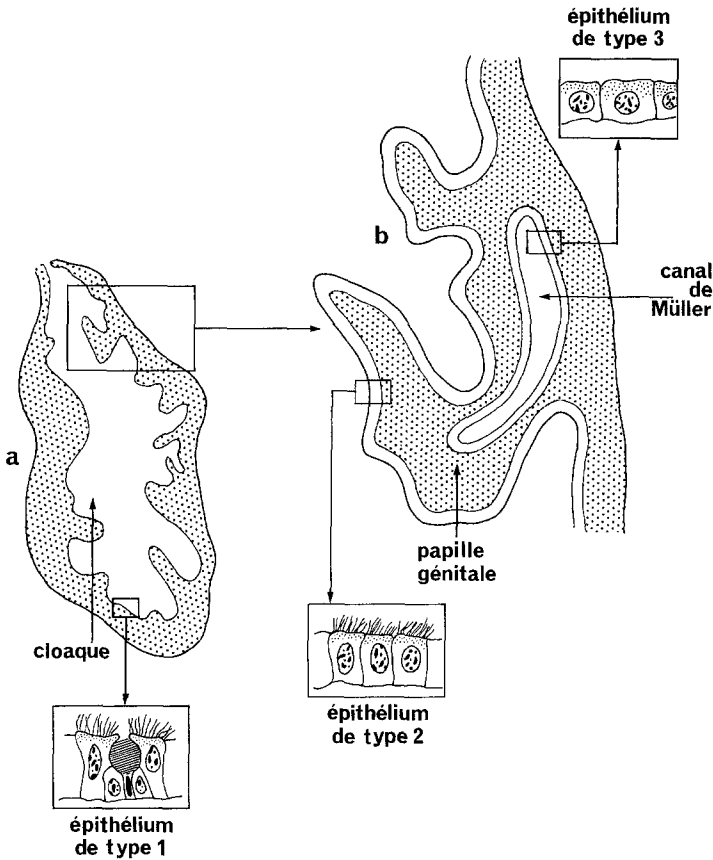


Fig. 10 a et b. Aspects schématiques en coupe transversale: a, du cloaque et de son épithélium; b, de la papille génitale, de l'orifice du Canal de Müller et de leurs épithéliums respectifs

## 2. Le tronc commun utérin

Les poches utérines se réunissent dans leur partie distale pour former, sur plusieurs millimètres, un canal unique; il s'agit bien d'une fusion des deux conduits et non pas d'un simple accollement.

Le canal de Müller débouche dans une papille dorsale du cloaque. La papille génitale se distingue des autres villosités par son épithélium. La muqueuse cloacale est du type intestinal: son épithélium est constitué d'une seule assise de cellules prismatiques à plateau absorbant, entre lesquelles s'intercalent des cellules caliceformes (épithélium de type 1); ces cellules manquent ou sont très rares au niveau de la papille génitale (épithélium de type 2).

L'orifice génital est simple, de forme ovale régulière. Il est formé d'un épithélium cubique possédant quelques granulations apicales basophiles (épithélium de type 3) (Fig. 10 a et b).

Toute la région de la papille génitale s'individualise du reste du cloaque (Fig. 11 a et b), et forme un complexe comprenant l'orifice génital, l'orifice urinaire

