

N° d'ordre : 1098

50376
1983
239

50376
1983
239

THÈSE

présentée à

L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

pour obtenir le titre de

**DOCTEUR EN BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE ANIMALES
EN 3ème CYCLE**

par

A. JAKUBOWSKI

**L'ETUDE DE L'ACTIVITE ELECTROMYOGRAPHIQUE
DE L'OVIDUCTE CHEZ LA LAPINE EVEILLEE**



Soutenue le 2 novembre 1983 devant la Commission d'Examen

Président
Rapporteur
Examineurs

M. GUILBAULT
M. ROUSSEAU
M. DELORME
M. MAULEON

Professeur à l'Université de Lille 1
Professeur à l'Université de Lille 1
Professeur à l'Université de Lille 1
Directeur Scientifique de l'INRA, Paris

Travail réalisé au Laboratoire de Neurophysiologie Végétative
de l'Université des Sciences et Techniques de Lille,
Laboratoire Associé au C.N.R.S. n° 308

A la mémoire de mon grand-père (1888-1981).

Ce travail a été réalisé au Laboratoire de Neurophysiologie Végétative de l'Université des Sciences et Techniques de Lille. Monsieur le Professeur J. P. ROUSSEAU a bien voulu m'y accueillir et a su susciter mon intérêt pour la Neurophysiologie. Son expérience, ses critiques, les conseils qu'il m'a donnés lors de la phase expérimentale, pendant l'exploitation des résultats et la rédaction du manuscrit, m'ont toujours beaucoup aidé. Qu'il veuille bien croire à l'expression de mon admiration et de mon profond respect.

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à Monsieur le Professeur A. STRYSZAK, de la Faculté des Sciences Vétérinaires de VARSOVIE, dont l'enseignement et les conseils ont décidé de mon orientation vers la recherche.

Je voudrais exprimer également mes remerciements :

- à Monsieur le Professeur P. GUILBAULT, Directeur du Laboratoire de Physiologie Cellulaire, qui a accepté la présidence de mon jury de thèse.

- à Monsieur le Professeur P. DELORME, Directeur du Laboratoire de Neurobiologie Fonctionnelle qui a bien voulu faire partie du jury et examiner ce travail.

- à Monsieur MAULEON, Directeur Scientifique à l'Institut National de la Recherche Agronomique, pour l'intérêt qu'il a manifesté à ce travail et à ses perspectives et pour l'aide personnelle qu'il m'a apportée. J'espère me montrer digne de la confiance qu'il a placée en moi.

- à Monsieur A. SACHY, Assistant, pour son aide constante et efficace, son enseignement des techniques expérimentales qui m'ont permis de mener à bien mes recherches.

Mes remerciements vont également au personnel technique du Laboratoire, efficace et compétent,

- à Madame A. ROUSSEAU, pour la réalisation du travail histologique ; à Mademoiselle C. BAEHR, pour l'élaboration de l'iconographie et à Madame C. PLANCQ pour la dactylographie du mémoire.

Je remercie aussi tous les membres du Laboratoire qui, pendant ces quelques années, m'ont apporté leur aide à des titres divers et surtout leur amitié.

Enfin ce travail n'aurait pas vu le jour sans la participation de l'Institut National de la Recherche Agronomique, dont les instances scientifiques ont compris l'intérêt à entamer des recherches sur le rôle de l'innervation autonome du tractus génital femelle.

S O M M A I R E

INTRODUCTION	p. 1
RAPPELS ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES	p. 4
I - ANATOMIE MACROSCOPIQUE DE L'OVIDUCTE	p. 4
II - STRUCTURE MICROSCOPIQUE DE L'OVIDUCTE	p. 7
1. La muqueuse	p. 7
2. La musculuse	P. 7
A - la couche circulaire interne	p. 9
B - la couche longitudinale	p. 9
3. La sous-séreuse	P. 10
4. La séreuse	P. 10
III - INNERVATION DE L'OVIDUCTE	p. 10
1. Origine de l'innervation efférente	p. 11
A - Efférences sympathiques	p. 11
B - Efférences parasymphatiques	p. 12
2. Distribution de l'innervation intrinsèque	p. 14
3. Relations anatomiques des terminaisons nerveuses avec les fibres musculaires	p. 16
IV - ROLES DE L'OVIDUCTE	p. 17
1. Capture et transit de l'oeuf jusqu'au lieu de fécondation	p. 17
2. Transit des spermatozoïdes jusqu'à l'ampoule	p. 19
3. Transport de l'oeuf dans la partie isthmique	p. 20
TECHNIQUES	p. 23
I - TECHNIQUES OPERATOIRES	p. 23
1. Anesthésie	p. 23
2. Laparotomie	p. 24
3. Mise en place des électrodes	p. 25
4. Ovariectomie	p. 27
5. Temps de fermeture	p. 27

II - TECHNIQUES ELECTROPHYSIOLOGIQUES	p. 28
1. Préparation des électrodes de réception	p. 28
2. Conditions d'enregistrement	p. 29
III - PROTOCOLES EXPERIMENTAUX	p. 29
1. Cas des lapines castrées et traitées	p. 29
2. Cas des lapines intactes	p. 31
IV - METHODES D'ANALYSES DE LA MOTRICITE TUBAIRE ET TRAITEMENT STATISTIQUE DES RESULTATS	p. 31
RESULTATS	p. 34
I - ACTION DES HORMONES SEXUELLES EXOGENES SUR L'ACTIVITE ELECTROMYOGRAPHIQUE (EMG) DE L'OVIDUCTE	p. 34
1. Activité EMG chez les lapines castrées	p. 37
2. Influence des hormones sexuelles sur l'activité EMG de l'oviducte	p. 41
A - Caractéristiques de l'activité globale	p. 41
B - Caractéristiques des groupes de salves	p. 44
II - ACTION DES HORMONES SEXUELLES SUR L'ORGANISATION DE LA MOTRICITE TUBAIRE	p. 56
1. Organisation de la motricité dans l'isthme	p. 56
A - Propagation et non propagation	p. 56
B - Origine des salves et sens de propagation	p. 61
2. Relations utéro-tubaires	p. 62
III - ACTION DES CATECHOLAMINES ET DES SUBSTANCES ADRENOBLOQUANTES SUR L'ACTIVITE ELECTROMYOGRAPHIQUE (EMG) DE L'OVIDUCTE	p. 66
1. Effet des catécholamines	p. 66
2. Effet des adrénobloquants	P. 68

IV - INFLUENCE DE L'OVULATION PROVOQUEE SUR L'ACTIVITE EMG DE L'OVIDUCTE	p. 71
1. Caractéristiques de l'activité globale	p. 71
2. Caractéristiques des groupes de salves	p. 74
DISCUSSION	p. 79
I - MOTRICITE TUBAIRE ET METHODES D'ENREGISTREMENTS	p. 79
II - MOTRICITE TUBAIRE ET HORMONES SEXUELLES	p. 83
III - MOTRICITE TUBAIRE ET CATECHOLAMINES	p. 86
IV - MOTRICITE TUBAIRE ET TRANSIT DES OEUFS	p. 90
CONCLUSIONS	p. 94
BIBLIOGRAPHIE	p. 98

INTRODUCTION

INTRODUCTION

La motricité est l'un des facteurs qui assurent le transit des oeufs dans la lumière tubaire. Malgré de nombreuses descriptions de l'activité contractile de l'oviducte et particulièrement de sa partie proximale, il est difficile de corrélérer la motricité et le déplacement des oeufs. L'intervention de facteurs autres que la motricité (mouvements des cils vibratiles, du fluide tubaire) peut expliquer les fréquents désaccords entre les auteurs sur la nature et le rôle de la motricité tubaire et ses conséquences physiologiques.

Les premières techniques font appel à l'observation directe ou cinématographique du transit des oeufs (WESTMAN, 1926 ; WINTENBERGER-TORRES, 1961 ; BOLING et BLANDAU, 1971 ; HALBERT, TAM et BLANDAU, 1976), à la mesure de la pression intratubaire *in vitro* et *in vivo* (GREENWALD, 1963 ; MAIA et COUTINHO, 1968 ; MATTOS et COUTINHO, 1971 ; SALOMY et HARPER, 1971 ; TALO, 1975), à la perfusion de l'oviducte (BRUNDIN, 1965 ; HOWE et BLACK, 1973 ; SUZUKI et TSUTSUMI, 1981). Elles ne contribuent guère à élucider les mécanismes sous-jacents. Elles ont cependant permis une première approche du rôle des différentes parties de l'oviducte et de la séquence des événements pendant le transport des oeufs. Chacune d'elles présentent des limites. L'enregistrement de l'activité mécanique ou électrique *in vitro* (TALO et BRUNDIN, 1970 ; TALO, 1974 ; TALO, 1975 ; SACHY, 1980) a le défaut d'altérer les relations anatomo-fonctionnelles, et on sait que la section de la jonction utéro-tubaire

modifie la motricité de l'oviducte (RUCKEBUSCH, 1975). Les techniques *in vivo* dans les conditions expérimentales aiguës exigent l'anesthésie de l'animal et ne permettent des enregistrements que pendant un temps court par rapport à la durée du transit tubaire. L'implantation de cathéters pour perfuser la lumière tubaire et mesurer les variations de la pression provoque une distention de l'oviducte, qui modifie l'activité contractile et perturbe le transit des oeufs. L'organisation spatio-temporelle des contractions pendant la migration tubaire ne peut pas être évaluée par ces méthodes. Depuis quelques années, on utilise des transducteurs placés dans la lumière ou sur la paroi externe de l'oviducte (MAISTRELLO, 1971 ; BLAIR et BECK, 1976 ; NELSEN, NUNN et ANGELL, 1976 ; JEUTTER et FROMM, 1977 ; BOURGAGE et HALBERT, 1980 ; FREDERICKS et al., 1982 ; RODRIGUEZ-MARTINEZ et EINARSSON, 1982). Les sondes placées dans la lumière sont très sensibles aux variations du diamètre de l'oviducte et permettent d'enregistrer les contractions tubaires chez l'animal éveillé. Elles empêchent cependant le transit des gamètes. Les meilleurs résultats sont obtenus lorsque ce type de capteur est fixé sur la paroi de l'oviducte, car il a été vérifié que son implantation ne perturbe pas la reproduction (FREDERICKS et ANDERSON, 1980). On peut ainsi recueillir l'activité motrice en un ou deux points de l'oviducte. Par contre, la technique qui consiste à implanter des fils métalliques en plusieurs sites de la paroi de l'organe et à recueillir des activités électromyographiques ponctuelles, chez l'animal éveillé (NISHIMURA, NAKAJIMA et HAYASHI, 1969 ; TALO et BRUNDIN, 1970 ; BRUNDIN et TALO, 1972 ; RUCKEBUSCH, 1973 ; RUCKEBUSCH, 1975 ;

RUCKEBUSCH et BAYARD, 1975 ; MEIRI, MEIRI et MARSHALL, 1978) donne une image de la motricité des différents segments de l'oviducte.

Nous avons donc choisi cette technique pour étudier l'organisation de la motricité tubaire chez la lapine éveillée et l'influence de facteurs hormonaux et nerveux. Deux séries d'expériences sont réalisées. Dans la première, les femelles sont ovariectomisées et traitées par l'oestradiol et la progestérone pour nous affranchir de l'imprégnation hormonale endogène et vérifier si les hormones sexuelles ont réellement une influence sur la motricité. L'action des catécholamines ou de substances adrénobloquantes est également étudiée dans chacune des conditions hormonales. Dans une deuxième série d'expériences, nous analysons la motricité des différents segments de l'oviducte chez des lapines éveillées intactes dont l'ovulation est déclenchée par l'injection de gonadotrophine chorionique. Le but de ces expériences est d'obtenir une photographie précise de chaque région tubaire au cours du transit de l'oeuf, photographie qui servira de référence pour l'étude du rôle du système nerveux intrinsèque dans un travail ultérieur.

L'exposé des techniques utilisées et des résultats est précédé par un rappel de données anatomiques et physiologiques concernant l'oviducte de la lapine.

CHAPITRE I

RAPPELS ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES

RAPPELS ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES

I - ANATOMIE MACROSCOPIQUE DE L'OVIDUCTE

Les oviductes ou trompes de FALLOPE sont de fins conduits musculaires qui prolongent les cornes de l'utérus jusqu'aux ovaires. Leur longueur est en moyenne de 9 à 12 cm chez la Lapine, leur diamètre externe de 3,3 millimètres dans les régions proches de l'ovaire et de 1 millimètre dans celles proches de l'utérus (EL-BANNA et HAFEZ, 1970).

Chaque oviducte est suspendu à la paroi dorsale de la cavité abdominale par un ligament, *le mésosalpinx*, véritable prolongement du ligament large de l'utérus. Un second ligament, *le mésotubarium*, qui seul possède un bord libre (WESTMAN, 1926), s'attache ventralement sur l'oviducte, à l'opposé de l'insertion du mésosalpinx. Ces deux ligaments sont appelés ligaments accessoires de l'oviducte.

L'oviducte présente dans sa portion distale proche de l'ovaire, deux parties bien distinctes, le pavillon et l'ampoule. Sa partie proximale est constituée par l'isthme qui s'ouvre dans l'utérus par la jonction utéro-tubaire ou JUT, encore appelée segment intramural ou portion interstitielle. La jonction isthme-ampoule ou JIA sépare l'ampoule de l'isthme (fig. 1) (CRESPEAU et MIALOT, 1979).

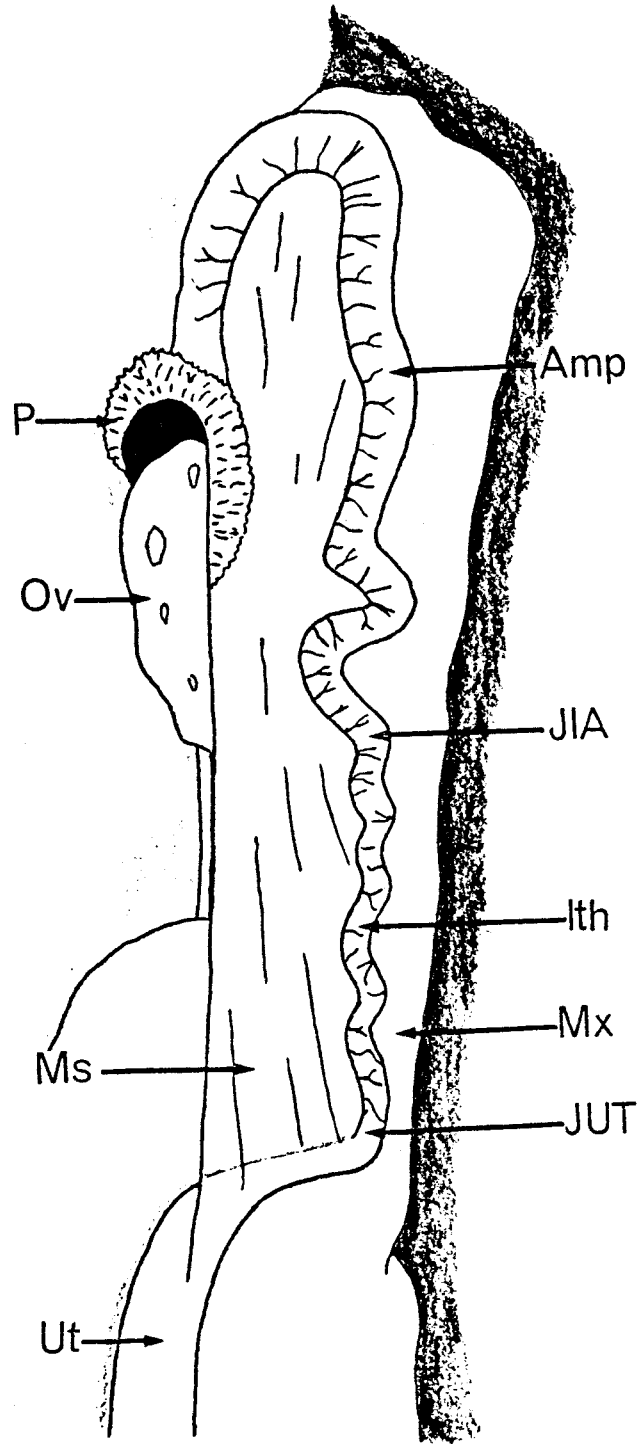


Fig. 1 : Vue ventro-latérale de l'oviducte de Lapine :

Ov : ovaire ; P : pavillon ; Amp : ampoule ; JIA : jonction isthme-ampoule ;

Ith : isthme ; JUT : jonction utéro-tubaire ; Ms : mésotubarium ;

Mx : mésosalpinx (d'après BARONE et al., 1973).



- *Le pavillon* est un segment tubulaire conique, dépourvu de fibres musculaires, prolongé par des franges qui constituent la fimbriae ; celle-ci entoure l'orifice appelé ostium tubaire, qui s'ouvre dans la cavité abdominale (NALBANDOV, 1969). La fimbriae coiffe le pôle antérieur de l'ovaire et l'une des franges, plus longue que les autres, adhère à celui-ci (frange tubo-ovarienne). Le pavillon, par sa large surface, est adapté à sa fonction de capture de l'ovocyte et au transport de celui-ci vers l'ostium.

- *L'ampoule (Amp.)* occupe plus de la moitié de la longueur de l'oviducte, 51,3 pour cent selon HARPER (1961 a). Elle forme une large boucle autour de l'ovaire. Son diamètre est plus important que celui de l'isthme. Sa tunique musculaire est relativement mince et sa muqueuse présente une surface entièrement plissée, dont les plis sont orientés parallèlement à la direction longitudinale de l'ampoule.

- *La jonction isthme-ampoule (JIA)* est caractérisée extérieurement par la diminution du diamètre tubaire, intérieurement par le changement de distribution et de structure des plis ; ceux-ci convergent pour former quatre plis dans l'isthme (VASQUEZ et al., 1979).

- *L'isthme (Ith.)* est un tube de faible diamètre, à paroi épaisse et dure. Il forme plusieurs anses sous-tendues par les ligaments accessoires. Les plis de la muqueuse deviennent de moins en moins importants en s'éloignant de la JIA.

- *La jonction utéro-tubaire (JUT)* correspond à l'abouchement de l'oviducte à l'extrémité de la corne utérine ; sa lumière est occupée par de nombreuses projections des muqueuses tubaire et utérine, qui paraissent former une sorte de bouquet autour de son ouverture dans l'utérus ou ostium uterinum.

II - STRUCTURE MICROSCOPIQUE DE L'OVIDUCTE

Chez la lapine en oestrus la lumière de l'oviducte présente une surface de section de $0,91 \text{ mm}^2$ dans l'ampoule distale ; cette surface diminue régulièrement jusqu'à la JIA où elle atteint $0,05 \text{ mm}^2$; elle augmente faiblement le long de l'isthme jusqu'à un maximum de $0,12 \text{ mm}^2$ dans l'isthme proximal (EL-BANNA et HAFEZ, 1970).

La paroi comporte quatre tuniques : la muqueuse, la musculuse, la sous-séreuse et la séreuse.

1. *La muqueuse* plissée est formée d'un chorion assez lâche tapissé par un épithélium unistratifié. L'épithélium comprend 50 % de cellules ciliées, 48 % de cellules sécrétoires et 2 % de cellules cunéiformes et basales. Les cellules cunéiformes sont des cellules ciliées arrivées à leur terme (BRUX et HAFEZ, 1979). Les cellules basales sont considérées comme des cellules présecretoires ou des cellules indifférenciées (CRESPEAU et MIALOT, 1979).

Les cellules ciliées se trouvent surtout dans la partie apicale des plis muqueux de l'ampoule. Leur nombre relatif diminue dans la partie proximale de l'oviducte où les cellules sécrétoires deviennent plus abondantes et où sont également observées les cellules cunéiformes et les cellules basales.

2. *La musculuse*, constituée de fibres musculaires lisses, comprend deux couches : une couche circulaire interne et une couche longitudinale externe (fig. 2). Son épaisseur augmente régulièrement du pavillon à la jonction utéro-tubaire. Sa surface mesurée sur des

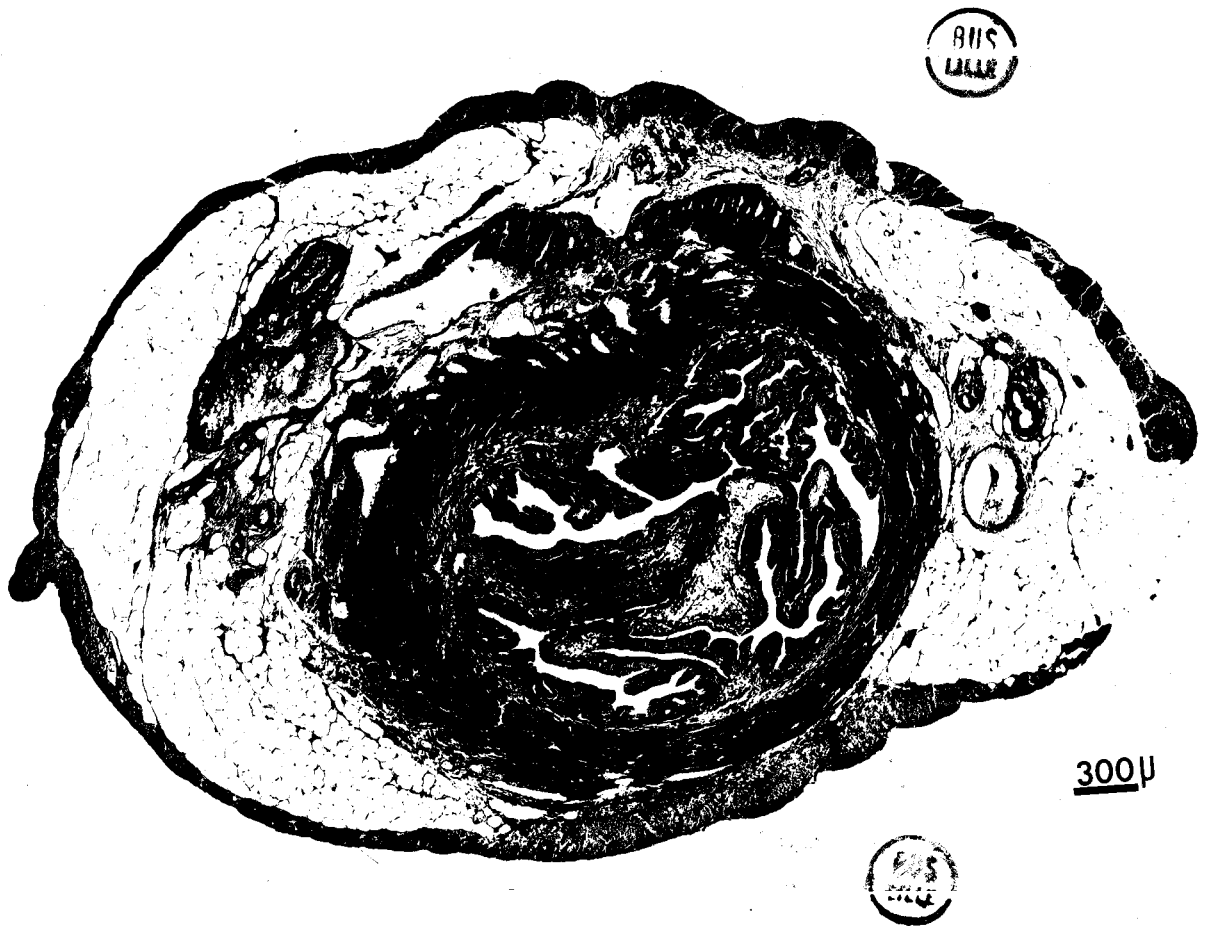


Fig. 2 : Coupe transversale de l'oviducte de la lapine castrée traitée par les oestrogènes au niveau de la jonction utéro-tubaire (JUT).

C : couche musculaire circulaire ; L : couche musculaire longitudinale ;
P : projections de la muqueuse.

On note qu'à ce niveau la couche longitudinale entoure complètement la tunique musculaire interne et que les deux couches sont séparées par du tissu conjonctif lâche et vascularisé.

coupes transversales, passe de $0,12 \text{ mm}^2$ dans l'ampoule distale à $0,72 \text{ mm}^2$ dans l'isthme proximal (EL-BANNA et HAFEZ, 1970).

A/ La couche circulaire interne de l'ampoule distale est mince, formée de fibres orientées en majorité dans le plan transversal et groupées en petits faisceaux assez lâches. Elle est en fait légèrement spiralée dans le reste de l'ampoule (GREENWALD, 1961). Dans l'isthme, elle montre, dans sa partie la plus profonde, des faisceaux de fibres apparemment orientés dans le plan longitudinal : ceux-ci forment une couche distincte dite couche longitudinale interne (PAUERSTEIN et al., 1974). Cette observation est à rapprocher de celle de SCHILLING (1962), chez les Ruminants. Les faisceaux musculaires ont une orientation plus ou moins oblique par rapport à l'axe longitudinal de l'organe. Selon que les spires sont plus ou moins rapprochées, l'image observée sur les coupes transversales de l'oviducte est intermédiaire entre celle d'une couche circulaire et celle d'une couche longitudinale. D'après SACHY (1980), on n'observe pas de limites anatomiques définies entre la couche longitudinale interne et la couche circulaire chez la Lapine ; la couche interne est vraisemblablement unique et spiralée : les spires, très rapprochées dans sa partie superficielle, donnent en coupe l'image d'une couche pratiquement circulaire. Nettement plus allongées dans la partie la plus profonde, elles donneraient un aspect général de couche longitudinale.

B/ La couche longitudinale est absente dans le pavillon et l'ampoule distale. Elle apparaît dans la partie proximale de l'ampoule sous la forme de deux bandelettes externes de faisceaux de

fibres, situées dans le prolongement du mésosalpinx et du mésotubarium. Ces bandelettes, d'importance réduite à la jonction isthme-ampoule, sont séparées par un tissu conjonctif lâche, richement vascularisé (HAFEZ et BLACK, 1969). Elles s'élargissent dans l'isthme, tout en restant bien séparées l'une de l'autre jusque dans l'isthme proximal. Là, elles se rejoignent et forment une couche de faisceaux lâches qui entoure complètement la couche circulaire et dont l'épaisseur reste faible principalement dans les régions situées entre les insertions des ligaments accessoires (SACHY, 1980).

3. *La sous-séreuse* est une couche conjonctivo-vasculaire qui se prolonge sans solution de continuité par celle du mésosalpinx et du mésotubarium (BECK et BOOTS, 1974). Elle présente peu de différences structurales entre les segments.

4. *La séreuse*, mince, recouvre la sous-séreuse à l'exception des zones d'attache des ligaments accessoires. Elle est constituée par le mésothélium péritonéal unistratifié, prolongement du péritoine.

III - INNERVATION DE L'OVIDUCTE

L'oviducte est doublement innervé, il reçoit des nerfs à la fois du système sympathique et du système parasympathique (revue dans PATON et al., 1978).

