

CILIOGENÈSE DANS LES CELLULES À MUCUS DE L'OVIDUCTE DE CAILLE

I. Étude Ultrastructurale chez la Caille en Ponte.

DANIEL SANDOZ and EMMANUELLE BOISVIEUX-ULRICH with the technical collaboration of MARIE-CHRISTINE DELAUNAY

From the Centre de Cytologie Expérimentale, Centre Nationale de la Recherche Scientifique, and the Laboratoire de Biologie Cellulaire, Université Pierre et Marie Curie, 94200 Ivry sur Seine, France

ABSTRACT

The luminal epithelium of the oviduct (magnum) of laying quails is composed of ciliated cells and mucous cells. Ciliogenesis was observed in some of the mucous cells. Both centrioles of the diplosome migrate to the top of the cell, and one of them induces the formation of a rudimentary cilium. In some of the other cells, that are filled with mucous granules, the formation of basal bodies by an acentriolar pathway was observed. In these cells, numerous, dense fibrous masses are associated with the forming face of the Golgi apparatus. In the Golgi zone, generative complexes composed of a deuterosome and some forming procentrioles were found. Cilia develop from completed basal bodies.

During ciliogenesis, the Golgi apparatus is disorganized, and generally the production of mucous granules is arrested. The nucleus is also modified: it becomes larger and the chromatin is dispersed.

It is assumed that mucous cells are able to be transformed into ciliated cells in the oviduct of laying quails.

La coexistence de cellules à mucus et de cellules ciliées est générale dans l'épithélium de l'oviducte des vertébrés. La transformation de cellules ciliées en cellules sécrétrices et la transformation inverse ont été décrites par les anciens cytologistes, notamment par Moreaux (23) dans l'oviducte des mammifères au cours du cycle oestrien. Cependant ces transformations n'ont pas reçu jusqu'ici de confirmation au niveau ultrastructural. Au contraire, Hellström et Nilson (17), Fredricsson (15), et plus récemment Brower et Anderson (7) considèrent que les cellules ciliées et les cellules à mucus sont deux types cellulaires parfaitement distincts.

Des cellules ciliées et des cellules caliciformes ont été décrites dès 1912 par Surface (39) dans l'épithélium de l'oviducte de poule. La présence

de ces deux types cellulaires a été depuis confirmée au niveau ultrastructural dans le magnum (ou segment albuminogène de l'oviducte) chez la poule et chez la caille (13, 44, 33, 41). Ces cellules se différencient à partir d'un épithélium palisadique composé de cellules indifférenciées, toutes identiques, sous l'action des hormones stéroïdes sexuelles (5, 25, 26, 27, 4, 21, 34).

Nous avons déjà signalé la présence simultanée de nombreux cinétosomes et de grains de mucus dans une même cellule en cours de différenciation soit dans des conditions naturelles (32), soit chez des cailles castrées recevant des injections de benzoate d'oestradiol (34). Nous décrivons dans cet article la ciliogenèse dans des cellules à mucus chez des cailles en ponte ne recevant aucun traitement hormonal. La terminologie concernant la

ciliogenèse sera celle employée par Anderson et Brenner (1).¹

MATERIEL ET METHODES

Les cailles employées, (*Coturnix coturnix japonica*) sont élevées à 24°C et avec 14 h de lumière par jour. Dans ces conditions, les cailles adultes pondent très régulièrement un œuf chaque jour.

Une solution de glutaraldéhyde à 3.5% dans le tampon Véronal selon Palade à pH 7.4 est injectée dans la lumière de l'oviducte. La partie moyenne du magnum, remplie de fixateur, est ligaturée, prélevée, et immergée dans le fixateur durant 15 min, puis la paroi de l'oviducte est découpée en petites lanières et la fixation se poursuit durant 1 h. Après un rinçage d'une heure dans le tampon additionné de 10% de saccharose, les pièces sont post-fixées par le tétroxyde d'osmium à 1% dans le tampon Véronal pendant 1 h. Elles sont ensuite deshydratées par l'éthanol et incluses dans l'Araldite après un passage dans l'oxyde de propylène. Des coupes réalisées à l'aide d'un ultramicrotome Porter-Blum MT 1 ou MT 2 sont contrastées par l'acétate d'uranyle alcoolique puis par le citrate de plomb (43) et observées avec un microscope électronique Philips EM 300 sous une tension de 80 kV.

RESULTATS

L'épithélium luminal du magnum moyen mesure chez les cailles en ponte environ 25 μm de hauteur (Fig. 1). C'est un épithélium unistratifié qui est constitué de cellules caliciformes alternant à peu près régulièrement avec des cellules ciliées. Ces dernières possèdent un noyau clair, souvent lobé et dont la chromatine est dispersée (Fig. 1). Quelques mottes d'hétérochromatine s'observent au contact de l'enveloppe nucléaire et du nucléole. Le noyau est toujours situé dans la partie apicale de la cellule. L'appareil de Golgi, peu développé, produit des petits grains de sécrétion denses et de nature glycoprotéique (33). Il est caractérisé par une face de formation constituée de saccules boursoufflés et par une face de maturation aux saccules aplatis et qui est généralement dirigée vers le noyau (Fig. 2). Les cils d'environ 5 μm de haut alternent avec des microvillosités longues de 2 μm .