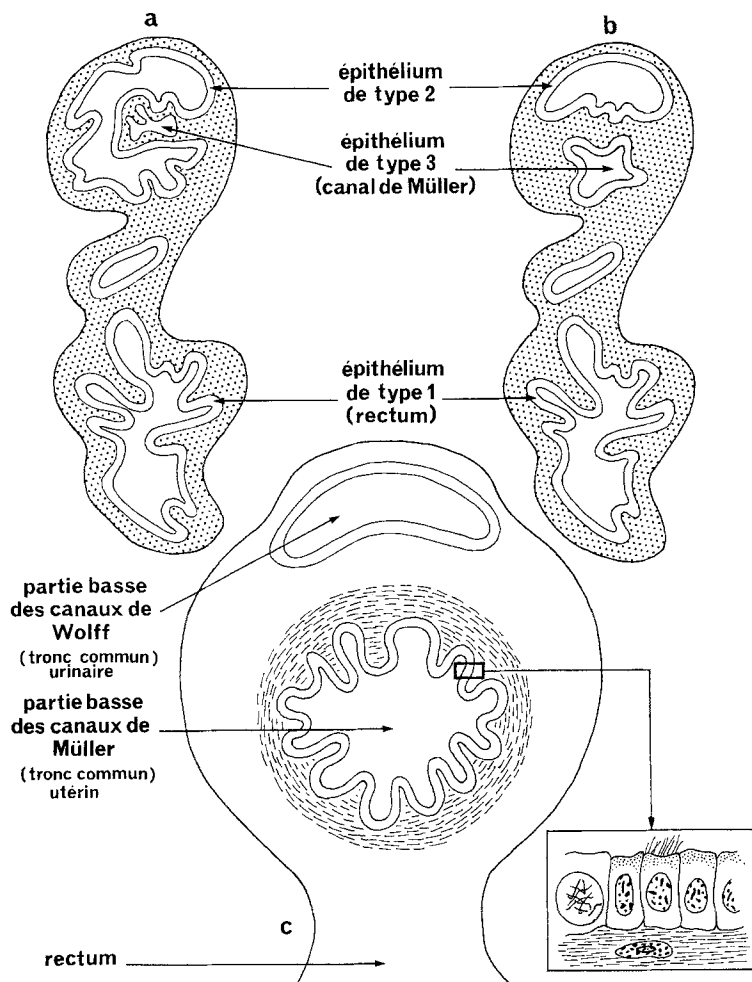


Fig. 11 a—c. Aspects schématiques en coupes transversales: a et b, du cloaque au niveau de l'embouchure du Canal de Müller; c, du tronc commun utérin et du tronc commun urinaire

et l'orifice intestinal (canal de Müller, canal de Wolff et rectum). L'orifice müllérien s'arrondit; son diamètre augmente et son épithélium se plisse (Fig. 11 c).

La partie basse du canal de Müller est un conduit musculo-membraneux à paroi dense et épaisse qui comprend: une muqueuse interne, une tunique musculaire et une tunique externe. La tunique externe relie le canal de Müller aux organes voisins (canal de Wolff et rectum); elle est constituée d'une couche de tissu fibreux richement vascularisé. La tunique musculaire lisse est disposée en deux couches: une couche interne, circulaire et continue, et une couche externe, longitudinale et discontinue, composée de faisceaux de fibres situées latéralement. La muqueuse est formée d'un épithélium prismatique simple reposant sur un chorion très dense.

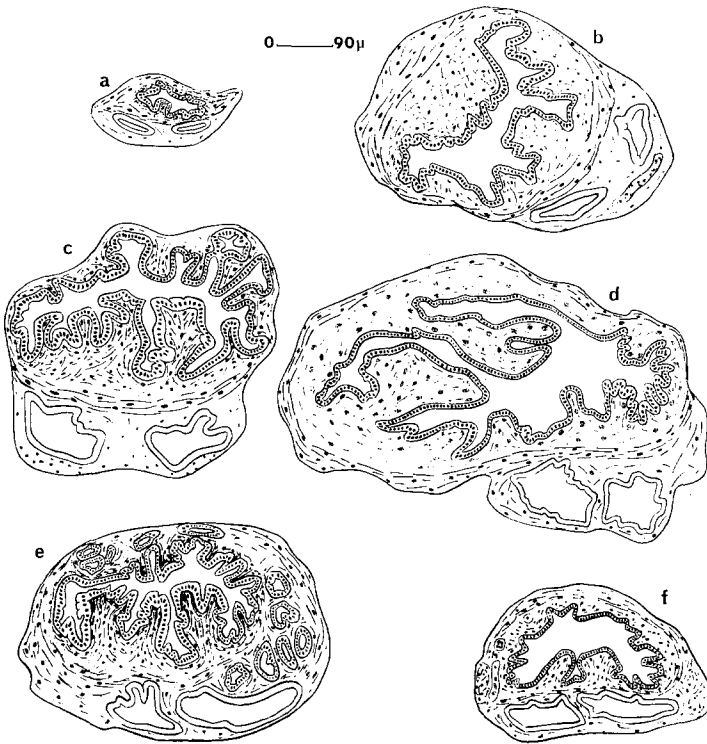


Fig. 12 a—f. Aspects schématiques, en coupes transversales, de la partie basse des canaux de Müller (tronc commun utérin) au cours du cycle sexuel. a, femelle immature; b, femelle mature avant l'ovulation; c, femelle en cours de gestation (embryons au stade I); d, femelle en fin de gestation (embryons au stade III); e, femelle parturiente; f, femelle post-parturiente (douze jours après la parturition)