1. Origine de l'innervation efférente

A/ Efférences sympathiques

Les fibres sympathiques innervant le tractus génital proviennent des segments L1 à L6 de la moëlle. Chez la Lapine, elles sortent de la chaîne paravertébrale, par l'intermédiaire des 3ème, 4ème et 5ème ganglions lombaires et courent en faisceaux jusqu'au ganglion mésentérique inférieur localisé près de l'aorte à la hauteur de l'origine de l'artère mésentérique inférieure (OWMAN et SJÖBERG, 1966). De ce ganglion naissent les deux nerfs hypogastriques ; chacun d'eux se divise à la hauteur du col de l'utérus en deux branches. La branche dorsale rejoint le ganglion paracervical ou ganglion de FRANKENHÄUSER (HERVONEN et KANERVA, 1972). La branche ventrale accompagne l'artère utérine et rejoint des formations ganglionnaires dans la partie dorso-latérale de la paroi vaginale (MARSHALL, 1970). Par la technique de fluorescence de FALCK, 1962; OWMAN et SJOBERG (1966) montrent que l'ablation du ganglion mésentérique ou la section des nerfs hypogastriques provoque la disparition de plus de la moitié de la fluorescence normalement observée dans les terminaisons adrénériques de l'oviducte. Ces expériences permettent de conclure à l'existence de deux types de fibres noradrénériques. Les unes ont leur corps cellulaire dans les ganglions de la chaîne sympathique ou dans le ganglion mésentérique inférieur : ce sont des neurones adrénériques à axone long. Les autres ont leur corps cellulaire dans le ganglion FRANKENHÄUSER ou ganglion paracervical et sont appelées neurones adrénériques à axone court

(OWMAN, ROSENGREN et SJÖBERG, 1966 ; SJÖBERG, 1967 ; MOAWAD et al., 1977 ; SJÖBERG et al., 1977). Les deux types de neurones présentent également des différences fonctionnelles. Les neurones à axone court libèrent la noradrénaline plus lentement que les neurones à axone long et retrouvent plus rapidement leur taux normal après déplétion (SJÖBERG, 1967). Ils sont particulièrement sensibles à l'action des stéroïdes sexuels (OWMAN et SJÖBERG, 1967). Ils jouent un rôle dans des réflexes locaux impliqués dans la régulation de l'activité du tractus génital (MARSHALL, 1970). Nous avons situé le ganglion paracervical chez la Lapine dans l'angle délimité par la vessie et l'uretère (fig. 3). Nous observons également dans la région adjacente au vagin de nombreux filets nerveux et des formations ganglionnaires, reliés entre eux et avec le ganglion paracervical. Celui-ci envoie des fibres qui innervent l'utérus et la JIA, l'isthme et la JUT de l'oviducte. La branche ventrale du nerf hypogastrique participe à la formation du nerf ovarien inférieur (MARSHALL, 1970) composé de trois ou quatre faisceaux qui innervent le pavillon et l'ampoule de l'oviducte.

B/ Efférences parasymphathiques

Les fibres parasymphathiques préganglionnaires proviennent des 2ème, 3ème et 4ème racines sacrées (SCHOFIELD, 1952 ; MARSHALL, 1970 ; KANERVA, 1972) et constituent les nerfs pelviens, chacun d'eux étant constitué par deux ou plusieurs faisceaux nerveux plus ou moins bien séparés (BALJET et DRUKKER, 1980). Une partie de ces fibres rejoignent des formations ganglionnaires de la paroi vaginale, les autres font



Fig. 3 : Localisation du ganglion cervical de FRANKENHÄUSER (G1) chez une lapine. Ce ganglion est situé dans l'angle délimité par la vessie (V) et l'uretère (u). On observe également de nombreux faisceaux nerveux sur le trajet desquels se trouvent les amas ganglionnaires.

Les éléments nerveux sont révélés par la technique de mise en évidence de la cholinestérase (X 7).

synapse dans le ganglion paracervical dont les fibres postganglionnaires gagnent ensuite l'isthme et les jonctions. L'ampoule et le pavillon reçoivent des fibres cholinergiques provenant du plexus ovarien (COUTINHO, 1976). Il est vraisemblable que l'innervation cholinergique est faible par rapport à l'innervation noradrénergique.

2. Distribution de l'innervation intrinsèque

Le développement de la technique de FALCK (1962) a permis dans les années 60 de localiser par la fluorescence l'innervation adrénérgique de l'oviducte. Une partie des fibres suit les vaisseaux, l'autre se distribue dans l'épaisseur des couches musculaires. On observe peu de terminaisons fluorescentes dans l'ampoule chez la Lapine ; la plupart d'entre elles sont associées aux vaisseaux (BRUNDIN et WIRSEN, 1964). La densité de l'innervation adrénérgique augmente de l'ampoule à l'isthme où les terminaisons, nombreuses, sont concentrées dans l'épaisse couche circulaire et orientées parallèlement aux faisceaux musculaires, souvent sans rapport anatomique avec la vascularisation (BRUNDIN, 1965 ; SJÖBERG, 1967). L'augmentation de la densité de l'innervation est brutale à la JIA, qui apparaît comme la région la plus innervée de l'oviducte chez la Lapine. Le nombre de terminaisons diminue ensuite jusqu'à la JUT dont la faible innervation, dans cette espèce (OWMAN et SJÖBERG, 1966) contraste avec l'augmentation observée à ce niveau chez la Chatte (ROSENGREN et SJÖBERG, 1968) et la Ratte (NORBERG et FREDRICSSON, 1966). Des fibres adrénérgiques sont également présentes dans les ligaments accessoires (TAKEDA et DOTEUCHI, 1975). La plupart d'entr'elles courent

parallèlement aux faisceaux musculaires. Quelques unes sont observées le long des vaisseaux. Dans l'oviducte de truie les fibres forment des plexus bien développés entre les vaisseaux (RODRIGUEZ-MARTINEZ et al., 1982). BLACK, CAREY et STRZEMIENSKI (1980) observent des cellules ganglionnaires dans le tissu conjonctif localisé entre les couches longitudinale et circulaire. Ces neurones sont plus nombreux dans l'isthme que dans l'ampoule. Ils ne sont pas acetylcholinestérase-positifs et ne donnent pas la fluorescence caractéristique de la présence de catecholamines.

L'innervation cholinergique est pauvre ; un petit nombre de fibres dispersées dans la couche circulaire de l'isthme montre une activité cholinestérasique (OWMAN et SJÖBERG, 1966). Selon JORDAN (1970), l'activité cholinestérasique est nulle dans l'oviducte.

HERVONEN et KANERVA (1972) révèlent l'existence de deux types de varicosités caractérisant les terminaisons axonales. Les terminaisons adrénérgiques contiendraient dans leurs varicosités des vésicules granulaires de petite taille (30 à 60 nm de diamètre) associées à des vésicules granulaires de grande taille (80 à 100 nm). Les terminaisons non adrénérgiques qui représentent approximativement 10 pour cent des axones, ne renferment que des petites vésicules agranulaires (de 30 à 60 nm). Cette conception dualiste est maintenant dépassée depuis la mise en évidence dans le tractus génital femelle, de terminaisons nerveuses contenant le Vasoactive Intestinal Polypeptide (ALM et al., 1977 ; LARSSON et al., 1977 ; ALM et al., 1980 ; ALM et al., 1980 ; WALLEES et al., 1980). Ces terminaisons révélées par la technique d'immunofluorescence, sont nombreuses dans la musculature et sous l'épithélium de l'isthme. Elles sont peu abondantes dans l'ampoule et le pavillon (HELM, 1981 ; HELM et al., 1981). Cette répartition est

confirmée par le dosage radioimmunologique du VIP : les quantités de VIP sont significativement plus élevées dans l'isthme que dans le reste de l'oviducte (HELM, 1981 ; HELM et al., 1981). Les corps cellulaires de ces fibres peptidergiques sont localisés dans le ganglion paracervical, comme ceux des axones adrénérgiques à axone court (ALM et al., 1980). Les couches musculaires circulaires et longitudinales de l'oviducte sont effectivement sensibles au VIP qui provoque leur relâchement (MUCROTT et CARPENTER, 1977 ; LINDBLOM, 1979 ; LINDBLOM, LJUNG et HAMBERGER, 1979).

3. Relations anatomiques des terminaisons nerveuses avec les fibres musculaires

Dans de nombreux muscles lisses, la distance minimale entre l'axone et la fibre musculaire est de 80 à 120 nm ; le neurotransmetteur reste actif, lorsque cette distance atteint 300 à 1000 nm (BURNSTOCK, 1980 ; BENNETT, 1972). Dans l'oviducte, chez la lapine traitée par les oestrogènes, les espaces compris entre les éléments nerveux et musculaires mesurent de 500 à plus de 1000 nm, et sont rarement inférieurs à 200 nm (HENDERSON, JOHNS et PATON, 1976). Dans l'ampoule, la majorité des terminaisons sont localisées à la périphérie des faisceaux musculaires ; peu sont en apposition avec des fibres musculaires et séparées d'elles par des distances de l'ordre de 20 nm (KUSHIYA, 1968).

Chez la femme, les terminaisons nerveuses adrénérgiques de l'oviducte seraient localisées dans les faisceaux ou à leur périphérie. Les contacts étroits sont rares, l'axone étant généralement séparé

des fibres musculaires par 60 à 100 nm (ISHII, 1972). Pour DANIEL, POSEY et PATON (1975), les terminaisons sont par contre observées à la périphérie de la couche musculaire, riche en collagène et en vaisseaux.

D'après SPORRONG et al., (1982), lorsque les axones amyéliniques courent dans le tissu conjonctif situé entre les couches musculaires, ils sont disposés en petits faisceaux entourés par une gaine de cellules de SCHWANN. Ils perdent leur gaine lorsqu'ils se rapprochent des fibres musculaires de la couche circulaire. Leurs varicosités sont le plus souvent situées à environ 200 nm des fibres musculaires. L'axone se rapproche parfois jusqu'à 60 à 100 nm des cellules musculaires.

IV - ROLES DE L'OVIDUCTE

Les oviductes sont le lieu de rencontre des gamètes mâles et femelles et assurent le transport de l'oeuf fécondé vers l'utérus. La migration tubaire de l'oeuf dure environ 3 à 4 jours. Le milieu tubaire joue un rôle dans la capacitation des spermatozoïdes et fournit un environnement favorable aux premières divisions de segmentation.

1. Capture et transit de l'oeuf jusqu'au lieu de fécondation

Le mécanisme de la capture de l'oeuf à la surface de l'ovaire, au moment de l'ovulation, est semblable chez la Lapine, la Femme et la Guenon (WESTMAN, 1926, 1937 et 1952 ; BLANDAU, 1969). A la suite de

contractions complexes des ligaments ovariens et tubaires, le pavillon entre en contact avec la surface de l'ovaire et recueille l'ovocyte entouré du cumulus oophorus. L'ovocyte est dirigé vers l'ostium tubaire par les mouvements des cils. La vitesse de transit de l'ovocyte vers l'ampoule dépend du nombre de cellules ciliées dans l'épithélium du pavillon : si cet épithélium comprend moins de 44 pour cent de cellules ciliées, l'ovocyte ne se déplace pas ; un transit rapide vers l'ampoule a lieu, si 61 pour cent ou plus des cellules épithéliales sont ciliées (ODOR et BLANDAU, 1973). Dans les conditions normales de l'ovulation, 65 pour cent des cellules de l'épithélium du pavillon, en moyenne, sont des cellules ciliées.

L'ovocyte traverse rapidement l'ampoule. Sa progression n'est pas régulière, mais s'effectue par une série de petits bonds successifs. La jonction isthme-ampoule est atteinte en quelques minutes (HARPER, 1961 b). L'ovocyte reste ensuite bloqué à l'entrée de l'isthme : il y perd rapidement son enveloppe de cellules périovocytaires et la fécondation peut avoir lieu 5 à 8 heures après l'ovulation. Les résultats de l'observation directe et cinématographique ont d'abord laissé supposer que la progression de l'oeuf dans l'ampoule était due avant tout aux contractions musculaires (WESTMAN, 1926, BLACK et ASDEL, 1958). Les travaux de HALBERT, TAM et BLANDAU (1976) ont mis en doute l'importance du rôle de la musculature : lorsque l'activité musculaire est complètement inhibée par l'action d'un adrénolytique, l'isoprétérol, la durée du transit n'est pas modifiée. Le déplacement de l'ovocyte est alors lent et régulier, sans les mouvements de va-et-vient provoqués par les contractions musculaires. Selon ANAND et GUHA (1978), les contractions musculaires restent la principale cause du

déplacement de l'ovocyte, les mouvements ciliaires n'intervenant que lorsque l'activité contractile a disparu. Pour d'autres, la propulsion de l'ovule est assurée par une combinaison des deux facteurs (VERDUGO et al., 1980).

2. Transit des spermatozoïdes jusqu'à l'ampoule

Chez la Lapine, l'insémination est intravaginale. Dans toutes les espèces, on distingue deux phases dans la remontée des spermatozoïdes. La première phase (PAUERSTEIN, 1979) est dite rapide : les spermatozoïdes atteignent l'ampoule quelques minutes à peine après l'insémination. Chez la Lapine (OVERSTREET et COOPER, 1978) et probablement chez les autres espèces, les spermatozoïdes de cette première vague ne survivent pas et ne participent pas à la fécondation. Une partie d'entre eux ne reste d'ailleurs pas dans l'ampoule, mais quitte l'oviducte par l'ostium tubaire pour se retrouver dans la cavité péritonéale (AHLGREEN, 1975 ; ASCH, 1976). Le rôle physiologique de la phase rapide, s'il existe, est encore mal connu (PAUERSTEIN, 1979). La phase rapide est suivie par une phase lente de la remontée des spermatozoïdes. OVERSTREET, COOPER et KATZ (1978) ont constaté que les spermatozoïdes sont retenus pendant environ 6 heures dans la partie proximale de l'isthme, qui serait une barrière à la migration des spermatozoïdes après la phase rapide. Le rôle de cette barrière diminue aux approches de l'ovulation et les spermatozoïdes de plus en plus nombreux commencent à gagner l'ampoule. L'arrivée des spermatozoïdes sur le lieu de fécondation coïncide avec l'ovulation et l'arrivée des ovocytes. La migration des spermatozoïdes

pourrait dépendre de plusieurs facteurs : un signal chimique de l'ovocyte, les sécrétions tubaires, les mouvements ciliaires dans l'ampoule, des contractions de la musculature et du mésosalpinx, mais aucune preuve expérimentale du rôle de ces facteurs n'a pu encore être obtenue (PAUERSTEIN, 1979). Chez la Lapine, les cils ne sont pas indispensables à la remontée des spermatozoïdes : en inversant chirurgicalement un segment de l'ampoule, l'ovocyte s'arrête à la limite de la zone où les battements ciliaires sont dirigés vers l'extrémité utérine de l'oviducte, mais il a pu être fécondé (EDDY et al., 1978).

3. Transport de l'oeuf dans la partie isthmique

L'arrêt de l'oeuf à la jonction isthme-ampoule ne dure que de 16 à 18 heures (HOWE, 1970 ; POLIDORO, HOWE et BLACK, 1973 ; PAUERSTEIN et al., 1974). Par les particularités de sa musculature et de son innervation, la jonction isthme-ampoule est apparue à certains auteurs comme un sphincter sous contrôle nerveux adrénérgique (BRUNDIN, 1965). Toutefois EDDY, ANTONINI et PAUERSTEIN (1977) montrent que l'ablation de la JIA ne modifie pas la durée du transit, ce qui infirme cette hypothèse et laisse supposer au contraire que c'est l'isthme, dans son ensemble, qui s'oppose au passage de l'oeuf. Chez la Lapine, l'ovulation est provoquée : elle a lieu 10-12 heures après le stimulus ovulatoire (DERIVAUX, 1971). La durée du transit varie selon que l'ovulation est provoquée par le coït ou par l'injection d'hormones gonadotropes (FUJIMOTO, RAWSON et DUKELOW, 1974). Dans le premier cas, il s'écoule de 68 à 74 heures entre l'ovulation et

l'entrée de l'oeuf dans l'utérus ; dans le second cas, la migration tubaire dure environ 60 heures (GREENNALD, 1961 ; PAUERSTEIN et al., 1974 ; HODGSON et PAUERSTEIN, 1976). La traversée de l'isthme par les oeufs fécondés prend environ 48 heures (HOWE, 1970 ; POLIDORO, HOWE et BLACK, 1973 ; PAUERSTEIN et al., 1974). Les oeufs sont présents dans l'isthme distal 36 heures après l'ovulation. A 60 heures, les 2/3 des oeufs se trouvent dans l'isthme proximal et à 80 heures tous les oeufs se retrouvent dans l'utérus (CROXATTO et al., 1978). La traversée de l'isthme s'effectue à la même vitesse que l'ovulation soit déclenchée par l'injection de l'hormone gonadotrope chorionique (hCG) ou par le coït, mais les oeufs restent bloqués pendant une dizaine d'heures à la jonction utéro-tubaire dans le second cas (HODGSON et PAUERSTEIN, 1976).

L'injection d'oestrogènes avant l'ovulation provoque un arrêt prolongé de l'ovocyte à la jonction isthme-ampoule ; la migration tubaire est au contraire accélérée, si l'injection est effectuée après l'ovulation. Il semble que les oestrogènes augmentent la résistance de la jonction isthme-ampoule, tout en accélérant le transit dans le reste de l'isthme (PAUERSTEIN, 1979). La progestérone agit de façon différente sur la migration tubaire selon le moment de son administration. Injectée 48 heures avant hCG, elle accélère le transit ; injectée après, elle est sans effet. La plus forte accélération de la migration tubaire est obtenue quand la progestérone est injectée 36 heures avant hCG (PAUERSTEIN, 1979). L'oviducte assure le milieu nécessaire pour les premières divisions de segmentation (THIBAUT, 1972). La durée du transit doit permettre à la muqueuse utérine de se préparer à

l'arrivée du blastocyste chez la Lapine. Une arrivée prématurée dans l'utérus, comme une arrivée trop tardive, aboutit à l'arrêt du développement embryonnaire et à un défaut de nidation.

CHAPITRE II

TECHNIQUES

TECHNIQUES

Les expériences sont réalisées sur 39 lapines adultes de race FAUVE DE BOURGOGNE, pesant entre 2,5 et 4,0 kg. Les animaux anesthésiés subissent une laparotomie gauche permettant de découvrir l'oviducte et d'y poser des électrodes. Lorsque le protocole exige la biovariectomie, la laparotomie initiale permet également d'enlever l'ovaire gauche. L'ablation de l'ovaire droit nécessite toujours une laparotomie du côté opposé. Compte-tenu de la mortalité postopératoire et de la qualité des enregistrements électromyographiques, les résultats portent sur 26 lapines.

I - TECHNIQUES OPERATOIRES

1. Anesthésie

L'anesthésie est réalisée par l'un des trois procédés suivants :

- i) l'injection intraveineuse (I.V.) de pentobarbital sodique (NEMBUTAL N.D.) à la dose 40 mg par kg.

ii) l'administration par voie I.V. en alternance de pentobarbital sodique (NEMBUTAL N.D.) et de diazepam (VALIUM N.D.)

iii) l'administration par voie intramusculaire (I.M.) de diazepam (VALIUM N.D.) deux heures avant l'intervention, puis de doses fractionnées de pentobarbital sodique avant et pendant l'intervention. Les doses utilisées dans les deux derniers procédés sont les suivantes :

- pentobarbital sodique, 20 mg par kg par voie I.V.
- diazepam, 1 mg par kg par voie I.V., 3 mg par kg par voie I.M.

L'injection intraveineuse est pratiquée dans la veine marginale de l'oreille, à l'aide d'une canule (AIGUILLE CATHETER 22 G1) laissée à demeure. L'injection intramusculaire est effectuée dans la masse des muscles lombaires (muscles illiospiniaux) ou dans la cuisse (quadriceps fémoral). L'anesthésie s'installe progressivement. L'animal manifeste d'abord une tachycardie, puis une bradycardie contemporaine de la diminution des réflexes, qui sert de test. Le réveil est toujours lent, avec des troubles de la thermogénèse moins prononcés quand le pentobarbital sodique est associé au diazepam. Les animaux sont complètement rétablis 24 heures après l'opération. Le premier procédé a été utilisé dans la majorité des interventions car, à profondeur d'anesthésie identique, le nombre d'incidents per et postopératoires a été le plus faible.

2. Laparotomie

L'animal est placé en décubitus latéral ; l'ouverture de la cavité abdominale s'effectue dans la région paralombaire, voie d'accès la plus commode pour atteindre l'oviducte. On pratique une incision de la peau, puis du muscle oblique externe. Celle-ci débute 3 cm au-dessous de l'extrémité antérieure de l'épine iliaque ventro-crâniale

et respecte le sens des fibres musculaires en se dirigeant vers l'angle costo-lombaire. On sectionne ensuite, dans un plan plus profond, le muscle oblique interne et le muscle transverse de l'abdomen qui y adhère, en respectant toujours le sens des fibres. Le péritoine est incisé à l'aide d'un bistouri guidé par une sonde cannelée. L'oviducte se trouve immédiatement au dessous de la section et peut être isolé du reste des viscères avec un minimum de manipulations.

3. Mise en place des électrodes

Chaque paire de fils constituant une électrode bipolaire, est placée aux endroits suivants : dans l'ampoule, à égale distance du pavillon et de la JIA, à la jonction isthme-ampoule, dans l'isthme à mi-distance de la JIA et de la JUT, à la jonction utéro-tubaire, sur l'utérus, respectivement à 2 cm (électrode utérus 1 ou Ut_1) et à 4 cm (électrode utérus 2 ou Ut_2) de la JUT (fig. 4).

La partie dénudée de chaque fil est introduite dans la couche musculaire à l'aide d'une aiguille hypodermique de faible diamètre, (n° 13/45) qui sert de guide. On assure le maintien du fil à l'aide d'une boucle. Les deux points de réception de chaque électrode sont éloignés de 3 à 4 millimètres. La distance ne peut être inférieure, sinon les contractions de l'oviducte ou les mouvements des organes voisins provoquent des court circuits en amenant en contact les parties dénudées de chaque fil.

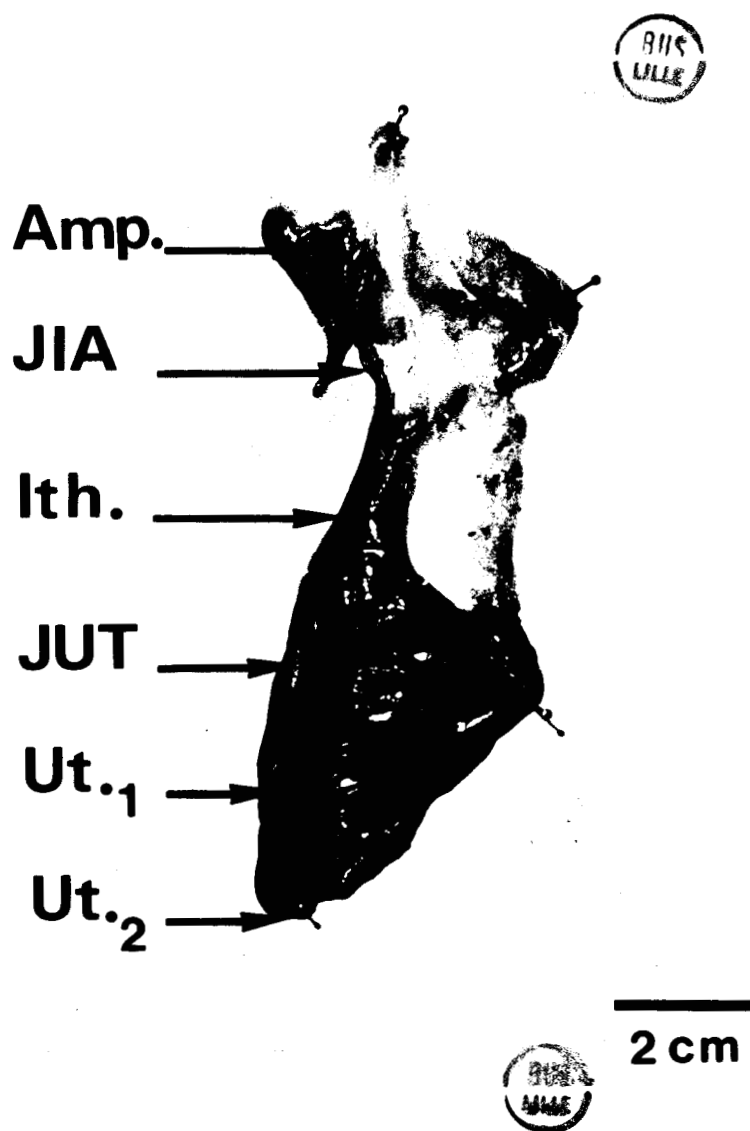


Fig. 4 : Emplacement des électrodes : les électrodes sont fixées respectivement dans l'ampoule (Amp.) ; à la jonction isthme-ampoule (JIA) ; dans l'isthme médian (Ith.) ; à la jonction utéro-tubaire (JUT) et sur l'utérus (Ut₁ et Ut₂).

4. Ovariectomie

Nous procédons à une ovariectomie bilatérale après la pose des électrodes. Chaque ovaire est enlevé après la mise en place d'une ligature (catgut chromé n° 3-0) sur la branche inférieure de l'artère et de la veine ovarienne.

5. Temps de fermeture

La fermeture de la cavité abdominale se fait en trois plans :

- i) un plan musculo-péritonéal : on suture en même temps le péritoine, le muscle transverse de l'abdomen et le muscle oblique interne. La reconstruction de ce plan est faite par une suture en points X à l'aide de catgut n° 1-0.
- ii) un plan intermédiaire qui correspond au muscle oblique externe, recousu de façon identique.
- iii) un plan conjonctivo-cutané ; sa continuité est restituée à l'aide de points séparés effectués avec un fil de nylon (PETERNYL n° 1-0).

La gaine d'électrodes sort du côté gauche du flanc et est assujettie par des points supplémentaires aux niveaux musculaires et cutanés.

Avant de fermer la cavité abdominale, nous y injectons 1 ml de FRECORTYL (association de tetracycline, de chloramphénicol et de prednisolone). Chaque Lapine, après l'intervention et pendant les 7 jours suivants, reçoit 1 ml de FRECORTYL par voie intramusculaire, une fois par jour. Cette association d'antibiotiques et de cortisone est très efficace ; aucun cas d'infection ne s'est manifesté. Après chaque enregistrement, les gaines d'électrodes sont dissimulées sous une bande

chirurgicale entourant l'abdomen, laquelle est solidement protégée par un dernier pansement d'élastoplaste.

II - TECHNIQUES ELECTROPHYSIOLOGIQUES

1. Préparation des électrodes de réception

Pour recueillir l'activité électromyographique dans les conditions chroniques, nous utilisons des électrodes intrapariétales. Chaque faisceau d'électrodes est composé de 6 paires de fils en alliage de nickel-chrome (STABILOHM 133) recouvert de vernis TRIMEL ; le diamètre de chaque fil est de 80 μm , sa longueur de 1 à 1,2 m. Tous les fils sont légèrement torsadés et enrobés de deux couches de silicone médical (RHODORSIL-SILICONES), qui forment une gaine isolante. Les deux couches de silicone sont appliquées sur les faisceaux d'électrodes à l'aide d'une seringue, à une heure d'intervalle. La gaine de silicone est bien supportée par l'animal ; elle renforce l'isolement électrique des fils et assure une souplesse qui limite les risques de rupture. Les fils de nickel-chrome sont groupés par paire, à leur sortie de la gaine ; leurs extrémités sont dénudées. Chaque électrode est ainsi composée de deux fils, ce qui permet un enregistrement bipolaire de l'activité électrique. Dans tous les cas, nous utilisons une électrode indifférente constituée d'une aiguille hypodermique implantée dans la cuisse de l'animal pendant l'enregistrement.

2. Conditions d'enregistrement

Pendant l'enregistrement, l'animal est immobilisé dans une cage. Les variations de potentiel sont amplifiées par un amplificateur REEGA VIII portable TR ou REEGA DUPLEX TR XVI, de bande passante comprise entre 0 et 75 Hz. La constante de temps utilisée est de 0,1 seconde. Les activités électriques sont visualisées sur un scripteur à plume dont le papier défile aux vitesses de 0,5 mm/s, 1 mm/s et 2 mm/s.

III - PROTOCOLES EXPERIMENTAUX

1. Cas des lapines castrées et traitées

Deux semaines après l'ovariectomie datée J1, les lapines reçoivent une injection de benzoate d'oestradiol en solution huileuse pendant 13 jours, de J14 à J26. Ce premier traitement est suivi d'un second par la progestérone pendant 13 jours, de J27 à J39. Les doses quotidiennes injectées par la voie intramusculaire sont de 5 µg/kg pour l'oestradiol (INTERVET) et de 1,5 mg/kg pour la progestérone (ROUSSEL-UCLAF).

