

Variations histologiques de l'ovaire au cours du cycle reproductif annuel chez *Agama impalearis* Boettger, 1874 (Reptilia: Agamidae)

El Hassan El Mouden¹, Mohammed Znari¹ et Hélène Francillon-Vieillot²

¹Laboratoire d'Ecologie Animale Terrestre, Département de Biologie,
Faculté des Sciences Semlalia, Université Cadi Ayyad, B.P. 2390, Marrakech, Maroc

²Equipe « Formation Squelettiques », URA CNRS 1137, Université Denis Diderot Paris 7,
Laboratoire d'Anatomie Comparée, Case 7077, 2, place Jussieu, F-75251 Paris Cedex 5, France

RÉSUMÉ. Ce travail est consacré à l'étude du cycle sexuel femelle de l'agamidé nord africain *Agama impalearis*. L'examen histologique de l'ovaire a permis de suivre l'évolution des ovocytes et de leurs enveloppes folliculaires depuis leur formation jusqu'à la ponte ovulaire et l'apparition des corps jaunes (corpora lutea). La folliculogénèse et la croissance des ovocytes suit le modèle général décrit chez les lézards. Un seul lit germinatif a été mis en évidence dans chaque ovaire. Durant le repos sexuel, seuls des follicules prévitellogéniques sont observés et la vitellogénèse commence juste après l'émergence de l'hivernage. On note l'existence de deux générations de follicules vitellogéniques donnant vraisemblablement lieu à deux pontes successives durant la saison de reproduction. Le nombre de follicules vitellogéniques peut atteindre 12 par ovaire et par génération. La croissance ovocytaire est accompagnée par des modifications de la thèque, de la granulosa et des zones pellucide et radiata. Les corpora lutea sont observés jusqu'au début du second cycle vitellogénique et disparaissent rapidement par la suite. Deux types d'atrésie folliculaire sont décrits; atrésie en phase d'hydratation et atrésie en phase de vitellogénèse. L'atrésie apparaît peu fréquente chez *Agama impalearis* et frappe le plus souvent les follicules en vitellogénèse.

MOTS CLÉS: Cycle ovarien, histologie, reproduction, *Agama*.

Histological changes in the ovary during the annual breeding cycle in *Agama impalearis* Boettger, 1874 (Reptilia: Agamidae)

ABSTRACT. The aim of the present work is to investigate the female reproductive cycle of the North African agamid, *Agama impalearis*. Histological changes of the whole ovarian cycle were described. Folliculogenesis and oocyte growth were comparable to the general lizard pattern. A single germinal bed per ovary was found. Only previtellogenic follicles were present during the non reproductive period and the onset of vitellogenesis was observed just after emergence from winter dormancy. Two vitellogenic cycles which probably produce two successive clutches per breeding season were observed. The number of vitellogenic follicles can reach 12 per ovarian vitellogenic cycle. The oocyte growth was accompanied by changes in the theca, granulosa, zona pellucida and zona radiata layers. The postovulatory follicles (corpora lutea) were observed until the onset of the second vitellogenic cycle and disappeared rapidly after them. Two kinds of atretic follicles, hydration stage and vitellogenic stage atretic follicles, were described. Atresia was less frequent in *Agama impalearis* and particularly concerned with larger vitellogenic follicles.

INTRODUCTION

L'étude de la reproduction a été depuis longtemps un outil important dans la compréhension de la stratégie d'adaptation des espèces à leur milieu (GUILLETTE & MANDEZ DE LA CRUZ, 1993). Une importante indication de la biologie de reproduction d'une espèce est la caractérisation de son cycle sexuel (FITCH, 1970). A cet égard, les études effectuées chez la plupart des reptiles des zones tempérées montrent que la saison de reproduction est généralement bien définie et mettent en évidence des variations saisonnières de la taille et de l'activité des gonades (voir FITCH, 1970; DUVALL et al., 1982; SAINT GIRONS, 1984 pour revue). Bien que de nombreux travaux aient traité le cycle reproductif chez diverses espèces de lézards (e.g., SAINT GIRONS & DUGUY, 1970; SAINT GIRONS, 1984; CASTILLA & BAUWENS, 1992), les données relatives à la famille des Agamidés restent toutefois peu nombreuses. Ainsi, les seuls agamidés des zones tempérées dont le cycle reproductif a été suffisamment étudié en détail sont *Laudakia stellio* (Linnaeus, 1758) (LOUMBOURDIS & KATTOULAS, 1982a; 1982b), *Calotes versicolor* (Daudin, 1802) (VARMA, 1970; VARMA & GURAYA, 1973), *Agama atra* (Daudin, 1802) (VAN WYK, 1983; 1984a; 1984b) *Ctenophorus nuchalis* (Devis, 1884) et *Ctenophorus caudicinctus* (Günther, 1875) (BRADSHAW et al., 1991). En Afrique du Nord le cycle sexuel d'*Uromastix acanthinurus* Bell, 1825, a fait l'objet d'études morpho-histologiques relativement détaillées (COURRIER, 1929; KEHL, 1944; HAMMOUCHE et al., 1994; HAMMOUCHE & GERNIGON-SPYCHALOWICZ, 1996). Chez *A. impalearis*, Boettger, 1874, seul le cycle reproductif mâle a été étudié à ce point de vue (SAINT GIRONS, 1967; ZNARI & EL MOUDEN, 1997). En revanche, le tractus génital femelle, étudié du point de vue anatomique (ZNARI & EL MOUDEN, 1997), demeure encore non étudié sur le plan histologique.

Outre l'influence des facteurs écologiques (e.g., climat, latitude, altitude et disponibilité trophique) (FITCH, 1985; SEIGEL & FORD, 1991), la taille de la ponte qui représente un aspect important de la stratégie reproductive d'un reptile, est sous l'influence d'autres facteurs d'ordre anatomique et/ou physiologique. Ainsi, d'une manière générale, la fécondité potentielle des lézards femelles dépend du nombre de lits germinatifs dans l'ovaire (JONES et al., 1982), de la vascularisation ovarienne (JONES, 1975) et du nombre de follicules en croissance par rapport à celui des follicules atrésiques lequel est influencé par les concentrations de gonadotropines et de stéroïdes circulants (JONES et al., 1976).

De point de vue structure histologique de l'ovaire, les différents stades de la folliculogenèse, depuis la différenciation de l'ovocyte primaire jusqu'à l'ovulation, ont été décrits chez plusieurs espèces de reptiles (e.g., BONS, 1972; FILOSA, 1973; SHERBROOKE, 1975; JONES et al., 1978; LAUGHRAN et al., 1981; VAN WYK, 1984a; HAMMOUCHE & GERNIGON-SPYCHALOWICZ, 1996). Par ailleurs, les follicu-

les postovulatoires sont généralement transformés en corps jaune (ou corpora lutea) dont la signification fonctionnelle reste encore inconnue. Les follicules ovariens ne se développent pas tous jusqu'à l'ovulation. Ce phénomène connu sous le nom d'atrésie, a été décrit chez toutes les classes des vertébrés et est commun chez la plupart des reptiles. Les ovocytes peuvent devenir atrésiques à n'importe quel stade de leur développement, toutefois, l'atrésie est plus fréquente dans les gros follicules vitéllogéniques (VARMA, 1970; VAN WYK, 1984a).

Le but de la présente étude est de caractériser le cycle ovarien d'*A. impalearis*. Nous décrivons la structure histologique de l'ovaire ainsi que ses variations au cours du cycle annuel. Nous proposerons une série de stades sur le développement de l'ovocyte et des différents constituants de la paroi folliculaire. Ces analyses histologiques compléteront ainsi les observations morpho-anatomiques déjà réalisées sur l'ovaire chez cette espèce (ZNARI & EL MOUDEN, 1997).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. impalearis est un lézard diurne de taille moyenne (Longueur totale moyenne d'environ 250 mm) et endémique d'Afrique du Nord (SCHLEISH et al., 1996). Il est particulièrement commun au Maroc où il occupe les milieux les plus variés (BONS & GENIEZ, 1996). Son rythme annuel est marqué par une période d'hivernage de novembre à février (ZNARI & EL MOUDEN, 1997). Les individus des deux sexes atteignent leur maturité sexuelle à l'âge d'un an à une taille museau-cloaque d'environ 90 mm (EL MOUDEN et al., 1997; ZNARI & EL MOUDEN, 1997). La période des accouplements s'étend d'avril à juillet et les pontes sont produites entre mi-mai et début septembre.

L'étude histologique de l'appareil reproductif femelle a été conduite entre mars et novembre 1996 sur des femelles adultes collectées dans la région des Jbilettes centrales à 25 Km au Nord de Marrakech (31°37'N, 8°02'W, 580 m d'altitude). Le climat de la région est de type aride avec une pluviométrie annuelle moyenne d'environ 240 mm. La température moyenne maximale du mois le plus chaud (juillet) peut atteindre 39°C et la température moyenne minimale est habituellement située autour de 0°C (LE HOUÉROU, 1989). Les caractéristiques du milieu ont été décrites en détails dans d'autres travaux (ZNARI & EL MOUDEN, 1997; 1998; ZNARI et al., 1998).

L'étude a porté sur 56 femelles capturées à différentes périodes de l'année à raison de 4 à 12 spécimens par mois. Les animaux ont été sacrifiés dans les 24 heures après leur capture par anesthésie profonde au Diéthyléther. Les ovaires droits sont fixés au liquide de Bouin en solution aqueuse. Après déshydratation et passage prolongé à l'alcool butylique, les pièces sont incluses dans la paraffine et débitées en coupes sériées de 7,5 µm d'épaisseur. Les coupes histologiques sont ensuite colorées par l'hémalum et

par le Picro indigo carmin (PIC) (MARTOJA & MARTOJA, 1967).

Du fait que les conditions reproductives des femelles collectées durant la saison de reproduction ne sont pas synchrones, ces femelles seront alors groupées selon les stades de leur activité reproductrice plutôt que la date de leur capture. Ainsi, nous proposerons une série de stades sur le développement de l'ovocyte et des différents constituants de la paroi folliculaire.

Nous avons également mesuré le grand axe des ovocytes sur des dessins réalisés au moyen d'une chambre claire. Les mesures sont prises sur des coupes voisines de l'équateur de l'ovocyte.