Les cellules caliciformes sont, pendant la plus grande partie du cycle de ponte, remplies de grains mucigènes dont le contenu est constitué de tubules reliés entre eux par de fins filaments. La

¹ Les cinétosomes (ou corps basaux), qui donnent naissance aux cils, se forment autour de corps fibrillogranulaires appelés deutérosomes. Des petites masses fibreuses participent à leur élaboration. Les centrioles du diplosome ne participent pas ici directement à la genèse des cinétosomes, cette formation est dite acentriolaire.

masse de ces sécrétions rejette les organites cellulaires à la base des cellules. Le noyau notamment est comprimé entre les grains de mucus (Fig. 1) et, à l'inverse des cellules ciliées, il a un aspect très dense et un volume plus faible. L'appareil de Golgi très développé, au centre duquel se trouvent les centrioles, a la forme en gobelet caractéristique des cellules caliciformes (Fig. 3). Ces cellules sont également remarquables par la densité de leur hyaloplasme (Fig. 3), contrairement à celui des cellules ciliées qui est très clair (Fig. 2).

Dans certaines cellules caliciformes, le diplosome ne se trouve pas au centre de l'aire golgienne, mais plus haut, entre les grains de mucus. Les deux centrioles sont alors dans le prolongement l'un de l'autre. Ce diplosome peut s'observer aussi au contact de la membrane plasmique apicale (Fig. 4) et là, donner naissance à un cil qui reste rudimentaire (Fig. 5). Nous n'avons jamais observé, chez les cailles en ponte, de formation de cinétosomes au contact du diplosome selon le mode "centriolaire" (cf. Anderson et Brenner [1]).

Des cinétosomes se forment par contre dans certaines cellules caliciformes, dans des enclaves cytoplasmiques entre les nombreux grains de mucus, le plus souvent à proximité de l'appareil de Golgi (Figs. 6, 10). On peut alors observer les divers éléments qui ont été décrits au cours de la ciliogenèse dans les cellules en différenciation de divers épithéliums (36, 38, 19, 1, 8). Le diplosome de la cellule ne participe pas directement à la formation des nouveaux cinétosomes. C'est le processus "acentriolaire" décrit par Anderson et Brenner (1).

Les premiers éléments impliqués dans la ciliogenèse qui apparaissent sont des masses fibreuses d'environ 600–800 Å de diamètre. Ils sont cependant difficiles à repérer dans des cellules remplies de grains de mucus et dont le hyaloplasme est très dense. On ne peut les identifier avec certitude que dans des cellules possédant d'autres éléments caractéristiques de la ciliogenèse. Ces masses apparaissent toujours dans la région golgienne (Fig. 10) et plus précisément sur la face de formation de l'appareil de Golgi (Figs. 12, 13). Un matériel fibrillogranulaire est alors souvent en contact avec les membranes de cet organite (Figs. 11, 13).²

² La face de formation est identifiée comme étant à l'opposé de la face où se forment les grains de sécrétion, l'aspect des saccules de la face de formation étant très variable dans les cellules à mucus en ciliogenèse.