Nous recueillons l'activité EMG tous les matins pendant 2 à 3 heures consécutives, de J6 à J14 chez les lapines castrées, de J21 à J27 chez les mêmes lapines sous imprégnation oestrogénique et de J34 à J40 sous imprégnation de progestérone (fig. 5). Compte-tenu de

l'altération des tracés observée au cours du temps chez plusieurs lapines, la comparaison des activités EMG à des dates précises, 8 jours après l'ovariectomie (J8) et 7 jours après le début de chaque traitement hormonal (J21 et J34) porte sur des lots d'effectifs différents, respectivement de 16, 11 et 7 lapines.

Schéma du protocole expérimental

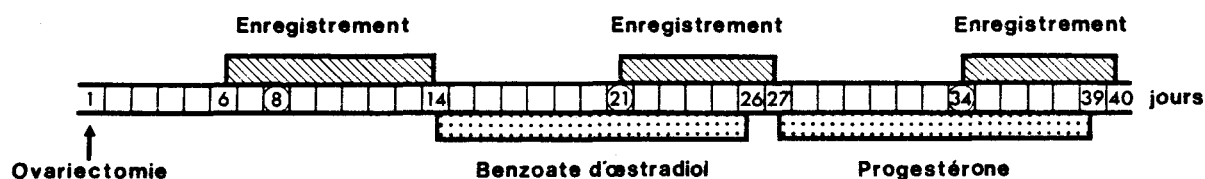


Fig. 5 : Schéma du protocole expérimental : les périodes d'enregistrement commencent 6 à 7 jours après l'ovariectomie ou après le début des traitements hormonaux. Sont comparés les tracés recueillis à J8, J21 et J34.

En dehors de ces dates, les lapines reçoivent des substances chaque jour différentes pour étudier leurs effets sur la motricité tubaire, en fonction de l'état hormonal. Nous injectons les substances suivantes : la phentolamine (Régitine, GIBA-GEIGY) à la dose de 0,3 mg/kg, le propranolol (Avlocardyl, ICI) à la dose de 1,5 mg/kg,

l'adrénaline (Adrénaline, MERAM) aux doses de 5 et 10 $\mu\text{g}/\text{kg}$, la noradrénaline (Lévophed, WINTHROP) aux doses de 5 μg , 10 $\mu\text{g}/\text{kg}$. Ces drogues sont administrées à l'aide d'une canule (aiguille catheter 22 G 1, DICKINSON and COMPANY) placée à demeure dans la veine marginale de l'oreille (venae auricularis caudalis).

2. Cas des lapines intactes

Chez 12 lapines intactes, on a déclenché l'ovulation par la gonadotrophine chorionique (hCG, DISTRIVET, ROUSSEL-UCLAF) injectée à la dose de 25 UI/kg par la voie intraveineuse. L'injection est pratiquée six jours après la mise en place des électrodes. Nous avons recueilli une activité EMG chez seulement 10 d'entr'elles pendant deux heures consécutives aux temps - 24 heures, + 24 heures, + 48 heures et + 72 heures par rapport au stimulus ovulatoire.

IV - METHODES D'ANALYSES DE LA MOTRICITE TUBAIRE ET TRAITEMENT STATISTIQUE DES RESULTATS

L'activité EMG est analysée en mesurant, sur les enregistrements, les caractéristiques temporelles des salves qui la constituent. Les évènements électriques pris en compte sont ceux dont l'amplitude des potentiels est supérieure à 20 μV . Une première analyse, globale, porte sur deux paramètres, la fréquence moyenne des salves et l'index électromyographique IM. Cet index est défini, selon KRISHNAMURTI et al.,

(1982), comme le rapport $\frac{\sum di}{T} \times 100$. $\sum di$ est la somme des durées, en secondes, de toutes les salves pendant une session d'enregistrement et T , la durée totale en secondes de cette session. L'index représente donc le pourcentage de temps pendant lequel l'oviducte est électriquement actif au cours de cette période. En fait, l'activité EMG n'est pas homogène. La durée des salves varie d'une seconde à plusieurs minutes. Nous avons pensé qu'il fallait caractériser l'activité EMG par 3 types de salves, de courte durée (groupe I), de durée intermédiaire (groupe II) et de longue durée (groupe III). Une analyse plus détaillée porte donc, pour chaque groupe de salves, sur le pourcentage de ces salves par rapport à l'ensemble, leur fréquence moyenne, leur durée moyenne, leur index électromyographique. Enfin, nous avons retenu comme paramètre supplémentaire la moyenne des intervalles entre les salves de longue durée du groupe III. Chacune des données précédentes caractérise l'activité EMG de l'oviducte chez une lapine. Comme d'un animal à l'autre, le nombre de valeurs qui permettent d'obtenir la moyenne individuelle n'est pas identique, nous avons calculé la moyenne du lot (m_0) par l'équation :

$$m_0 = \frac{m_1 \cdot n_1 + m_2 \cdot n_2 + \dots \dots \dots m_n \cdot n_n}{n_1 + n_2 + \dots \dots \dots n_n}$$

où m_1 est la moyenne chez l'individu et n_1 le nombre de valeurs qui ont permis d'obtenir m_1 chez cet individu. Etant donné la large dispersion des valeurs obtenues pour un lot d'animaux, nous mentionnons l'écart-type (\pm SD), lorsqu'il est inférieur à la moyenne.

La comparaison des données, dans les différentes conditions hormonales, est réalisée grâce au test de Wilcoxon qui présente le double avantage d'être utilisable pour de faibles échantillons indépendants et de ne pas présumer de la distribution de la variable. Pour comparer l'action des adrénolytiques en fonction de l'imprégnation hormonale, nous avons fait appel au test du χ^2 . Les différences sont considérées comme significatives à 0,05 pour tous les tests.

CHAPITRE III

RESULTATS

RESULTATS

I - ACTION DES HORMONES SEXUELLES EXOGENES SUR L'ACTIVITE ELECTROMYO-
GRAPHIQUE (EMG) DE L'OVIDUCTE.

L'étude comparée des effets des stéroïdes sexuels sur la motricité tubaire passe par une description précise de l'activité EMG pour chaque région de l'oviducte. Les paramètres qui permettent une telle description ont été établis en analysant les tracés obtenus chez une seule lapine castrée pendant 6 jours, de J6 à J13. L'activité EMG se présente sous la forme d'une succession de salves d'une seconde à plusieurs minutes de durée, à la différence de ce que l'on voit sur l'utérus qui lui, extériorise des salves de fréquence régulière et de durée relativement constante (fig. 6). Le classement des salves en fonction de leur durée montre, dans toutes les régions de l'oviducte, une distribution presque normale des salves de 1 à 10 secondes, qui représentent environ 80 à 95 pour cent de l'ensemble (fig. 7). Cette répartition justifie la prise en considération d'un premier groupe de salves de courte durée (groupe I). Les histogrammes révèlent aussi une large dispersion des salves de durée supérieure à 10 secondes, qui peuvent être classées d'après la figure 7 en deux groupes. Le groupe II est constitué par les salves intermédiaires, de durée comprise entre 10 secondes et 1 minute ; le groupe III rassemble les salves de durée égale ou supérieure à 1 minute. Ces longues salves sont le plus souvent formées par des trains (T) de potentiels dont la fréquence est de 2 par seconde. Nous considérons également comme salves de longue durée des séries (S) de bouffées de potentiels, de 10 à 12 secondes de durée,

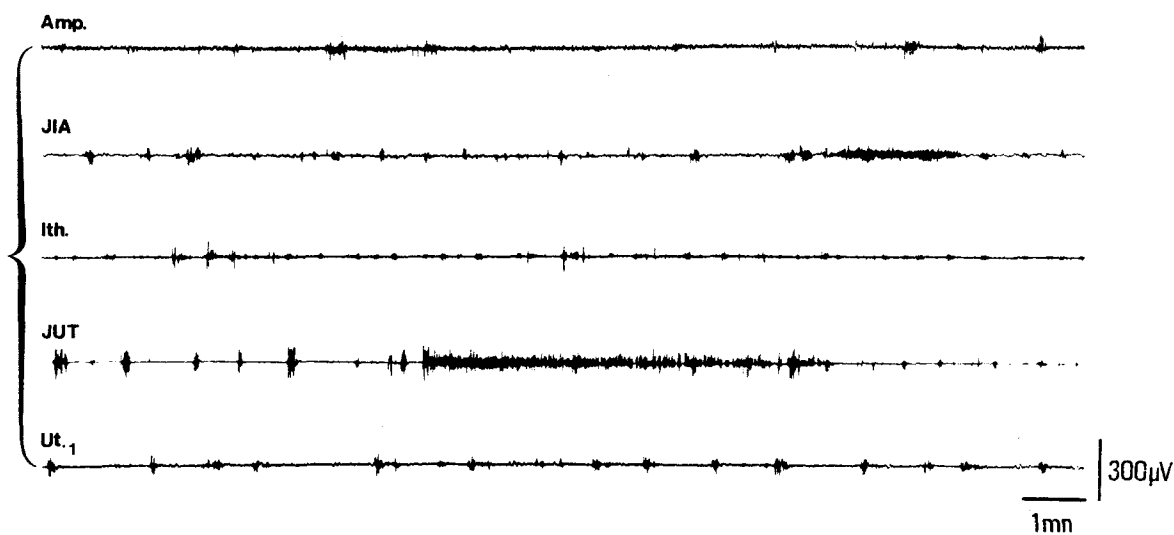


Fig. 6 : Enregistrement de l'activité électromyographique des différentes régions de l'oviducte et de l'utérus.

Amp : ampoule ; JIA : jonction isthme-ampoule ; Ith : isthme ;

JUT : jonction utéro-tubaire ; Ut₁ : utérus.



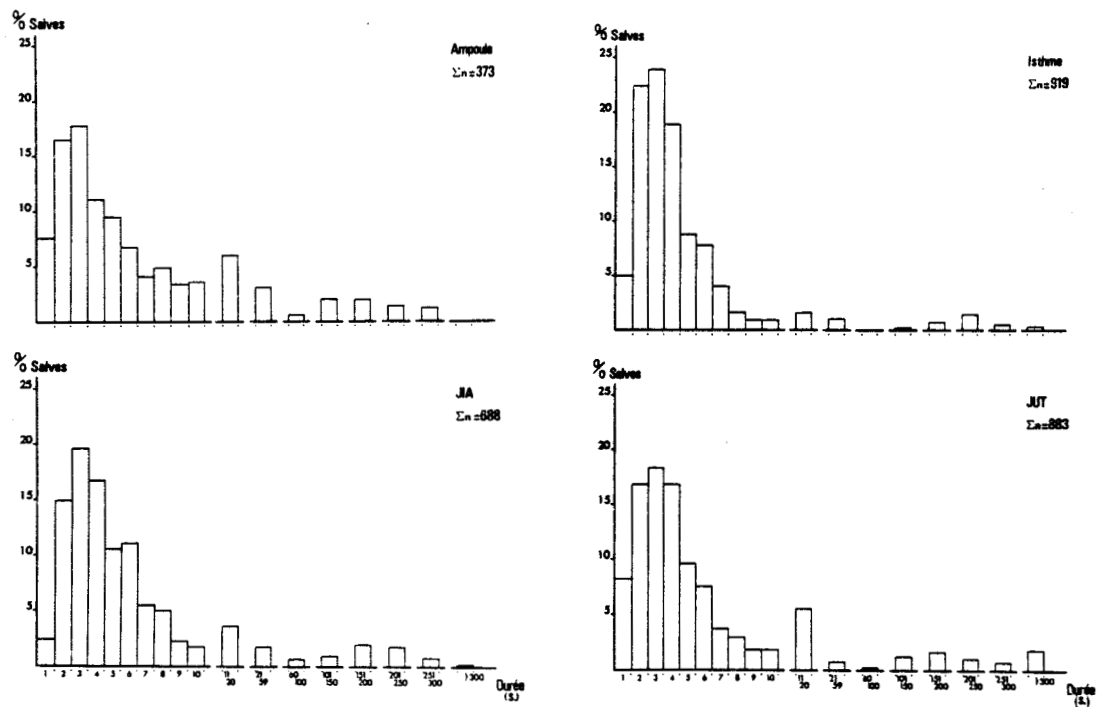


Fig. 7 : Histogrammes des durées des salves.

Les histogrammes sont obtenus à partir des enregistrements de l'activité électromyographique de l'oviducte, réalisés chez une lapine de J6 à J13 après l'ovariectomie.

JIA : jonction isthme-ampoule ; JUT : jonction utéro-tubaire.



qui se suivent à un rythme élevé (5/mn) pendant plusieurs minutes. Ces bouffées sont nettement distinctes par leur fréquence et l'amplitude de leurs potentiels, des salves courtes qui précèdent ou qui suivent de telles séries (fig. 8). Les trains sont recueillis sur tout l'oviducte ; les séries, lorsqu'elles existent, sont observées dans la seule région de l'isthme.

On peut alors décrire l'activité de chaque région de l'oviducte par les paramètres de fréquence, de durée, d'index électromyographique des salves appartenant à chacun des trois groupes précédemment définis.

1 - Activité EMG chez les lapines castrées

Seize lapines castrées ont été utilisées pour décrire l'activité EMG de l'oviducte, qui doit servir de référence pour apprécier ultérieurement l'action des hormones sexuelles. Cette activité de référence est la moyenne des activités recueillies sur chaque lapine, le huitième jour après l'ovariectomie (J8). On a effectivement remarqué sur la première lapine étudiée que l'activité EMG diminue pendant la première semaine et est relativement stable à partir de cette date. Par la suite, nous avons évité toute injection de substance à J8 ou toute manipulation qui pourraient modifier la motricité tubaire.

Malgré de larges variations individuelles, on constate que l'index électromyographique global est plus élevé dans la partie proximale de l'oviducte que dans sa partie distale, pour l'ensemble des 16 lapines. La différence est significative, lorsqu'on compare les valeurs de l'index dans l'isthme et à la JIA (35,2 % vs 16,8 %, $P \ll 0,05$). Elle résulte en première analyse d'une fréquence des salves plus élevée dans

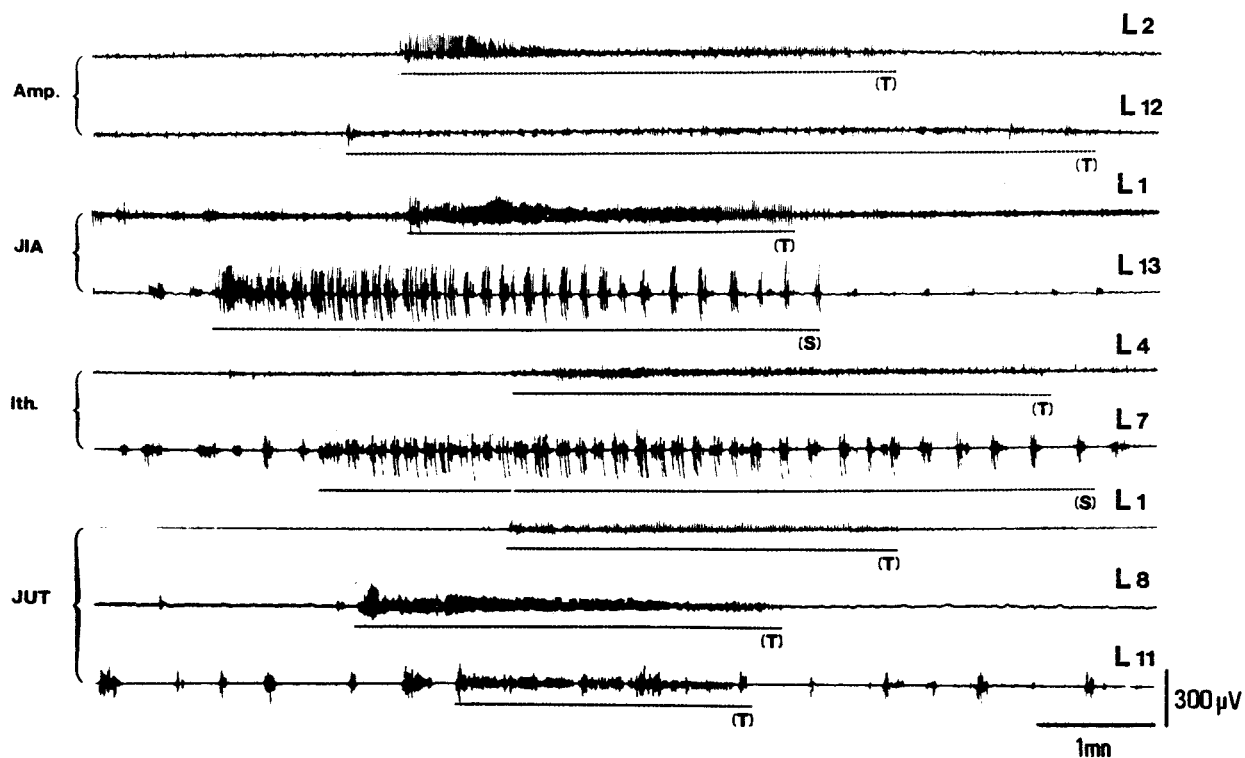


Fig. 8 : Types de salves de longue durée recueillies chez plusieurs lapines castrées (L_i) (groupe III) : trains de potentiels (T) et séries (S) pendant lesquelles les bouffées se suivent au rythme de 5/mn pendant plusieurs minutes.

Amp : ampoule ; JIA : jonction isthme-ampoule ;

Ith : isthme ; JUT : jonction utéro-tubaire.



l'isthme qu'à la JIA (36,6 salves/h vs 24,1 salves/h, $P \leq 0,05$).

Lorsqu'on regroupe les salves en fonction de leur durée, on note que la majorité d'entr'elles ne dépassent pas 10 secondes et sont des salves du groupe I. Elles représentent de 74,1 à 78,7 pour cent des salves recueillies, selon les niveaux de l'oviducte. Leur durée est relativement constante, environ 3 secondes. Leur fréquence, de 20,7 salves par heure à la JIA et de 29,5 dans l'isthme présente de larges variations selon les individus, mais elle n'est pas différente d'une région à l'autre de l'oviducte, lorsqu'on considère l'ensemble du lot. Bien que ces salves constituent le fond de l'activité EMG, leur faible durée explique qu'elles ne représentent que 2 à 3 pour cent du temps d'enregistrement (tableau 1). Les salves du groupe II durent en moyenne de 20 à 28 secondes et apparaissent 2 à 3 fois par heure. Elles sont parfois absentes. On les recueille plus dans l'isthme et à la JUT que dans la partie distale de l'oviducte, comme l'indiquent les index électromyographiques correspondants : ceux-ci sont en effet de 2,3 et 1,9 pour cent dans l'isthme et à la JUT et seulement de 0,6 pour cent à la JIA ($P \leq 0,05$, tableau 1).

Les salves du groupe III représentent de 14,7 à 19,9 pour cent de l'ensemble des salves selon les régions de l'oviducte. Rarement absentes, elles apparaissent à tous les niveaux de l'oviducte à une fréquence identique de 2 à 4 par heure. Leur intervalle moyen est de 14 minutes à la JUT et de 22 minutes à la JIA. Leur durée moyenne varie de 3,6 à 4,6 minutes selon les régions, sans que des différences significatives soient notées en fonction de leur origine. Toutefois, les salves les plus longues sont observées dans l'isthme, où elles peuvent atteindre 16 minutes de durée. L'index électromyographique moyen des salves longues est significativement plus grand dans l'isthme qu'à la

Tableau 1 : Caractéristiques des salves du groupe I et du groupe II chez les animaux témoins.

Les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J8 après l'ovariectomie.

JIA : jonction isthme-ampoule ; JUT : jonction utéro-tubaire.

N : nombre d'animaux

(a) : différence significative à 0,05 entre JIA/Isthme

(b) : différence significative à 0,05 entre JIA/JUT

(c) : différence significative à 0,05 entre Ampoule/JIA

Les nombres entre parenthèses indiquent les valeurs extrêmes.

		Ampoule	JIA	Isthme	JUT
Pourcentage des salves	Groupe I	74,1 (12,5 à 97,3)	78,7 (42,9 à 100)	74,7 (0 à 100)	78,4 (40 à 93,5)
	Groupe II	6,0 (0 à 12,1)	2,9 (a) (b) (0 à 13,1)	9,3 (a) (0 à 31,4)	6,9 (b) (0,7 à 15,0)
Index électromyo- graphique (%)	Groupe I	2,2 (0,1 à 7,1)	2,0 (0,2 à 6,9)	2,7 (0,3 à 5,6)	2,2 (0,6 à 4,6)
	Groupe II	1,1 (0 à 3,0)	0,6 (a) (b) (0 à 5,6)	2,3 (a) (0 à 7,2)	1,9 (b) (0,1 à 2,5)
Fréquence des salves (/h)	Groupe I	20,9 (4,0 à 66,0)	20,7 (6,0 à 65,0)	29,5 (5,0 à 58,0)	24,9 (5,0 à 53,0)
	Groupe II	1,8 (c) (0 à 5,0)	1,3 (a) (b) (c) (0 à 11,0)	3,1 (a) (0 à 11,0)	1,8 (b) (0 à 4,0)
Durée des salves (sec)	Groupe I	3,5 ± 1,2	3,0 ± 0,8	3,3 ± 0,9	3,3 ± 0,6
	Groupe II	22,3 ± 5,9 (11,0 à 50,0)	19,9 ± 4,3 (11,0 à 40,0)	27,3 ± 6,1 (11,0 à 58,0)	22,5 ± 3,7 (11,0 à 40,0)

JIA (30,2 % vs 14,2 %, $P \leq 0,05$, tableau 2).

En conclusion, l'index EMG global à J8, plus élevé dans la partie proximale de l'oviducte que dans la partie distale, s'explique par une activité plus importante de salves longues et de salves intermédiaires dans l'isthme, l'activité de salves courtes restant relativement constante d'une région à l'autre de l'oviducte.

2 - Influence des hormones sexuelles sur l'activité EMG de l'oviducte

A/ Caractéristiques de l'activité globale

L'oviducte de la lapine castrée, traitée par les stéroïdes sexuels présente comme celui de la lapine castrée, une activité de salves de différentes durées (fig. 9). Sous imprégnation oestrogénique, on a cependant observé chez trois lapines sur 11 une activité continue de potentiels uniques apparaissant de temps en temps entre les salves ; la fréquence de ces potentiels est relativement basse, de 0,2 à 0,4/s, et nettement inférieure à celle des potentiels constituant une salve. L'activité de ce type, inconstante et irrégulière dans ses manifestations, n'a pas été prise en compte dans l'analyse des tracés.

Il n'apparaît pas de différences significatives entre les fréquences moyennes des salves le long de l'oviducte chez les lapines traitées par les oestrogènes, même si l'isthme présente une activité apparemment plus importante (47,6 salves/h). On note de larges variations de la fréquence des salves non seulement d'un animal à l'autre, mais aussi chez le même animal, d'une région de l'oviducte à l'autre. Cette variabilité est la plus grande dans l'isthme, où les fréquences

	Ampoule	JIA	Isthme	JUT
Pourcentage des salves N = 16	19,9 (0 à 87,5)	18,4 (0 à 57,1)	16,0 (0 à 80,0)	14,7 (0 à 45,0)
Index électro- myographique (%) N = 16	16,3 (0 à 41,2)	14,2 (a) (0 à 33,3)	30,2 (a) (0 à 66,6)	25,9 (0 à 49,1)
Fréquence des salves (/h) N = 16	3,7 (0 à 6,0)	2,7 (0 à 5,0)	3,7 (0 à 8,0)	4,2 (0 à 9,0)
Durée des salves (mn) N = 16	3,6 ± 1,8 (1,3 à 7,8)	3,9 ± 1,1 (1,1 à 5,9)	4,6 ± 2,8 (1,0 à 16,0)	3,8 ± 1,8 (1,0 à 8,6)
Intervalles entre les salves (mn) N = 16	16,2 ± 4,3 (2,9 à 43,5)	22,6 ± 10,1 (6,7 à 79,2)	16,2 ± 8,7 (2,3 à 38,0)	14,2 ± 5,6 (2,7 à 33,3)

Tableau 2 : Caractéristiques des salves du groupe III chez les animaux témoins.

Les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J8, après l'ovariectomie.

JIA : jonction isthme ampoule ; JUT : jonction utéro-tubaire

N : nombre d'animaux

(a) : différence significative à 0,05 entre JIA/Isthme

Les nombres entre parenthèses indiquent les valeurs extrêmes.



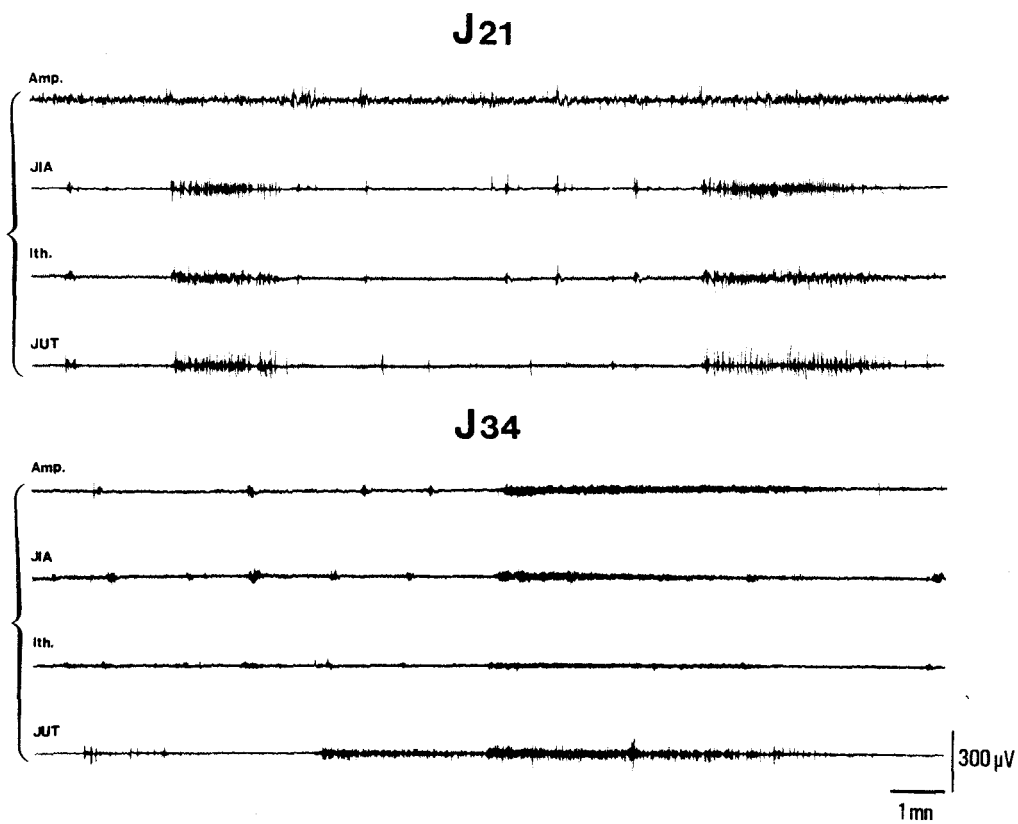


Fig. 9 : Enregistrement de l'activité électromyographique de l'oviducte chez une même lapine d'abord traitée par les oestrogènes, à J21, ensuite par la progestérone à J34 après l'ovariectomie. On observe des périodes d'activité électrique de courte et de longue durée.

Amp : ampoule ; JIA : jonction isthme-ampoule ;

Ith : isthme ; JUT : jonction utéro-tubaire.



sont comprises entre 9 à 169 salves par heure selon les animaux (tableau 3). Ces valeurs obtenues à J21 ne sont pas non plus significativement différentes de celles observées à J8 avant tout traitement hormonal. Sous progestérone, la fréquence moyenne des salves à J34 est comprise entre 29,6 salves par heure et 52,9 salves par heure suivant les régions. Ces valeurs ne sont pas significativement différentes de celles observées sur l'oviducte des lapines castrées.

L'index électromyographique global pour une région donnée de l'oviducte n'est modifiée ni par les oestrogènes, ni par la progestérone (tableau 3).