RÉSULTATS

L'ovaire d'*A. impalearis* adulte présente des ovocytes à différents niveaux de développement, depuis l'ovogonie jusqu'aux stades les plus avancés. Les stades jeunes peuvent être observés dans tous les ovaires quelque soit le moment de l'année. Cependant, les œufs sur le point d'atteindre leur complète maturité ne se rencontrent qu'à partir de fin avril et jusqu'au début septembre. L'examen des ovaires a montré que le dépôt du vitellus commence vers la fin du mois de Mars sur de petits follicules dont la diamètre ne dépasse guère 2 mm. Pendant la vitellogenèse, l'accroissement du diamètre des ovocytes est important et peut atteindre une valeur maximale de 8 mm.

Le diamètre moyen des cinq plus gros follicules de chaque ovaire durant le cycle sexuel montre une variation annuelle significative (ANOVA, $F_{(8,37)} = 2,83$; $P = 0,019$) (Fig. 1). Il commence à augmenter dès le début mars pour atteindre une valeur maximale durant la période de mai-août. En se basant sur la répartition des tailles des ovocytes, l'analyse du graphique montre que l'accroissement lent dure jusqu'à une dimension voisine de 2 mm, auquel succède le grand accroissement conduisant à la ponte ovulaire. Le diamètre des ovocytes passe ainsi de 2 mm à un maximum pouvant atteindre 8 mm en l'espace d'un mois

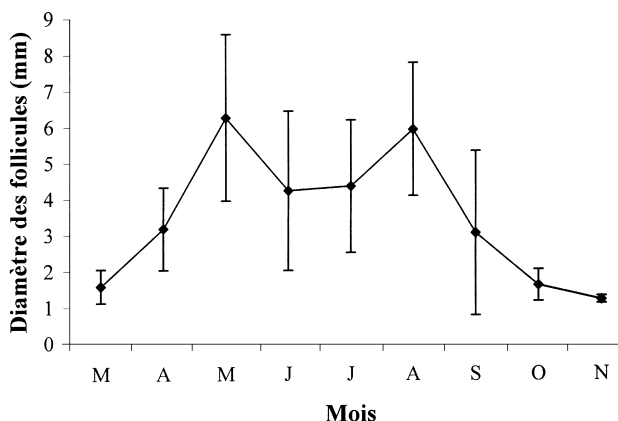


Fig. 1. – Variations mensuelles (moyenne $\pm$ SD) du diamètre moyen des cinq plus gros follicules de chaque ovaire chez *Agama impalearis* durant l'année 1996.

voire moins. Entre septembre et mars de l'année suivante, l'ovaire est caractérisé par des follicules immatures de petite taille.

Au début du mois de mars, chaque ovaire renferme 10 à 13 ovocytes faiblement opaques d'un diamètre inférieur à 1,3 mm. Lorsqu'ils dépassent cette taille, ils deviennent blancs opaques et prennent ensuite une couleur jaune pâle qui devient très vive au terme de la fin de la vitellogenèse. Au mois d'octobre, l'aspect des ovaires est similaire à celui des femelles au mois de mars. Le nombre d'ovocytes en vitellogenèse est variable; il est parfois égal dans les deux ovaires, sans dépasser toutefois 12 par ovaire.

La preuve histologique que certaines femelles peuvent produire plus d'une ponte par an est bien confirmée par la présence sur certaines coupes de gros follicules en vitellogenèse en même temps que des corpora lutea récents.

Stroma ovarien et épithélium germinatif (Fig. 2, 3 et 4)

Des coupes sériées montrent que chaque ovaire ne possède qu'un seul lit germinatif placé vers la paroi dorsale de l'ovaire. Ce lit germinatif a la forme d'un petit monticule allongé suivant une direction parallèle à l'axe du corps. Il se compose d'un cortex médio-dorsal unique et d'une zone centrale composée de cellules ne présentant pas d'orientation définie à laquelle sont reliés les très jeunes ovocytes en cours d'accroissement. Cette apparence histologique rend l'épithélium germinatif facilement repérable (Fig. 3). En outre, l'échelonnement régulier de la taille des ovocytes confirme l'existence d'un seul lit germinatif par ovaire.

Durant le cycle reproductif, l'ovaire subit de nombreux changements avec la production et la croissance des follicules. Les éléments ovariens comportent ainsi un nombre variable de follicules en développement, des corpora lutea, des follicules atresiques et un seul lit germinatif. Les ovogonies évoluent dans l'épithélium germinatif. Les ovocytes primaires de forme sphérique sont ensuite projetés dans les couches plus internes du lit germinatif au niveau duquel ils s'entourent d'une rangée de cellules aplaties disposées d'une manière irrégulière (Fig. 4). Les cellules placées autour de chaque ovocyte deviennent de plus en plus nombreuses pour constituer ensuite plusieurs enveloppes. Le follicule ovarien ainsi formé quitte le lit germinatif et se dirige vers la cavité de l'ovaire. Les ovocytes à ce stade ont un diamètre de $0,2 \pm 0,04$ mm.

Dans l'évolution de l'ovocyte primaire et de ses enveloppes, on peut distinguer plusieurs stades dont chacun est défini par des modifications précises d'un ou de plusieurs constituants:

Stade I: Ovocyte de diamètre compris entre 0,1-0,3 mm (Fig. 5)

Les follicules de cette taille viennent de quitter l'épithélium germinatif. Ils se caractérisent par un ooplasme

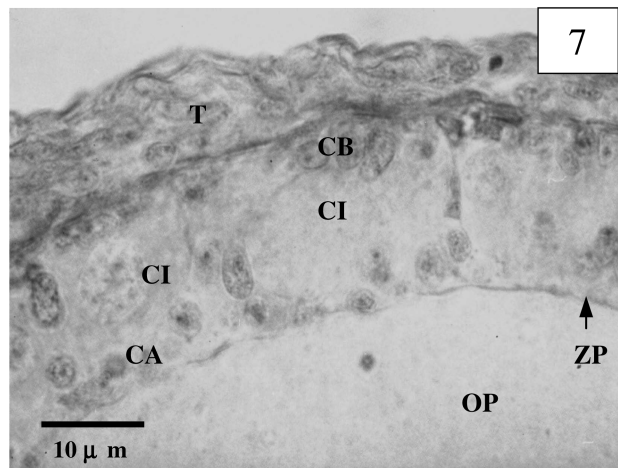
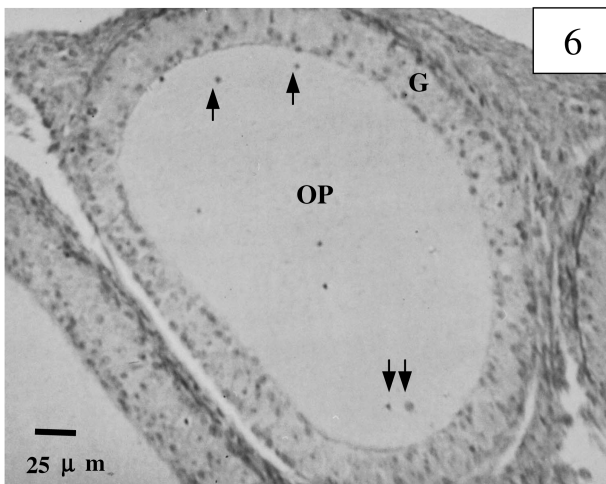
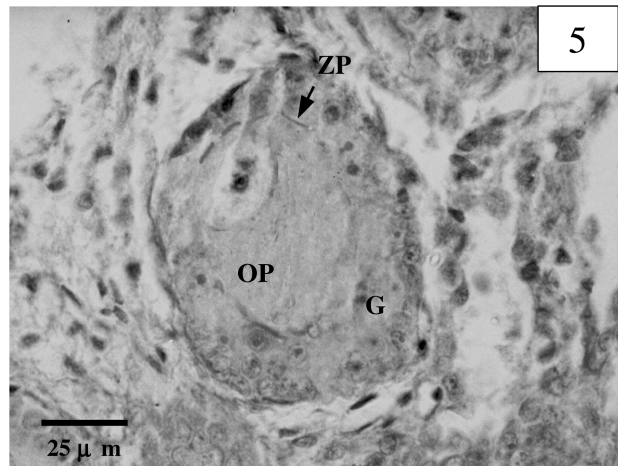
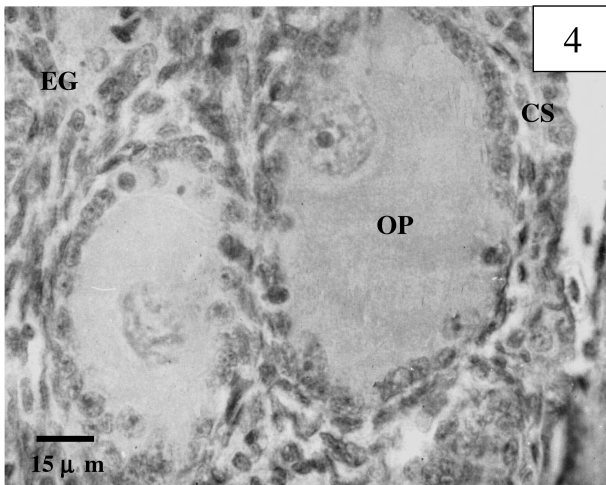
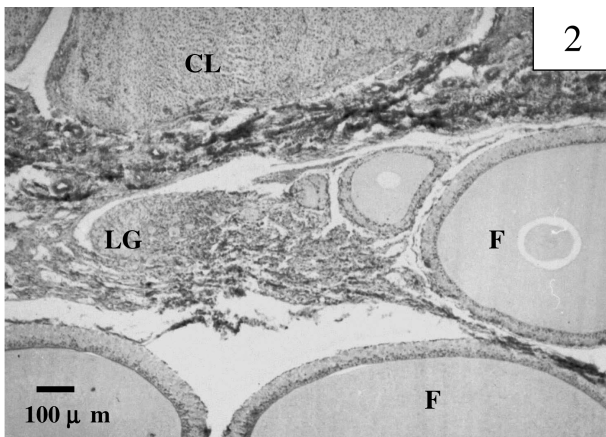


Fig. 2. – Coupe transversale de l'ovaire au niveau du lit germinatif (LG). (CL: corpora lutea; F: follicule en croissance).

Fig. 3. – Lit germinatif montrant des ovocytes primaires (OV). (C: cortex).

Fig. 4. – Epithélium germinatif avec des ovocytes primaires entourés de cellules stromales (CS). (EG: épithélium germinatif; OP: ooplasme).

Fig. 5. – Ovocytes primaire dans le stroma ovarien. Notez la différenciation de la granulosa (G) et le début de formation de la zone pellucide (ZP). (OP: ooplasme).