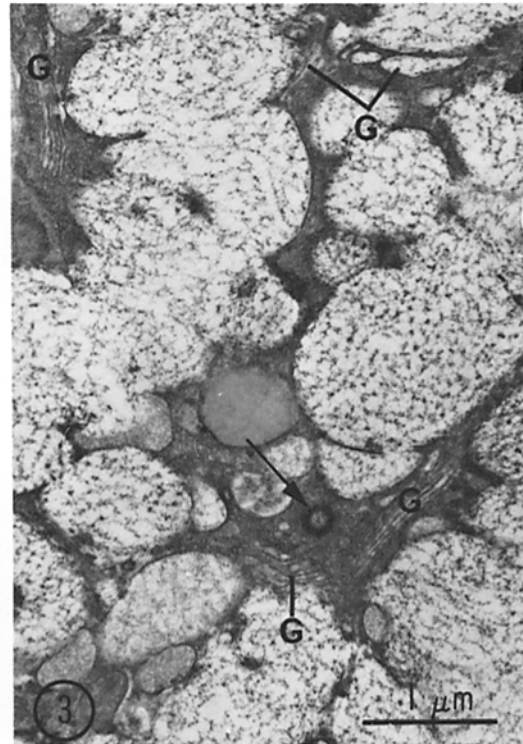
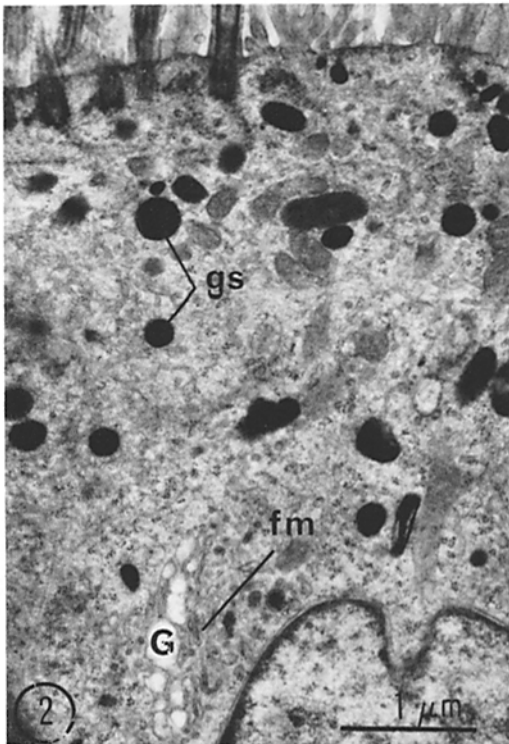
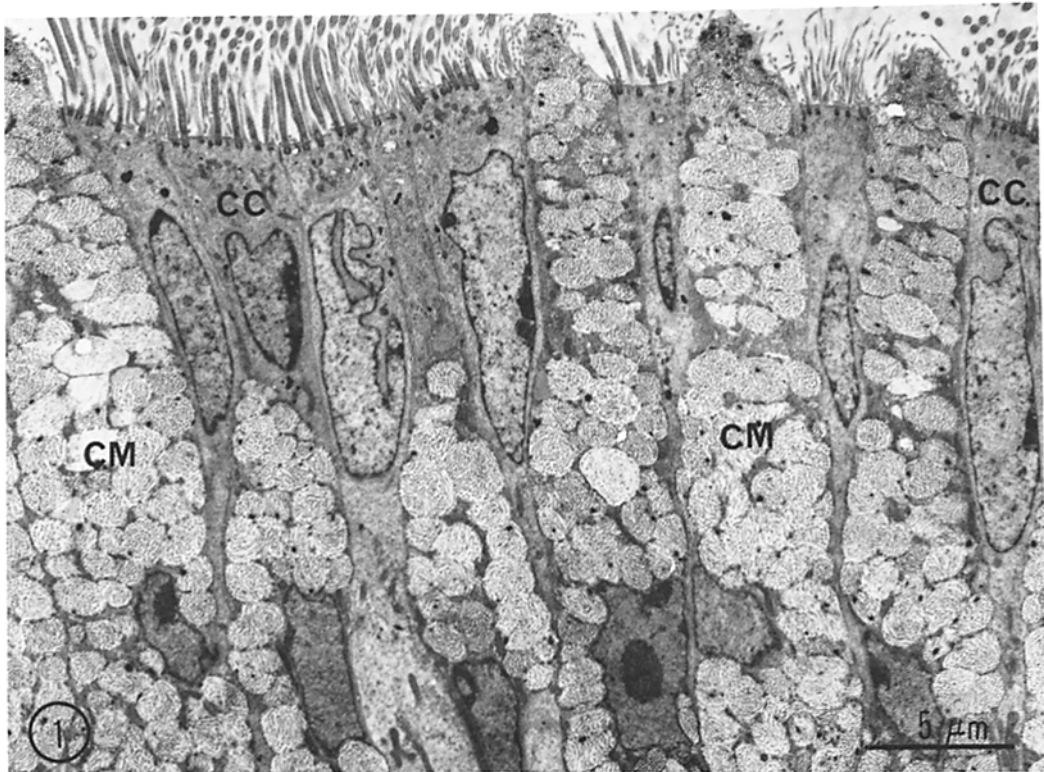
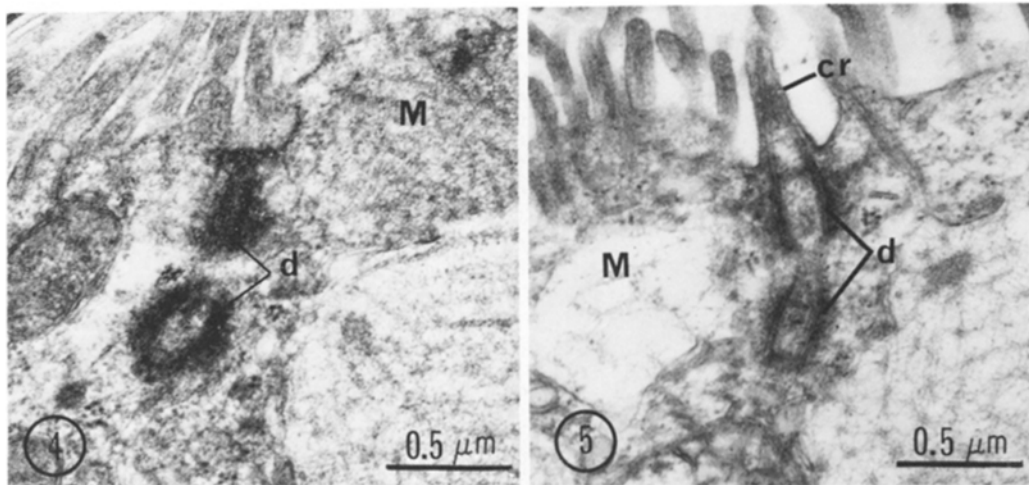


FIGURE 1 Epithélium luminal du magnum chez une caille en ponte. Dans cet épithélium pseudostratifié, les noyaux des cellules à mucus (CM) sont situés à la base de l'épithélium. Dans les cellules ciliées (CC), les noyaux, souvent lobés, sont situés dans la partie apicale des cellules. $\times 3,900$.

FIGURES 2 et 3 Comparaison entre la région golgienne d'une cellule ciliée et d'une cellule à mucus. L'appareil de Golgi (G) d'une cellule ciliée (Fig. 2) est peu développé. Des grains de sécrétion (gs) à contenu dense se forment sur la face de maturation (fm) qui est dirigée vers le noyau. L'appareil de Golgi des cellules à mucus (Fig. 3) est constitué de plusieurs dictyosomes (G) groupés autour des centrioles (flèche). $\times 18,000$.



FIGURES 4 et 5 Formation d'un cil rudimentaire (*cr*) à partir d'un des centrioles du diplosome (*d*) dans des cellules caliciformes contenant des grains de mucus (*M*). $\times 33,000$.