En première analyse, les stéroïdes sexuels ne semblent donc pas modifier l'activité EMG. On remarque seulement que la différence significative qui existait entre la JIA et l'isthme chez les témoins n'apparaît plus sous imprégnation stéroïdienne.

B/ Caractéristiques des groupes de salves

Les hormones sexuelles n'entraînant pas de modifications des paramètres globaux de l'activité E.M.G., fréquence des salves et index électromyographique, nous avons étudié l'influence de ces hormones sur les groupes de salves définis chez l'animal castré.

On ne note aucune modification significative dans les caractéristiques des salves du groupe I, à quelque niveau que ce soit de l'oviducte, lorsque les femelles castrées sont soumises à l'action des oestrogènes ou de la progestérone. La durée des salves courtes, de 3 à 4 secondes, et leur index électromyographique, de 2 à 4 pour cent, sont du même ordre avant et pendant les traitements hormonaux. Les dif-

Tableau 3 : Caractéristiques de l'activité EMG globale tubaire.

T : Lapines castrées : les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J8 après l'ovariectomie.

OE : Lapines castrées, traitées par les oestrogènes : les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J21 après l'ovariectomie.

Pg : Lapines castrées, traitées par la progestérone : les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J34 après l'ovariectomie.

JIA : jonction isthme-ampoule ; JUT : jonction utéro-tubaire.

N : nombre d'animaux

(a) : différence significative à 0,05 entre JIA/Ith ;

(b) : différence significative à 0,05 entre JIA/Ith.

Les nombres entre parenthèses indiquent les valeurs extrêmes.

		Fréquence des salves (/h)	Index électromyographique (%)
Ampoule	T	25,4	19,6
	N = 16	(4,0 à 77,0)	(4,5 à 51,4)
	OE	33,2	19,7
	N = 11	(12,0 à 79,0)	(0,5 à 34,8)
	Pg	29,6	26,8
	N = 7	(8,0 à 77,0)	(9,5 à 51,5)
JIA	T	24,1 (a)	16,8 (b)
	N = 16	(6,0 à 80,0)	(1,0 à 45,2)
	OE	35,2	21,1
	N = 11	(19,0 à 95,0)	(10,6 à 32,3)
	Pg	52,9	24,1
	N = 7	(4,0 à 159,0)	(17,7 à 39,5)
Isthme	T	36,6 (a)	35,2 (b)
	N = 16	(5,0 à 71,0)	(0,3 à 73,2)
	OE	47,6	35,0
	N = 11	(9,0 à 169,0)	(7,8 à 69,0)
	Pg	50,0	33,4
	N = 7	(2,0 à 84,0)	(11,9 à 49,7)
JUT	T	30,7	30,0
	N = 16	(13,0 à 57,0)	(1,5 à 54,5)
	OE	35,8	36,0
	N = 11	(14,0 à 116,0)	(13,3 à 91,2)
	Pg	30,8	24,6
	N = 7	(5,0 à 65,0)	(15,0 à 41,1)

férences les plus importantes sont celles que présentent les fréquences des salves à la JIA, 47 salves par heure sous progestérone contre 20 salves par heure chez les lapines castrées et 25 salves par heure sous imprégnation oestrogénique ; elles ne sont pas significatives, compte-tenu de la grande dispersion des valeurs individuelles.

A la différence des salvés de courte durée, le groupe II est nettement affecté par les oestrogènes (tableaux 4 et 5). A J21, le pourcentage des salves intermédiaires, leur index électromyographique (IM_i), leur fréquence horaire sont significativement plus élevés qu'à J8, dans toutes les régions de l'oviducte sauf dans l'isthme ($P \leq 0,05$). Par contre, leur durée n'est pas modifiée par les oestrogènes. Sous progestérone, les valeurs observées à J34 ne sont pas significativement différentes de celles obtenues chez les animaux castrés à J8 dans toutes les régions de l'oviducte.

L'index électromyographique (IM_L) et la fréquence moyenne des salves de longue durée (groupe III) ne changent pas sous l'action de l'oestradiol et de la progestérone. La différence significative, qui apparaissait entre l' IM_i de la JIA et celui de l'isthme chez les lapines castrées, n'existe plus après les traitements hormonaux (tableau 6).

Sous oestrogènes, le pourcentage des salves de longue durée varie de 22,8 pour cent dans l'ampoule à 31,4 pour cent à la JUT. Certains enregistrements ne présentent dans l'ampoule et dans l'isthme que des salves de ce type, les salves courtes et intermédiaires n'apparaissant pas. Les oestrogènes sont sans effet sur les pourcentages des salves du groupe III, sauf à la JUT où ces salves sont environ deux fois plus nombreuses qu'avant le traitement à J8 (31,4 % vs 14,7 %, $P \leq 0,05$, tableau 7). Les pourcentages observés sous progestérone à J34 ne sont pas significativement différents de ceux obtenus à J8, chez

Tableau 4 : Caractéristiques des salves du groupe II.

T : Lapines castrées ; les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J8 après l'ovariectomie.

OE : Lapines castrées, traitées par les oestrogènes ; les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J21 après l'ovariectomie.

Pg : Lapines castrées, traitées par la progestérone ; les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J34 après l'ovariectomie.

JIA : jonction isthme-ampoule ; JUT : jonction utéro-tubaire.

N : nombre d'animaux.

(a/a) : différence significative à 0,05 entre T/OE

(b/b) : différence significative à 0,05 entre OE/Pg

Les nombres entre parenthèses indiquent les valeurs extrêmes.

Les différences significatives observées entre les différentes régions de l'oviducte chez les lapines témoins T ne sont pas rappelées dans ce tableau (cf tableau 1).

		Ampoule	JIA	Isthme	JUT
Pourcentage des salves	T N = 16	6,0 (a) (0 à 12,1)	2,9 (a) (0 à 13,1)	9,3 (0 à 31,4)	6,9 (a) (0,7 à 15,0)
	OE N = 11	18,0 (a) (0 à 38,7)	15,0 (a) (b) (0 à 26,3)	13,8 (0 à 48,4)	19,5 (a) (b) (0 à 41,8)
	Pg N = 7	11,2 (0 à 21,0)	4,0 (b) (0 à 8,2)	5,6 (0 à 13,1)	2,9 (b) (0 à 11,1)
Index électromyo- graphique (%)	T N = 16	1,1 (a) (0 à 3,0)	0,6 (a) (0 à 5,6)	2,3 (0 à 7,2)	1,9 (a) (0,1 à 2,5)
	OE N = 11	4,6 (a) (0 à 11,1)	3,2 (a) (0 à 8,0)	4,1 (0 à 11,5)	3,8 (a) (b) (0 à 7,7)
	Pg N = 7	2,1 (0,2 à 8,1)	1,8 (0 à 6,0)	1,7 (0 à 3,2)	0,4 (b) (0 à 1,0)



Tableau 5 : Caractéristiques des salves du groupe II.

T : Lapines castrées ; les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J8 après l'ovariectomie.

OE : Lapines castrées, traitées par les oestrogènes ; les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J21 après l'ovariectomie.

Pg : Lapines castrées, traitées par la progestérone ; les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J34 après l'ovariectomie.

JIA : jonction isthme-ampoule ; JUT : jonction utéro-tubaire.

N : nombre d'animaux.

(a/a) : différence significative à 0,05 entre T/OE

(b/b) : différence significative à 0,05 entre OE/Pg.

Les nombres entre parenthèses indiquent les valeurs extrêmes.

Les différences significatives observées entre les différentes régions de l'oviducte chez les lapines témoins T ne sont pas rappelées dans ce tableau (cf tableau 1).

		Ampoule	JIA	Isthme	JUT
Fréquence des salves (/h)	T	1,8 (a)	1,3 (a)	3,1	1,8 (a)
	N = 16	(0 à 5,0)	(0 à 11,0)	(0 à 11,0)	(0 à 4,0)
	OE	6,9 (a)	4,9 (a)	5,2	6,0 (a) (b)
	N = 11	(0 à 19,0)	(0 à 16,0)	(0 à 15,0)	(0 à 17,0)
	Pg	4,3	2,6	3,1	0,9 (b)
	N = 7	(1,0 à 15,0)	(0 à 9,0)	(0 à 7,0)	(0 à 2,0)
Durée des salves (sec)	T	23,3 ± 5,9	19,9 ± 4,3	27,3 ± 6,1	22,5 ± 3,7
	N = 16	(11,0 à 50,0)	(11,0 à 40,0)	(11,0 à 58,0)	(11,0 à 40,0)
	OE	22,7 ± 6,8	23,9 ± 7,2	24,4 ± 4,5	23,3 ± 6,8
	N = 11	(11,0 à 52,0)	(11,0 à 48,0)	(11,0 à 56,0)	(11,0 à 57,0)
	Pg	21,8 ± 10,0	23,9 ± 7,2	21,0 ± 5,6	21,0 ± 5,1
	N = 7	(11,0 à 58,0)	(11,0 à 52,0)	(11,0 à 40,0)	(12,0 à 35,0)





Tableau 6 : Caractéristiques des salves du groupe III.

T : Lapines castrées ; Les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J8 après l'ovariectomie.

OE : Lapines castrées, traitées par les oestrogènes ; Les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J21 après l'ovariectomie.

Pg : Lapines castrées, traitées par la progestérone ; Les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J34 après l'ovariectomie.

JIA : fonction œstrogène-ampoule ; JUT : fonction utéro-tubaire.

N : nombre d'animaux

(a) : différence significative à 0.05 entre JIA/Isstme.

Les nombres entre parenthèses indiquent les valeurs extrêmes.

		Ampoule	JIA	Isthme	JUT
	T	16,3	14,2 (a)	30,2 (a)	25,9
	N = 16	(0 à 41,2)	(0 à 33,3)	(0 à 66,6)	(0 à 49,1)
Index	OE	12,7	14,8	26,9	29,0
électromyo-	N = 11	(0 à 25,8)	(1,9 à 25,0)	(1,0 à 64,7)	(1,8 à 86,9)
graphique (%)	Pg	21,6	18,0	27,8	22,0
	N = 7	(2,8 à 42,7)	(9,8 à 26,5)	(9,5 à 40,1)	(8,5 à 40,5)
<hr/>					
	T	2,7	2,1	4,0	4,0
	N = 16	(0 à 6,0)	(0 à 5,0)	(0 à 8,0)	(0 à 9,0)
Fréquence	OE	3,3	4,4	5,0	6,3
des salves(/h)	N = 11	(0 à 8,0)	(1,0 à 8,0)	(1,0 à 9,0)	(1,0 à 15,0)
	Pg	3,9	3,1	4,1	3,2
	N = 7	(0,4 à 9,0)	(2,0 à 5,0)	(2,0 à 7,0)	(2,0 à 5,0)



	Ampoule	JIA	Isthme	JUT
T	19,9	18,4	16,0	14,7 (a)
N = 16	(0 à 87,5)	(0 à 57,1)	(0 à 80,0)	(0 à 45,0)
OE	22,8	23,7	27,8	31,4 (a)
N = 11	(0 à 100)	(0,6 à 83,3)	(0,5 à 100)	(0,5 à 69,7)
Pg	17,7	16,9	20,9	20,7
N = 7	(1,2 à 39,3)	(2,8 à 67,0)	(5,0 à 100)	(3,9 à 60,0)

Pourcentage

des salves

Tableau 7 : Caractéristiques des salves du groupe III.

T : Lapines castrées ; Les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J8 après l'ovariectomie.

OE : Lapines castrées, traitées par les oestrogènes ; Les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J21 après l'ovariectomie.

Pg : Lapines castrées, traitées par la progestérone ; Les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J34 après l'ovariectomie.

JIA : jonction isthme-ampoule ; JUT : jonction utéro-tubaire.

N : nombre d'animaux.

(a/a) : différence significative à 0,05 entre T/OE

Les nombres entre parenthèses indiquent les valeurs extrêmes.

les lapines castrées.

La durée des salves et de leurs intervalles sont les paramètres les plus influencés par les oestrogènes (fig. 10). Les salves du groupe III sont nettement plus brèves sous imprégnation par les oestrogènes que celles observées à J8 chez l'animal castré et ce, dans toutes les régions de l'oviducte (2 à 2,7 mn vs 3,6 à 4,6 mn, $P \leq 0,05$, fig. 11). Elles sont séparées par des intervalles de 10 à 12 minutes, avec de larges variations selon les animaux et les régions de l'oviducte, mais les oestrogènes ne diminuent la durée des intervalles de façon significative qu'à la JIA (12,0 mn vs 22,6 mn $P \leq 0,05$, fig. 12). Chez les lapines castrées traitées par la progestérone, les durées moyennes des salves sont comprises, selon les régions, entre 3,4 et 4,1 minutes. Elles sont semblables à celles obtenues à J8 chez les animaux castrés et nettement supérieures à celles observées chez les animaux traités par les oestrogènes ($P \leq 0,05$, fig. 11). Les intervalles moyens sont du même ordre que ceux mesurés chez les animaux castrés, non traités. Ils sont significativement plus longs que chez les animaux castrés traités par les oestrogènes, dans l'oviducte proximal, de la JIA à la JUT ($P \leq 0,05$, fig. 12).

En conclusion, les paramètres de l'activité EMG globale, index électromyographique, fréquence des salves, ne sont modifiés ni par les oestrogènes, ni par la progestérone, aux dates où sont effectuées les comparaisons. Tout se passe comme si, pour l'ensemble des animaux, la durée de l'activité par unité du temps ne variait pas d'une condition hormonale à l'autre. Une analyse plus fine des enregistrements, tenant compte de l'extrême variabilité de la durée des

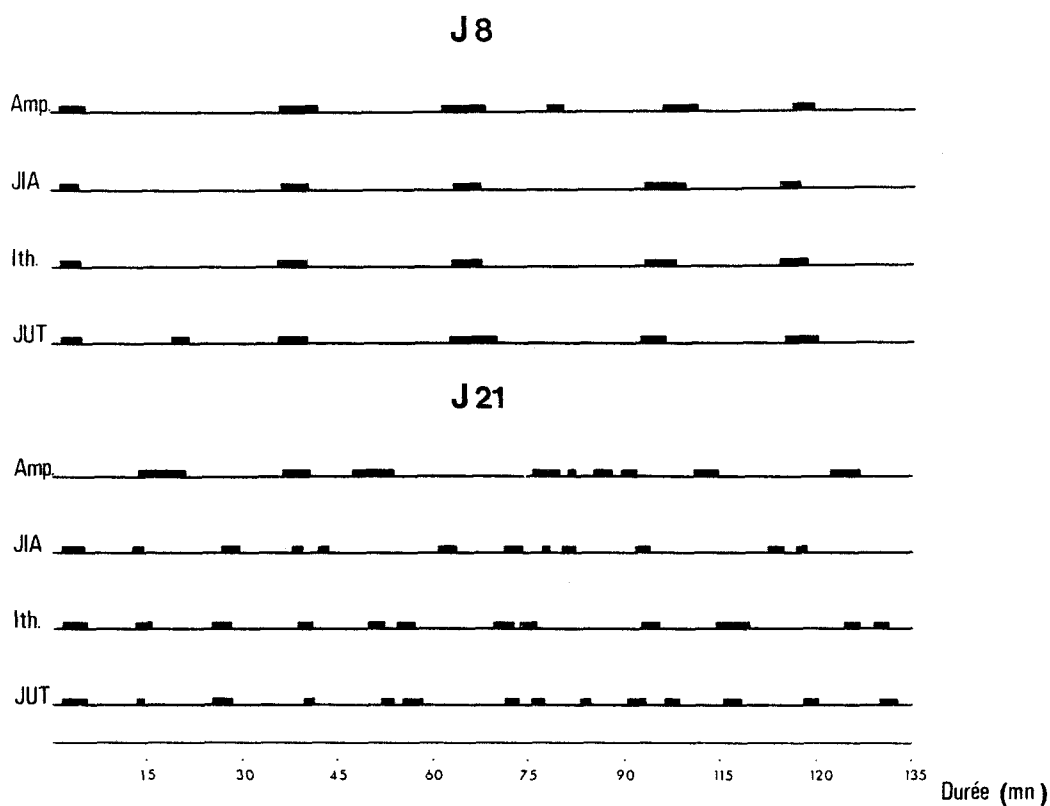


Fig. 10 : Représentation des salves de longue durée chez une même lapine à J8 en absence de toute imprégnation hormonale et à J21 sous imprégnation oestrogénique, pendant 135 minutes d'enregistrement.

Amp : ampoule ; JIA : jonction isthme-ampoule ;

Ith : isthme ; JUT : jonction utéro-tubaire.

On note que les salves sont plus rapprochées les unes des autres et que leur durée est plus brève sous oestrogènes.



Fig. 11 : Histogramme des durées de salves longues (groupe III)
recueillies sur l'ensemble des animaux dans les différentes conditions
expérimentales.

T : lapines castrées : les résultats sont obtenus à partir des enre-
gistrements réalisés sur 16 animaux à J8 après l'ovariectomie.

OE : lapines castrées, traitées par les oestrogènes. Les résultats
sont obtenus à partir des enregistrements réalisés sur 11 animaux
à J21 après l'ovariectomie, 8ème jour de l'imprégnation hormonale.

Pg : lapines castrées, traitées par la progestérone : les résultats
sont obtenus à partir des enregistrements réalisés sur 7 animaux
à J34 après l'ovariectomie, 8ème jour du traitement progestéronique.

JIA : jonction isthme-ampoule ; JUT : jonction utéro-tubaire.

(a/a) : différence significative à 0,05 entre T/OE

(b/b) : différence significative à 0,05 entre OE/Pg.

Durée des salves longues

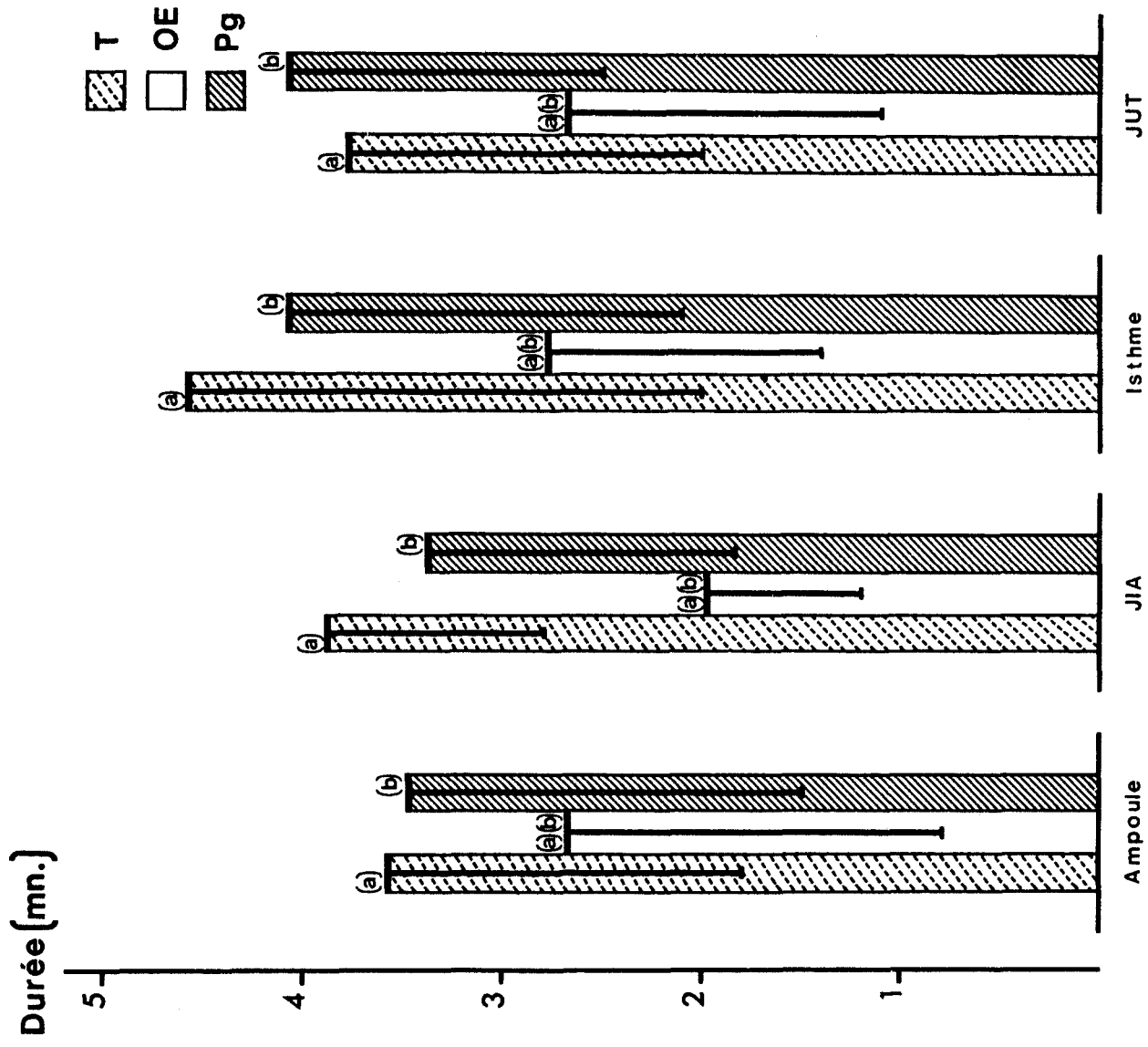


Fig. 12 : Histogrammes des intervalles des salves de longue durée (groupe III) observés chez l'ensemble des animaux dans les différentes conditions hormonales.

T : lapines castrées. Les intervalles sont mesurés à partir des enregistrements réalisés sur 16 animaux, à J8 après l'ovariectomie.

OE : lapines castrées, traitées par les oestrogènes. Les intervalles sont mesurés à partir des enregistrements réalisés sur 11 animaux à J21, 8ème jour de l'imprégnation oestrogénique.

Pg : lapines castrées, traitées par la progestérone. Les intervalles sont mesurés à partir des enregistrements réalisés sur 7 animaux à J34, 8ème jour de l'imprégnation par la progestérone.

JIA : jonction isthme-ampoule ; JUT : jonction utéro-tubaire

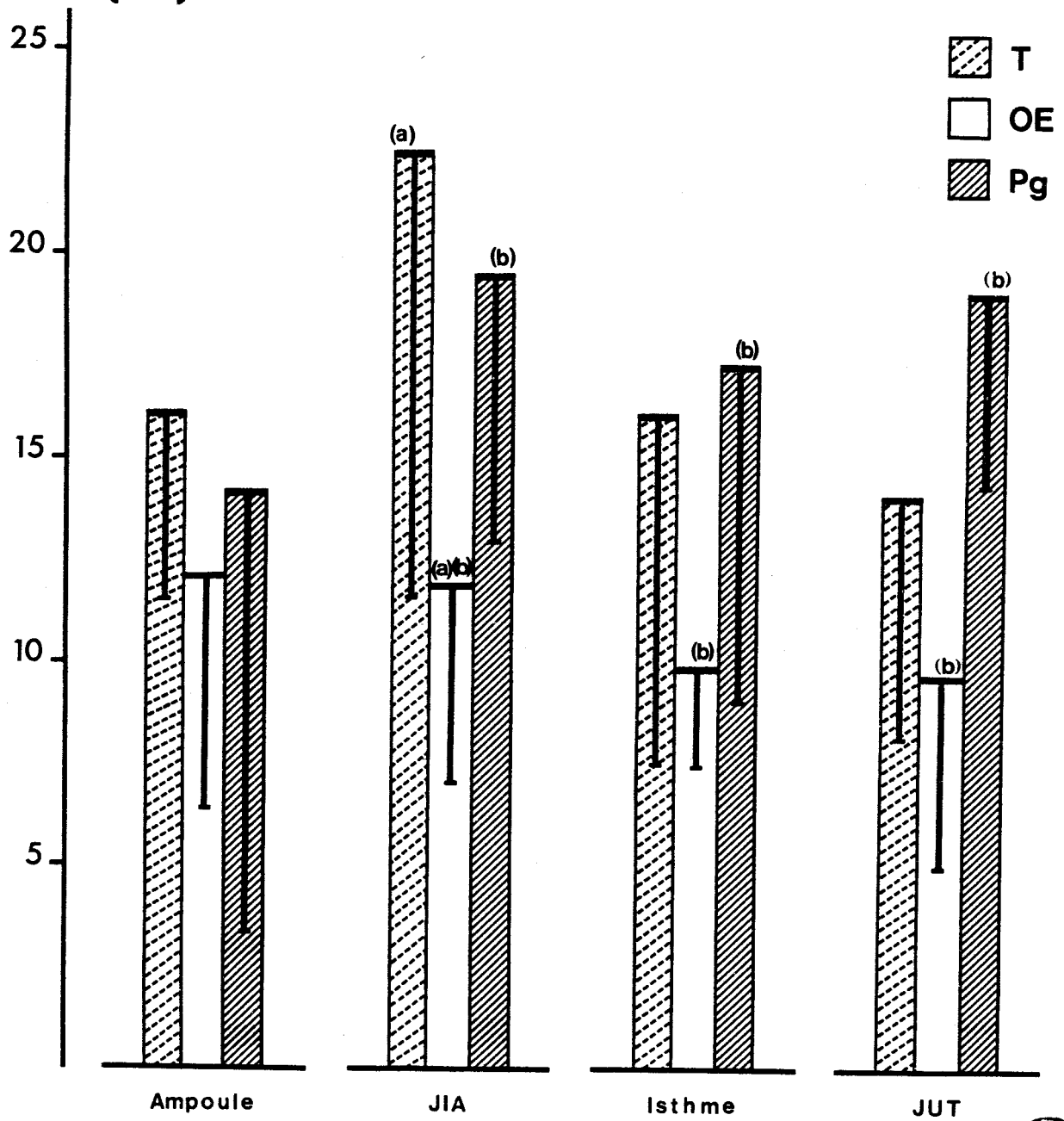
(a/a) : différence significative à 0,05 entre T/OE

(b/b) : différence significative à 0,05 entre OE/Pg.



Intervalles entre les salves longues

Durée (mn.)



salves, montre cependant que les oestrogènes entraînent un remaniement de l'activité EMG. La part des salves de durée intermédiaire dans l'activité globale augmente et les salves de longue durée sont raccourcies par rapport aux témoins. Sous oestrogènes, la quantité d'activité resterait donc la même qu'avant le traitement, mais les différences porteraient au sein de cette activité, sur une redistribution des activités de salves de durée intermédiaire et de longue durée. La progestérone est sans effet sur l'activité tubaire des lapines castrées.

II - ACTION DES HORMONES SEXUELLES EXOGENES SUR L'ORGANISATION DE LA MOTRICITE TUBAIRE

Les paramètres de l'activité EMG tubaire, qui ont été définis dans le chapitre précédent, ne sont pas suffisants pour décrire cette activité. Des salves apparaissent successivement sous plusieurs électrodes ; les séquences qu'elles déterminent traduisent un degré d'organisation qui reste à apprécier dans les différentes conditions hormonales.

Nous considérons qu'une activité est propagée lorsque des électrodes voisines recueillent des salves successives, décalées dans le temps l'une par rapport à l'autre (fig. 13). Les délais observés sont généralement supérieurs à 1,5 seconde. Lorsqu'ils dépassent 5 secondes, l'activité n'apparaît plus séquentielle et la chronologie des salves ne rend pas compte de contractions propagées. Comme les distances interélectrodes sont de 2 cm, les séquences retenues concernent des salves dont la vitesse apparente de propagation est comprise entre 4 et 13 mm/sec. Deux aspects de l'organisation de la motricité sont étudiés : la propagation de l'activité EMG le long de l'isthme entre la JIA et la JUT et les rapports entre l'activité tubaire et l'activité utérine.