a) Chez la femelle vierge, le canal est peu développé. La muqueuse est légèrement soulevée en crêtes longitudinales arrondies. L'épithélium est formé de cellules prismatiques à noyau allongé volumineux; le chorion et la musculature sont peu développés (Fig. 12a).

b) A la maturité sexuelle, le chorion s'épaissit et les villosités sont hautes et larges (Fig. 12b). L'épithélium est constitué de cellules prismatiques à gros noyau ovale possédant, à leur pôle apical, des sécrétions PAS<sup>+</sup>. En alternance avec ces cellules se trouvent des cellules ciliées dont la partie supérieure est remplie de granulations cyanophiles; ces cellules sont en dégénérescence et leur évolution est identique à celle des cellules ciliées utérines. Le chorion comprend des fibres PAS<sup>+</sup> très denses sous l'épithélium; sa couche profonde et la musculature sont occupées par de très gros vaisseaux sanguins.

c) Après la ponte ovulaire, les cellules ciliées ont presque complètement disparu; l'épithélium, toujours soulevé en villosités hautes et étroites, n'est plus formé que de cellules sécrétrices cyanophiles. Ces sécrétions deviennent de plus en plus abondantes au cours de la gestation. Le chorion très dense, riche en fibres, possède quelques mastocytes mais très peu de vaisseaux sanguins; il est très

épaissi dorsalement et la muqueuse fait saillie dans la lumière interne sous forme de deux grosses villosités oblitérant plus ou moins la cavité müllérienne (Fig. 12c). Le myomètre subit aussi quelques transformations; il s'épaissit, ses fibres s'allongent et une lame élastique apparaît dans la tunique externe.

Vers la fin de la gestation (stade III des embryons), les cellules de l'épithélium sont envahies par de fines gouttelettes de glycogène. De nombreux polynucléaires basophiles commencent à envahir le chorion. Les villosités sont moins nombreuses et surtout moins massives; la lumière interne est large et étirée (Fig. 12d). Cet élargissement de la cavité müllérienne est dû au relâchement du myomètre et permet le passage des jeunes lors de la parturition.

d) Au moment de la parturition, des changements importants apparaissent dans cette partie du canal de Müller; ils sont comparables à ceux observés dans les utérus à la même époque.

La musculuse, dont la partie externe est formée par un fin réseau à mailles lâches de fibres élastiques, se contracte. La muqueuse est fortement plissée; les deux grosses villosités dorsales obturent encore presque complètement la lumière interne (Fig. 12e). Le cytoplasme des cellules épithéliales, entièrement piqueté de fines gouttelettes de glycogène, présente encore dans sa partie apicale des mucosubstances acides, cyanophiles. Le chorion dense, oedématié, est également plus ou moins envahi par le glycogène. De très nombreux et très gros macrophages (35  $\mu$ ) occupent presque tout le chorion (Fig. 13a et b); ils phagocytent les cellules en dégénérescence et facilitent ainsi l'élimination des tissus en régression. Ils émigrent ensuite vers l'épithélium (Fig. 13c) et sont rejetés dans la lumière interne (Fig. 13d). Il n'y a pas d'exfoliation de l'épithélium comme dans les utérus à la même époque.

e) Douze jours après la parturition, le canal apparaît fortement régressé et son chorion est peu épais. Les villosités ont presque complètement disparu, seules demeurent les deux grosses villosités dorsales (Fig. 12f). Les mitoses et les cellules ciliées apparaissent dans l'épithélium et deviennent de plus en plus nombreuses.

f) Un mois après la mise-bas, l'épithélium, à noyau ovoïde et clair, possède encore quelques mucosubstances neutres au pôle apical de ses cellules. Les cellules ciliées font saillie dans la lumière interne. Le chorion, moins dense, est constitué de fibres réticulées PAS + formant un fin réseau sous l'épithélium; quelques vaisseaux sanguins commencent à se creuser.