Dans ces cellules à mucus en ciliogenèse, on observe, en plus des masses fibreuses, des complexes génératifs constitués d'un deuterosome entouré de procentrioles (ou cinétosomes en formation) (Figs. 7-9). En coupe transversale, un deuterosome apparaît comme une section annulaire d'environ 1,000. Å de diamètre (Fig. 7) et on compte le plus souvent 4-5 procentrioles autour de lui (Figs. 7, 9). En coupe longitudinale, le deuterosome se présente parfois comme un tube allongé et courbe (Fig. 8). Il est entouré sur toute sa longueur d'un matériel dense et fibreux précurseur de plusieurs centrioles qui peuvent se former côte à côte le long de cet axe. Dans certaines cellules, les complexes génératifs restent dans la région golgienne jusqu'à la fin de la maturation des cinétosomes (Fig. 12); dans d'autres cellules, des cinétosomes matures ou des cils en croissance s'observent dans la région apicale de la cellule (Fig. 14). Ces cils, qui possèdent une structure axonématique typique, sont généralement groupés permettant ainsi le rejet des grains de mucus encore présents dans la cellule au niveau de la partie apicale non ciliée (Fig. 14). Certains cinétosomes s'accrochent parfois à la membrane plasmique d'une des faces latérales (Fig. 10) et ils peuvent donner naissance à des cils qui se développent soit dans l'espace intercellulaire (Fig. 15) soit en repoussant la membrane plasmique de la cellule voisine.

Dans la plupart des cellules en ciliogenèse, la production de grains de mucus cesse et l'appareil

de Golgi régresse et perd son organisation en gobelet. Des grains à contenu dense, ressemblant à ceux que l'on observe dans les cellules ciliées y sont ensuite synthétisés (Fig. 12). Dans ce cas, la face de maturation de l'appareil de Golgi est dirigée vers le noyau comme dans les cellules ciliées. Dans certains cas, cependant, des grains de mucus sont en formation dans des cellules en ciliogenèse et l'appareil de Golgi reste très développé (Fig. 14).

On peut remarquer d'autre part dans ces cellules en ciliogenèse, une évolution nucléaire. Le noyau perd l'aspect dense typique des cellules à mucus et il devient volumineux et sphéroïde, l'hétérochromatine étant réduite à quelques masses dont la plus importante est associée au nucléole (Fig. 6). Au fur et à mesure du rejet des grains de mucus, il perd sa position basale et gagne le centre de la cellule. Il devient ensuite très difficile de reconnaître les cellules ciliées provenant de la transformation des cellules à mucus. On observe cependant certaines cellules ciliées typiques contenant un ou deux grains de mucus (Fig. 14), ce qui témoigne en faveur d'une transformation récente.

DISCUSSION

Comme nous venons de le voir, des cellules à mucus sont incontestablement en ciliogenèse dans le magnum de caille en ponte. Il ne peut s'agir de coupes tangentielles de cellules ciliées imbriquées dans des cellules à mucus comme le suggèrent

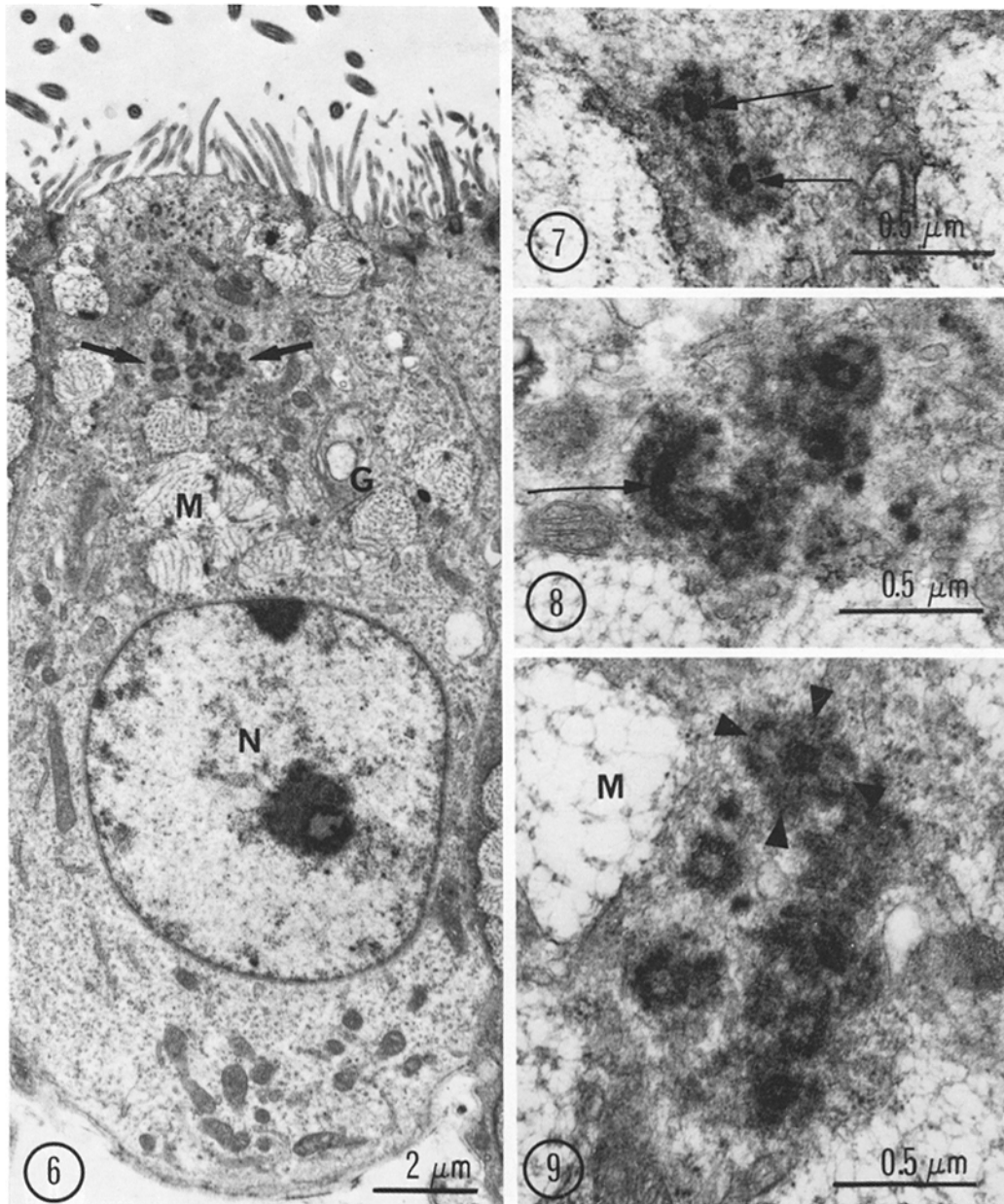


FIGURE 6 Centriogénèse dans une cellule caliciforme. On observe des complexes génératifs (flèches) entre les grains de mucus (*M*) qui sont peu abondants. L'appareil de Golgi (*G*) est peu développé. Le noyau (*N*) est sphéroïde et la chromatine dispersée, contrairement aux cellules à mucus typiques. $\times 7,000$.