1. Organisation de la motricité dans l'isthme

A/ Propagation et non propagation

Lorsque chez les animaux témoins à J8, on considère les salves dans leur ensemble, indépendamment de leur durée, la majorité d'entr'elles

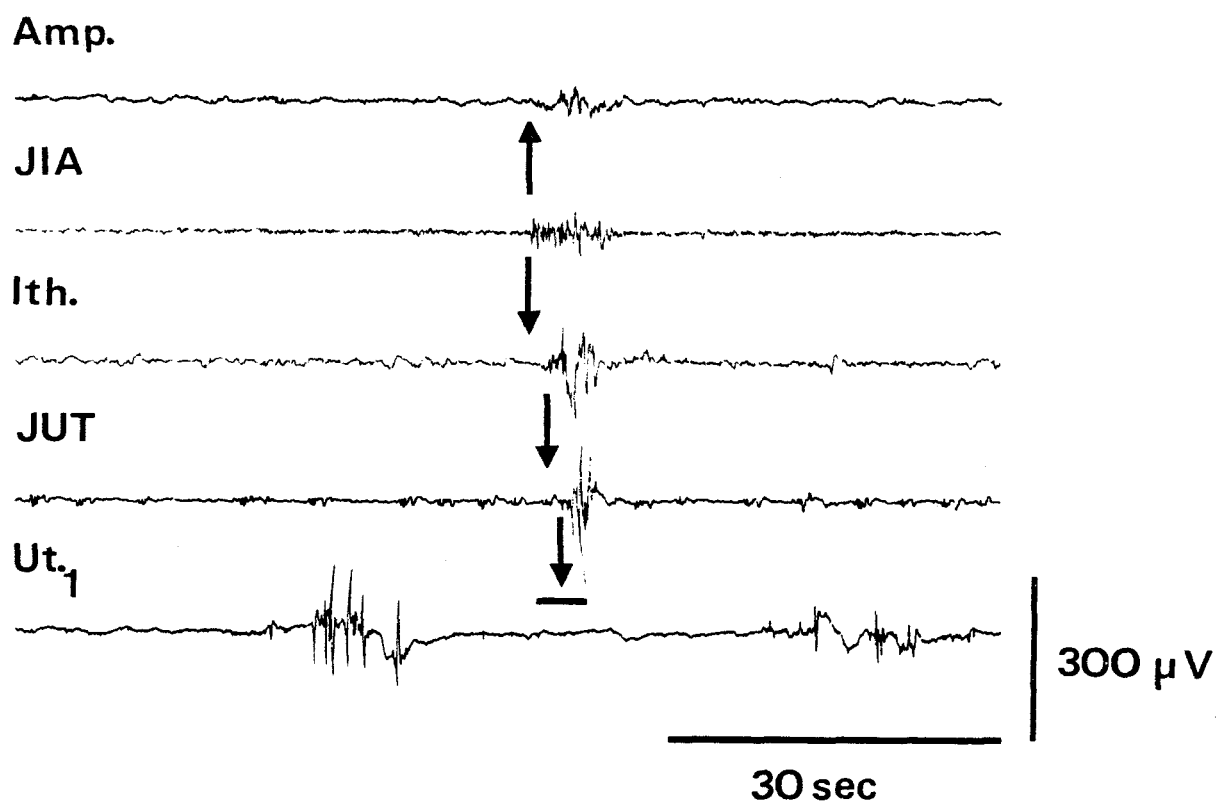


Fig. 13 : Propagation de l'activité électromyographique chez la lapine castrée, traitée par les oestrogènes. L'activité EMG apparaît d'abord à la jonction isthme-ampoule (JIA), puis dans l'ampoule (Amp.), l'isthme (Ith.) et à la jonction utéro-tubaire (JUT). Tout se passe comme si la contraction qui naît à la JIA se propageait à la fois dans le sens ascendant vers l'ampoule et dans le sens descendant vers la jonction utéro-tubaire. L'utérus (ut_1) extériorise une activité indépendante.

ne sont pas propagées. 37 pour cent des salves seulement apparaissent successivement sous 2 et plus de 2 électrodes, quel que soit le sens de leur propagation. Parmi elles, 60 pour cent apparaissent successivement sous deux électrodes, 25 pour cent sous 3 électrodes et 15 pour cent sous 4 électrodes. La progestérone ne modifie pas cette répartition. Les oestrogènes augmentent par contre le pourcentage des salves propagées (56 % vs 37 %), ainsi que la distance sur laquelle elles se propagent : 55 pour cent des salves sont recueillies successivement sous 3 et 4 électrodes contre 40 pour cent avant le traitement par l'oestradiol (tableau 8, fig. 13).

	Non propagées	Propagées	Sous	
T N = 6 n = 731	63,0	37,0	2 électrodes	60,0
			3 électrodes	25,0
			4 électrodes	15,0
OE N = 7 n = 602	44,0	56,0	2 électrodes	45,0
			3 électrodes	37,0
			4 électrodes	18,0
Pg N = 5 n = 483	62,0	38,0	2 électrodes	65,0
			3 électrodes	17,0
			4 électrodes	18,0

Tableau 8 : Pourcentages des salves non propagées et propagées.

T : Lapines castrées : les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J8 après l'ovariectomie.

OE : Lapines castrées, traitées par les oestrogènes. Les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J21 après l'ovariectomie.

Pg : Lapines castrées, traitées par la progestérone. Les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J34 après l'ovariectomie.

N : nombre de lapines utilisées

n : nombre de salves à partir desquelles sont calculés les pourcentages.

Les résultats sont différents, lorsqu'on ne prend en compte que les salves de longue durée du groupe III. 81 pour cent de ces salves se propagent sous deux et plus de 2 électrodes, et ce pourcentage est indépendant des conditions hormonales. Toutefois l'oestradiol et la progestérone augmentent la distance sur laquelle se propagent les salves de longue durée (tableau 9). L'effet est particulièrement net en ce qui concerne les oestrogènes : 44 pour cent des salves propagées de longue durée apparaissent successivement sous 4 électrodes après le traitement par l'oestradiol (fig. 14).

	Non propagées	Propagées	Sous	
T			2 électrodes	61,0
N = 6	19,0	81,0	3 électrodes	31,0
n = 16			4 électrodes	8,0
OE			2 électrodes	18,0
N = 7	21,0	79,0	3 électrodes	38,0
n = 57			4 électrodes	44,0
Pg			2 électrodes	35,0
N = 5	19,0	81,0	3 électrodes	35,0
n = 21			4 électrodes	30,0

Tableau 9 : Pourcentages des salves du groupe III non propagées et propagées.

- T : Lapines castrées : les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J8 après l'ovariectomie.
- OE : Lapines castrées, traitées par les oestrogènes. Les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J21 après l'ovariectomie.
- Pg : Lapines castrées, traitées par la progestérone. Les résultats sont obtenus à partir des enregistrements réalisés à J34 après l'ovariectomie.
- N = nombre de lapines utilisées
n = nombre de salves à partir desquelles sont calculés les pourcentages.

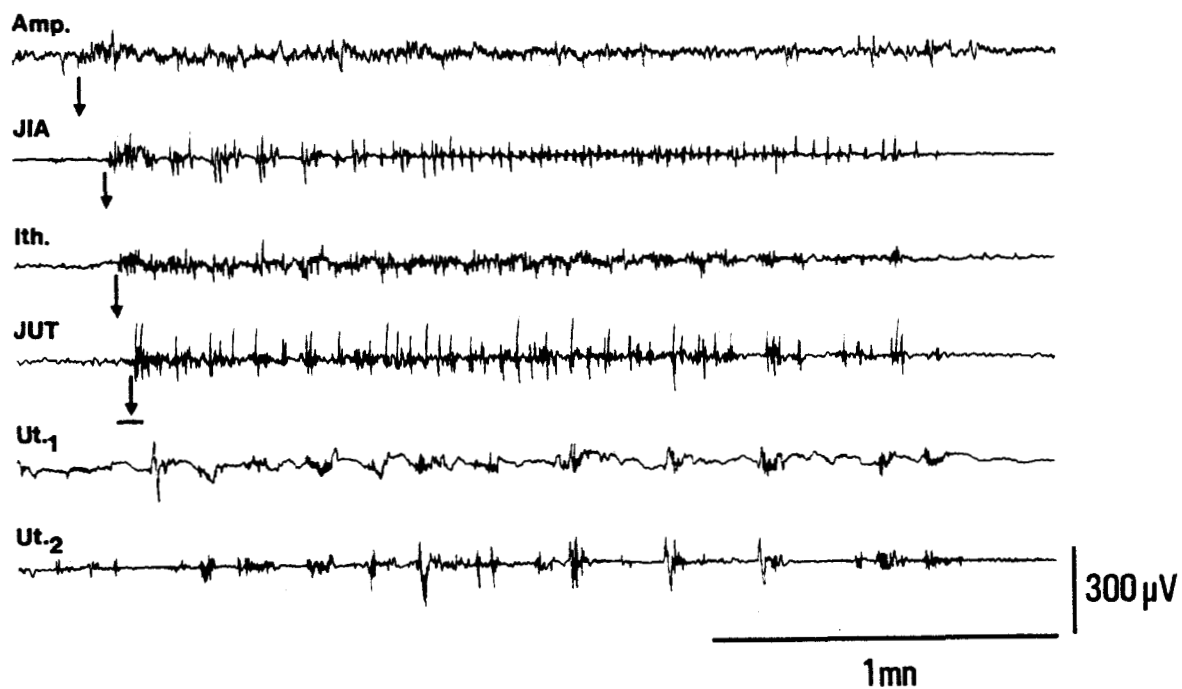


Fig. 14 : Propagation des salves de longue durée (groupe III) chez la lapine castrée, traitée par les oestrogènes. Ces salves sont recueillies successivement dans l'ampoule (Amp.), à la jonction isthme-ampoule (JIA), dans l'isthme (Ith.), à la jonction utéro-tubaire (JUT). L'utérus (ut₁ et ut₂) extériorise au contraire une activité de courtes salves rythmiques.



B/ Origine des salves et sens de propagation

Les séquences d'activité peuvent être classées, indépendamment de la distance sur laquelle les salves se propagent, en fonction de leur origine et du sens de leur propagation. L'analyse porte sur plus de la moitié des salves, toutes durées confondues, qui ont servi à établir les tableaux 8 et 9 et sur la totalité des salves propagées de longue durée (groupe III).

Si on considère les salves dans leur ensemble, elles sont recueillies en premier, pour la moitié d'entr'elles dans l'isthme médian, pour l'autre moitié aux extrémités de l'isthme, à la JIA ou à la JUT, quelles que soient les conditions hormonales. Lorsque l'activité naît d'abord à la JIA, elle se propage de façon descendante, dans 70 pour cent des cas chez les animaux témoins ou traités par la progestérone. Les oestrogènes modifient la propagation, puisque seulement 38 pour cent des salves naissant à la JIA sont descendantes, 35 pour cent sont ascendantes et 27 pour cent se propagent dans les deux sens. Les oestrogènes bouleversent donc la propagation des salves qui apparaissent en premier à la JIA. Par ailleurs, sous oestrogènes, la somme des pourcentages des salves recueillies en premier dans l'isthme médian et à la JUT (83 %) est supérieure à celle des pourcentages des salves recueillies en premier dans l'isthme médian et à la JIA (61 %). En d'autres termes, la partie proximale de l'oviducte apparaît comme la région privilégiée où naît l'activité EMG, lorsque l'oviducte est sous influence oestrogénique.

En ce qui concerne les salves de longue durée, 2/3 d'entr'elles sont d'abord recueillies dans l'isthme chez les femelles traitées par les oestrogènes ou par la progestérone, contre 1/4 avant tout traitement

chez les femelles ovariectomisées. Alors que les salves d'origine isthmique ne présentent pas de sens privilégié de propagation chez les femelles témoins et après traitement par la progestérone, on note que sous oestrogènes, 70 pour cent de ces salves se propagent dans les deux sens. Tout se passe comme si les oestrogènes réorganisaient l'activité tubaire, l'isthme devenant prépondérant dans la genèse des salves de longue durée se propageant à la fois vers la JIA et vers la JUT.

2. Relations utéro-tubaires

Deux types de relations sont observés. Une salve est recueillie sur l'extrémité de la corne utérine à 2 cm de la JUT, moins de 5 secondes après l'activation de la JUT. Tout se passe comme si la motricité isthmique avait induit l'activité utérine et que des contractions tubaires descendantes s'étaient propagées sur la corne, au-delà de la JUT (fig. 15 A). A l'inverse, des salves apparaissent à la JUT juste après l'activation de l'extrémité de la corne utérine, comme si les contractions utérines se propageaient de façon ascendante vers l'oviducte (fig. 15 B).

Lorsqu'on considère l'ensemble des salves indépendamment de leur durée, le pourcentage des salves descendantes franchissant la JUT vers l'utérus est nettement plus élevé que celui des salves ascendantes, propagées de l'utérus vers l'oviducte: de 11 vs 2 pour cent chez les témoins, il est de 27 vs 9 pour cent après traitement par les oestrogènes et de 11 vs 1 pour cent après traitement par la progestérone. On note aussi que les activités propagées sont plus nombreuses sous imprégnation oestrogénique, qu'elles soient ascendantes ou descendantes. Les salves

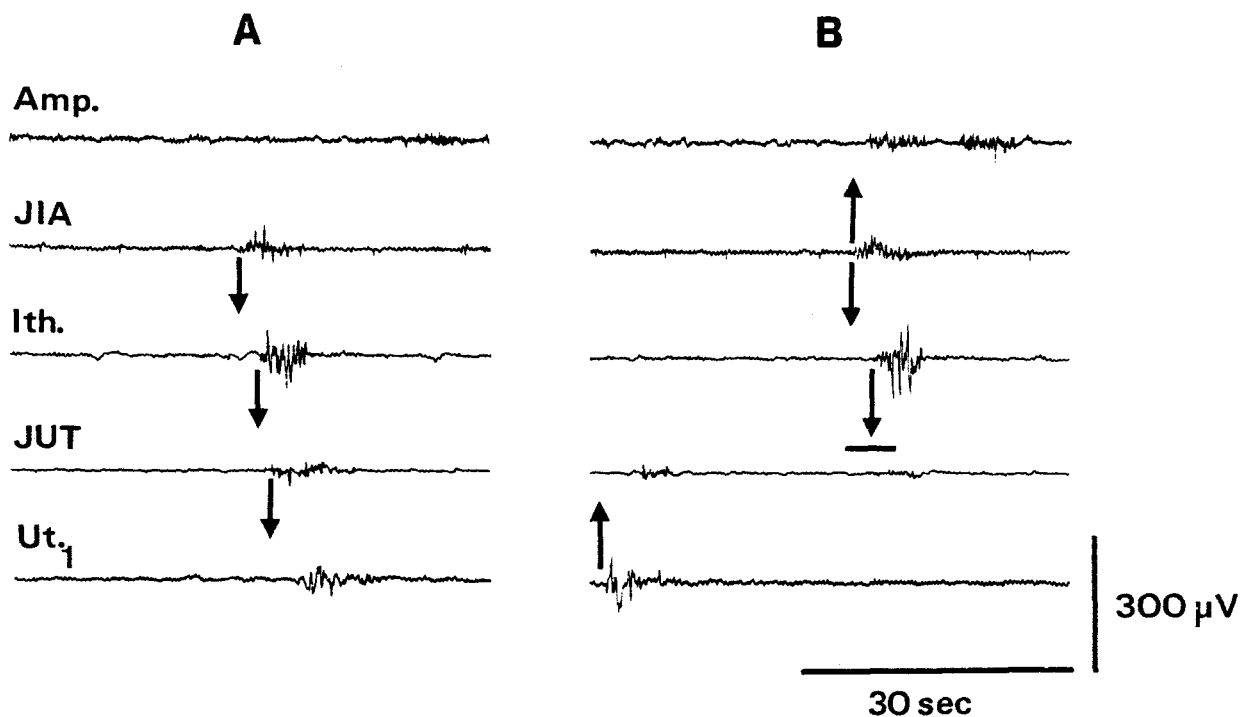


Figure 15 : Propagation de l'activité électromyographique chez la lapine castrée.

(A) On recueille successivement des salves de courte durée de la jonction isthme-ampoule (JIA) à l'extrémité de la corne utérine (ut_1). Tout se passe comme si la motricité de l'isthme (Ith.) avait induit une activité utérine, à 2 cm de la jonction utéro-tubaire (JUT).

(B) Une salve apparaît à la jonction utéro-tubaire (JUT), juste après l'activation de l'extrémité de la corne utérine (ut_1). La contraction de la corne s'est propagée jusqu'à la JUT. La salve qui naît à la jonction isthme-ampoule (JIA) est suivie d'une salve sur l'ampoule (Amp.) et sur l'isthme (Ith.). Tout se passe comme si la contraction de la JIA se propageait dans les deux sens.

ascendantes recueillies en premier sur l'utérus ne dépassent pas le niveau de la JUT chez les témoins. Par contre, 40 pour cent des salves ascendantes (10 sur 24) se propagent jusque dans l'isthme et à la JIA, lorsque les lapines sont sous influence oestrogénique ; les autres ne dépassent pas la JUT. Les salves descendantes qui apparaissent en premier à la JIA ou dans l'isthme médian et qui se propagent jusque dans l'utérus, sont relativement aussi nombreuses avant qu'après le traitement par les oestrogènes. Elles représentent environ 30 à 40 pour cent de ces salves descendantes, ce qui signifie que la majorité des salves descendantes (60 à 70 %) qui franchissent la JUT, naissent à ce niveau, que les lapines soient ou non traitées par les oestrogènes.

En ce qui concerne les salves de longue durée (groupe III), on note parfois que l'utérus extériorise une activité caractéristique de salves rythmiques, lorsqu'une salve tubaire de type III se propage de façon descendante jusqu'à la JUT. Nous ne recueillons cependant jamais d'activité utérine de longue durée, calquée sur celle recueillie dans l'oviducte (fig. 14). Il est probable que les salves du groupe III ne franchissent pas la JUT. Il est difficile d'affirmer qu'elles peuvent induire, chaque fois qu'elles atteignent la JUT, une activité utérine.

En conclusion, lorsqu'on considère les salves dans leur ensemble, indépendamment de leur durée, on note que la majorité d'entr'elles ne se propagent pas sur l'oviducte des lapines castrées. La progestérone reste sans effet. Par contre, les oestrogènes entraînent une augmentation du nombre de salves propagées et de leur distance de propagation. La partie proximale de l'oviducte apparaît sous cette condition hormonale comme la région privilégiée où naît l'activité EMG tubaire. Les salves de longue durée se propagent dans 80 pour cent des cas, quelles que

soient les conditions expérimentales ; les oestrogènes et la progestérone augmentent la distance sur laquelle ces salves se propagent. La plupart d'entr'elles apparaissent en premier dans l'isthme. Ce sont donc les salves de durée courte ou intermédiaire (I et II) qui sont surtout affectées par les oestrogènes. Dans toutes les conditions expérimentales, lorsque l'activité tubaire est propagée dans le sens descendant jusqu'à la JUT, elle stimule l'activité de l'extrémité de la corne utérine. L'inverse est plus rare : peu de salves utérines sont suivies d'une activation de la JUT. Les salves de longue durée n'induisent jamais une activité de salves longues sur l'utérus.

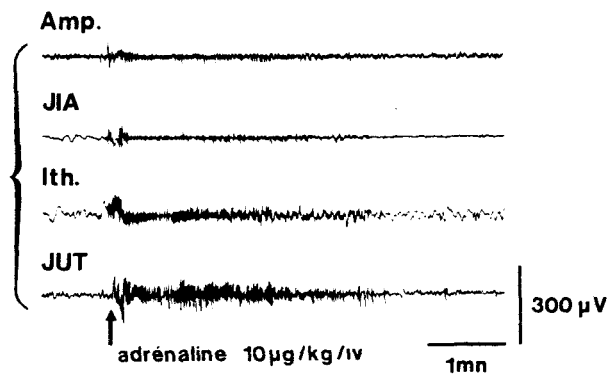
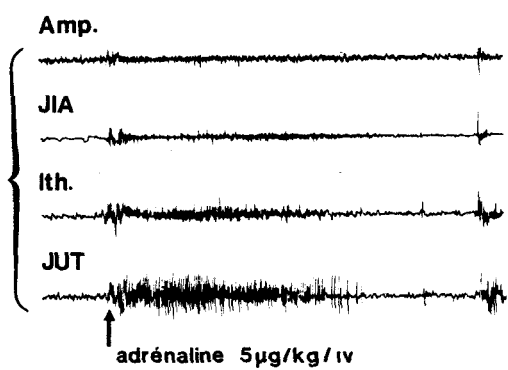
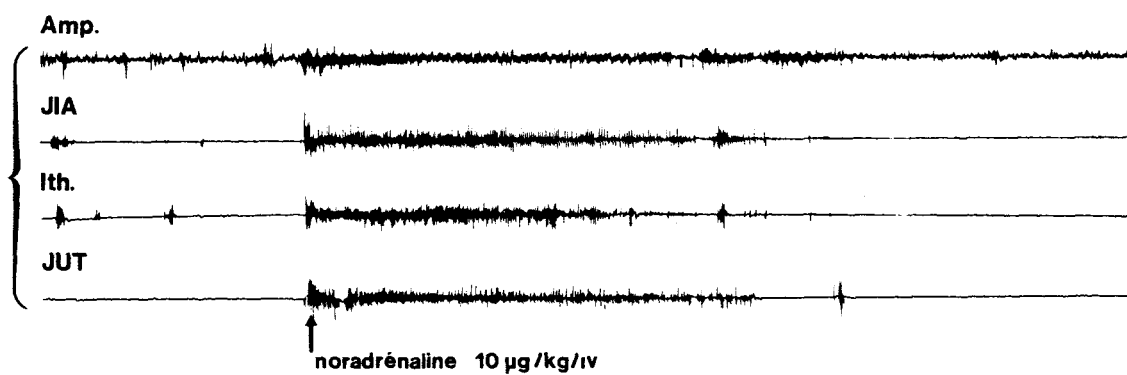
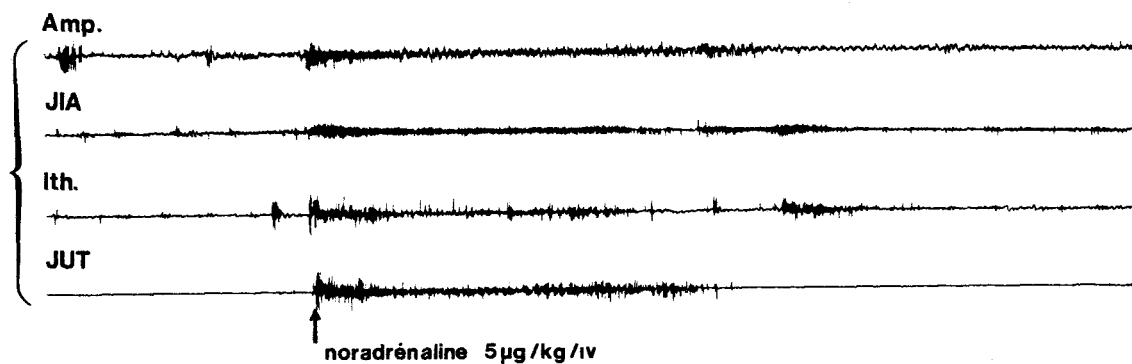
III - ACTION DES CATECHOLAMINES ET DES SUBSTANCES ADRENOBLOQUANTES SUR L'ACTIVITE ELECTROMYOGRAPHIQUE (EMG) DE L'OVIDUCTE

1. Effet des catécholamines

La noradrénaline entraîne toujours une activation de l'oviducte quel que soit l'état hormonal de l'animal. La réponse apparaît en moins de 5 secondes après le début de l'injection. Pour une même dose de noradrénaline (5 $\mu\text{g}/\text{kg}$), elle persiste pendant 1 à 7 minutes. Du fait de cette variabilité, les durées ne sont pas significativement différentes d'une région de l'oviducte à l'autre. Dans l'isthme et à la JUT, on recueille pendant 30 à 60 secondes un train de potentiels à la fréquence de 2 par seconde, suivi d'une série de salves de courte durée, au rythme d'une salve toutes les 10 secondes. La JIA et l'ampoule présentent plutôt une activation continue pendant plusieurs minutes (fig. 16). L'augmentation de la dose injectée de 5 à 10 $\mu\text{g}/\text{kg}$ n'apporte pas de changement significatif dans la durée, ni dans l'allure des réponses : on observe parfois à la JUT et sur l'isthme une augmentation de la durée du train de potentiels qui suit immédiatement l'injection. D'une façon générale, l'activité EMG recueillie à la JIA et dans l'isthme montre des potentiels d'amplitude plus grande, lorsque les lapines castrées sont traitées par les oestrogènes (200 μV vs 100 μV , $P \leq 0,05$). Par contre, l'amplitude des potentiels recueillis dans l'ampoule (50 μV) et à la JUT (250 μV), en réponse à la noradrénaline, n'apparaît pas modifiée par le traitement oestrogénique. Sous progestérone, les réponses à la noradrénaline sont constituées, à tous les niveaux de l'oviducte, par des trains de potentiels de durée variable, comprise entre 1 et 7 minutes (fig. 16).

Fig. 16 : Action de la noradrénaline et de l'adrénaline sur l'activité tubaire chez la lapine castrée, traitée par la progestérone.
Amp. : ampoule ; JIA : jonction isthme-ampoule ; Ith. : isthme ;
JUT : jonction utéro-tubaire.

Progestérone



L'adrénaline a un effet stimulant moins important que la noradrénaline, pour des doses identiques. La réponse se caractérise par des trains d'activité de durée variable de 25 à 360 secondes, dans les trois conditions expérimentales. On ne note aucune différence significative dans ces durées, en fonction du statut hormonal des animaux. L'amplitude des potentiels est, dans tous les cas, plus importante à la JUT et dans l'isthme que dans la partie distale de l'oviducte ($250 \mu\text{V}$ vs $50 \mu\text{V}$, $P \leq 0,05$) (fig. 16).

En conclusion, les catécholamines stimulent l'activité de l'oviducte. L'effet de l'adrénaline est moins important que celui de la noradrénaline. La partie proximale de l'oviducte apparaît plus sensible à l'adrénaline que sa partie distale.

2. Effets des adrénobloquants

Pour étudier l'effet des adrénobloquants, nous prenons comme valeur de référence, la moyenne des fréquences des salves pendant les 40 minutes qui précèdent l'injection ; cette moyenne exprimée en nombre de salves par 10 minutes est obtenue à partir de 7 animaux, dans chacune des trois conditions hormonales. On calcule ensuite la moyenne des fréquences, exprimée en nombre de salves par 10 minutes, au cours de chacune des périodes successives de 10 minutes, qui suivent l'injection. Le test du χ^2 de K. PEARSON permet de définir si ces fréquences sont significativement différentes de la fréquence initiale de référence, et de déterminer la durée de l'effet de la substance pour un lot d'animaux.

La phentolamine, injectée à la dose de 0,3 mg/kg, déprime l'activité EMG à tous les niveaux de l'oviducte dans les trois conditions expérimentales (fig. 17). Chez les lapines castrées et chez les lapines castrées traitées par la progestérone, l'activité n'est pas toujours supprimée. La fréquence des salves diminue d'une façon significative immédiatement après l'injection ; elle se rétablit progressivement et reste inférieure à la fréquence de référence pendant 70 minutes chez les premières et 80 minutes chez les secondes. L'effet de la phentolamine est plus marqué, lorsque les lapines castrées sont traitées par les oestrogènes (fig. 17) : l'activité EMG disparaît chez tous les animaux et on ne recueille à nouveau des salves de faible fréquence (0,6 à 1 par 10 mn), que 40 à 50 mn après l'injection. La fréquence des salves retrouve son niveau initial 120 minutes après l'injection, nettement plus tardivement que dans les deux autres conditions expérimentales. Dans tous les cas, l'activité EMG de l'utérus n'est pas perturbée par la phentolamine.