Fig. 6. – Ovocyte en croissance dans le stroma ovarien. Les flèches indiquent les granulations acidophiles. (OP: ooplasme; G: granulosa).

Fig. 7. – Vue d'ensemble de l'épithélium folliculaire d'un ovocyte au stade II. (CA: cellule apicale; CB: cellule basale; CI: cellule intermédiaire; OP: ooplasme; T: thèque; ZP: zone pellucide).

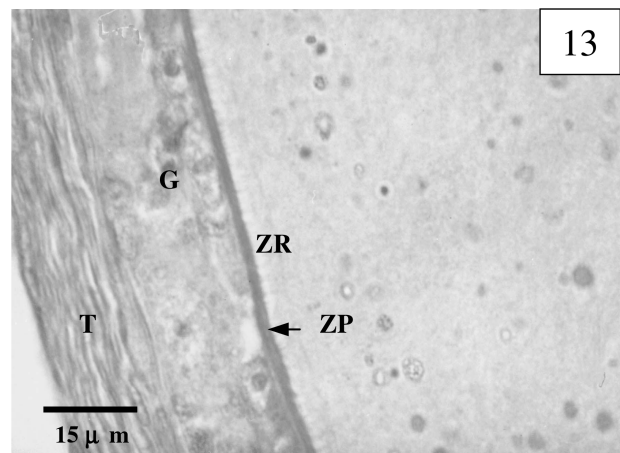
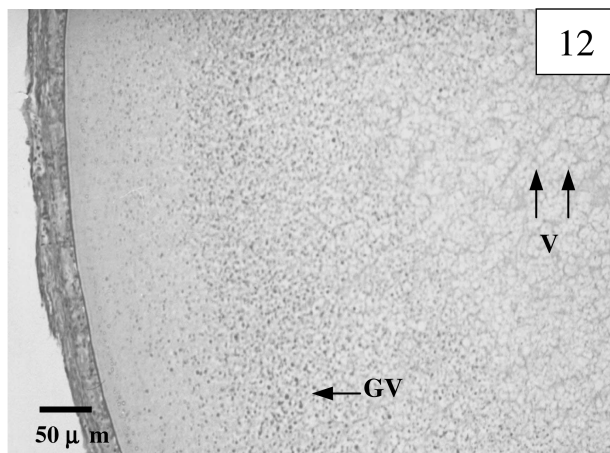
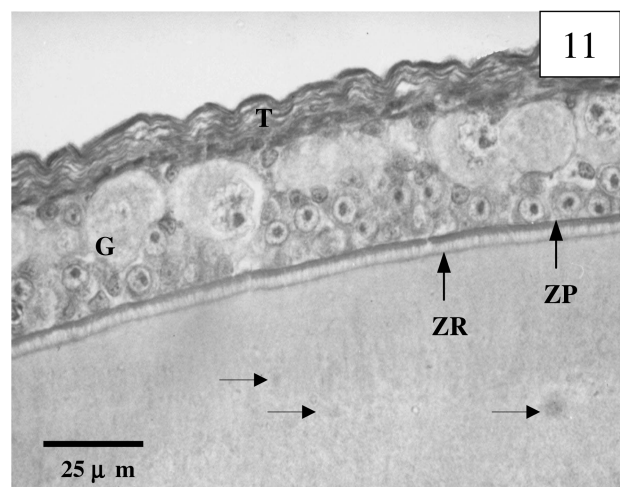
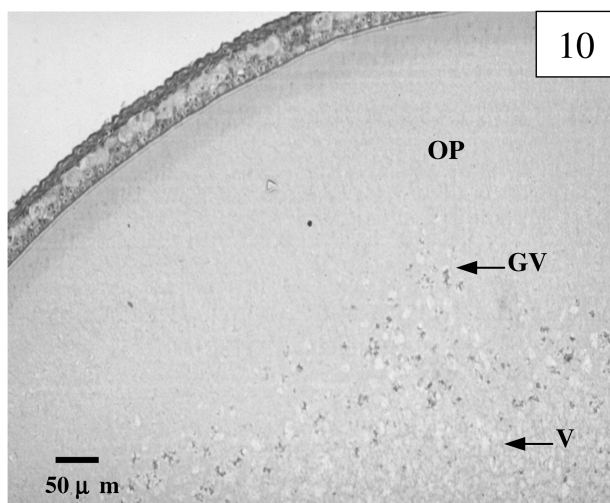
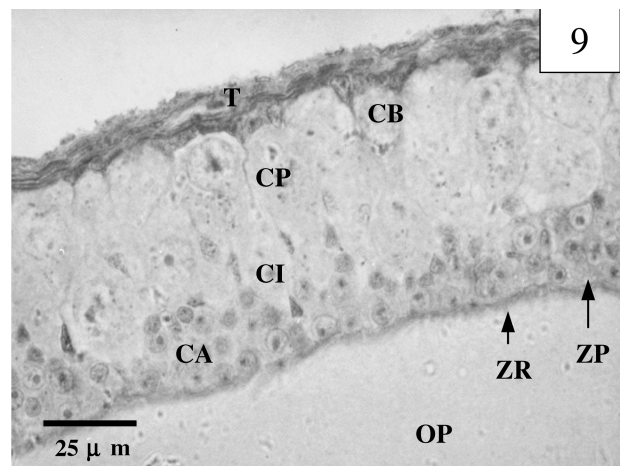
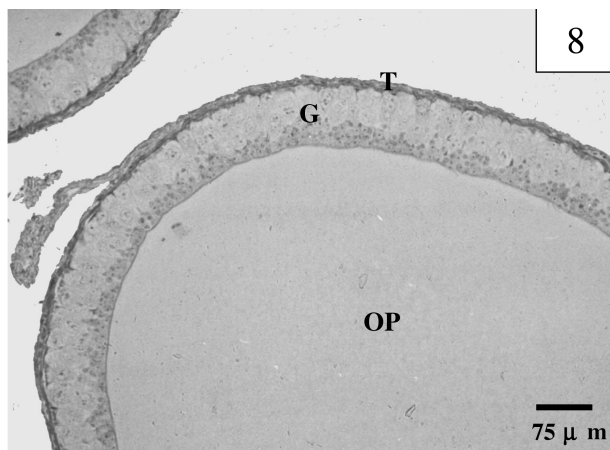


Fig. 8. – Thèque, granulosa et ooplasme d'un ovocyte au stade III. (G: granulosa; OP: ooplasme; T: thèque).

Fig. 9. – Détail de la figure précédente montrant l'apparition des cellules piriformes (CP) dans l'épithélium folliculaire. (CA: cellule apicale; CB: cellule basale; CI: cellule intermédiaire; OP: ooplasme; T: thèque; ZP: zone pellucide; ZR: zone radiata).

Fig. 10. – Follicule ovarien montrant les vacuoles (V) et granulations vitellines (GV) qui commencent à envahir la partie centrale du cytoplasme (OP).

Fig. 11. – Épithélium folliculaire et membrane vitelline d'un ovocyte au stade IV. Zone pellucide (ZP) et zone radiata (ZR) nettes. Les flèches indiquent les substances acidophiles. (G: granulosa; T: thèque).

Fig. 12. – Follicule ovarien au stade V montrant une extension des vacuoles (V) et de granulations vitellines (GV) dans l'ooplasme.

Fig. 13. – Thèque (T), granulosa (G), zone pellucide (ZP), zone radiata (ZR) et ooplasme d'un ovocyte au stade V.

homogène et un début de formation de l'épithélium folliculaire (granulosa). Le noyau relativement arrondi et vésiculaire est placé de façon excentrique. La granulosa est constituée de cellules épithéliales qui commencent à se différencier. Ainsi, deux types de cellules peuvent être distinguées : les cellules intermédiaires qui sont grandes et les cellules basales de petite taille. L'épaisseur de la granulosa est en moyenne de $26 \pm 1,0$ mm. A ce jeune stade de l'ovocyte, la membrane ooplasmique est très fine et la théque non encore bien différenciée et constituée d'une très mince couche de fibroblastes aplatis. Pendant cette phase, l'ovocyte continue de s'accroître.

Stade II: Ovocyte de diamètre compris entre 0,3-0,5 mm
(Fig. 6-7)

Les ovocytes sont entourés d'une granulosa épaisse. L'ooplasme faiblement coloré montre une apparence homogène avec un début de formation de granulations acidophiles. La granulosa est toujours formée de petites cellules basales et de grosses cellules intermédiaires qui sont plus abondantes qu'au stade précédent. Les grosses cellules sont caractérisées par un cytoplasme légèrement coloré et par des noyaux basophiles vésiculaires bien distincts. L'épithélium folliculaire est d'une épaisseur de $25 \pm 4,1$ mm. Ce stade se caractérise par l'épaississement de la membrane ooplasmique pour former une structure homogène, c'est la zone pellucide. La théque consiste en une mince couche de $7 \pm 0,8$ mm de fibroblastes non vascularisés. Les follicules de cette taille sont présents dans l'ovaire durant toute l'année.

Stade III: Ovocyte de diamètre compris entre 0,5-1 mm
(Fig. 8-9)

L'ooplasme commence à se vacuoliser dans sa partie centrale. La membrane ooplasmique, toujours fine, commence à se dédoubler en deux feuillets par le début de la différenciation de la zone striée (zone radiata) selon une disposition radiaire au contact de l'ooplasme cortical. La zone pellucide est bien différenciée et est plus externe entre l'ooplasme et la granulosa. Leurs épaisseurs sont respectivement de $0,5 \pm 0,1$ mm et $1,5 \pm 0,1$ mm. La granulosa devient plus épaisse ($48 \pm 6,6$ mm) avec l'apparition d'une nouvelle sorte de cellules. Elle se compose ainsi de trois types de cellules : grandes cellules piriformes, qui sont allongées avec un cytoplasme clair et un noyau bien coloré, cellules intermédiaires logées entre les parties effilées des cellules piriformes et contre la zone pellucide avec un diamètre de 15 mm environ, et enfin, les cellules de petite taille plaquées contre la zone pellucide (cellules apicales) ainsi que vers la partie externe de la granulosa (cellules basales). A ce stade, la théque est légèrement plus développée qu'au stade précédent ($7,8 \pm 2,8$ mm) et consiste en de fibroblastes arrangés de façon concentrique. Les follicules de ce type sont présents durant le cycle annuel.