FIGURE 7 Les complexes génératifs observés dans les cellules à mucus sont constitués d'un deutéroosome creux (flèches) entouré de matériel fibrillogranulaire qui commence à s'organiser. $\times 39,000$.

FIGURE 8 Les deutérosomes se présentent parfois sous forme d'un axe allongé (flèche) entouré sur toute sa longueur de matériel fibrillogranulaire. $\times 39,000$.

FIGURE 9 Complexes génératifs plus évolués dans une cellule remplie de grains de mucus (*M*). Dans l'un des complexes génératifs on distingue quatre procentrioles en formation (tête de flèche) autour du deutéroosome. $\times 39,000$.

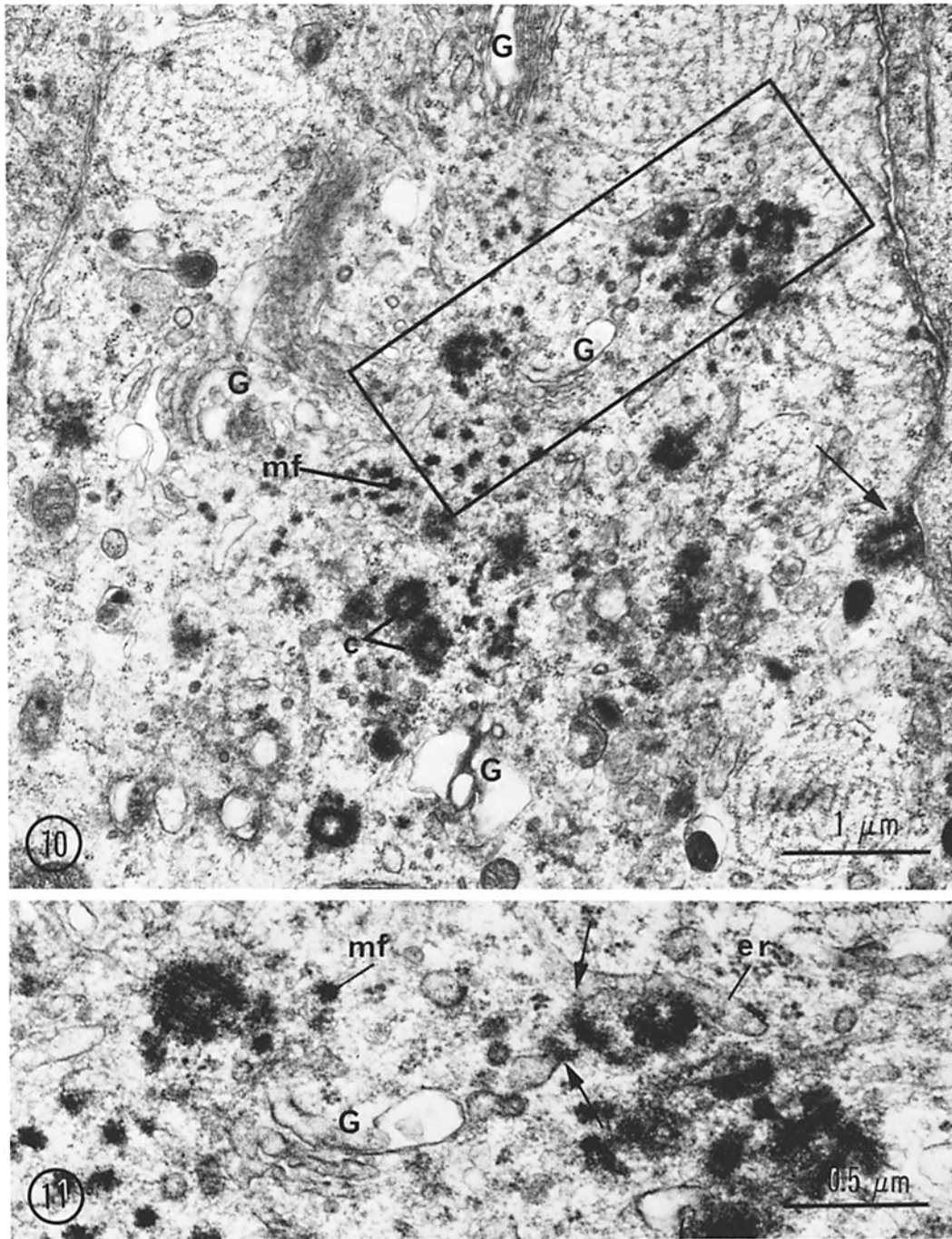
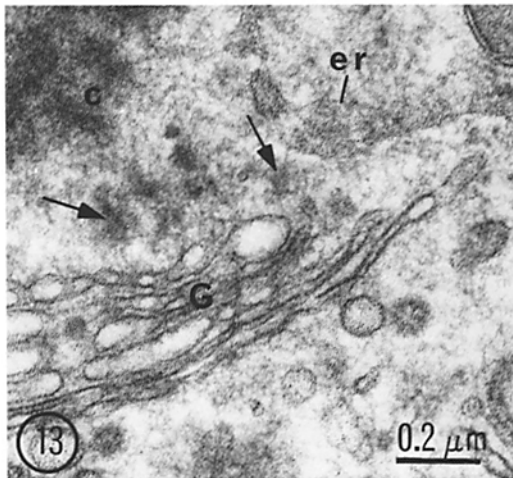
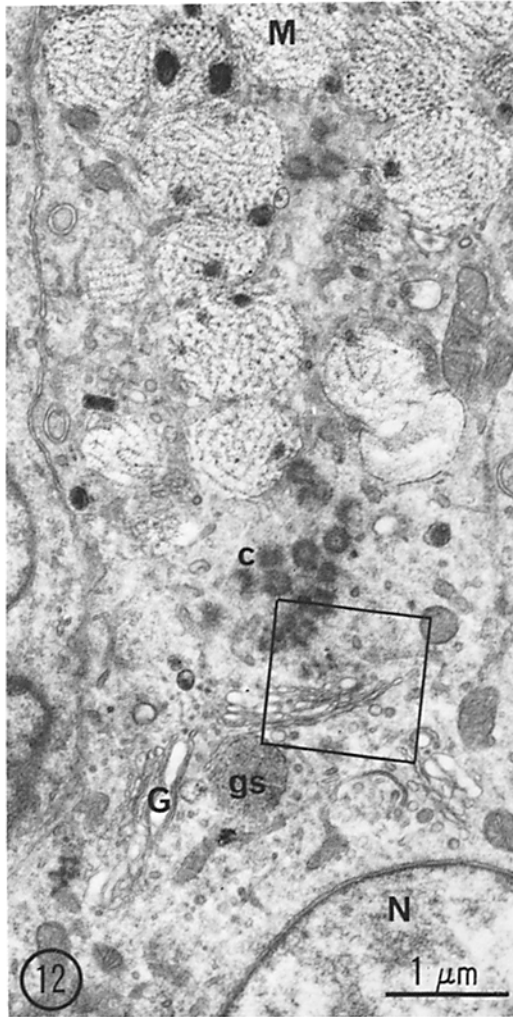