### Discussion et conclusions

Les oviductes, ou canaux de Müller, de *Nectophrynoïdes occidentalis* sont deux longs tubes symétriques qui se composent de deux parties principales: la trompe, qui s'ouvre dans la cavité générale par le pavillon, et l'utérus; les deux poches utérines se réunissent dans leur partie distale pour former un tronc commun qui débouche dans le cloaque.

En raison de la viviparité de l'espèce, l'oviducte subit au cours du cycle sexuel annuel de profondes modifications. Seul le pavillon ne présente pas de variations saisonnières; il reste toujours transparent et dépourvu de cellules glandulaires. Un épithélium cilié tapisse sa lumière.

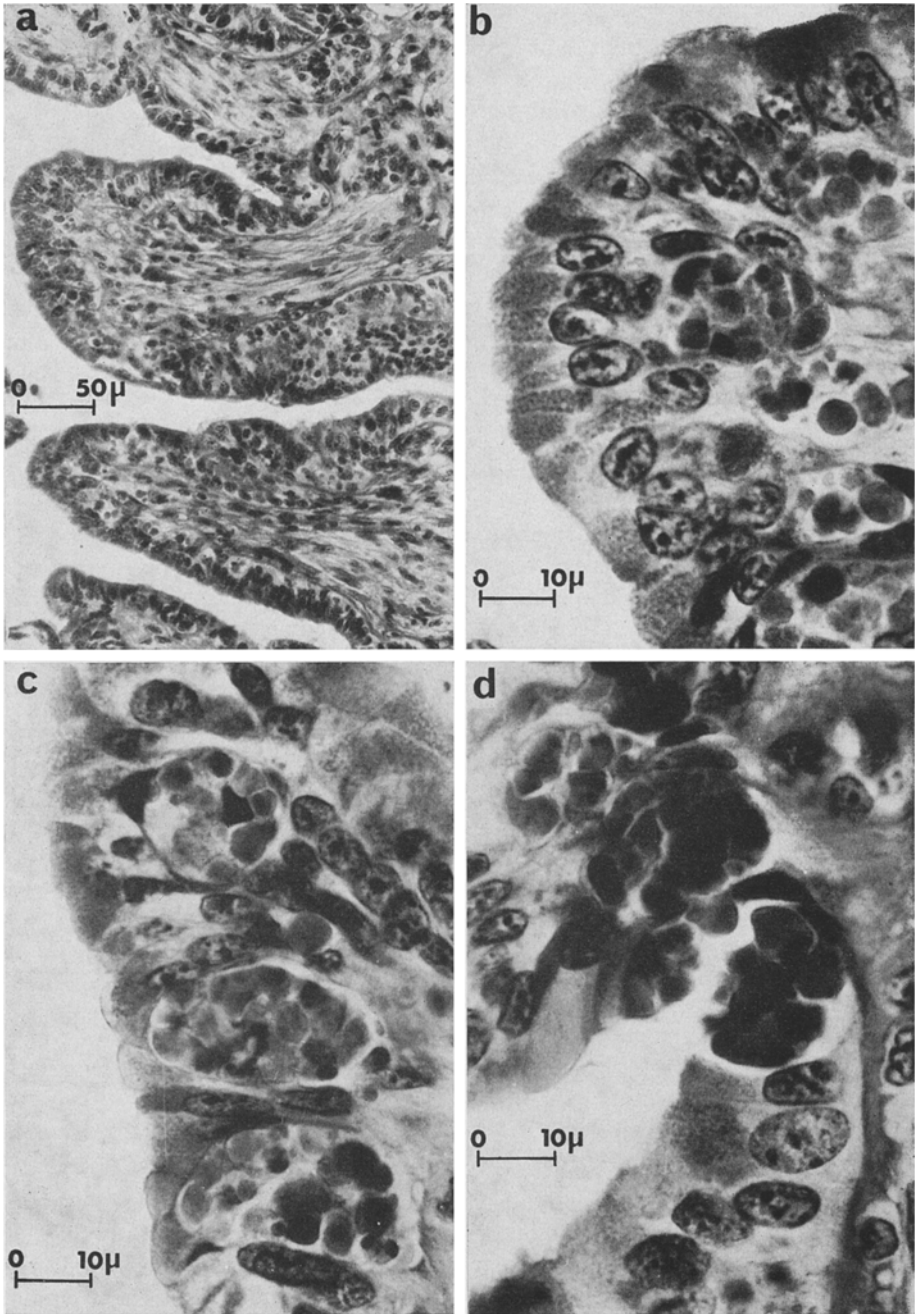


Fig. 13a—d. Coupes transversales de la partie basse des canaux de Müller (tronc commun utérin) de femelle post-parturiente (huit jours après la parturition); coloration à l'acide périodique-Schiff. De très nombreux et très gros macrophages occupent presque tout le chorion superficiel (a et b), ils émigrent vers l'épithélium (c), puis sont rejetés dans la lumière interne (d)

La trompe, dont le rôle est de transporter les ovules pondus par l'ovaire vers l'utérus où ils développent, apparaît alternativement sous deux aspects principaux: trompe au repos et trompe active.

L'hypertrophie tubaire, observée dans les jours qui précèdent l'ovulation, est due à la mucification intense de sa muqueuse. Celle-ci est soulevée en villosités dont le sommet est occupé par des cellules ciliées; le battement de leurs cils contribue à la progression des oeufs vers l'utérus. Les mucocytes, situés dans le creux des villosités, contiennent un abondant produit de sécrétion dont la constitution chimique varie tout au long de la trompe. Quatre segments tubaires principaux peuvent ainsi être distingués:

*le segment cilié,*

*le segment mucipare réticulé, à mucines acides de type carboxylique,*

*le segment mucipare microgranuleux, à mucines acides et mucosubstances neutres,*

*la zone de transition utéro-tubaire, dont les mucocytes élaborent une sécrétion granuleuse constituée uniquement de substances neutres.*