Stade IV: Ovocyte de diamètre compris entre 1-1,5 mm
(Fig. 10-11)

Les vacuoles envahissent l'ooplasme et plus particulièrement le centre de l'ovocyte alors que de minuscules sphères vitellines commencent à ce déposer dans sa partie périphérique et s'étendent à l'intérieur. Des inclusions supplémentaires acidophiles sont présents près de la périphérie de l'ovocyte. Les membranes vitellines sont maintenant très nettes autour de l'ovocyte avec le début d'apparition des striations sur la zone radiata. La zone pellucide se colore de façon homogène acidophile. La zone pellucide et la zone radiata deviennent plus épaisses et mesurent environ 3 mm chacune. L'épaisseur de la granulosa reste sensiblement le même qu'au stade précédent avec une abondance de cellules basales et intermédiaires. En revanche, la théque est devenue plus épaisse ($13,5 \pm 4,5$ mm) avec l'apparition de petits capillaires sanguins. Les follicules de cette taille sont présents dans l'ovaire le long de l'année.

Stade V: Ovocyte de diamètre compris entre 1,5-2 mm
(Fig. 12-13)

L'augmentation du nombre et de la taille des vacuoles donne au cytoplasme une apparence alvéolaire avec une abondance importante de vitellus vers la partie périphérique. Des inclusions acidophiles apparaissent près de la zone radiata dont l'épaisseur ainsi que celle de la zone pellucide restent sensiblement identiques qu'au stade IV ($2,5 \pm 0,5$ mm). On note une réduction de l'épaisseur de la granulosa ($34 \pm 7,4$ mm), une diminution du nombre des cellules piriformes qui s'allongent parallèlement à la granulosa et une abondance des cellules basales. L'apparence de la théque est toujours indifférenciée et percée de vaisseaux sanguins qui sont plus fréquents près de la surface externe qu'ils traversent perpendiculairement. Son épaisseur subit une légère augmentation ($16 \pm 5,8$ mm). Ce type d'ovocyte marque le début de la vitellogenèse.

Stade VI: Ovocyte de diamètre compris entre 2-3 mm
(Fig. 14-15)

Les sphères vitellines deviennent plus nombreuses au sein du cytoplasme. Leur taille et leur abondance diminuent en allant de la zone périphérique vers la zone centrale du cytoplasme qui apparaît complètement vacuolisée. Une couche dense de sphères vitellines apparaît contre la face interne de la zone radiata. Comparée au stade précédent, l'épaisseur de cette dernière a augmenté ($4,5 \pm 0,6$ mm) avec l'apparition d'une striation plus nette tandis que l'épaisseur de la zone pellucide est restée sensiblement la même et celle de la granulosa a considérablement diminué ($15 \pm 2,8$ mm). La structure de la granulosa est toujours composée de cellules piriformes et de cellules basales qui sont plus fréquentes vers la limite externe alors que les cellules intermédiaires disparaissent.

La granulosa apparaît plus épaisse là où les cellules piriformes subsistent. La théque est devenue plus épaisse ($18 \pm 4,2$ mm) avec une vascularisation plus importante dans sa partie externe. Les follicules de ce stade sont présents dans les ovaires durant la phase de la vitellogenèse.

Stade VII: Ovocyte de diamètre plus large que 3 mm (Fig. 16)

C'est le stade précédant la ponte ovulaire. Les follicules sont maintenant mûrs avec un dépôt massif de vitellus remplissant le cytoplasme d'une façon presque uniforme. La zone radiata est légèrement réduite en épaisseur ($4,0 \pm 1,6$ mm) et les striations perpendiculaires deviennent plus nombreuses. La zone pellucide devient plus fine ($1,8 \pm 0,3$ mm). La régression de la granulosa continue ($3,8 \pm 0,5$ mm) et seules quelques cellules piriformes persistent ne formant plus qu'une seule assise plus ou moins discontinue de cellules squamosales aplaties. La théque garde à peu près la même épaisseur ($18,5 \pm 1,7$ mm). Au moment de la ponte ovulaire, les enveloppes se rompent et l'ovule se détache de l'épithélium folliculaire et est recueilli par le pavillon de l'oviducte.

Follicules post-ovulatoires

Après l'ovulation, les enveloppes folliculaires restent attachées à l'ovaire sur un large secteur et forment des corpora lutea qui sont toujours placés dans la région la plus vascularisée. Les ovaires contiennent ainsi des corpora lutea et des follicules en croissance avec quelque fois des follicules atresiques. Du fait que les femelles sacrifiées ne proviennent pas d'un élevage, l'évolution des corpora lutea est donc suivie sur des femelles fraîchement capturées dont la date de l'ovulation est inconnue ainsi que l'âge des corpora lutea.

Stade I (Fig. 17-18)

Juste après l'ovulation, l'ouverture par laquelle s'est échappé l'ovule est large. Les enveloppes folliculaires entourent un espace en forme de croissant. Les cellules de la granulosa subissent une hypertrophie rapide et commencent à remplir la cavité centrale. La théque devient plus épaisse que dans les follicules préovulatoires et comporte deux couches multicellulaires (externe et interne) facilement reconnaissables. La couche externe apparaît plus collagénueuse avec peu de fibroblastes qui ont tendance à avoir une disposition plutôt radiaire. Elle est parcourue par de gros vaisseaux parallèles à la surface. La couche interne est plus épaisse et est constituée de nombreuses cellules fibroblastiques et de fibres collagènes rangées de façon concentrique. La limite entre les deux couches est marquée par la présence des espaces capillaires contenant des hématies. La limite interne située près des cellules lutéales est marquée par la présence de fibroblastes basophiles.

Stade II (Fig. 19-20)

Le volume total du corpora lutea s'est réduit et manifeste une apparence plus arrondie que dans le stade précédent. Sa cavité centrale est entièrement comblée par les cellules lutéiniques. Ces dernières sont plus abondantes et contiennent des noyaux vésiculaires de taille variable. La théque est moins épaisse par rapport au stade précédent et les deux couches qui la composent, conservent les mêmes propriétés. Toutefois, elles montrent une plus forte vascularisation avec des vaisseaux sanguins de plus petite taille. La théque externe montre des signes de destruction et la plupart des capillaires se sont désintégrés. Le long de la bordure interne de la théque, les granulations pigmentaires sont particulièrement abondantes et fortement colorées. Ce type de corpora lutea se rencontre en présence de gros œufs oviductaires et de gros follicules en vitellogenèse qui correspondent au début du deuxième cycle vitellogénique.

Stage III (Fig. 21)

Les corpora lutea présentent des dimensions réduites et apparaissent pigmentés avec une disparition totale de la théque. Ils peuvent être observés simultanément à une seconde génération de gros follicules vitellogéniques. Les observations faites sur les différentes coupes n'ont pas mis en évidence la présence simultanée des corpora lutea résultant de la première et de la deuxième pontes. Ceci suggère une disparition relativement rapide des corpora lutea issus de la première ponte avant la mise en place de ceux correspondants à la seconde ponte. Par ailleurs, à la fin de la période de reproduction, on assiste à la dégénérescence totale des corpora lutea.

Les follicules atresiques

Les follicules atresiques, non reconnaissables avec certitude que sur préparations histologiques, sont observés durant tous les stades du cycle reproductif. Cependant, l'atresie frappe le plus souvent des follicules en vitellogenèse. Les follicules atresiques se caractérisent par une hypertrophie des cellules de la granulosa et sont généralement de deux types: les follicules en phase d'hydratation et ceux en cours de la vitellogenèse.

Sur la totalité des femelles examinées, l'atresie folliculaire n'est rencontrée que chez 21% d'entre elles avec le plus souvent 1 à 2 follicules atresiques par ovaire.

Atresie en phase d'hydratation (Fig. 22-23)

L'ooplasm présente une apparence granulaire avec des agrégations occasionnelles. Les macrophages amiboïdes sont abondants et présentent une activité phagocytaire évidente. Les membranes vitellines (zone pellucide et zone radiata) sont absentes de même que les cellules intermédiaires et piriformes de la granulosa. Cette dernière est