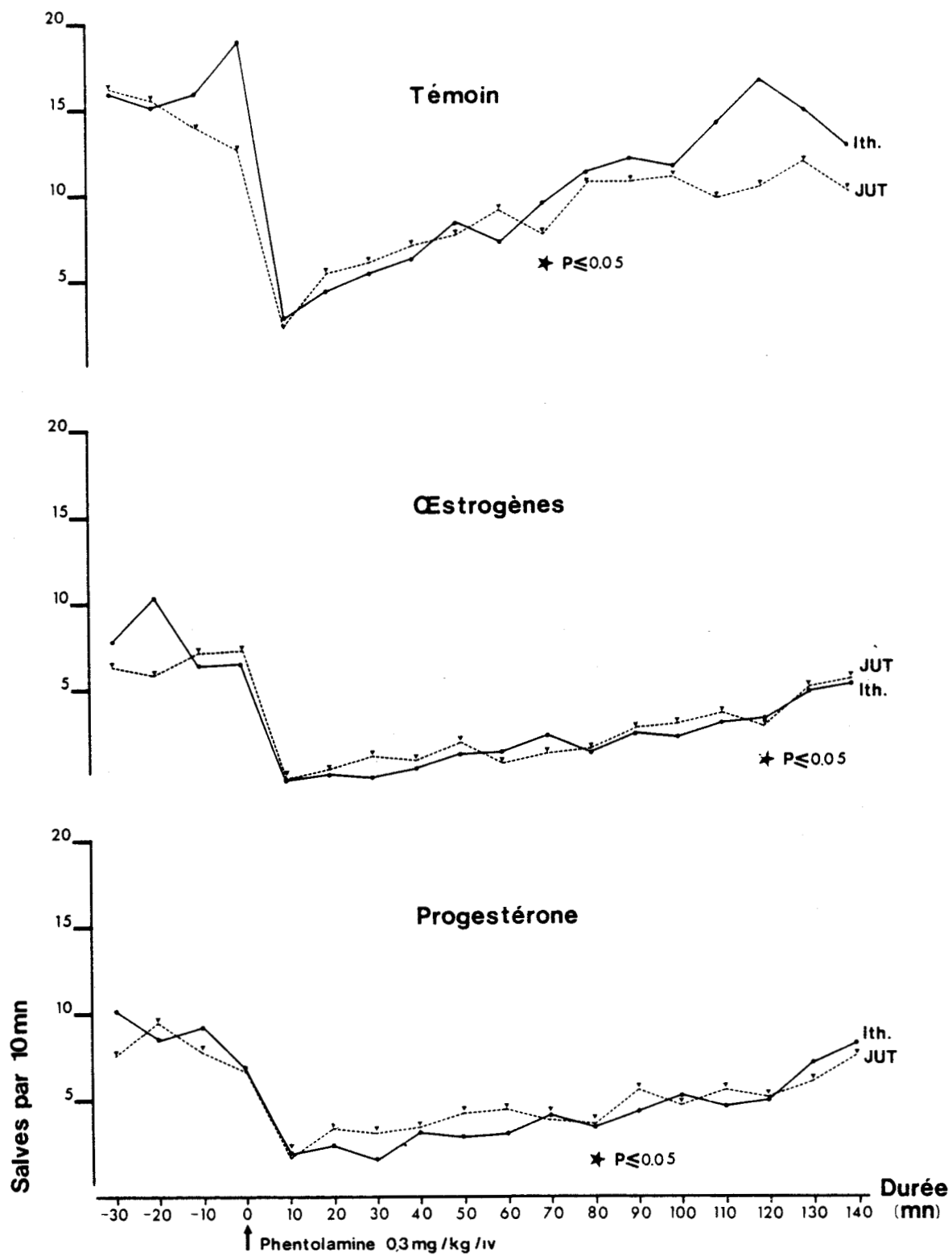
A l'inverse des α bloquants, le propranol est sans effet sur l'activité EMG tubaire. La fréquence des salves n'est pas modifiée tout au long des 140 minutes d'enregistrement qui ont suivi l'injection, quels que soient les niveaux de l'oviducte et les conditions hormonales des animaux.

En conclusion, nous retiendrons que la phentolamine déprime l'activité électrique de toutes les régions de l'oviducte, son effet est le plus marqué sous imprégnation oestrogénique.

Fig. 17 : Action de la phentolamine sur l'activité électromyographique tubaire, chez les lapines dans les trois conditions expérimentales.

Ith : isthme ; JUT : jonction utéro-tubaire.

Graphiques réalisés à partir des résultats obtenus sur 7 animaux.



IV - INFLUENCE DE L'OVULATION PROVOQUEE SUR L'ACTIVITE EMG DE L'OVIDUCTE

Les résultats précédents sont obtenus sur des lapines castrées, puis traitées par les oestrogènes ou la progestérone. Malgré une grande variabilité individuelle des paramètres de l'activité électromyographique, nous avons montré que les oestrogènes ne modifient pas l'activité globale de l'oviducte ; ils entraînent son réaménagement par une nouvelle distribution des salves de durée intermédiaire et de longue durée, ainsi qu'une diminution de la durée de ces dernières. Sous progestérone, l'activité n'est pas significativement différente de celle des témoins castrés.

Une approche physiologique nous a semblé utile pour estimer l'influence des stéroïdes sexuels endogènes sur la motricité tubaire. Nous comparons l'activité EMG des différentes parties de l'oviducte chez des lapines, avant et après un stimulus ovulatoire constitué par l'injection de gonadotrophine chorionique (hCG). L'activité étant toujours constituée par des salves de durée comprise entre une seconde et plusieurs minutes (fig. 18), nous avons utilisé les mêmes analyses que précédemment : une analyse globale et une analyse par groupe de salves.

1. Caractéristiques de l'activité globale

Les moyennes des fréquences de salves et des index électromyographiques sont calculées, pour chaque région de l'oviducte, à partir des résultats obtenus à la JIA chez 6 lapines, dans l'isthme chez 8 lapines et à la JUT chez 10 lapines. On a systématiquement

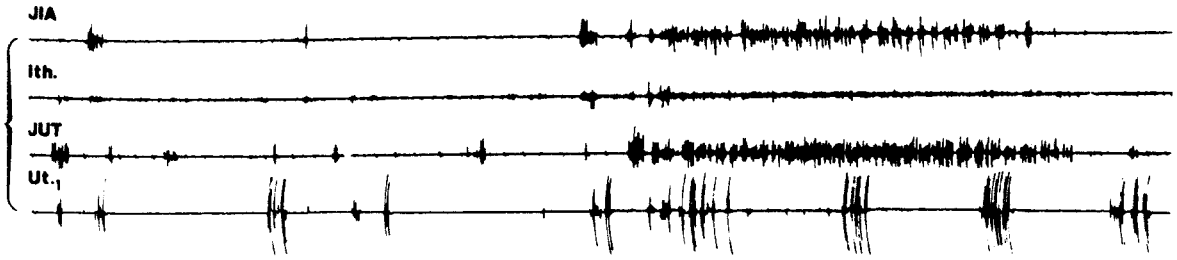
Fig. 18 : Enregistrement de l'activité électromyographique de l'oviducte chez la lapine avant (-24 heures) et après (+24, +48, +72 heures) l'injection d'hCG. L'utérus extériorise une activité indépendante de celle de l'oviducte.

JIA : jonction isthme-ampoule ; Ith : isthme ;

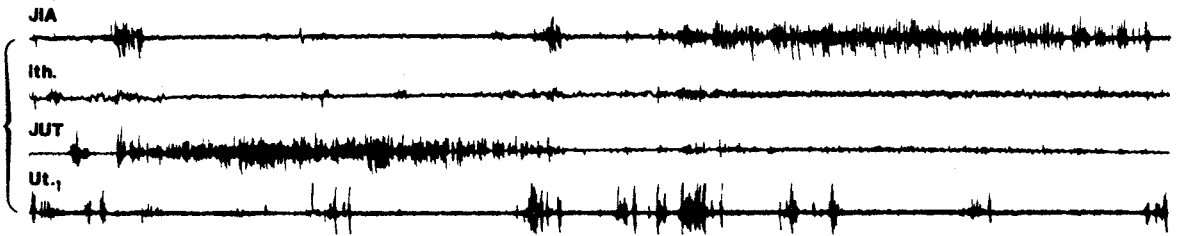
JUT : jonction utéro-tubaire ; Ut₁ : utérus.



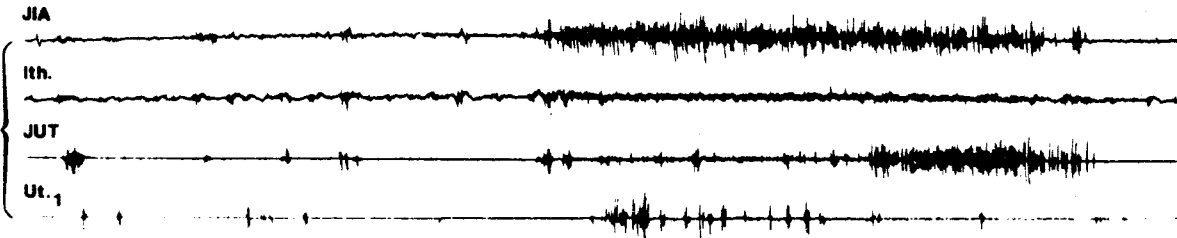
- 24



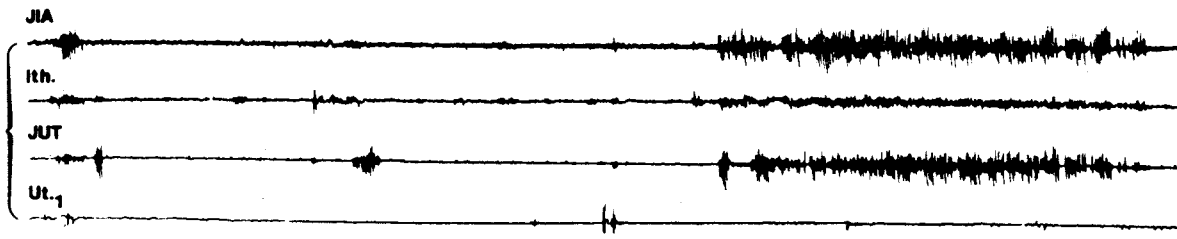
+ 24



+ 48



+ 72



1mm | 300µV



éliminé de l'analyse les tracés dont l'activité était perturbée par des artefacts, ce qui explique que le nombre d'observations, pour un niveau donné de l'oviducte n'est pas toujours égal à 10. Les tracés recueillis à la JIA chez 4 lapines et dans l'isthme chez 2 lapines ont été écartés. Ces moyennes ne doivent pas masquer la grande variabilité des valeurs individuelles, déjà observée chez les lapines castrées, traitées ou non par les stéroïdes sexuels.

Avant l'injection d'hCG, l'oviducte présente un profil moteur semblable à celui observé chez la lapine castrée : la partie proximale de l'isthme est plus active que sa partie distale. L'index électromyographique (IM), significativement plus élevé ($P < 0,05$) à la JUT ($26,7 \pm 10,4$ %) qu'à la JIA ($18,0 \pm 6,1$ %), s'explique en partie par la plus grande fréquence des événements électriques, $42,3 \pm 31,6$ salves par heure à la JUT contre $12,3 \pm 7,1$ à la JIA.

Dès 24 heures après le stimulus ovulatoire, les deux paramètres n'évoluent pas de la même façon dans l'isthme et aux jonctions (tableau 10). L'injection d'hCG ne modifie ni l'index électromyographique

	IM (%)	FRÉQUENCE (SALVES/H)
JIA	(-)	(-)
ISTHME	(=)	(=)
JUT	(-)	(=)

Tableau 10 : Evolution des paramètres globaux, index électromyographique (IM) et fréquence de salves, de + 24 heures à + 72 heures après le stimulus ovulatoire (-) : diminution ; (=) : sans modifications.

JIA : jonction isthme-ampoule ; JUT : jonction utéro-tubaire.

(IM) (environ 24 %), ni la fréquence des salves (13 à 18 salves/h) dans l'isthme mais l'index de l'isthme est significativement plus élevé que celui de la JIA à + 24 heures (26 vs 21, $P \leq 0,05$). L'index électromyographique des deux jonctions est significativement diminué à + 72 heures par rapport à + 24 heures ; il passe de 21,5 à 11,9 pour cent à la JIA ($P \leq 0,05$), de 28,0 à 19,2 pour cent à la JUT ($P \leq 0,05$, fig. 19). La fréquence des salves varie comme l'index électromyographique à la JIA. A la JUT, elle a déjà diminué à + 24 heures ($19,8 \pm 9,5$ vs $42,3 \pm 31,6$ salves/h, $P \leq 0,05$) par rapport à la situation témoin et la fréquence atteinte à + 24 heures ne varie plus jusqu'à + 72 heures (fig. 19).

2. Caractéristiques des groupes de salves

Le stimulus ovulatoire n'entraîne aucune modification significative de l'activité des salves courtes (groupe I), ni à la JIA, ni dans l'isthme. L'index électromyographique, la fréquence horaire et la durée de ces salves ne varient pas dans ces deux régions, au cours des 72 heures qui suivent l'injection d'hCG. Ces paramètres, respectivement 41,6 pour cent, 10 salves par heure et 5,0 secondes, sont remarquablement constants dans l'isthme. Par contre, l'index électromyographique et la fréquence des salves sont diminués à la JUT de 2,3 à 1,1 pour cent et de 23,6 à 8,2 salves par heure ($P \leq 0,05$) dès + 48 heures après l'injection d'hCG. La durée de ces salves n'est pas modifiée (4,5 sec). Le même phénomène est observé pour les salves de durée intermédiaire (groupe II). Leur index électromyographique et leur fréquence diminuent seulement à la JUT, de 4,2 à 1,2 pour

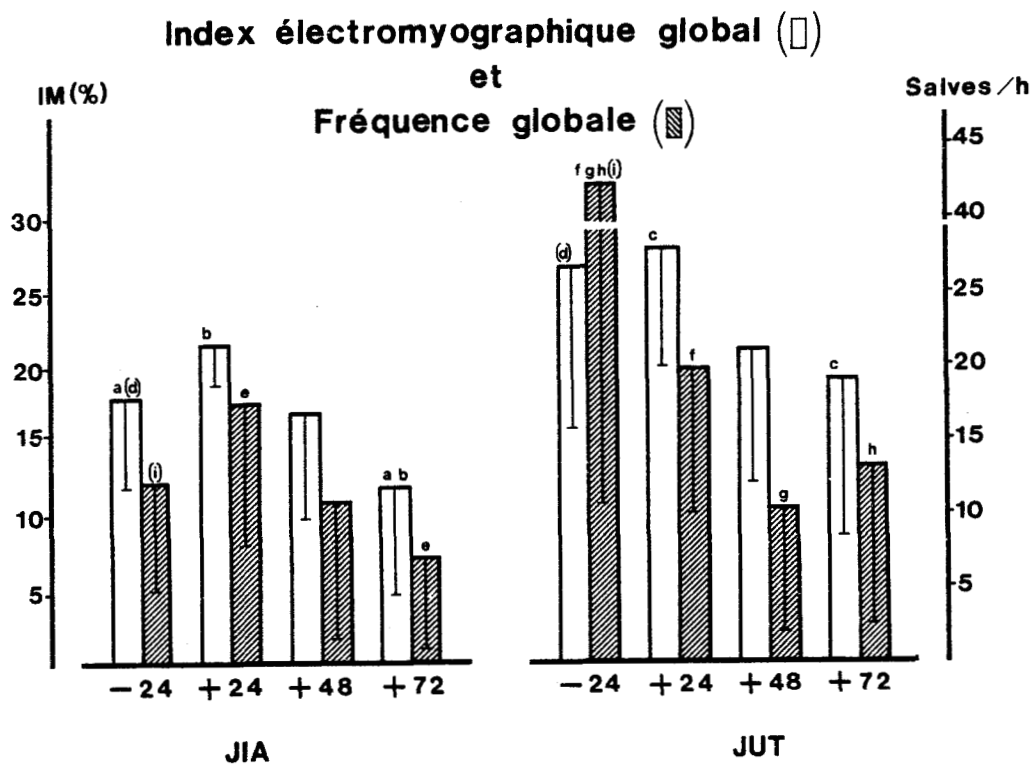


Fig. 19 : Histogramme des paramètres globaux (IM et fréquence) obtenus avant (- 24 heures) et après (+ 24, + 48, + 72 heures) l'injection d'hCG.

JIA : jonction isthme-ampoule ; JUT : jonction utéro-tubaire.

- a : différence significative à 0,05 entre - 24/ + 72
- b : différence significative à 0,05 entre + 24/ + 72
- c : différence significative à 0,05 entre + 24/ + 72
- (d) : différence significative à 0,05 entre JIA/JUT
- e : différence significative à 0,05 entre + 24/ + 72
- f : différence significative à 0,05 entre - 24/ + 24
- g : différence significative à 0,05 entre - 24/ + 48
- h : différence significative à 0,05 entre - 24/ + 72
- (i) : différence significative à 0,05 entre JIA/JUT.



cent dès + 24 heures ($P \leq 0,05$) et de 6,6 à 1,8 salves par heure dès + 48 heures ($P \leq 0,05$) après le stimulus ovulatoire. Leur durée, en moyenne de 20 secondes, reste constante. On note également qu'à + 48 heures, l'activité des salves du groupe II est significativement plus importante ($P \leq 0,05$) dans l'isthme qu'à la JUT (3,1 vs 0,2 % et 4,6 vs 0,4 salves/h).

A la différence de ce qu'on observe pour les salves des groupes I et II, l'activité de longues salves (groupe III) présente des modifications significatives dans toutes les régions de l'oviducte, de la JIA à la JUT. A chaque niveau, au moins deux des trois paramètres, index électromyographique, fréquence et intervalles des salves varient dès + 24 heures après l'injection d'hCG. Seule la durée des salves n'est pas affectée à quelque niveau que ce soit ; elle est même remarquablement constante à la JUT, de 3,2 à 3,3 minutes. A la JIA, l'activité de longues salves est augmentée par rapport à la période précédant le stimulus ovulatoire : les intervalles entre salves sont significativement diminués mais l'augmentation concomitante de leur fréquence n'est pas significative. L'index électromyographique (IM_1) à + 72 heures (10,7 %) est nettement plus faible qu'à + 24 heures (18,3 %, $P \leq 0,05$). Cette diminution tardive de l'activité des salves longues résulte de l'augmentation de leurs intervalles, observée de + 24 à + 72 heures. A la JUT, l'augmentation à + 24 heures est moins nette qu'à la JIA, mais la diminution de + 24 à + 72 heures est significative. L'index électromyographique (IM_1) passe pendant cette période de 25,1 pour cent à 16,9 pour cent ($P \leq 0,05$) (fig. 20). Cette chute de l'index s'explique non seulement par l'augmentation des intervalles, mais aussi par la diminution concomitante et significative de la fréquence des salves

Fig. 20 : Histogramme des différents paramètres des salves de longue durée (groupe III), avant (- 24 heures) et après (+ 24, + 48, + 72 heures) l'injection d'hCG.

JIA : jonction isthme-ampoule ; JUT : jonction utéro-tubaire.

a : différence significative à 0,05 entre + 24/ + 72

b : différence significative à 0,05 entre + 24/ + 72

c : différence significative à 0,05 entre - 24/ + 24

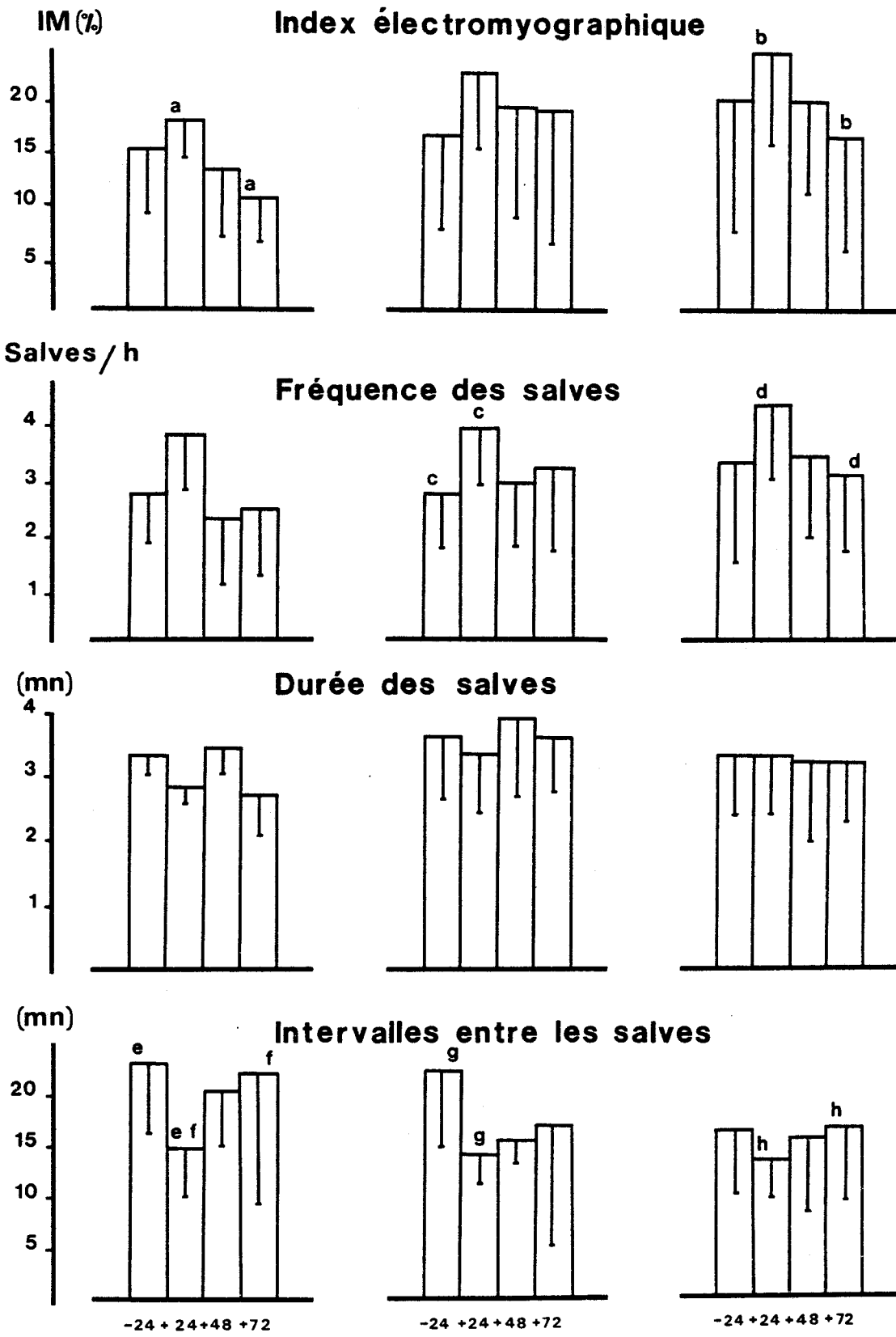
d : différence significative à 0,05 entre + 24/ + 72

e : différence significative à 0,05 entre - 24/ + 24

f : différence significative à 0,05 entre + 24/ + 72

g : différence significative à 0,05 entre - 24/ + 24

h : différence significative à 0,05 entre + 24/ + 72



Enfin dans l'isthme médian, on note une augmentation significative de l'activité des salves longues à + 24 heures par rapport à la période précédant le stimulus ovulatoire : l'augmentation de la fréquence des salves est associée à la diminution de leurs intervalles. Par contre, l'isthme est la région qui apparaît la moins affectée au-delà de + 24 h après le stimulus ovulatoire.

En conclusion, l'activité de salves de longue durée (groupe III) augmente à tous les niveaux, mais surtout dans l'isthme médian, 24 heures après l'injection d'hCG. Puis le stimulus ovulatoire entraîne une chute de cette activité à la JIA et à la JUT au-delà de + 24 heures, chute qui devient significative à + 72 heures. La diminution à ces deux niveaux est due essentiellement à l'augmentation des intervalles qui séparent les salves de longue durée et/ou à la diminution de leur fréquence. Les activités de salves courtes (groupe I) et intermédiaires (groupe II) ne sont pas modifiées par le stimulus ovulatoire ni à la JIA ni dans l'isthme médian. A la JUT, la diminution de ces deux types d'activités est observée à partir de + 24 heures ; elle ne constitue qu'une faible part de la diminution de l'index électromyographique global à cette même date, compte tenu du fait que les salves courtes et intermédiaires ne représentent que 10 pour cent de l'activité globale.

CHAPITRE IV

DISCUSSION

DISCUSSION

I - MOTRICITE TUBAIRE ET METHODES D'ENREGISTREMENTS

Dans nos expériences, la motricité tubaire est appréciée par les modifications de l'activité électromyographique recueillie à différents niveaux de l'oviducte, chez la lapine éveillée. Nous avons utilisé la technique classique de l'enregistrement bipolaire par des fils implantés à demeure dans la paroi musculaire de l'organe (RUCKEBUSCH, 1975 ; RUCKEBUSCH et BAYARD, 1975). Quelles que soient les conditions hormonales auxquelles les lapines sont soumises, l'activité EMG que nous avons observée est toujours constituée par des salves de durée comprise entre une seconde et plusieurs minutes. L'activité EMG recueillie in vitro sur la couche circulaire par des électrodes de succion est au contraire composée de salves de durée généralement inférieure à 5 secondes (TALO et BRUNDIN, 1970 ; BRUNDIN et TALO, 1972 ; SACHY et ROUSSEAU, 1982). Ces salves correspondent à des variations de la pression intratubaire, dont la durée moyenne est de 6 à 16 secondes selon les conditions hormonales et les débits de perfusion (BRUNDIN et TALO, 1972 ; SACHY, 1980). Les salves et les pics de pression n'excèdent jamais plusieurs dizaines de secondes (SACHY, 1980). Seules sont donc recueillies in vitro selon notre terminologie les salves du groupe I et quelques salves sporadiques du groupe II. Les salves de longue durée du groupe III font par contre totalement défaut, alors qu'elles dominent dans les enregistrements in vivo. On peut penser d'après les résultats in vitro que la couche circulaire extériorise une activité uniquement constituée

par des salves de courte durée. Les salves de longue durée recueillies par des électrodes bipolaires chez la lapine éveillée caractériseraient l'activité de la couche longitudinale. Effectivement, GONZALES de VARGAS, TALO et HODGSON (1976) recueillent in vivo des salves de 1,5 à 3,5 minutes de durée sur les bandelettes longitudinales, salves qui coïncident avec des augmentations toniques de la pression intratubaire. Cependant, in vitro sur l'oviducte intact, SACHY (1980) n'observe jamais de telles salves, lorsque les électrodes de succion sont posées directement sur les structures longitudinales. Nous enregistrons par ailleurs de longues salves sur l'ampoule chez la lapine éveillée, alors qu'à cet endroit, la musculature longitudinale est peu développée (HAFEZ et BLACK, 1969). Il est donc peu probable que l'absence in vitro des salves du groupe III résulte de l'ablation ou de la suppression de la couche longitudinale par la dissection. On peut supposer qu'elle est plutôt due au fait que l'oviducte est totalement isolé de l'organisme dans les expériences in vitro. Les salves de longue durée sont en effet recueillies chaque fois que l'oviducte reste anatomiquement en place, chez l'animal anesthésié (NISHIMURA, NAKAJIMA et HAYASHI, 1969) ou éveillé (RUCKEBUSCH, 1975). Elles correspondent vraisemblablement aux brusques augmentations de la pression intratubaire (COUTINHO, 1971 ; MATTOS et COUTINHO, 1971), ou de la tension musculaire directement mesurée sur la paroi (FREDERICKS et ANDERSON, 1980), augmentations qui durent plusieurs minutes et qui sont toujours observées dans les conditions chroniques, chez la Lapine et la Femme. RUCKEBUSCH (1975) montre en outre chez la lapine éveillée en phase préovulatoire que l'activité EMG de l'ampoule et de l'isthme, essentiellement composée de salves de 1,6

à 3,5 minutes de durée, est fortement déprimée lorsque l'oviducte est séparé chirurgicalement de l'utérus. On sait que l'oviducte, et plus spécialement l'isthme, est innervé par un système de neurones adrénérgiques à axone court (OWMAN et SJÖBERG, 1966 ; OWMAN et SJÖBERG, 1967 ; SJÖBERG, 1967), dont les corps cellulaires sont dans le ganglion de FRANKENHÄUSER situé à l'extérieur de l'oviducte, dans l'angle délimité par la vessie, le vagin et l'uretère. Comme la séparation de l'oviducte de son environnement anatomique, *in vitro* ou *in situ*, entraîne sa dénervation plus ou moins complète, l'absence des longues salves traduirait que ce type d'activité est principalement sous la dépendance de cette innervation particulière au tractus génital. Il est remarquable qu'une seule injection de noradrénaline (RUCKEBUSCH, 1975) entraîne l'apparition immédiate d'une salve de plusieurs minutes de durée, identique à celles du groupe III.