FIGURE 10 Zone golgienne d'une cellule caliciforme en ciliogenèse. L'appareil de Golgi est désorganisé. Les dictyosomes (*G*) sont dispersés et ne produisent plus de grains de mucus. Les centrioles (*c*) matures ou en formation et les masses fibreuses (*mf*) sont abondantes dans cette zone. L'un des centrioles (flèche) est accolé à la membrane plasmique latérale. $\times 21,500$.

FIGURE 11 Détail de l'encart de la Fig. 13. Les masses fibreuses (*mf*) sont nombreuses au voisinage des membranes golgiennes (*G*) et des membranes du réticulum endoplasmique (*er*). Un matériel fibrillogranulaire semble associé aux membranes (flèches). $\times 42,000$.



Brower et Anderson (7) à propos d'autres exemples. Le pourcentage de cellules caliciformes en ciliogenèse est faible et variable selon les animaux et selon les blocs. Il atteint rarement 10% des cellules sécrétrices, mais ce phénomène est constant et on le retrouve chez toutes les cailles en ponte non traitées que nous avons observées. Signalons que parallèlement, chez les mêmes animaux (et parfois sur les mêmes coupes) des cellules ciliées perdent leurs cils (42). De telles transformations n'ont par contre pas été observées dans le magnum des poules en ponte (44, 33) dont l'aspect est pourtant tout à fait comparable (13, 41).

La transformation de cellules à mucus en cellules ciliées ou la transformation inverse n'ont pas été jusqu'ici décrites au niveau ultrastructural comme le souligne Brower et Anderson (1) à propos de l'oviducte des mammifères et Boisseau (3) à propos de celui des amphibiens. La présence de grains de sécrétion dans les cellules ciliées de l'oviducte de lapine a été décrite (22), mais chez la caille, les cellules ciliées produisent normalement des grains de sécrétion sans qu'il y ait de transformation. La perte des cils est signalée au cours du cycle menstruel chez les guenons rhésus (6) mais il semble s'agir dans ce cas d'une dédifférenciation plutôt que d'une transformation.

La présence d'un cil unique, typique ou rudimentaire a toutefois été signalée dans des cellules sécrétrices de l'oviducte de lapine (24, 22) ou de souris (10), mais cela n'est généralement pas considéré comme la preuve d'une transformation possible des cellules sécrétrices en cellules ciliées. D'ailleurs, la castration favorise chez les mammifères la formation de ce cil unique alors qu'elle entraîne la disparition des cellules ciliées typiques (30). De même dans l'utérus de rate, la castration

FIGURE 12 Evolution d'une cellule caliciforme en ciliogenèse. Les grains de mucus (*M*) sont peu nombreux. Un groupe de procentrioles (*c*) se trouve près de l'appareil de Golgi (*G*) dont la face de maturation est dirigée vers le noyau (*N*) comme dans les cellules ciliées. Les grains de sécrétion en formation (*gs*) n'ont pas l'aspect des grains de mucus. $\times 16,000$.

FIGURE 13 A plus fort grandissement, on observe à proximité des procentrioles (*c*) du matériel fibrillogranulaire (flèches) associé à la face de formation de l'appareil de Golgi et à proximité du réticulum endoplasmique (*er*). $\times 55,000$.