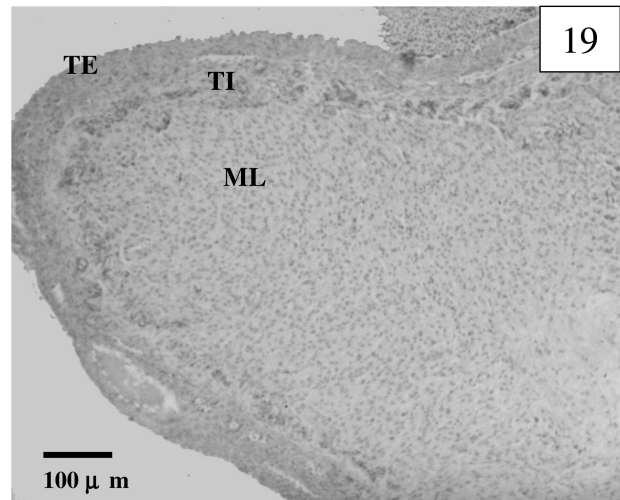
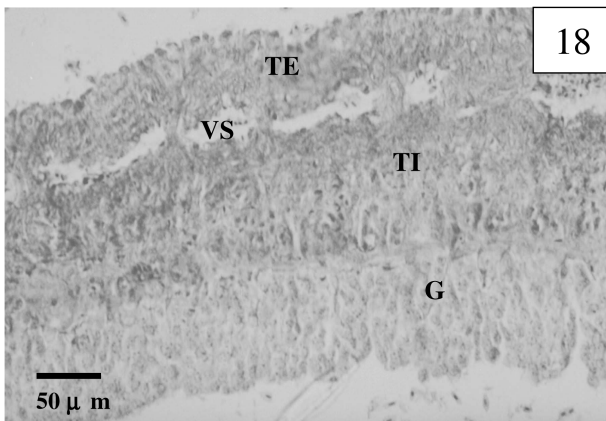
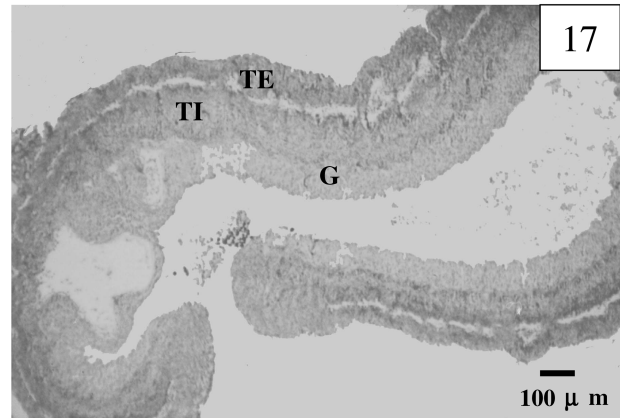
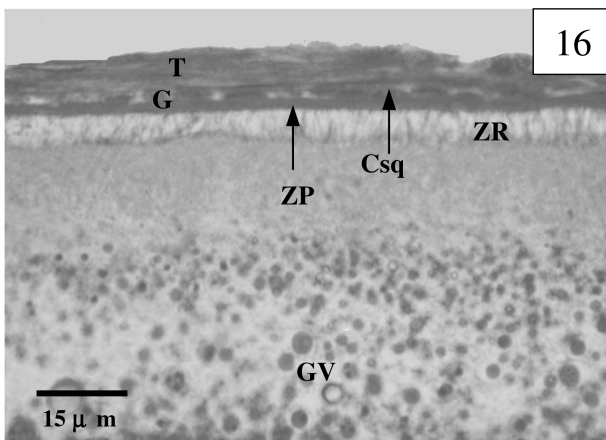
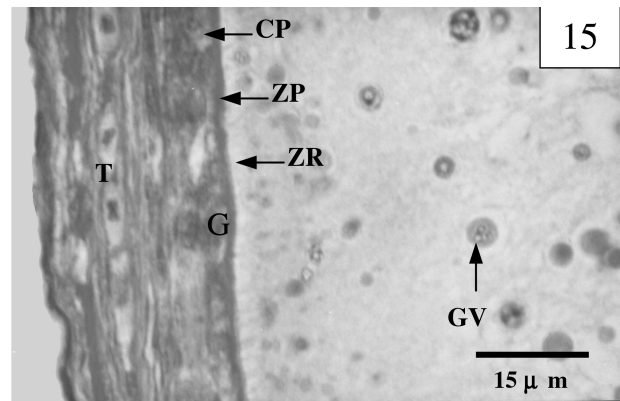
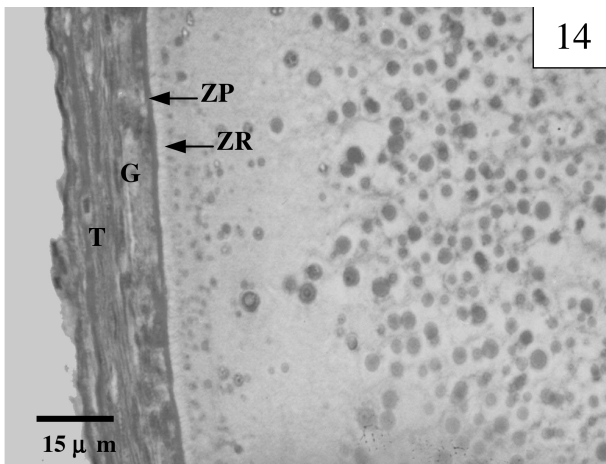


Fig. 14. – Follicule ovarien au stade VI. (G: granulosa; T: thèque; ZP: zone pellucide; ZR: zone radiata).

Fig. 15. – Détail de la figure précédente montrant la réduction du nombre et de la taille des cellules piriformes (CP). (G: granulosa; GV: granulations vitellines; T: thèque; ZP: zone pellucide; ZR: zone radiata).

Fig. 16. – Follicule ovarien au stade VII (fin de la vitellogénèse) montrant les cellules squamosales (Csq) de la granulosa (G) et de large sphères vitellines (GV). (T: thèque; ZP: zone pellucide; ZR: zone radiata).

Fig. 17. – Follicule ovarien postovulatoire (corpora lutea) au stade I. (TE: thèque externe, TI: thèque interne, G: Granulosa).

Fig. 18. – Détail de la figure précédente montrant trois couches distinctes: thèque externe (TE), thèque interne (TI) et la granulosa (G). Les vaisseaux sanguins (VS) sont situés entre la thèque externe et la thèque interne.

Fig. 19. – Corpora lutea au stade II postovulatoire. Les cellules lutéiniques ont complètement envahi la cavité centrale. (TE: thèque externe; TI: thèque interne; ML: masse lutéinique).

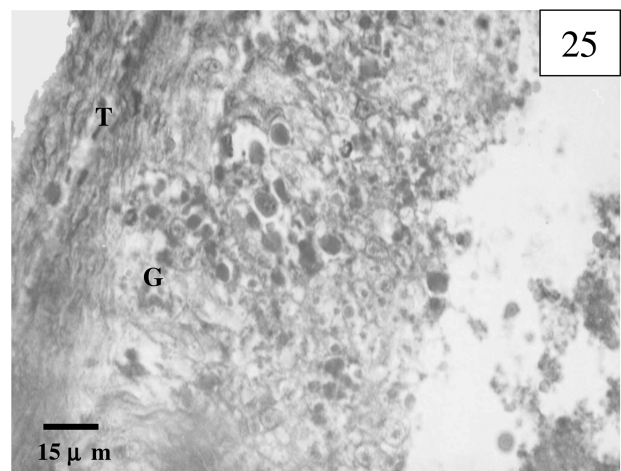
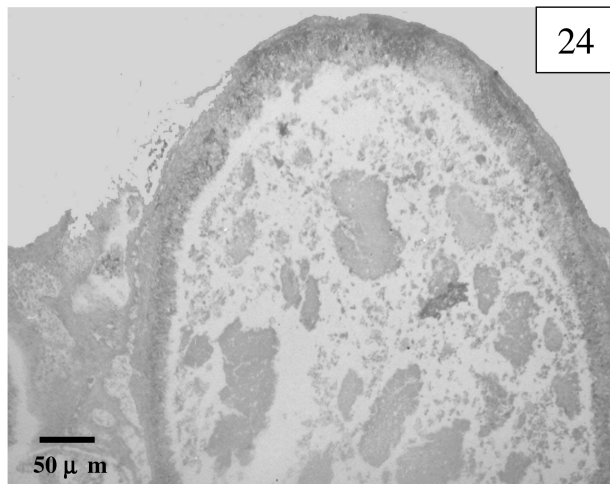
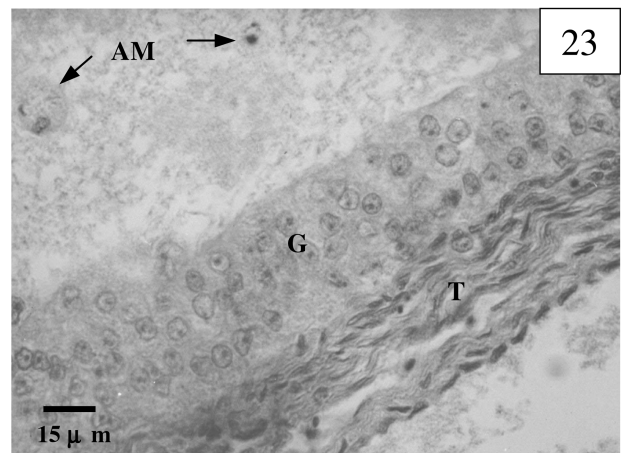
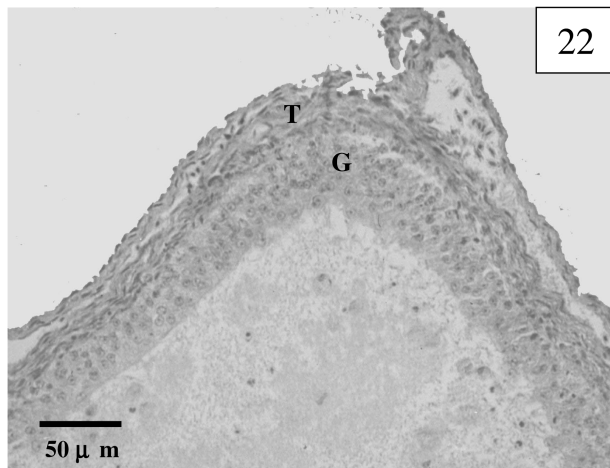
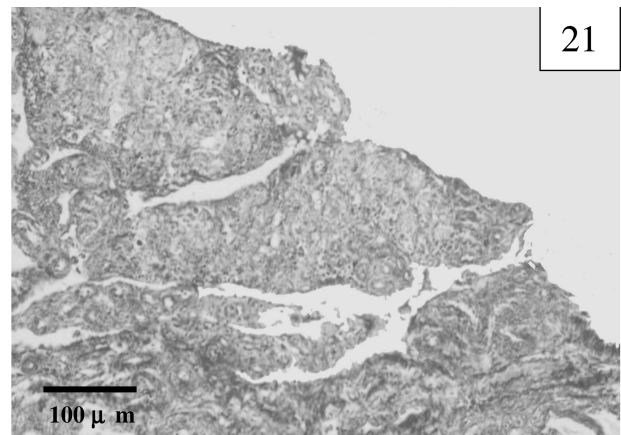
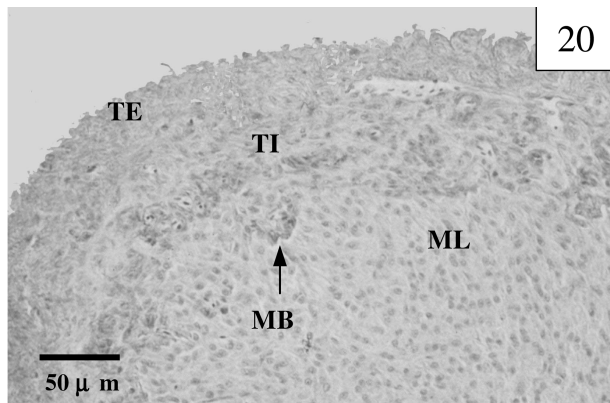


Fig. 20. – Détails de la figure précédente montrant les trois couches: thèque externe (TE), thèque interne (TI) et granulosa (= masse lutéinique, ML). (MB: membrane basale).

Fig. 21. – Dégénérescence des corpora lutea au stade III post-ovulatoire. On assiste à une disparition totale de la thèque.

Fig. 22. – Follicule atrésique en phase d'hydratation. (T: thèque, G: Granulosa).

Fig. 23. – Détail d'un follicule atrésique en phase d'hydratation. Notez l'hypertrophie de la granulosa (G) et l'apparition des macrophages amiboïdes (MA) dans le cytoplasme. (T: Thèque).

Fig. 24. – Follicule atrésique en phase de vitellogénèse.