L'importance de l'intégrité de l'oviducte et de ses relations anatomo-fonctionnelles est encore attestée par les observations concernant la fréquence des salves. Dans nos expériences, les salves apparaissent dans l'isthme à la fréquence moyenne de 47,6 par heure, chez les lapines éveillées, castrées et traitées par les oestrogènes. Dans les mêmes conditions d'imprégnation oestrogénique, *in vitro*, la fréquence isthmique atteint 210 salves par heure, lorsque les enregistrements sont effectués directement sur la couche circulaire de l'oviducte disséqué (BRUNDIN et TALO, 1972 ; SACHY et ROUSSEAU, 1982). Elle n'est que de 84 salves par heure, lorsque l'activité de la couche circulaire est recueillie sur l'oviducte intact pourvue de sa musculature longitudinale (SACHY, 1980 ; SACHY et ROUSSEAU, 1982). Le fait d'isoler l'oviducte, voire même sa seule couche circulaire,

entraîne apparemment la levée d'une inhibition de la motricité isthmique. On peut penser que celle-ci est soumise à un frein permanent d'origine nerveuse. L'innervation noradrénergique classique, dont les effets sont moteurs, ne peut pas jouer ce rôle. Des études récentes d'immunohistofluorescence montrent que la musculature de l'isthme est la région la plus riche en terminaisons nerveuses contenant du vasoactive intestinal peptide ou VIP (ALM et al., 1977 ; LARSSON et al., 1977 ; ALM et al., 1980). Les dosages radioimmunologiques de VIP révèlent une concentration plus importante de ce peptide dans l'isthme que dans l'ampoule (HELM et al., 1981). Or la musculature de l'oviducte est sensible à l'action du VIP qui entraîne son relâchement (MURCOTT et CARPENTER, 1977 ; LINDBLOM, LJUNG et HAMBERGER, 1979). L'exérèse de l'oviducte dans les expériences *in vitro* pourrait déconnecter celui-ci d'une innervation inhibitrice de type VIPergique et cette séparation expliquerait l'augmentation de la fréquence des salves observées *in vitro*. Il est vraisemblable que la dissection même de l'oviducte par l'ablation de ses structures longitudinales détruit aussi un système ganglionnaire inhibiteur intrinsèque puisque *in vitro*, la fréquence des salves recueillies sur la couche circulaire est plus élevée sur l'oviducte disséqué que sur l'oviducte intact (SACHY, 1980). Des cellules nerveuses ganglionnaires sont en effet observées dans le tissu conjonctif localisé entre le muscle longitudinal péritonéal (bandelettes longitudinales) et la couche circulaire de l'oviducte (BLACK, CAREY et STRZEMIENSKI, 1980). Elles sont en plus grand nombre dans l'isthme que dans l'ampoule. Elles ne sont pas acétylcholinestérase-positives et ne montrent pas de fluorescence caractéristique,

lorsqu'elles sont traitées par la technique de FALCK (1962) pour la mise en évidence de la noradrénaline.

La comparaison des résultats obtenus *in vitro* et *in vivo* est donc pleine d'enseignements. L'absence des salves de longue durée dans les conditions *in vitro*, leur induction *in vivo* par la noradrénaline, l'activité plus faible recueillie sur l'oviducte intact *in situ* soulèvent l'hypothèse d'une influence non négligeable du système nerveux sur la motricité tubaire. Les différences observées dans les deux conditions montrent également qu'il faut abandonner l'étude *in vitro* de la motricité, lorsqu'on veut établir des corrélations entre la motricité et le rôle physiologique de l'oviducte, comme ont tenté de le faire HODGSON et TALO (1978).

II - MOTRICITE TUBAIRE ET HORMONES SEXUELLES

Globalement, l'activité EMG de l'oviducte n'est pas modifiée par le traitement par les oestrogènes. Toutefois, cette activité n'est pas homogène et l'on doit prendre en considération les différents types de salves qui la composent. L'oestradiol n'a pas d'effet sur la fréquence ni sur la durée des salves de courte durée. Il augmente le pourcentage de salves courtes propagées et la distance sur laquelle elles se propagent. Ces résultats électrophysiologiques sont en accord avec ceux obtenus, tant sur la couche circulaire que sur le muscle longitudinal, dans les expériences *in vitro* où seules des salves de courte durée sont recueillies (BRUNDIN et TALO, 1972 ; MEIRI, MEIRI et MARSHALL,

1978 ; SACHY et ROUSSEAU, 1982). De même, l'oestradiol ne modifie ni la durée, ni la fréquence des contractions contemporaines de ces salves. L'amplitude de ces contractions est seulement augmentée (SACHY, 1980), ce qui s'explique par le fait que les oestrogènes assurent la synchronisation des activités élémentaires des fibres musculaires et favorisent la conduction musculo-musculaire de l'activité électrique. L'oestradiol augmente par contre la fréquence des salves de durée intermédiaire (groupe II), diminue la durée des salves longues (groupe III) qui sont séparées par des intervalles plus courts. L'imprégnation oestrogénique n'a aucune incidence sur la propagation de ces longues salves dont 80 pour cent sont propagées, quelles que soient les conditions hormonales. La progestérone, administrée après le traitement par l'oestradiol, ramène les activités qui ont subi des modifications, au niveau de celles observées chez les animaux castrés témoins. Nous retiendrons seulement que sous progestérone, les salves de longue durée se propagent en général aussi loin que sous imprégnation oestrogénique.

La comparaison de ces résultats avec ceux de la littérature est difficile car la majorité des travaux, réalisés dans les conditions *in vitro*, ignorent totalement l'activité de longues salves. Utilisant trois groupes de lapines dans des conditions hormonales proches des nôtres, TAKEDA et DOTEUCHI (1975) concluent qu'il n'existe presque pas de différences entre les trois groupes, si ce n'est une plus grande régularité des contractions de la couche circulaire observée chez les lapines sous oestrogènes. La couche circulaire de l'oviducte prélevée chez la Femme présente des contractions dont la fréquence augmente pendant la phase folliculaire jusqu'à un maximum autour de l'ovulation ;

la fréquence retourne à un niveau plus faible au cours de la phase lutéale (HELM et al., 1982). D'une façon générale, il est admis tant chez les primates que chez les animaux de laboratoire que la motricité tubaire est influencée par les hormones sexuelles, l'oestradiol étant associé à une augmentation de la motricité, alors que la progestérone semble avoir un effet inhibiteur (SPILMAN et HARPER, 1974 ; BORDA et al., 1975 ; RUCKEBUSCH et BAYARD, 1975 ; GIMENO et al., 1976). Nous ne pouvons pas être aussi catégorique au vu de nos résultats. Au sein d'une activité EMG globale qui n'est pas modifiée par rapport à l'activité témoin, nous pouvons dégager, en première analyse, deux types de motricité dont la réponse vis à vis de l'oestradiol est différente. Il existe des salves de plusieurs minutes de durée qui affectent tout l'oviducte, dont la durée et le rythme dépendent des oestrogènes. En dehors de ces périodes apparaissent de brèves salves plus fréquentes, identiques à celles observées in vitro, dont le rythme et la durée sont indépendants des oestrogènes, mais dont la propagation est déterminée par ceux-ci. Les oestrogènes renforcent l'amplitude des contractions, favorisent la propagation des salves de courte durée, accentuent le rythme des longues salves. On ne peut pas attribuer à la progestérone l'effet inhibiteur dont parlent certains auteurs. L'activité recueillie sous progestérone chez les lapines prétraitées par les oestrogènes est en effet identique à celle observée dans la situation témoin chez les lapines castrées.

La découverte des neurones adrénérgiques à axone court dont la charge en noradrénaline dépend de l'imprégnation hormonale (OWMAN et SJÖBERG, 1967 ; SJÖBERG, 1967 ; MOAWAD et al., 1977 ; SJÖBERG et al., 1977 ; MEIRI, MEIRI et MARSHALL, 1978 ; THORBERT et al., 1979 ;

MARSHALL, 1981 ; HELM et al., 1982), nous orientent vers le concept d'une double action des hormones sexuelles sur la motricité tubaire. On peut avancer les hypothèses suivantes en ce qui concerne l'influence des oestrogènes. L'oestradiol, en remaniant les contacts cellulaires, en synchronisant les activités élémentaires, favoriserait la propagation des salves de courte durée. La propagation des salves de longue durée dépendrait plus d'une programmation des neurones périphériques que d'une restructuration, puisqu'elle est indépendante de l'imprégnation hormonale. Par contre, le rythme de leur apparition serait fonction de la nature de l'hormone agissant sur le réseau neuronique responsable.

III - MOTRICITE TUBAIRE ET CATECHOLAMINES

Les catécholamines entraînent dans toutes les parties de l'oviducte une activation de l'électromyogramme, qui dure plusieurs minutes et ce, dans les trois conditions expérimentales utilisées : lapines castrées, traitées par l'oestradiol, puis par la progestérone. D'après la littérature, la réponse dépendrait principalement du statut hormonal de l'animal. Dès 1927, KOK montre que chez la Femme et la Truie, l'ampoule répond à l'administration d'adrénaline par un relâchement et l'isthme par une contraction pendant la phase de croissance folliculaire. Après l'ovulation, l'ampoule extériorise une faible contraction, alors que la contraction isthmique est augmentée. Chez la lapine, l'adrénaline a un effet moteur pendant l'anoestrus, qui s'accroît pendant l'oestrus, alors que les androgènes

et la castration sont sans effet (DAVIDS et BENDER, 1940). L'oviducte de la lapine sous progestérone est moins sensible à l'adrénaline que l'oviducte de la lapine sous oestrogènes (HUNTER et KENDLE, 1974). De même, sa sensibilité à la noradrénaline diminue au tout début de la gestation (HEILMAN, REO et HAHN, 1976). L'imprégnation hormonale modifie la répartition et la nature des adrénorécepteurs. Les récepteurs alpha excitateurs prédominent en présence des oestrogènes. La progestérone renverse cette prédominance en faveur des récepteurs bêta inhibiteurs (MARTIN et al., 1970 ; HIGGS et MOAWAD, 1974 ; HODGSON et EDDY, 1975 ; HEILMAN, REO et HAHN, 1976 ; MOAWAD et al., 1977 ; RHEAUME et PATON, 1977). En fait, les résultats obtenus chez la lapine éveillée montrent que la réponse aux catécholamines ne dépend pas aussi strictement de l'imprégnation hormonale. La durée des réponses EMG à l'adrénaline et à la noradrénaline varie d'un animal à l'autre, d'une portion de l'oviducte à l'autre, quel que soit le statut hormonal. Cette variabilité ne permet pas de dégager des différences significatives dans la durée des réponses, selon les conditions hormonales des animaux. Il est vrai que le seul enregistrement de l'activité électrique ne rend pas entièrement compte de la motricité. Il ne donne pas d'information directe sur l'amplitude des contractions et l'absence d'activité ne signifie pas un relâchement musculaire. L'amplitude maximale des potentiels en réponse à l'injection de noradrénaline est le seul paramètre qui présente des modifications significatives. Elle est augmentée à la JIA et dans l'isthme, seulement lorsque les animaux sont traités par les oestrogènes. Elle ne varie ni dans l'ampoule, ni à la JUT. Cette observation rejoint partiellement

celle de RUCKEBUSCH (1975). La réponse de l'isthme à la noradrénaline est diminuée chez la lapine castrée et chez la lapine après hCG par rapport à celle obtenue pendant la phase préovulatoire. En d'autres termes, elle est plus importante chez la lapine sous influence oestrogénique que chez la lapine castrée ou sous progestérone. La réponse de l'ampoule n'est pas modifiée par les conditions hormonales et reste forte. Toutefois les critères électromyographiques qui permettent d'arriver à ces conclusions ne sont pas mentionnés par l'auteur. Nous pouvons seulement affirmer, quant à nous, que les oestrogènes sensibilisent la JIA et l'isthme à l'action de la noradrénaline : l'augmentation de l'amplitude des potentiels traduirait l'activation synchrone d'un nombre plus élevé de fibres musculaires, donc une contraction plus forte. Il est probable que les oestrogènes augmentent la densité et/ou la sensibilité des récepteurs alpha dans ces deux portions de l'oviducte. Il est intéressant de rappeler à ce sujet que chez la lapine, la JIA est la région de l'oviducte la plus dense en terminaisons nerveuses adrénergiques et que leur nombre diminue jusqu'à la JUT (OWMAN et SJÖBERG, 1966). L'oestradiol entraîne une augmentation de la concentration et de la quantité de noradrénaline dans l'isthme distal adjacent à l'ampoule, sans en modifier le poids tissulaire (BODKHE et HARPER, 1973). Il existe ainsi une convergence des résultats montrant chez la lapine que, dans les régions où l'innervation adrénergique est la plus riche, les oestrogènes y augmentent le taux de noradrénaline tissulaire et vraisemblablement le nombre de sites récepteurs alpha.

Les résultats électromyographiques ne révèlent aucune différence dans les réponses de l'oviducte à l'adrénaline en fonction de l'imprégnation hormonale. Plus faibles que les réponses à la noradrénaline, elles pourraient résulter de l'action simultanée de l'adrénaline sur les deux types de récepteurs antagonistes, les récepteurs alpha excitateurs et les récepteurs bêta inhibiteurs.

L'injection de phentolamine déprime ou fait disparaître pendant plusieurs dizaines de minutes l'activité EMG spontanée. Effectivement, BRUNDIN (1965), JOHNS et PATON (1975) montrent que les contractions de l'oviducte déclenchées par la stimulation des nerfs hypogastriques ou par la stimulation transmurale, disparaissent en présence d'antagonistes des récepteurs alpha adrénergiques. L'activité musculaire de l'oviducte résulte donc de l'activation des récepteurs alpha par les catécholamines endogènes. Il est à noter que son inhibition par la phentolamine est plus marquée et plus longue pour toutes les régions de l'oviducte, lorsque les lapines sont sous imprégnation oestrogénique. Or l'affinité de la phentolamine pour les récepteurs alpha de la couche circulaire est plus élevée pendant la phase folliculaire que pendant le reste du cycle menstruel chez la Femme (HELM et al., 1982). Cela signifie que même les propriétés des adrénorécepteurs peuvent être modifiées par l'environnement hormonal et que les effets des hormones stéroïdes sexuelles se manifestent peut être par une action directe sur la musculature, mais aussi et surtout par l'intermédiaire du système nerveux.

IV - MOTRICITE TUBAIRE ET TRANSIT DES OEUFS

L'activité EMG de l'isthme et des deux jonctions (JIA et JUT) est composée de salves d'une seconde à plusieurs minutes de durée. Les changements que nous observons après le stimulus ovulatoire affectent essentiellement les caractéristiques des salves de longue durée (groupe III), ce qui montre toute l'importance de la motricité qu'elles représentent lors du transit des oeufs. Les études qui ont décrit ce type d'activité EMG (RUCKEBUSCH, 1975 ; GONZALEZ DE VARGAS, TALO et HODGSON, 1976) ne donnent généralement pas de renseignements sur son évolution après l'ovulation. Des enregistrements de la pression tubaire ou de la tension pariétale montrent aussi l'existence de périodes d'intense activité contractile de plusieurs minutes, séparées par des intervalles de repos plus ou moins longs, chez la Lapine, la Guenon et la Femme (MATTOS et COUTINHO, 1971 ; SALOMY et HARPER, 1971 ; SICA-BLANCO et al., 1972 ; HODGSON et al., 1973 ; TALO et BRUNDIN, 1973 ; COUTINHO, MAIA et MATTOS, 1975 ; GUILOFF-FISCHLE, IBARRA-POLO et GOMEZ-ROGERS, 1976 ; FREDERICKS et al., 1982). En particulier, FREDERICKS et al. (1982) recueillent, avant comme après l'ovulation provoquée chez la Lapine, des phases d'intense activité contractile de 3 à 4,5 minutes de durée, séparées par des périodes de quiescence de 7,7 à 17,6 minutes. Les caractéristiques temporelles de cette activité mécanique sont superposables à celles des salves du groupe III (durée des salves comprises entre 2,7 et 3,9 mn ; durées des intervalles comprises entre 13,1 et 22,8 mn). Notre index électromyographique (IM_1) est cependant plus faible que la "motility burst proportion" de FREDERICKS et al., (1982), qui représente le pourcentage du temps occupé par les phases d'intense activité contractile.

Cela s'explique par le fait que les phénomènes électriques ont une durée moindre que l'activité mécanique qu'ils sous-tendent : la phase de relâchement des épisodes contractiles est en effet comptée sur les mécanogrammes, alors que le muscle est électriquement silencieux à ce moment-là. Malgré cette différence, on peut conclure que l'activité mécanique recueillie par FREDERICKS et al., (1982) correspond à l'activité de salves de longue durée (groupe III), que nous avons extraite de nos analyses. Comparer l'évolution de ce type d'activité EMG après le stimulus ovulatoire à celle de l'activité mécanique décrite par ces auteurs est raisonnablement fondé.

A + 24 heures après le stimulus ovulatoire, l'activité électromyographique de longues salves est augmentée à tous les niveaux de l'oviducte de la JIA à la JUT. Comme le montrent également FREDERICKS et al. (1982), cet accroissement de l'activité résulte principalement de la diminution des intervalles entre les salves ou les périodes d'intense activité contractile. La diminution de l'activité à la JIA et la JUT au-delà de + 24 heures correspond à celle observée par FREDERICKS et al. (1982) dans l'isthme proximal. Elle est due, dans les deux types d'expériences, à l'allongement des intervalles entre les périodes actives. Les deux zones qui limitent l'isthme médian, la JIA d'une part, l'isthme proximal et la JUT d'autre part, présentent donc la même chute d'activité entre 48 et 72 heures après le stimulus ovulatoire, alors que la motricité de l'isthme, inchangée, apparaît relativement plus importante que celle de ses extrémités. De telles modifications ne sont pas observées pendant la période périovulatoire chez la Lapine et la Femme par d'autres chercheurs (SICA-BLANCO et al. 1972 ; GUILOFF-FISCHCE, IBARRA-POLO et GOMEZ-ROGERS, 1976) sans qu'on

puisse trouver d'explications. Elles suggèrent cependant que l'activité de longues salves traduit une motricité particulière jouant un rôle dans le transit des oeufs. L'augmentation de la motricité tubaire à + 24 heures coïncide avec la rétention des oeufs à la JIA (HOWE, 1970 ; POLIDORO, HOWE et BLACK, 1973 ; PAUERSTEIN et al., 1974 ; PAUERSTEIN, 1979) et explique la constriction de la lumière observée par BLAIR et BECK (1976) de 16 à 56 heures après l'injection d'hCG. Nos résultats renforcent l'hypothèse que le blocage des oeufs est dû à l'augmentation de l'activité contractile de l'isthme (COUTINHO, MAIA et MATTOS, 1975). La diminution de l'activité aux deux jonctions au-delà de + 24 heures, accompagnée du maintien de la motricité isthmique coïncide avec l'accélération du transit des oeufs vers l'utérus (PAUERSTEIN et al., 1974 ; HODGSON et PAUERSTEIN, 1976). On sait en effet que la traversée de l'isthme commence 48 h après le stimulus ovulatoire et dure environ 48 heures (HOWE, 1970 ; POLIDORO, HOWE et BLACK, 1973 ; PAUERSTEIN et al., 1974 ; PAUERSTEIN, 1979). On peut supposer que les salves courtes et intermédiaires (I + II) sont destinées par leur fréquence plus élevée à assurer la propagation des oeufs par de courts et fréquents déplacements de va et vient. Les modifications de l'activité de longues salves permettraient alors de moduler le transit des oeufs : son augmentation à + 24 heures bloquerait les oeufs à l'entrée de l'isthme et sa diminution aux deux extrémités de l'isthme à partir de cette date faciliterait leur entrée et leur déplacement dans l'isthme, puis leur passage dans l'utérus. Comme ce type d'activité de longues salves n'est pas influencé par l'imprégnation hormonale, on peut avancer l'hypothèse que les modifications de motricité qu'elle sous-tend dépendent de l'innervation adrénergique et/ou peptidergique de l'oviducte.

L'étude de la motricité tubaire et du transit des oeufs chez des lapines dont l'oviducte sera dépourvu de son innervation intrinsèque devrait nous permettre de valider ou infirmer cette hypothèse.

CONCLUSIONS

CONCLUSIONS

Deux faits essentiels caractérisent l'activité électromyographique des différentes régions de l'oviducte i) la grande variabilité de ses paramètres, quelles que soient les conditions hormonales et les sites interrogés ii) son caractère polymorphe, puisqu'il nous a été possible de classer les salves en 3 groupes selon leur durée et d'identifier de façon univoque un groupe (III) de salves de durée supérieure à une minute, dans tous nos modèles expérimentaux. Ce type de salves dépend de l'intégrité de l'oviducte et de ses relations anatomiques avec les organes voisins, puisqu'il n'apparaît pas dans l'oviducte isolé restreint ou non à sa seule couche musculaire circulaire. Cette observation entraîne la conclusion que les expériences in vitro ne constituent certainement pas le moyen le plus favorable pour étudier les corrélations entre la motricité tubaire et le transport des gamètes. Elle soulève l'hypothèse d'un contrôle extrinsèque des salves du groupe III par le système nerveux autonome dont la conception dualiste est nettement dépassée, même en ce qui concerne l'innervation de l'oviducte.

En face de cette hypothèse, il convenait d'étudier l'influence des hormones sexuelles. L'activité électromyographique globale de l'oviducte chez des lapines ovariectomisées n'est pas significativement modifiée par l'oestradiol ni par la progestérone. Par une analyse plus

précise, nous observons en fait que seuls les oestrogènes agissent sur les composants de cette activité globale et que la progestérone ne montre pas l'effet inhibiteur décrit par la littérature. L'oestradiol ne modifie ni la fréquence ni la durée des salves de courte durée (groupe I) mais augmente nettement le pourcentage de celles qui sont propagées et la distance sur laquelle elles se propagent. A l'inverse, il augmente la fréquence des salves intermédiaire (groupe II), celle des salves longues (groupe III) dont la durée est raccourcie (fig. 10) et ne modifie pas le pourcentage des salves longues propagées, qui reste d'ailleurs élevé (80 %) quelle que soit l'imprégnation hormonale. Il apparaît donc que dans nos conditions expérimentales, seuls les oestrogènes peuvent agir sur la motricité tubaire, déterminant une nouvelle distribution des salves. La progestérone, pourtant administrée à des femelles ovariectomisées préalablement sensibilisées par l'oestradiol, n'entraîne pas de modifications ni de l'activité EMG globale ni de ces composants.

Les catécholamines stimulent l'activité électromyographique de toutes les parties de l'oviducte, l'effet de l'adrénaline étant moindre que celui de la noradrénaline. Elles font apparaître une activité qui s'apparente par sa durée à une salve du groupe III. D'après la littérature, la réponse dépendrait du statut hormonal de l'animal. En fait, la variabilité de la durée des réponses ne permet pas de dégager des différences significatives selon les conditions hormonales. Seule l'augmentation de l'amplitude des potentiels par la noradrénaline, observée à la JIA et dans l'isthme médian chez les lapines sous imprégnation oestrogénique, peut témoigner d'une sensibilisation plus grande de ces régions à la noradrénaline sous l'action de l'oestradiol. Cette

sensibilisation peut être due à l'augmentation de la densité ou de la sensibilité des récepteurs alpha à la JIA et dans l'isthme médian, parties les plus richement innervées par les neurones adrénargiques à axone court. Il est remarquable de noter que la dépression de l'activité EMG spontanée par la phentolamine est plus importante sous imprégnation oestrogénique que dans les autres conditions hormonales. Ce résultat montre que l'activité EMG résulte de la libération des catécholamines endogènes et que les propriétés des récepteurs adrénargiques alpha peuvent être modifiées par les oestrogènes.

Chez la lapine intacte, les changements de l'activité EMG après le stimulus ovulatoire affectent essentiellement les caractéristiques des salves de longue durée (groupe III) ; ils sont superposables à ceux de l'activité mécanique observés par FREDERICKS et al., (1982) dans des conditions physiologiques comparables. A + 24 heures après l'injection d'hCG, l'activité de longues salves augmente, à un moment où l'on sait que les oeufs sont bloqués à la JIA. Puis elle diminue à la JIA et à la JUT, se maintenant dans l'isthme, alors que les oeufs ont franchi la JIA et migrent vers l'utérus.

Au terme de cette étude, nous pensons que l'on doit distinguer deux types de motricité tubaire. L'une est sous-tendue par l'activité de salves de courte durée dont la fréquence relativement élevée est indépendante des hormones sexuelles et dont la propagation dépend par contre de l'imprégnation hormonale. Elle peut s'identifier aux contractions péristaltiques et antipéristaltiques qui affectent de petites portions de l'oviducte et qui, tout en assurant les mouvements va et vient de l'oeuf, déterminent sa progression vers l'utérus. Le second type est constitué par de puissantes contractions de longue durée qui

affectent tout l'oviducte et dont le rythme, de 2 à 4 par heure, peut être modulé par les hormones sexuelles. Ces contractions seraient régulatrices du transit des oeufs, l'augmentation de la fréquence oblitérant l'efficacité des petites contractions péristaltiques, alors que leur diminution renforcerait cette efficacité. Ce second type de motricité, qui n'apparaît pas in vitro, pourrait dépendre plus étroitement du système nerveux. Jusqu'ici, les résultats des expériences de dénervation sont contradictoires et imprécis, vraisemblablement parce que la dénervation ne touche pas complètement le système de neurones à axone court. Nous nous proposons donc de reprendre nos expériences après avoir sélectivement détruit le système ganglionnaire où sont localisés les corps cellulaires de ces neurones. Nous pensons ainsi pouvoir préciser la part respective du système nerveux et des hormones sexuelles dans la régulation de la motricité tubaire.

BIBLIOGRAPHIE

BIBLIOGRAPHIE

- AHLGREEN M. (1975). Sperm transport to and survival in the human fallopian tube.
in : PAUERSTEIN C.J. (ed), "Seminar of tubal physiology and biochemistry".
Gynecol. Invest., 6, 206.
- ALM P., ALUMETS J., HAKANSON R., SUNDLER F. (1977). Peptidergic (VIP) nerves in the genito-urinary tract.
Neuroscience, 2, 751-754.
- ALM P., ALUMETS J., HAKANSON R., OWMAN C., SJÖBERG N.O., SUNDLER F., WALLEB B., (1980). Origin and distribution of VIP (Vasoactive Intestinal Peptide) nerves in the genito-urinary tract.
Cell Tissue Res., 205, 337-348.
- ALM P., ALUMETS J., HAKANSON R., HELM G., OWMAN Ch., SJÖBERG N.O., SUNDLER F. (1980). VIP nerves in the human female genital tract.
Am. J. Obst. Gynecol.
- ANAND S., GUHA S.K. (1978). Mechanics of transport of ovum in oviduct.
Med. Biol. Eng. Comput., 16, 256-261.
- ANNABI A. (1980). Le matériel chirurgical pour les laparotomies.
Rec. Méd. Vét., 156 (11), 783-787.
- ASCH R.H. (1976). Laparoscopic recovery of sperm from peritoneal fluid, in patients with negative or poor Sims-Huhner test.
Fertil. Steril., 27, 1111.
- BALJET B., DRUKKER J. (1980). The extrinsic innervation of the pelvic organs in the female rat.
Acta anat., 107, 241-267.
- BARONE R., PAVAUX C., BLIN P.C., CUQ P. (1973). Atlas d'anatomie du Lapin.
Masson et Cie, Paris, 92.