La zone proximale de la trompe est donc caractérisée par la présence de mucines acides, la zone distale par des mucosubstances neutres.

L'étude des sécrétions glandulaires de l'oviducte des Amphibiens a suscité, ces dernières années, un vif intérêt. La répartition des mucopolysaccharides sécrétés par l'oviducte pour former les différentes couches des gangues ovocytaires a fait l'objet de nombreux travaux, tant chez les Anoures (*Rana pipiens*: Lee, 1967 a et b; Pereda, 1970; — *Pleurodema bibroni*: Pereda, 1969) que chez les Urodèles (*Triturus viridescens*: Humphries et Hughes, 1959; — *Triturus pyrrhogaster*: Kambara, 1956; 1957; — *Triturus alpestris*: Vilter, 1966; — *Salamandra salamandra*: Joly, 1966; — *Salamandra atra*: Vilter, 1967; 1968, — *Hydromantes genei*: Vilter et Thorn, 1967).

Selon Vilter (1967) l'histologie de la trompe jointe à l'histochimie de ses sécrétions reflète le mode de reproduction sexuelle: à la complexité des structures müllériennes des espèces ovipares liées à l'élaboration des multiples gangues ovulaires s'oppose l'organisation plus simple de l'oviducte des espèces vivipares dont les oeufs sont presque dépourvus de gangue. Chez les espèces ovipares, le Triton par exemple, cinq lignées de mucocytes sur six élaborent des mucines neutres contribuant à la formation de puissantes enveloppes ovulaires. La situation s'inverse chez une espèce vivipare comme la Salamandre noire où la majorité des mucocytes élaborent des mucines «spongieuses» acides de consistance visqueuse.

L'étude de la trompe de *Nectophrynoïdes occidentalis* correspond aux vues de Vilter. De fait, la structure de cette partie du canal de Müller est relativement simple chez cet Anoure vivipare. L'acidité des mucines, totale dans la région proximale, diminue progressivement pour disparaître dans la zone utéro-tubaire; seuls les mucocytes du segment distal conservent le pouvoir d'élaborer une enveloppe membraneuse, les autres secteurs ne sécrétant que des mucines fluides acides.