Fig. 25. – Follicule atrésique en phase de vitellogénèse. Notez l'hypertrophie de la granulosa (G) et la résorption de la majorité des granulations vitellines. (T: thèque).

constituée de cellules de forme variable avec des noyaux arrondis montrant des figures mitotiques fréquentes. La théque est hypertrophiée mais reste bien séparée de la granulosa. Sa couche externe est essentiellement constituée de tissus connectifs indifférenciés avec des vaisseaux sanguins. Les atrésies en phase d'hydratation n'ont été observées que durant la période de repos sexuel (octobre-novembre).

Atrésie en phase de vitellogenèse (Fig. 24-25)

Les cellules de la granulosa se sont hypertrophiées et envahissent la masse jaune. Les macrophages sont fréquents dans la granulosa. L'hypertrophie est aussi évidente au niveau de la théque. La zone pellucide est très difficilement discernable. De grosses sphères vitellines de forme variable apparaissent à l'intérieur des vacuoles intra-cytoplasmiques et une grande partie du vitellus est résorbée. Les atrésies en phase de vitellogenèse ne sont observées qu'au cours de la phase d'activité reproductrice.

DISCUSSION

Le cycle sexuel femelle d'*A. impalearis* se caractérise par une longue période de vitellogenèse qui débute en fin mars et se poursuit jusqu'à fin août (voir également ZNARI & EL MOUDEN, 1997). De fait, cette espèce est l'une des plus précoces à se reproduire juste après son émergence de l'hivernage. Ceci est associé à une grande fécondité qui se traduit par la production de deux grosses pontes successives. En effet, les résultats histologiques obtenus chez la plupart des femelles examinées ont mis en évidence la présence simultanée de follicules en vitellogenèse et de corpora lutea ce qui confirme les données morphologiques de BONS (1968) et de ZNARI & EL MOUDEN (1997) sur l'existence d'une double ponte chez cette espèce. Ce type de cycle vitellogénique est qualifié de pré-nuptial (SAINT GIRONS, 1984) et a été décrit chez d'autres Agamidés (e.g., CHIDRESS, 1970; BONS, 1972; LOUMBOURDIS & KATTOULAS, 1982a) ainsi que d'autres espèces de lézards (e.g. SAINT GIRONS & DUGUY, 1970; FILOSA, 1973; CASTILLA & BAUWENS, 1992). *A. impalearis* a un cycle très voisin de celui des lézards occupant les régions à climat tempéré avec une saison aride et qui présentent deux pontes annuelles (BONS, 1962; CHIDRESS, 1970; PIANKA, 1970; LOUMBOURDIS & KATTOULAS, 1982a; voir FITCH, 1970 pour revue). La comparaison de nos données avec celles de BONS (1967) sur la longueur de la saison de reproduction avec une seule ponte chez la même espèce habitant l'extrême nord du Maroc, suppose l'existence d'une certaine variation géographique dans le cycle reproductif femelle. Le cycle reproductif apparaît ainsi très lié à la longueur de la saison de reproduction qui est déterminée par les conditions climatiques locales et plus particulièrement par la température ambiante (NUSSBAUM, 1981; FERGUSON et al. 1990). Cette dernière exerce une

influence directe sur la croissance folliculaire (DUVALL et al., 1982). Dans d'autres cas, la photopériode peut être également un facteur important qui influence le cycle reproductif chez les reptiles des zones tempérées (e.g., VAN WYK, 1983).

Chez les reptiles, les ovogonies sont localisés dans une ou plusieurs régions de l'ovaire connues sous le nom de lit germinatif. Contrairement aux mammifères dont le nombre d'ovogonies est fixé durant le développement embryonnaire, les ovogonies présents dans le lit germinatif des reptiles montrent une activité mitotique au début de chaque cycle reproductif. En général, les lézards ont un, deux ou plusieurs lits germinatifs par ovaire (JONES et al., 1982). Chez *A. impalearis*, un seul et unique lit germinatif a été mis en évidence. Des observations similaires ont été rapportées chez plusieurs autres lézards (BOYD, 1940; VARMA, 1970; JONES et al., 1975a; 1975b; VAN WYK, 1984a). Par contre, deux épithéliums germinatifs ont été mis en évidence chez *Xantusia vigilis* Baird, 1859 (MILLER, 1948) et *Leiopisma rhomboidalis* Peters, 1869 (WILHOFT, 1963). Cette variabilité du nombre de lits germinatifs par ovaire selon l'espèce considérée est probablement l'un des facteurs qui contrôlent la taille de la ponte (JONES et al., 1978).

Outre quelques différences dans la phénologie de la reproduction ainsi que la durée des différents événements reproductifs, le développement des structures ovariennes décrit chez *A. impalearis* est comparable à celui chez d'autres agamidés (VAN WYK, 1984a; VARMA, 1970) ainsi que chez d'autres groupes de lézards (BOYD, 1940; FILOSA, 1973; KLOSTERMAN, 1987). Selon les présentes investigations, la différenciation de la granulosa chez *A. impalearis* est caractérisée par la formation de trois catégories cellulaires (grandes cellules piriformes, cellules intermédiaires et petites cellules). Comme l'avait suggéré VAN WYK (1984a), les cellules piriformes dériveraient des cellules intermédiaires qui dériveraient à leur tour des petites cellules. L'abondance relative de ces dernières indique que la formation de ces différents types de cellules est le résultat d'une différenciation plutôt qu'une activité mitotique (HUBERT, 1971; 1973; NEAVES, 1971; LANCE & CALLARD, 1978; LAUGHRAN et al., 1981; VAN WYK, 1984a). Le nombre de cellules piriformes augmente dans la granulosa simultanément à la croissance folliculaire initiale. Néanmoins, aucune activité mitotique n'apparaît au niveau des cellules intermédiaires et piriformes (HUBERT, 1973) ou encore comme l'avait signalé BETZ (1963), l'activité mitotique s'arrête juste après la différenciation des premières cellules piriformes. Ceci indique que ces dernières se différencient uniquement à partir des cellules de la granulosa déjà existantes. En revanche, plusieurs auteurs ont rapporté que les petites cellules de la granulosa continuent à se diviser jusqu'au début de la vitellogenèse (BLANC, 1971; OLMA & TADDEI, 1974; LANCE & LOFTS, 1978). Par ailleurs, FILOSA et al. (1979) ont trouvé que le nombre des grosses cellules augmente durant la croissance ovocytaire simultanément à une aug-

mentation de celui des petites cellules avec un arrêt de la différenciation des grosses cellules mais une continuation de la division des petites. Cependant, des études autoradiographiques ont montré que les petites cellules basales de la granulosa prolifèrent et donnent naissance aux cellules piriformes et intermédiaires.

Les variations saisonnières de l'épaisseur de la granulosa ont été largement rapportées chez les squamates (GURAYA, 1978). Comme c'est le cas chez *A. atra* (VAN WYK, 1984a), ces variations sont en corrélation avec le développement folliculaire. L'épaississement de la granulosa durant la phase prévitellogénique est en relation avec l'augmentation du nombre des cellules piriformes alors que son amincissement paraît être le résultat de la dégénérescence de ces cellules au début de la vitellogenèse. Le développement puis la régression de la granulosa impose l'idée de sa participation active dans les processus de la vitellogenèse chez les reptiles (BLANC, 1971). A cet égard, il a été suggéré que les cellules piriformes de la granulosa ont un rôle nutritif (BONS, 1972) et sont probablement impliquées dans la production de vitellus (GOLDBERG, 1970; VARMA, 1970; BLANC, 1971; NEAVES, 1971; HUBERT, 1973; LANCE & CALLARD, 1978; VAN WYK, 1984a). Chez *A. atra*, VAN WYK (1984a) signale l'existence de granulations APS positive dans le cytoplasme des cellules piriformes des follicules au stade prévitellogénique. Selon cet auteur, cette réaction pourrait être due à un échange de glycogène et de ribonucléoprotéine entre les cellules piriformes et l'ooplasmе. Chez *Acanthodactylus erythrurus lineomaculatus* (SCHINZ, 1833), BONS (1972) a affirmé que les cellules piriformes servent surtout de guide aux substances qui sont élaborées par les cellules basales. Après avoir suivi le contour des cellules piriformes, ces substances pénètrent dans l'ovocyte à travers les pores de la membrane ovocytaire qui coïncident avec l'emplacement des pôles apicaux des cellules piriformes. En revanche, des observations au microscope électronique chez *Anolis carolinensis* (Voigt, 1832) n'ont révélé aucune trace du dépôt vitellin dans le cytoplasme des cellules piriformes (NEAVES, 1971). Notons qu'en dehors des squamates durant la prévitellogénèse à des stades très comparables à ceux observés chez les oiseaux (CALLEBAUT, 1991) et les Elasmobranches (ANDREUCETTI et al., 1999), des cellules à aspect pyriforme ont été décrites dans la granulosa.

Comme il a été rapporté chez la plupart des vertébrés inférieurs, la zone pellucide est formée à l'interface ovocyte-épithélium folliculaire chez *A. impalearis*. Comme chez d'autres espèces de lézards (VARMA, 1970; JONES et al., 1975a; GURAYA & VARMA, 1976; VAN WYK, 1984a) durant les premiers stades de la croissance ovarienne, la zone pellucide forme tout d'abord une seule couche homogène puis au fur et à mesure de la différenciation folliculaire, elle se dédouble pour donner naissance à une autre couche striée (zone radiata). Chez *A. impalearis*, les petites sphères vitellines adjacentes à la limite de la zone radiata indiquent que l'accumulation du vitellus a proba-

blement une origine extra-ovocytaire. Ceci est en accord avec les observations de VAN WYK (1984a) chez *A. atra* chez laquelle il suppose que les petites sphères fusionnent entre elles pour former les grosses sphères qui occuperont tout le cytoplasme des follicules mûrs. D'autre part, la zone pellucide atteint son épaisseur maximale dans la phase vitellogénique chez *A. impalearis* comme c'est le cas chez d'autres agamidés en l'occurrence *C. versicolor* (VARMA, 1970) et *A. atra* (VAN WYK, 1984a). Cependant, si la zone pellucide représente l'accumulation des précurseurs du vitellus suite à l'endocytose au niveau de la zone périphérique de l'ooplasmе, on pourrait s'attendre à ce que la zone pellucide atteigne son développement maximal durant les stades préovulatoires. Ceci n'est cependant pas le cas chez *A. impalearis* et la signification fonctionnelle de la zone pellucide reste ainsi inconnue.