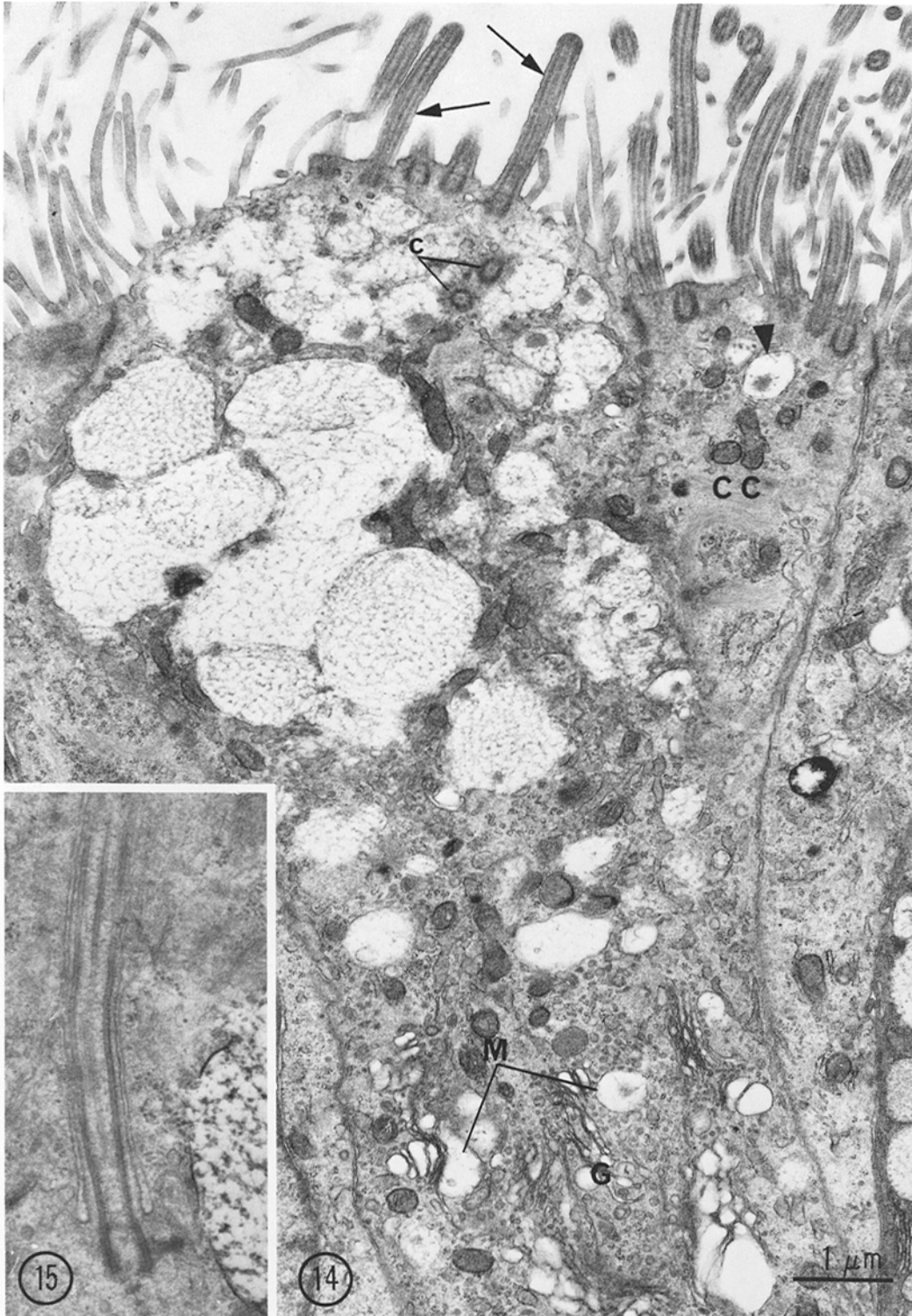


FIGURE 14 Cils en croissance (flèches) dans une cellule caliciforme. Les cils sont rassemblés laissant une partie de l'apex de la cellule non ciliée. Certains centrioles (*c*) n'ont pas encore donné naissance à des cils. Dans la zone golgienne (*G*), des grains de mucus sont en formation (*M*). Dans la cellule ciliée voisine (*CC*), on observe un grain de sécrétion (tête de flèche) pouvant être un grain de mucus résiduel. $\times 15,000$.

FIGURE 15 On observe parfois un cil qui s'est développé sur les faces latérales d'une cellule caliciforme dans l'espace intercellulaire. $\times 44,000$.

permet la formation d'un cil unique dans les cellules épithéliales alors que l'injection d'oestrogène ou de progestérone entraîne la disparition de ce cil unique (40).

Formation des procentrioles et des cils

Chez la caille en ponte, la présence d'un cil rudimentaire dans les cellules à mucus est fréquente mais n'est pas générale. En effet ce cil se forme à partir d'un des centrioles du diplosome et on observe le plus souvent le diplosome dans la région golgienne. Nous n'avons pas observé de cellules à mucus possédant à la fois un cil rudimentaire et des complexes génératifs. N'ayant pas effectué de coupes sériées, nous ne pouvons cependant pas dire s'il existe ou non une relation entre les deux.

Il n'y a pas de formation de procentrioles au contact du diplosome (mode "centriolaire") dans les cellules à mucus des cailles en ponte, mais Anderson et Brenner (1) pensent que pas plus de 8% des cinétosomes sont formés en relation avec les centrioles au cours de la ciliogenèse de l'épithélium dans l'oviducte de singe.