Contrairement à ce qui est observé chez la Salamandre tachetée (Joly, 1966), l'excrétion muqueuse, maximale au moment de l'ovulation, se poursuit chez *Nectophrynoïdes occidentalis* pendant les deux premiers mois de la gravidité

jusqu'à l'épuisement total des produits muqueux. La trompe est alors très régressée et elle demeure au repos pendant toute l'hibernation pour ne reprendre son activité sécrétrice qu'à l'émergence de la femelle.

Les poches utérines, dont le rôle est d'accueillir l'oeuf, de permettre son développement et de couvrir les besoins des embryons, subissent continuellement des remaniements. Tour à tour vides et gestantes, elles passent par trois phases essentielles:

*une phase de nécrose*, qui s'étend sur les douze jours suivant la parturition. Toute la couche superficielle de la muqueuse est éliminée. Les capillaires sanguins dégénèrent sur place et les hématies sont phagocytées en même temps que d'autres débris cellulaires par des macrophages;

*une période de prolifération*, allant du douzième jour après la parturition jusqu'à la ponte ovulaire suivante. Elle est caractérisée par la régénération progressive de la muqueuse à partir de sa couche profonde qui est restée en dehors du processus de nécrose. L'activité mitotique est intense. Les cellules épithéliales deviennent très nombreuses et beaucoup sont ciliées. Le chorion s'accroît également et le réseau superficiel de capillaires sanguins s'intensifie;

*une période de sécrétion et d'hypérémie*, qui dure pendant toute la gestation. Après l'ovulation, les cellules ciliées ont complètement disparu; les cellules épithéliales commencent à sécréter et ne se divisent plus. Le pôle apical des cellules sécrétrices est bourré de très fines granulation basophiles: ce sont des mucoprotéines. Cette activité élaboratrice disparaît vers la fin de la gestation, mais on observe à cette époque une mise en charge massive de glycogène dans la muqueuse utérine, accompagnée d'une infiltration importante de polynucléaires basophiles. Lorsque le glycogène est ainsi visible dans les cellules épithéliales, les sécrétions muqueuses acides deviennent plus rares.

Moricard (1966) a observé dans l'endomètre humain une charge massive en glycogène au pôle basal des cellules cylindriques *«lorsque l'équilibre oestrogène-gestagène est réalisé»*. Le matériel excrété au pôle apical, constitué de mucines, est différent de celui synthétisé au pôle basal: il n'y a pas excrétion du glycogène. Il y aurait d'abord mise en charge de glycogène puis, au niveau de la zone de Golgi, formation de mucines secondairement excrétées au pôle apical.

Le glycogène et les mucopolysaccharides sulfates sont des corps chimiquement très différents et, bien que l'hypothèse de la transformation du glycogène en mucines acides soit histologiquement défendable, elle est biochimiquement non démontrée.

Callard et Leathem (1970) ont étudié biochimiquement les sécrétions de l'oviducte de la Couleuvre ovo-vivipare, *Natrix sipedon pictiventris*. Ils ont mis en évidence au début de la gestation une quantité importante de glycogène, qui diminue progressivement et devient très faible au moment de la parturition. De même, on peut supposer que, chez *Nectophrynoïdes occidentalis*, les structures utérines contiennent du glycogène dès les premiers mois de la gestation, mais que celui-ci, en quantité faible et utilisé très rapidement, n'est pas visible sur coupe histologique. A l'émergence, au mois d'avril, les femelles reprennent une vie active et, après la période de jeûne de l'hibernation se nourrissent abondamment. La croissance staturale et la croissance pondérale des embryons deviennent alors très importantes, ce qui indique un apport nutritif maternel considérable. A la fin de



leur développement, après la libération des pattes antérieures, les embryons ne s'alimentent plus; le matériel nutritif n'est plus utilisé et le glycogène s'amasse dans les utérus, L'accumulation du glycogène provoque alors le décollement de toute la partie superficielle de la muqueuse utérine et son exfoliation dans la lumière interne.