Les corpora lutea ont été mis en évidence chez plusieurs espèces de reptiles y compris les lézards ovipares et vivipares (FOX, 1977). Chez *A. impalearis*, le développement des corpora lutea suit le type général décrit par plusieurs auteurs chez les reptiles (GOLDBERG, 1970; VARMA, 1970; LANCE & LOFTS, 1978; VAN WYK, 1984a). De même, les cellules lutéiniques mises en évidence chez cette espèce correspondent à la description générale faite chez *C. versicolor* (VARMA, 1970), *Sceloporus jarrovi* Cope, 1875 (GOLDBERG, 1970) et *A. atra* (VAN WYK, 1984a). Comme l'ont suggéré BETZ (1963) et VAN WYK (1984), les cellules lutéiniques hypertrophiées dérivent de la granulosa aussi bien par prolifération que par différenciation. Toutefois, l'absence d'activité mitotique dans la granulosa suggère que la différenciation est le processus plutôt impliqué en accord avec les observations de VARMA (1970) et de VAN WYK (1984a). Certains auteurs supposent que les sécrétions des corpora lutea ont un rôle dans la rétention de l'œuf dans les oviductes (PANIGEL, 1956; BONS, 1972). Aussi, plusieurs études ont rapporté que les corpora lutea seraient les principales sources de progestérone chez les reptiles (VEITH, 1974; HIGHFILL & MEAD, 1975; ARSLAN et al., 1978).

Le phénomène d'atrésie folliculaire est commun durant la croissance folliculaire et frappe plus particulièrement les grosses follicules en fin de vitellogenèse chez tous les vertébrés (BYSKOV, 1978). Chez les lézards, il a été observé chez les espèces aussi bien ovipares que vivipares (GOLDBERG, 1970; GOLDBERG, 1973; JONES, 1975; 1978; GUILLETTE et al., 1981; FOX & GUILLETTE, 1987; GUILLETTE & CASAS-ANDREU, 1987; MÉNDEZ-DE LA CRUZ et al., 1988). Cependant, contrairement aux mammifères (INGRAM, 1972) et aux oiseaux (ERPINO, 1973), la plupart des lézards étudiés présentent seulement deux types de follicules atrésiques (GOLDBERG, 1970; VARMA, 1970; EYESON, 1971; LANCE & CALLARD, 1978; VAN WYK, 1984a). Ceci est le cas chez *A. impalearis* dont l'analyse histologique a mis en évidence une atrésie en phase d'hydratation et une atrésie en phase de vitellogenèse. Plusieurs auteurs ont rapporté un accroissement du nombre des follicules atrésiques durant la phase postovulatoire

(GOLDBERG, 1970; VARMA, 1970) alors que JONES et al., (1976) et VAN WYK (1984a) ont trouvé, respectivement chez *A. carolinensis* et *A. atra*, que cet accroissement de l'atrésie folliculaire apparaît durant les stades prévitellogénique et vitellogénique. Ces dernières observations sont en accord avec celles faites chez *A. impalearis*.

L'atrésie folliculaire a été signalée dans la littérature écologique comme l'un des principaux facteurs qui déterminent la taille de la ponte chez plusieurs espèces de lézards. Ainsi, la taille de la ponte est réduite par atrésie folliculaire à 36% chez *X. vigilis* (MILLER, 1948), 29% chez *Barisia imbricata* (Wiegmann, 1828) (GUILLETTE & CASAS-ANDREU, 1987) et 52% chez *Sceloporus mucronatus* Cope, 1885 (MENDEZ-DE LA CRUZ et al., 1988). Les résultats histologiques de la présente étude montre que l'atrésie folliculaire est peu fréquente chez *A. impalearis*. Sa fréquence serait associée au nombre de lits germinatifs par ovaire (JONES et al., 1982) et serait ainsi plus faible chez les espèces ayant un seul lit germinatif par ovaire comparativement aux espèces ayant plus d'un lit germinatif (VAN WYK, 1984a).

RÉFÉRENCES

- ANDREUCCETTI, P., M. IODICE, M. PRISCO & R. GUALTIERI (1999). Intercellular bridges between granulosa cells and the oocyte in the Elasmobranch *Raya asterias*. *The Anatomical Record*, 255: 180-187.
- ARSLAN, M., P. ZAIDI, J. LOBO, A. ZAIDI & M.H. OAZI (1978). Steroid levels in preovulatory and gravid lizards (*Uromastix hardwicki*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 34: 300-303.
- BALLINGER, R.E. (1983). Life history variations. In: *Lizard ecology: studies of a model organism*. HUEY, R.B., E.R. PIANKA, & T.W. SCHOENER (Ed.), Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts: 241-260.
- BETZ, T.W. (1963). The ovarian histology of the diamond-backed water snake, *Natrix rhombifera* during the reproductive cycle. *J. Morph.*, 113: 245-255.
- BLANC, C.P. (1971). Etudes sur les Iguanidae de Madagascar. VI: observations sur la structure et la signification des cellules folliculeuses oocytaires chez *Chalarodon madagascariensis*. *Ann. Univ. Madagascar*, 8: 337-376.
- BONS, N. (1962). Le cycle de ponte du reptile lacertide: *Acanthodactylus erythrurus lineomaculatus*. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 255: 165-167.
- BONS, J. (1967). *Recherches sur la biogéographie et la biologie des amphibiens et des reptiles du Maroc*. Thèse Doctorat-ès-Sciences, Université de Montpellier, France: 320 pp.
- BONS, J. (1968). Comportement d'*Agama bibroni* A. Dum. 1851 (Sauria) durant la période de reproduction. *Soc. Sc. Nat. Phys., (Maroc)*, 48 (3 et 4): 93-99.
- BONS, N. (1972). Variations histophysiologiques du tractus génital femelle du lézard *Acanthodactylus erythrurus lineomaculatus* Duméril et Bibron au cours du cycle annuel. *Bull. Soc. Sci. Nat. Phys., (Maroc)*, 52: 59-120.
- BONS, J. & P. GENIEZ (1996). *Amphibiens et reptiles du Maroc. Atlas biogéographique. Version trilingue* (Français, Espagnol et Anglais). Association Herpetologica Espanola, Barcelona. MONTORI, A., ROCA, V., Eds. (302 pp).
- BOYD, M.M.M. (1940). The structure of the the ovary and the formation of the corpus luteum in *Hoplodactylus maculatus*. *Q.J. Micros. Sci.*, 82: 337-376.
- BRADSHAW, S.D., H. SAINT GIRONS & F.J. BRADSHAW (1991). Patterns of breeding in two species of Agamid lizards in the arid subtropical Pilpara region of Western Australia. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 82: 407-424.
- BYSKOV, A.G. (1978). Follicle atresia. In: *The vertebrate ovary*. JONES, R.E. (Ed.). New York: Plenum Press: 533-562.
- CALLEBAUT, M. (1991). Pyriform-like and holding granulosa cells in the avian ovarian follicle wall. *Eur. Arch. Biol. (Bruxelles)*, 102: 135-145.
- CASTILLA, A.M. & D. BOUWENS (1992). Annual variation in reproductive traits in the lizard, *Acanthodactylus erythrurus*. *Can. J. Zool.*, 70: 395-402.
- CHILDRESS, J.R. (1970). Observation on the reproductive cycle of *Agama stellio picea*. *Herpetologica*, 26: 149-152.
- CONGDON, J.D., A.E. DUNHAM & D.W. TINKLE (1982). Energy budgets and life histories of reptiles. In: *Biology of Reptilia*, 13. GANS, C. & F.H. POUGH (Ed.). Academic Press, New York: 233-271.
- COURRIER, R. (1929). Les modifications saisonnières de l'appareil urogénital chez *Uromastix acanthinurus* Bell. *Arch. Anat. Micr.*, 25: 388-394.
- DUVALL, D., L.J. GUILLETTE & R.E. JONES (1982). Environmental control of reptilian reproductive cycles. In: *Biology of the Reptilia*, 13. GANS C. & F.H. POUGH (Ed.). Academic Press Press, New York: 201-231.
- EL MOUDEN, E., H. FRANCILLON-VIEILLOT, J. CASTANET & M. ZNARI (1997). Age individuel, maturité, croissance et longévité chez l'agamidé nord-africain, *Agama impalearis* Boettger, 1874, étudiés à l'aide de la squeletteochronologie. *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris*, 18 (2): 63-70.
- ERPINO, M.J. (1973). Histogeneses of atretic ovarian follicles in a seasonally breeding bird. *J. Morph.*, 139: 239-250.
- EYESON, K.N. (1971). Pituitary control of ovarian activity in the lizard, *Agama agama*. *J. Zool.*, 165: 367-372.
- FERGUSON, G.W., H.L. SNELL & A.J. LANDWER (1990). Proximate contrôle of variation of clutch, egg, and body size in a west-texas populations of *Uta stansburiana stejnegeri* (Sauria: Iguanidae). *Herpetologica*, 46: 227-238.
- FILOSA, S. (1973). Biological and cytological aspects of the ovarian cycle in *Lacerta sicula* Raf. *Monitore Zool. Ital.*, 7: 151-165.
- FILOSA, S., C. TADDEI & P. ANDREUCCETTI (1979). The differentiation and proliferation of follicle cells during oocyte growth in *Lacerta sicula*. *J. Embryol. Exp. Morph.*, 54: 5-15.
- FITCH, H.S. (1970). Reproductive cycle of lizards and snakes. *Misc. Publs. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist.*, 52: 1-247.
- FITCH, H.S. (1985). Variation in clutch and litter size in new world reptiles. University of Kansas, Museum of Natural History, *Miscellaneous Publications*, 76: 1-76.
- FOX, H. (1977). The urinogenital system of reptiles, In: *Biology of Reptilia* VI. GANS, C. & T.S. PARSONS. (Ed). New York, Academic Press: 81-96.
- FOX, S.L. & L.J. JR. GUILLETTE (1987). Luteal morphology, atresia, and plasma progesterone concentrations during the