- BECK L.R., BOOTS L.R. (1974). The comparative anatomy, histology and morphology of the mammalian oviduct.
in : JOHNSON A.D., FOLEY C.N., "The oviduct and its functions"
Academic Press, (New York), 1-40.
- BENNETT J.P. (1970). The effect of drugs on egg transport.
Advances in the Biosciences, 4, 165-178.
- BENNETT M.R. (1972). Autonomic neuromuscular transmission.
Cambridge University Press.
- BLACK D.L. (1974). Neural control of oviduct musculature.
In : JOHNSON A.D., FOLEY C.W.
"The oviduct and its functions"
Academic Press, (New York), 65-118.
- BLACK D.L., ASDELL S.A. (1958). Transport through the rabbit oviduct.
Amer. J. Physiol., 192, 63-68.
- BLACK O.L., CAREY D.D., STRZEMIENSKI P.J. (1980). The rabbit mesotubarium superius : anatomical and physiological studies.
Biol. Reprod., 22, 887-896.
- BLAIR W.D., BECK L.R. (1976). Demonstration of post-ovulatory sphincter action by the isthmus of the rabbit oviduct.
Fertil. Steril., 27, 431-441.
- BLANDAU R.J. (1969). Gamete transport - comparative aspects.
In : HAFEZ E.S.E., BLANDAU R.J. "The mammalian oviduct".
The University of Chicago Press (Chicago), 129-162.
- BODKHE R.R., HARPER M.J.K. (1973). Mechanism of egg transport : changes in amount of adrenergic transmitter in the genital tract of normal and hormone-treated rabbits. In The regulation of mammalian reproduction, ed. by S.J. SEGAL, R. CROZIER, P.A. CORFMAN. and G. CONDLIFFE. Springfield, III, pp 364-375.



- BOLING J.L., BLANDAU R.J. (1971). Egg transport through the ampullae of the oviducts of rabbits under various experimental conditions. *Biol. Reprod.*, 4, 174.
- BORDA E., STERIN-BORDA L., GIMENO M.F., STERIN-SPEZIALE N., GIMENO A.L. (1975). Motility of the rat oviductal tract isolated in different stages of the sex cycle. Effects of catecholamines. *Int. J. Fertil.*, 20, 170-176.
- BOURDAGE R.J., HALBERT S.A. (1980). In vivo recording of oviductal contractions in rabbits during the periovulatory period. *Am. J. Physiol.*, 239, R 332 - R 336.
- BRUNDIN J. (1965). Distribution and function of adrenergic nerves in the rabbit Fallopian tube. *Acta Physiol. scand.*, 66, 5-57.
- BRUNDIN J., TALO A. (1972). The effects of estrogen and progesterone on the electric activity and intraluminal pre-sure of the castrated rabbit oviduct. *Biol. Reprod.*, 7, 417-424.
- BRUNDIN J., WIRSEN C. (1964). The distribution of adrenergic nerve terminals in the rabbit oviduct. *Acta Physiol. scand.*, 61, 203-204.
- BRUNSTOCK G. (1970). Structure of smooth muscle and its innervation. In smooth muscle (eds. E. Bülbring, A. BRANDING, A. JONES, T. TOMITA) pp 1-69. Williams and Wilkins Company Baltimore.
- BRUX J., HAFEZ E.S.E. (1979). Histophysiologie de la trompe. Colloque de la Société Nationale pour l'étude de la Stérilité et de la Fécondité. 29-49.

- CHARY J.F. (1980). Les voies d'accès à la cavité abdominale.
Rec. Méd. Vét., 156 (11), 775-779.
- COUTINHO E.M. (1971). Physiologic and pharmacologic studies of
the human oviduct.
Fert. Steril., 22, 807-815.
- COUTINHO E.M. (1976). Les trompes de Fallope et le système nerveux.
Colloque de la Société Nationale pour l'étude de la stérilité
et de la Fécondité, 245-254.
- COUTINHO E.M., MAIA H. Jr., DE MATTOS C.E.R. (1975). Contractility
of the Fallopian tube.
Genecol. Invest., 6, 146-161.
- CRESPEAU F., MIALOT M. (1979). Structure histologique de l'oviducte
des Mammifères.
Colloque de la Société Nationale pour l'Etude de la Stérilité
et de la Fécondité, 51-63.
- CROXATTO H.B., ORTIZ M.E., DIAZ S., HESS R., BALMACEDA J., CROXATTO H.D.
(1978). Studies on the duration of egg transport by the human
oviduct. II. Ovum location at various intervals following lu-
teinizing hormones peak.
Am. J. Obstet. Gynec. 132, 629-634.
- DANIEL E.E., POSEY V.A., PATON D.M. (1975). A structural analysis
of the human fallopian tube.
Amer. J. Obstet. Gynecol. 121, 1054-1066.
- DAVIDS A., BENDER M.B. (1940). Effects of adrenaline on tubal con-
tractions of the rabbit in relation to the sex hormones.
Amer. J. Physiol., 129, 259-262.

- DERIVAUX (1971). *Reproduction chez les animaux domestiques*.
Tome I, Physiologie.
Eds. Rerouaux, Liège.
- EDDY C.A., ANTONINI R. Jr, PAUERSTEIN C.J. (1977). Fertility following microsurgical removal of the ampullary-isthmic junction in rabbits.
Fert. Steril., 23, 1090-1093.
- EDDY C.A., FLORES J.J., ARCHER D.R., PAUERSTEIN C.J. (1978). The role of cilia in fertility : an evaluation by selective microsurgical modification of the rabbit oviduct.
Amer. J. Obstet. Gynecol., 132, 814-821.
- EL-BANNA A.A., HAFEZ E.S.E. (1970). Profile analysis of the oviductal wall in rabbits and cattle.
Anat. Rec., 166, 469-478.
- FALCK B. (1962). Observations on the possibilities of the cellular localization on monoamines by a fluorescence method.
Acta Physiol. Scand., 56, suppl. 197, 1-25.
- FRANKENHÄUSER F. (1867). *Die Nerven der Gebärmutter und ihre Endigungen in den glatten Muskelfasern*.
Ein Beitrag zur Anatomie und Gynäkologie. Jena : Mauke.
- FREDERICKS C.M., ANDERSON W.R. (1980). A miniature extraluminal force transducer for recording in vivo oviductal motility.
Fertil. Steril. 33, 654-659.
- FREDERICKS C.M., ANDERSON W.R., SMITH C.E., MATHUR R.S. (1982). Patterns of periovulatory oviductal motility and progesterone in the unanesthetized rabbit.
Biol. Reprod. 27, 340-350.

- FUJIMOTO S., RAWSON J.M.R., DUKELOW W.R. (1974). Hormonal influences on the times of ovulation in the rabbit determined by laparoscopy. *J. Reprod. Fert.*, 38, 97-103.
- GIMENO M.F., BORDA E.S., STERIN-BORDA L., STERIN-SPEZIALE N., GIMENO A.L. (1976). Contractile activity of the oviduct and the mesosalpinx isolated from guinea pigs in different phases of the sex cycle. Effects of several pharmacological influences. *Int. J. Fertil.*, 21, 31-41.
- GONZALEZ DE VARGAS M.T., TALO A., HODGSON B.J. (1976). Correlation between intraluminal pressure of the oviduct and the electrical activity of the longitudinal peritoneal muscle in the rabbit. *Biol. Reprod.*, 15, 492-495.
- GREENWALD C.S. (1961). A study of the transport of ova through the rabbit oviduct. *Fert. Steril.*, 12, 80-95.
- GREENWALD C.S. (1963). In vivo recording of intraluminal pressure changes in the rabbit oviduct. *Fertil. Steril.*, 14, 666.
- GUILOFF-FISCHCE E., IBARRA-POLO A., GOMEZ-ROGERS C. (1976). In vivo human oviductal motility : effects of estrogen and progesterone. In : *Ovum Transport and Fertility Regulation* (M.J.K. HARPER, C.J. PAUERSTEIN, C.E. ADAMS, E. COUTINHO, H.B. CROXATTO, D.M. PATTON, eds). Schptor, Copenhagen, pp 485-494.
- HAFEZ E.S.E., BLACK D.L. (1969). The mammalian uterotubal junction. In HAFEZ E.S.E. and BLANDAU R.J., Eds, *The mammalian oviduct : comparative biology and methodology*". Chicago, University of Chicago Press.

- HALBERT S.A., TAM P.Y., BLANDAU R.J. (1976). Egg transport in rabbit oviduct : the roles of cilia and muscle.
Science, 191, 1052-1053.
- HARPER M.J.K. (1961 a). Egg movement through the ampullar region of the Fallopian tube of the rabbit.
Proc. IVth Int. Congr. Anim. Reprod., 375-380.
- HARPER M.J.K. (1961 b). The mechanisms involved in the movement of newly ovulated eggs through the ampulla of the rabbit Fallopian tube.
J. Reprod. Fert., 2, 522-524.
- HELM G. (1981). Adrenergic and peptidergic neuromuscular mechanisms in the human Fallopian tube.
Acta Obstet. Gynecol. Scand. suppl. 104, 4-23.
- HELM G., HAKANSON R., LEANDER S., OWMAN C., SJOBERG N.O., SPORRONG B. (1982). Neurogenic relaxation mediated by vasoactive intestinal polypeptide (VIP) in the isthmus of the human Fallopian tube.
Regul. Peptides, 3, 145-154.
- HELM G., OTTESEN B., FAHRENKRUG J., LARSEN J.J., OWMAN C., SJOBERG N.O., STOLBERG B., SUNDLER F., WALLEES B. (1981). Vasoactive intestinal polypeptide (VIP) in the human female reproductive tract : distribution and motor effects.
Biol. Reprod. 25, 227-234.
- HELM G., OWMAN Ch., SJOBERG N.O., WALLEES B. (1982). Quantitative pharmacological characterization of beta-receptors and two types of alpha-receptors mediating sympathomimetic smooth muscle response in the human Fallopian tube of various cyclic stage.
Acta physiol. scand., 114, 425-432.

- HELM G., OWMAN Ch., SJOBERG N.O., WALLEB B. (1982). Motor activity of human Fallopian tube in vitro in relation to plasma concentration of oestradiol and progesterone, and the influence of noradrenaline.
J. Reprod. Fert., 64, 233-242.
- HENDERSON R.M., JOHNS A., PATON D.M. (1976). Cell contacts and distribution of nerves in the smooth muscle of estrogen-dominated rabbit oviduct.
Gynecol. Invest., 7, 127-137.
- HERVONEN A., KANERVA L. (1972). Adrenergic and noradrenergic axons of the rabbit uterus and oviduct.
Acta physiol. scand., 85, 139-141.
- HIGGS G.W., MOAWAD A.H. (1974). The effect of ovarian hormones on the contractility of the rabbit oviductal isthmus.
Can. J. Physiol. Pharmacol., 52, 74-83.
- HODGSON B.J., EDDY C.A. (1975). The autonomic nervous system and its relationship to tubal ovum transport.
Gynecol. Invest., 6, 162-185.
- HODGSON B.J., PAUERSTEIN C.J. (1976). Comparison of oviductal transport of fertilized and unfertilized ova after HCG or coitus induced ovulation in rabbits.
Biol. Reprod., 14, 377-380.
- HODGSON B.J., TALO A. (1978). Spike bursts in rabbits oviduct. II. Effects of estrogen and progesterone.
Amer. J. Physiol., 234, E 439 - E 443.
- HODGSON B.J., WARE R.W., CROSBY R.J., PAUERSTEIN C.J. (1973). An ultrasonic transducer for recording oviductal motility.
J. Appl. Physiol., 34, 873-878.

- HOWE G.R. (1970). A study of egg transport in the rabbit using a freezing-clearing technique.
J. Reprod. Fert., 21, 339-341.
- HOWE G.R., BLACK D.L. (1973). Autonomic nervous system and oviduct junction in the rabbit. I. Hormones and contractions.
J. Reprod. Fert., 33, 425-430.
- HUNTER D.S., KENDLE K.E. (1974). The influence of hormonal state on the responses of isolated rabbit oviduct to catecholamines.
J. Reprod. Fertil., 41, 245-247.
- ISHII S. (1972). Autonomic innervation of human and rat oviducts with reference to its sympathetic innervation. An electron microscopic study.
Med. J. Osaka Uni., 23, 1.
- JEUTTER D.C., FROMM E. (1977). Silicon force transducer for extraluminal measurement of oviduct contractile state.
Trans. Biomed. Eng., 24, 226.
- JOHNS A., PATON D.M. (1975). Pharmacological characteristics of the response of rabbit oviduct to transmural stimulation.
Arch. Int. Pharmacodyn. Ther., 217, 22-28.
- JOHNSON A.D., FOLEY C.W. (1974). The oviduct and its functions.
Academic Press, Inc.
- JORDAN S. (1970). Adrenergic and cholinergic innervation of the reproductive tract and ovary in the guinea-pig and rabbit.
J. Physiol. Lond., 210, 115-117.
- KANERVA L. (1972). Development, histochemistry and connections of the paracervical (FRANKENHAUSER) ganglion of the rat uterus. A light and electron microscopic study.
Acta Inst. Anat. Univer. Helsinkiensis. Supp. 2.

- KOK F. (1927). Experimentelle Untersuchungen über die pharmakologische beeinflussung der eileitermuskulature als beitrage zur klärung der frage nach dem mechanismus des eitranportes.
Zentralbl. Gynäk., 51, 2650-2656.
- KRISHNAMURTI C.R., KITTS D.D., KITTS W.D., TOMPKINS J.C. (1982).
Myoelectrical changes in the uterus of the sheep around parturition.
J. Reprod. Fert., 64, 59-67.
- KUSHIYA I. (1963). An electron microscope study of muscular coats in the ampulla of the rabbit oviduct, with special references to the neuromuscular relationship.
J. Electron Microsc., 17, 127-138.
- LARSSON L.I., FAHRENKRUG J., SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL O.B. (1977).
Vasoactive intestinal polypeptide occurs in nerves of the female genito-urinary tract.
Science, 197, 1374-1375.
- LINDBLOM B. (1979). Hormonal and neural control of human oviductal contractility.
Thesis. Dept. of obstetrics and Gynaecology, University of Gothenburg, pp. 1-38.
- LINDBLOM B., LJUNG B., HAMBERGER L. (1979). Adrenergic and novel non-adrenergic neuronal mechanisms in the control of smooth muscle activity in the human oviduct.
Acta physiol. scand., 106, 215.
- MAIA H., COUTINHO E.M. (1968). A new technique for recording human tubal activity in vivo.
Am. J. Obstet. Gynecol., 102, 1043-1047.
- MAILHAC J.M. (1980). Technique des Laparotomies.
Rec. Méd. Vét., 156 (11) 789-795.

- MAILHAC J.M., DEMONTOY M.C., BOMSEL-HELMREICH O. (1980). L'anesthésie générale du Lapin domestique.
Rec. Méd. Vét., 156 (5), 353-359.
- MAISTRELLO I. (1971). Extraluminal recording of oviductal contractions in the unanesthetized rabbit.
J. Appl. Physiol., 31, 768-776.
- MARSHALL J.M. (1970). Adrenergic innervation of the female reproductive tract : anatomy, physiology and pharmacology.
Ergebn. Physiol., 62, 6-67.
- MARSHALL J.M. (1981). Effects of ovarian steroids and pregnancy on adrenergic nerves of uterus and oviduct.
Amer. J. Physiol., 240, C 165 - C 174.
- MARTIN J.E., WARE R.W., CROSBY R.J., PAUERSTEIN C.J. (1970).
Demonstration of beta adrenergic receptors in the rabbit oviduct.
Gynecol. Invest., 1, 82-91.
- MATTOS C.E.R., COUTINHO E.M. (1971). Effects of the ovarian hormones on tubal motility of the rabbit.
Endocrinology, 89, 912-917.
- MEIRI U., MEIRI H., MARSHALL J.M. (1978). Effects of ovarian steroids on spontaneous and nerve-induced electrical activity of the oviducte and its attached membranes in the rabbit.
Biol. Reprod., 19, 183-193.
- MOAWAD A.H., KIM M.H., ZUSPAN F.P., CHAGRASULIS R., PISHOTTA F.T., ZUSPAN K.Y. (1977). Effects of progesterone on the adrenergic mechanisms of the genital tract.
Ann. N.Y. Acad. Sci. 286, 287-303.
- MURCOTT C.A., CARPENTER J.R. (1977). Motility of the rat oviduct in vitro.
J. Reprod. Fertil., 51, 483-485.

- NALBANDOV A.V. (1969). Comparative morphology and anatomy of the oviduct. Chap. 2. In E.S.E. HAFEZ and R.J. BLANDAU (eds.), The Mammalian Oviduct. University of Chicato Press, Chicago, III.
- NELSEN T.S., NUNN T.A., ANGELL J.B. (1976). Microminiature transducers for oviductal motor function.
In : Ovum transport and fertility regulation, edited by M.J.K. HARPER, C.J. PAUERSTEIN, C.E. ADAMS, E.M. COUTINHO, M.B. CROXATTO and O.M. PATON. Copenhagen scriptor, pp 75-98.
- NISHIMURA T., NAKAJIMA A., HAYASHI T. (1969). The basic pattern of electrical activities in the rabbit Fallopian tube.
Acta Obstet. Gynaec. Jap., 16, 97-103.
- NORBERG K.A., FREDRICSSON B. (1966). Cellular distribution of monoamines in the uterine and tubal walls of the rat.
Acta physiol. scand., 68, supp. 277, 149.
- ODOR D.L., BLANDAU R.J. (1973). Egg transport over the fimbrial surface of the rabbit oviduct under experimental conditions.
Fert. Steril., 24, 292-300.
- OVERSTREET J.W., COOPER G.W. (1978). Sperm transport in the reproductive tract of the female rabbit : I - The rapid transit phase of transport.
Biol. Reprod., 19, 101-114.
- OVERSTREET J.W., COOPER G.W., KATZ D.F. (1978). Sperm transport in the reproductive tract of the female rabbit : II. The sustained phase of transport.
Biol. Reprod., 19, 115-132.
- OWMAN C., ROSENGREN E., SJÖBERG N.O. (1966). Origin of the adrenergic innervation to the female genital tract of the rabbit.
Life Sci., 5, 1389-1396.

- OWMAN C., SJÖBERG N.O. (1966). Adrenergic nerves in the female genital tract of the rabbit, with remarks on cholinesterase-containing structures.
Z. Zellforsch., 74, 182-197.
- OWMAN C., SJÖBERG N.O. (1967). Difference in rate of depletion and recovery of noradrenaline in "short" and "long" sympathetic nerves after reserpine treatments.
Life Sci., 6, 2549-2556.
- PATON O.M., WIDDICOMBE J.H., RHEAUME D.E., JOHNS A. (1978). The role of the adrenergic innervation of the oviduct in the regulation of mammalian ovum transport.
Pharmacological Reviews, 29, n° 2, 67-102.
- PAUERSTEIN C.J. (1979). Gamete transport in the mammalian oviduct. In "Oviducte et fertilité". Colloque de la Société Nationale pour l'Etude de la Stérilité et la Fécondité.
MASSON, PARIS, 127, 138.
- PAUERSTEIN C.J., ANDERSON V., CHATKOFF M.L., HODGSON B.J. (1974). Effect of estrogen and progesterone on the time-course of tubal ovum transport in rabbits.
Amer. J. Obstet. Gynecol., 120, 299-308.
- POLIDORO J.P., HOWE C.R., BLACK D.L. (1973). The effect of adrenergic drugs on ovum transport through the rabbit oviduct.
J. Reprod. Fert., 35, 331-337.
- RHEAUME D.E., PATON D.M. (1977). Effect of hormonal pretreatment on adrenoceptor sensitivity in the isthmus of rabbit oviduct.
Proc. West. Pharmacol. Conf., 20, 19-23.
- RODRIGUEZ-MARTINEZ H., EINARSSON S. (1982). Spontaneous contractility of isolated muscle layers of the pig oviductal isthmus.
Acta physiol scand., 115, 325-330.

- RODRIGUEZ-MARTINEZ H., GARGIA R.B., OHANIAN C., EINARSSON S. (1982).
Histochemical investigation on the distribution of adrenergic
nerve terminals in the porcine oviduct.
Zbl. Vet. Med. A, 29, 64-71.
- ROSENGREN E., SJÖBERG N.O. (1968). Changes in the amount of adrenergic
transmitter in the female genital tract of the rabbit during
pregnancy.
Acta physiol. scand., 72, 412-414.
- RUCKEBUSCH Y. (1973). L'électromyographie globale des muscles lisses
à partir d'électrodes chroniques intrapariétales souples.
Revue Méd. vét., 124, 1407-1434.
- RUCKEBUSCH Y. (1975). Relationship between the electrical activity of
the oviduct and the uterus of the rabbit in vivo.
J. Reprod. Fert. 45, 73-82.
- RUCKEBUSCH Y., BAYARD F. (1975). Motility of the oviduct and uterus
of the cow during the oestrous cycle.
J. Reprod. Fert., 43, 23-32.
- SACHY A. (1980). Etude in vitro de l'activité des couches musculaires
de l'oviducte chez la Lapine.
Thèse, Université des Sciences et Techniques de Lille.
- SACHY A., ROUSSEAU J.P. (1982). Etude in vitro de l'activité motrice
des deux couches musculaires de l'oviducte chez la lapine.
Reprod. Nutr. Dévelop. 22, 697-711.
- SALOMY J., HARPER M.J.K. (1971). Cyclical changes of oviduct motility
in rabbits.
Biol. Reprod., 4, 185-194.

- SCHILLING E. (1962). Untersuchungen über den Bau und die Arbeitsweise des Eileiters vom Schaf und Rind.
J. Veterinärmed., 9, 805-858.
- SCHOFIELD B.M. (1952). The innervation of the cervix and cornu uteri in the rabbit.
J. Physiol. Lond., 117, 317-328.
- SCHWARTZ D., LAZAR Ph. (1978). Eléments de statistique médicale et biologique.
4ème édition. Flammarion médecine-sciences.
- SICA-BLANCO Y., CIBILS L., REMEDIO M.R., ROZADA H., GIL B. (1972). Isthmic and ampullary contractility of the human oviduct in vivo.
Am. J. Obstet. Gynecol. 111, 91-99.
- SJÖBERG N.O. (1967). The adrenergic transmitter of the female reproductive tract : distribution and functional changes.
Acta physiol. scand., Suppl., 305, 5-26.
- SJÖBERG N.O., JOHANSSON E.D.B., OWMAN Ch., ROSENGREEN E., WALLEB B. (1977). Cyclic fluctuation in noradrenaline transmitter of the monkey oviduct.
Acta obstet. gynec. scand., 56, 139-143.
- SPIILMAN C.H., HARPER M.J.K. (1974). Comparison of the effects of adrenergic drugs and prostaglandins on rabbit oviduct motility.
Biol. Reprod., 10, 549-554.
- SPORRONG B., HELM G., OWMAN C., SJÖBERG N.O., WALLEB B. (1982). Electron microscopic and pharmacologic evidence for a functional adrenergic innervation of the smooth musculature in the human Fallopian tube.
Brain Res. Bull. 9, 695-699.

- SUZUKI H., TSUTSUMI Y. (1981). Intraluminal pressure changes in the oviduct, uterus, and cervix of the mated rabbit. *Biol. Reprod.*, 24, 723-733.
- TAKEDA H., DOTEUCHI M. (1975). Adrenergic mechanisms and hormonal status of the oviduct. In "Ovum transport and fertility regulation". A WHO SYMPOSIUM, 307-319.
- TALO A (1974). Electric and mechanical activity of the rabbit oviduct in vitro before and after ovulation. *Biol. Reprod.*, 11, 335-345.
- TALO A. (1975). Amplitude variation of the pressure cycles in and between segments of the rabbit oviduct in vitro. *Biol. Reprod.*, 13, 249-254.
- TALO A., BRUNDIN J. (1970). Muscular activity in the rabbit oviduct : a combination of electric and mechanic recordings. *Biol. Reprod.*, 5, 67-77.
- TALO A., BRUNDIN J. (1973). The functional connections and contractile function of the upper reproductive tract in female rabbits. *Biol. Reprod.*, 9, 142-148.
- THIBAULT C. (1972). Physiology and physiopathology of the Fallopian tube. *Int. J. Fert.*, 17, 1-13.
- THORBERT G., ALM P., OWMAN C., SJOBERG N.O. (1977). Regional distribution of autonomic nerves in guinea pig uterus. *Am. J. Physiol.*, 233 (1) : C 25 - C 34.
- VASQUEZ G.L., WINSTON R., BROSENS I., BOECKY W. (1979). La micro-anatomie de la trompe de Fallope. Dans "Oviducte et fertilité". Colloque de la Société Nationale pour l'Etude de la Stérilité et Fécondité, Masson, Paris, 17-28.

- VERDUGO P., LEE W.I., HALBERT S.A., BLANDAU R.J., TAM D.Y. (1980).
A stochastic model for oviductal egg transport.
Biophys. J. 29, 257-270.
- WALLES B., HAKANSON R., HELM G., OWMAN C., SJÖBERG W.O., SINDLER F.
(1980). Relaxation of human female genital sphincters by
neuropeptide Vasoactive Intestinal Polypeptide.
Amer. J. Obstet. Gynecol., 138, 337-338.
- WESTMAN A. (1926). A contribution to the question of the transit
of the ovum from ovary to uterus in rabbits.
Acta Obstet. Gynecol. Scand., Suppl. 1, 3-104.
- WESTMAN A. (1937). Investigations into the transit of ova in man.
J. Obstet. Gynecol. Brit. Emp., 44, 821.
- WESTMAN A. (1952). Investigations into the transport of the ovum.
In Proc. Conf. Studies on Testis and Ovary, Eggs, and Sperm.
Engle E.T. (ed.), Charles C. Thomas, Springfield, p. 163.
- WINTENBERGER-TORRES S. (1961). Mouvements des trompes et progression
des oeufs chez la Brebis.
Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 1, 121-133.



Deux faits essentiels caractérisent l'activité électromyographique des différentes régions de l'oviducte chez la lapine éveillée : 1) la grande variabilité de ses paramètres, quelles que soient les conditions hormonales et les sites interrogés 2) son caractère polymorphe. puisqu'il nous a été possible de classer les salves en 3 groupes selon leur durée et d'identifier de façon univoque un groupe (III) de salves de durée supérieure à une minute. L'activité électromyographique globale chez des lapines ovariectomisées n'est pas significativement modifiée par l'oestradiol ni par la progestérone. Par une analyse plus fine, nous observons en fait que les oestrogènes agissent en déterminant une nouvelle distribution des groupes de salves. La progestérone pourtant administrée à des femelles ovariectomisées préalablement sensibilisées par l'oestradiol, n'entraîne de modifications ni de l'activité EMG ni de ses composantes.

Les catécholamines stimulent l'activité électromyographique de toutes les parties de l'oviducte quelle que soit l'imprégnation hormonale de l'animal. La depression de l'activité EMG spontanée par les alpha-adréno-bloquants est plus importante, sous imprégnation oestrogénique que dans les autres conditions hormonales. L'activité EMG résulte donc de la libération des catécholamines endogènes et les changements sous oestrogènes peuvent être dus à des modifications des propriétés des récepteurs adrénergiques alpha par ces hormones.

Chez la lapine intacte, les changements de l'activité EMG après le stimulus ovulatoire (hCG) affectent essentiellement l'activité de salves de longue durée (groupe III). Ce type d'activité augmente à + 24 heures à un moment où les oeufs sont bloqués à la JIA. Puis elle diminue à la JIA et à la JUT, lorsque les oeufs migrent vers l'utérus.

Mots clés : Oviducte - activité électrique - oestradiol - progestérone - hCG - ovulation.