Cette interprétation n'est pas entièrement satisfaisante. Une mise en charge de glycogène, comparable à celle de l'utérus, se produit également dans le tronc commun distal utérin, qui ne porte pourtant jamais d'embryons et permet seulement lors de la parturition, le passage des jeunes à terme des poches utérines vers le cloaque.

L'investigation histologique faite au cours du cycle sexuel sur les voies génitales de *Nectophrynoïdes occidentalis* s'avère donc insuffisante pour expliquer les phénomènes complexes qui interviennent dans l'utérus au cours de la gestation. Pour mieux comprendre le fonctionnement de ce tissu qui, en raison même de la viviparité de l'espèce est remarquable par son intense activité métabolique cyclique, il est nécessaire d'analyser les variations des ultrastructures et d'étudier la cytochimie des sécrétions utérines au cours de la gestation.

*Remerciements.* Je remercie Madame M-Th. Guilbot pour son aide technique très appréciée et Madame H. Pages qui a contribué à l'illustration de ce travail. Je tiens également à remercier Madame C. Gauthier qui s'est occupée du délicat élevage des *Nectophrynoïdes*.

### Bibliographie

- Adams, A. E.: Sexual conditions in *Triturus viridescens*. III. The reproduction cycle of the adult aquatic form of both sexes. *Amer. J. Anat.* **66**, 235-276 (1940).
- Angel, F.: Description d'un nouvel Amphibien Anouère ovovivipare de la Haute Guinée française. *Bull. Mus. Paris* **15**, 167-169 (1943).
- Angel, F., Lamotte, M.: Un crapaud vivipare d'Afrique occidentale, *Nectophrynoïdes occidentalis* (Angel). *Ann. Sci. Nat. Zool.* **6**, 63-89 (1944).
- Angel, F., Lamotte, M.: Nouvelles observations sur *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel. Remarques sur le genre *Nectophrynoïdes*. *Ann. Sci. Nat. Zool.* **10**, 115-147 (1948).
- Bloom, G., Kelly, J. W.: The copper phtalocyanin dye "Astrablau" and its staining properties, especially the staining of mast cells. *Histochemie* **2**, 48-57 (1960).
- Callard, I. P., Leatham, J. H.: Biochemical changes in the oviduct of the snake *Natrix sipedon pictiventris*. *Comp. Biochem. Physiol.* **32**, 17-22 (1970).
- Christensen, K.: Sex differentiation and development of oviducts in *Rana pipiens*. *Amer. J. Anat.* **45**, 159-187 (1930).
- Gabe, M.: Sur quelques applications de la coloration par la fuchsine paraldéhyde. *Bull. Micr. appl.* **3**, 153-162 (1953).
- Humphries, A. A., Jr., Hughes, W. N.: A study of the polysaccharide histochemistry of the oviduct of the newt, *Triturus viridescens*. *Biol. Bull.* **116**, 446-451 (1959).
- Joly, J.: Ecologie et cycles sexuels de *Salamandra salamandra L.* Thèse C.N.R.S., A.O. 1093, 269 p. (1966).
- Kambara, S.: Histochemical studies on the distribution of mucopolysaccharides in the oviduct of the newt *Triturus pyrrhogaster*. *Annot. Zool. Japon.* **29**, 146-149 (1956).
- Kambara, S.: Metachromatically staining material in the epithelial cells of the oviduct of the newt, *Triturus pyrrhogaster*. *Tokyo Daigaku, Rigakubu Sect. IV*, **8**, 145-148 (1957).
- Lamotte, M.: Observations écologiques sur les populations naturelles de *Nectophrynoïdes occidentalis* (Fam. Bufonidés). *Bull. Biol. Fr. et Belg.* **93**, 355-413 (1959).
- Lamotte, M., Prum, P.: Aspects morphologiques et biométriques de la croissance embryonnaire de *Nectophrynoïdes occidentalis*. *Congrès des Sociétés Savantes, Lille, juin 1955* (1955).