- reproductive cycle of two oviparous lizards, *Crotaphytus collaris* and *Eumeces obsoletus*. *American Journal of Anatomy*, 179: 324-332.
- GOLDBERG, S.R. (1970). Seasonal ovarian histology of the ovoviviparous iguanid lizard, *Sceloporus jarrovi* Cope. *J. Morph.*, 132: 265-276.
- GOLDBERG, S.R. (1973). Ovarian cycle of the western fence lizard, *Sceloporus occidentalis*. *Herpetologica*, 29: 284-289.
- GUILLETTE, L.J. JR. & G. CASAS-ANDREU (1987). The reproductive biology of the high elevation Mexican lizard, *Barisia imbricata*. *Herpetologica*, 43: 29-38.
- GUILLETTE, L.J. JR. & F.R. MENDEZ-DE LA CRUZ (1993). The reproductive cycle of the viviparous Mexican lizard *Sceloporus torquatus*. *J. Herpetol.*, 27: 168-174.
- GUILLETTE, L.J. JR., S. SPIELVOGEL & F.L. MOORE (1981). Luteal development, placentation, and plasma progesterone concentration in the viviparous lizard *Sceloporus jarrovi*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 43: 20-29.
- GURAYA, S.S. (1978). Maturation of the follicular wall of non-mammalian vertebrates. In: *The vertebrate ovary*. JONES, R.E. (Ed). New York, Plenum Press: 251-330.
- GURAYA, S.S. & S.K. VARMA (1976). Morphology of ovarian changes during the reproductive cycle of the house lizard, *Hemidactylus flaviviridis*. *Acta morph. Neerl.-Scand.*, 14: 165-192.
- HAMMOUCHE, S., M. BAHIANI & T. GERNIGON-SPYCHALOWICZ (1994). Variations saisonnières de l'appareil reproducteur d'un lézard saharien, *Uromastix acanthinurus*: aspects histologiques. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 119: 387.
- HAMMOUCHE, S. & T. GERNIGON-SPYCHALOWICZ (1996). La folliculogénèse chez le lézard *Uromastix acanthinurus* (Sauria, Agamidae). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 78: 29-33.
- HIGHFILL, D.R. & R.A. MEAD (1975). Sources and levels of progesterone during pregnancy in the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 27: 389-400.
- HUBERT, J. (1971). Etude histologique et ultrastructural de la granulosa à certains stades de développement du follicle ovarien chez un lézard, *Lacerta vivipara*. *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.*, 115: 46-59.
- HUBERT, J. (1973). Les cellules piriformes du follicle ovarien de certains reptiles. *Arch. Anat. Histol. Embryol. Norm. Exp.*, 56: 5-18.
- INGRAM, D.L. (1972). Atresia, In: *The ovary*. ZUCKERMAN, S. (Ed). London, Academic Press: 247-273.
- JONES, R.E. (1975). Endocrine control of clutch size in reptiles. IV. Estrogen- induced hyperemia and growth of ovarian follicles in the lizard *Anolis carolinensis*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 25: 211-222.
- JONES, R.E. (1978). Control of follicle selection. In: *The Vertebrate Ovary: Comparative Biology and Evolution*. JONES, R.E. (Ed). Plenum Press, New York: 827-840.
- JONES, R.E., K.T. FITZGERALD & D. DUVAL (1978). Quantitative analysis of the ovarian cycle of the lizard, *Lepidodactylus lugubris*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 35: 70-76.
- JONES, R.E., T. SWAIN, L.J. JR. GUILLETTE & K.T. FITZGERALD (1982). The comparative anatomy of lizard ovaries, with emphasis on the number of germinal beds. *J. Herpetol.*, 16: 240-252.
- JONES, R.E., R.R. TOKARZ & F.T. LA GREEK (1975a). Endocrine control of clutch size in reptiles V. FSH-induced follicular formation and growth in immature ovaries of *Anolis carolinensis*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 26: 354-367.
- JONES, R.E., R.R. TOKARZ, J.J. ROTH, J.C. PLATT & A.C. COLLINS (1975b). Mast cell histamine and ovarian follicular in the lizard, *Anolis carolinensis*. *J. Exp. Zool.*, 193: 343-352.
- JONES, R.E., R.R. TOKARZ, F.T. LA GREEK, K.T. FITZGERALD (1976). Endocrine control of clutch size in reptiles. VI. Patterns of FSH-induced ovarian stimulation in adult *Anolis carolinensis*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 30: 101-116.
- KEHL, R. (1944). Etude de quelques problèmes d'endocrinologie génitale chez certains Reptiles du Sud Algérien. *Rev. Canad. Biol.*, 3: 131-219.
- KLOSTERMAN, L.L. (1987). Ultrastructure and quantitative dynamics of the granulosa of ovarian follicles of the lizard *Gerrhonotus coeruleus* (family Anguinae). *J. Morphol.*, 192: 125-145.
- LANCE, V. & I.P. CALLARD (1978). Hormonal control of ovarian steroidogenesis in non-mammalian vertebrates. In: *The vertebrate ovary*. JONES, R.E. (Ed). New York, Plenum Press: 361-408.
- LANCE, V. & B. LOFTS (1978). Studies on the annual reproductive cycle of the female cobra, *Naja naja*. IV. Ovarian histology. *J. Morph.*, 159: 161-180.
- LAUGHRAN, L.J., J.H. LARSEN & P.C. SCHROEDER (1981). Ultrastructure of developing ovarian follicles and ovulation in the lizard, *Anolis carolinensis* (Reptilia). *Zoomorphology*, 98: 191-208.
- LE HOUÉROU, H. (1989). Classification écoclimatique des zones arides (s.l) de l'Afrique du Nord. *Ecol. Med.*, XV: 95-144.
- LOUMBOURDIS, N.S. & M.E. KATTOULAS (1982a). Ovarian cycle of the lizard *Agama stellio stellio*. *Amphibia-Reptilia*, 2: 343-348.
- LOUMBOURDIS, N.S. & M.E. KATTOULAS (1982b). Seasonal changes in the testes and epididymis of the lizard *Agama stellio stellio*. *Amphibia-Reptilia*, 3: 221-229.
- MARTOJA, R. & M. MARTOJA (1967). *Initiation aux techniques de l'histologie animale*. Masson & Cie, Paris: 345 p.
- MÉNDEZ-DE LA CRUZ, F.R., L.J. JR. GUILLETTE, M. VILLAGRAN-SANTA CRUZ & G. CASAS-ANDREU (1988). Reproductive and fat body cycles of the viviparous lizard, *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae). *J. Herpetol.*, 22: 1-12.
- MILLER, M.R. (1948). The seasonal histological changes occurring in the ovary corpus luteum and testis of the viviparous lizard *Xanthusia vigilis*. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 47: 197-224.
- NEAVES, W.B. (1971). Intercellular brides between follicle cells and oocyte in the lizard, *Anolis carolinensis*. *Anat. Rec.*, 170: 285-302.
- NUSSBAUM, R.A. (1981). Seasonal shifts in clutch size and egg size in the side Blatched lizards *Uta stansburiana* Baird and Girard. *Oecologia*, 49: 13-49.
- OLMA, E. & C. TADDEI (1974). Histophometric measurements of the DNA content in the ovarian follicles cells of *Lacerta sicula*. *Experimentia*, 30: 1331-1332.
- PANIGEL, M. (1956). Contribution à l'étude de l'ovoviviparité chez les reptiles: gestation et parturition chez le lézard vivipare *Zootoca vivipara*. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 18: 569-668.
- PIANKA, E.R. (1970). Comparative autoecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology*, 51: 703-720.

- SAINT GIRONS, H. (1967). Le cycle sexuel et les corrélations hypophyso-génitales des mâles chez *Agama bibroni* Duméril au Maroc. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 101: 321-344.
- SAINT GIRONS, H. (1984). Les cycles sexuels des lézards mâles et leurs rapports avec le climat et les cycles reproducteurs des femelles. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 13: 221-243.
- SAINT GIRONS, H. & R. DUGUY (1970). Le cycle sexuel de *Lacerta muralis* en plaine et en montagne. *Bull. Mus. Hist.*, 42: 321-344.
- SCHLEICH, H.H., W. KASTLE & K. KABISCH (1996). *Amphibians and Reptiles of North Africa. Biology, systematics, field guide*. Koeltz Scientific Books (Eds), Koenigstein, Allemagne.
- SEIGEL, R.A. & N.B. FORD (1991). Phenotypic plasticity in the reproductive characteristics of an oviparous snake, *Elaphe guttata*: implications for life history studies. *Herpetologica*, 47: 301-307.
- SHERBROOKE, W.C. (1975). Reproductive cycle of a tropical lizard, *Neusticurus ecleopus* cope, in Peru. *Biotropica*, 7: 194-207.
- VAN WYK, J.H. (1983). Seasonal breeding in the female rock lizard, *Agama atra* (Sauria: Agamidae) in the South Western Cape Province with special reference to possible environmental controlling factors. *Navors. Nas. Mus., Bloemfontein*, 4: 193-208.
- VAN WYK, J.H. (1984a). Ovarian morphological changes during the annual breeding cycle of the rock lizard *Agama atra* (Sauria: Agamidae). *Navors. Nas. Mus. Bloemfontein*, 4: 237-275.
- VAN WYK, J.H. (1984b). Physiological changes during the annual reproductive cycle of the rock lizard, *Agama atra* (Sauria: Agamidae). *Afr. J. Zool.*, 19: 253-260.
- VARMA, S.K. (1970). Morphological of ovarian changes in the garden lizard, *Calotes versicolor*. *J. Morph.*, 130: 195-210.
- VARMA, S.K. & S.S. GURAYA (1973). Histochemical observations on the granulosa (follicular) cells in the preovulatory and postovulatory follicles of garden lizard ovary. *Acta Anat.*, 85: 563-579.
- VEITH, W.J. (1974). Reproductive biology of *Chamaeleo pumilus pumilus* with special reference to the role of the corpus luteum and progesterone. *Zool. Afr.*, 9: 161-183.
- WILHOFT, D.C. (1963). Gonadal histology and seasonal changes in the tropical Australian lizard, *Leiopisma rhomboidalis*. *J. Morph.*, 113: 185-194.
- ZNARI, M. & E. EL MOUDEN (1997). Sexual dimorphism, reproductive and fat body cycles in Bibron's agama (*Agama impalearis*, Boettger, 1874). *Herpetologica*, 53: 411-422.
- ZNARI, M. & E. EL MOUDEN (1998). Variation saisonnière de l'activité et de la thermorégulation chez *Agama impalearis* (Lacertilia, Agamidae) dans les Jbilettes centrales (Maroc). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 87-88: 45-62.
- ZNARI, M., E. EL MOUDEN & A. BOUMEZZOUGH (1998). Structure et dynamique d'une population d'*Agama impalearis* (Sauria: Agamidae) dans les Jbilettes centrales, Maroc. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 53: 293-308.

Received: May 29, 2000

Accepted: October 9, 2000