- Lamotte, M., Prum, P.: Analyse quantitative du développement de la thyroïde au cours des métamorphoses de l'embryon de *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel. C. R. Soc. Biol. (Paris) **151**, 1187-1191 (1957).
- Lamotte, M., Rey, P., Vogeli, M.: Recherches sur l'ovaire de *Nectophrynoïdes occidentalis*, Batracien anouire vivipare. Arch. Anat. micr. Morph. exp. **53**, 179-224 (1964).
- Lamotte, M., Tuchman-Duplessis, H.: Structure et transformations gravidiques du tractus génital femelle chez un Anouire vivipare (*Nectophrynoïdes occidentalis* Angel). C. R. Acad. Sci. (Paris) **226**, 597-599 (1948).
- Lamotte, M., Xavier, F.: Recherches sur le développement embryonnaire de *Nectophrynoïdes occidentalis*, Amphibien Anouire vivipare I - Les principaux traits morphologiques et biométriques du développement. Ann. Embr. Morph. **5**, 315-340 (1972).
- Lee, P. A.: Studies of frog oviducal jelly secretion. I. - Chemical analysis of secretory product. J. exp. Zool. **166**, 99-106 (1967a).
- Lee, P. A.: Studies of frog oviducal jelly secretion. II - Cytology of secretory cycle. J. exp. Zool. **166**, 107-120 (1967b).
- Moricard, R.: Etude de l'équilibre oestrogène-gestagène sur l'endomètre humain (microscopie électronique, glycogène, mucines, radioisotopes  $^{35}\text{S}$ ,  $^3\text{H}$ ). In: Fonctions endocrines de l'ovaire, p. 161-182. Paris: Gauthier-Villars 1966.
- Mowry, R.W.: Alcian blue technics for the histochemical study of acidic carbohydrates. J. Histochem. Cytochem. **4**, 407-408 (1956).
- Pereda, J.: Histochemie des mucopolysaccharides de l'oviducte et des gangues muqueuses de l'ovocyte de *Pleurodema bibroni*. Ann. Histochem. **14**, 55-66 (1969).
- Pereda, J.: Etude histochimique des mucopolysaccharides de l'oviducte et des gangues muqueuses des ovocytes de *Rana pipiens*. Incorporation du  $^{35}\text{SO}_4^2$ . Develop. Biol. **21**, 318-330 (1970).
- Vilter, V.: Evolution saisonnière de l'oviducte chez le *Nectophrynoïdes occidentalis*, Crapaud totalement vivipare de la Haute Guinée. C. R. Soc. Biol. (Paris) **151**, 926-930 (1957).
- Vilter, V.: Histochimie de l'oviducte mature de *Triturus alpestris* L de montagne. C. R. Soc. Biol. (Paris) **160**, 2245-2250 (1966).
- Vilter, V.: Histologie de l'oviducte chez *Salamandra atra* mature Urodèle totalement vivipare de haute montagne. C. R. Soc. Biol. (Paris) **161**, 260-264 (1967).
- Vilter, V.: Histochimie quantitative des sécrétions mucipares acides de l'oviducte mature de *Salamandra atra* des Alpes vaudoises. C. R. Soc. Biol. (Paris) **162**, 76-80 (1968).
- Vilter, V., Lamotte, M.: Evolution post-gravidique de l'utérus chez *Nectophrynoïdes occidentalis* Ang., Crapaud totalement vivipare de la Haute Guinée. C. R. Soc. Biol. (Paris) **150**, 2109-2113 (1956).
- Vilter, V., Lugand, A.: Trophisme intra-utérin et croissance embryonnaire chez *Nectophrynoïdes occidentalis* Ang., Crapaud totalement vivipare du Mont Nimba (Haute Guinée). C. R. Soc. Biol. (Paris) **153**, 29-32 (1959).
- Vilter, V., Thorn, R.: Histologie de l'oviducte et mode de reproduction d'un Urodèle cavernicole d'Europe: *Hydromantes genei* (Temminck et Schlegel). C. R. Soc. Biol. (Paris) **161**, 1222-1227 (1967).

F. Xavier  
 Laboratoire de Zoologie  
 de l'Ecole Normale Supérieure  
 46, rue d'Ulm  
 F-75230 Paris Cedex 05  
 France