Ces procentrioles se développent autour de corps denses aux électrons de forme variable et dont le nom diffère selon les auteurs: "condensation forms" (9, 37), "procentriole organizers" (38), ou "deutérosomes" (36, 1, 3). Le faible nombre des cellules à mucus en ciliogenèse ne se prêtant pas à l'étude précise des mécanismes de la ciliogenèse, nous ne les discuterons pas. Insistons cependant sur le fait que les granules fibreux qui sont à l'origine des procentrioles apparaissent toujours chez la caille au niveau de la face de formation de l'appareil de Golgi (voir également article II qui suit). Des rapports semblables ont été soulignés par Sorokin (36) alors qu'Anderson et Brenner (1) et Boisseau (3) pensent que ces granules fibreux sont originaires du noyau. Pour Dirksen (8) d'autre part, les protéines des granules fibreux seraient synthétisées par les polysomes liés aux membranes. Ces protéines qui formeraient les deutérosomes seraient notamment des tubulines (37). En dépit du pool de tubulines existant dans la cellule, d'importantes synthèses de nouvelles tubulines ont lieu durant la ciliogenèse (11). Le lieu de synthèse de ces tubulines n'est pas connu. Alors que les protéines qui sont sécrétées semblent toutes synthétisées par les polysomes liés aux membranes, l'inverse n'est pas forcément vrai et l'examen critique de nombreuses études biochi-

miques montrent, au contraire, que des protéines cytoplasmiques peuvent être synthétisées par les polysomes libres comme par les polysomes liés aux membranes (voir revue dans Hendler [18]; Rolleston [29]).

Une fois achevés, les cinétosomes gagnent la partie apicale de la cellule et donnent naissance à des cils. Il y a donc à ce niveau une croissance membranaire et aussi des modifications locales de la membrane à la base des cils où se forme le "collier," chez la caille (42) comme dans d'autres cellules ciliées (14, 16). Ces modifications sont induites par les cinétosomes puisqu'elles peuvent avoir lieu non seulement au niveau de la membrane apicale, mais aussi au niveau des faces latérales.

Modifications de l'appareil de Golgi

Toutes ces transformations impliquent un profond remaniement de l'activité nucléaire: les gènes commandant la synthèse du mucus sont réprimés alors que ceux commandant la ciliogenèse s'expriment de même que ceux qui codent pour les sécrétions de type cellules ciliées. Au changement de type de sécrétion correspondent de profondes modifications de l'organisation de l'appareil de Golgi. Le fait que les dictyosomes puissent élaborer successivement des produits différents n'a été montré jusqu'ici que dans quelques exemples comme les glandes salivaires de *Sciara* (28), les leucocytes polynucléaires (2), les spermatides du Discoglosse (31), et les cellules folliculeuses du grillon (12). Dans l'oviducte de caille, les sécrétions de types cellules ciliées sont produites sur la face de l'appareil de Golgi qui est dirigée vers le noyau (Fig. 10) alors que les grains de mucus sont produits sur la face dirigée vers l'apex. Les deux types de sécrétion sont donc apparemment libérés sur des faces opposées de l'appareil de Golgi, comme au cours de la maturation des leucocytes polynucléaires (2). Cependant, chez la caille, l'appareil de Golgi régresse et est réorganisé entre les deux phases sécrétrices; il peut donc s'agir d'un changement de l'orientation des dictyosomes et non d'un changement de la polarité. Dans certaines cellules indéniablement en ciliogenèse, des grains de mucus se forment cependant au niveau de l'appareil de Golgi (Fig. 14).

CONCLUSIONS

Il est souvent difficile de préciser le devenir de cellules contenant à la fois des grains de mucus et

des cinétosomes lorsqu'il n'y a pas d'images indiscutables de ciliogénèse (présence de complexe génératif, cil en croissance), la transformation dans le sens cellule ciliée-cellule à mucus semblant également possible chez la caille (32, 42). La ciliogénèse est stimulée par les oestrogènes alors que les sécrétions le sont par la progestérone (article II). Chez la caille comme chez la poule, il existe d'importantes variations dans la concentration des hormones circulantes au cours du cycle de ponte (20, 35). Ce cycle étant journalier, les variations de l'équilibre oestrogène-progestérone sont donc très rapides et il est possible que, dans certains cas, la ciliogénèse commence sous un stimulus hormonal donné mais n'aboutisse pas à la transformation complète de la cellule parce que l'équilibre a changé. Dans ce cas les synthèses de mucus pourraient reprendre comme dans la Fig. 14, où l'on observe des grains de mucus en formation et des cils en croissance dans la même cellule. L'approche du contrôle hormonal de cette transformation, qui ne semble pas possible chez les animaux en ponte, a été réalisée chez des animaux castrés et traités par des injections d'oestrogènes et de progestérone (article II).

Nous n'avons jamais observé de cellules ciliées en division, par contre, chez les cailles en ponte, l'involution de ces cellules est fréquente. Les cellules à mucus peuvent se diviser (34). Leur transformation en cellule ciliée pourrait permettre de maintenir l'équilibre entre ces deux types cellulaires. Quel qu'en soit le contrôle hormonal et la signification physiologique, l'oviducte de caille permet de montrer qu'une cellule aussi spécialisée qu'une cellule à mucus peut se redifférencier sans se diviser ni passer par un état indifférencié.

Received for publication 15 December 1975, and in revised form 26 May 1976.

BIBLIOGRAPHIE

1. ANDERSON, R. G. W., and R. M. BRENNER. 1971. The formation of basal bodies (centrioles) in the Rhesus monkey oviduct. *J. Cell. Biol.* **50**:10-34.
2. BAINTON, D. F., and M. G. FARQUHAR. 1966. Origin of granules in polymorphonuclear leucocytes. Two types derived from opposite face of the Golgi complex in developing granulocytes. *J. Cell Biol.* **28**:277-301.
3. BOISSEAU, C. 1973. Etude ultrastructurale de l'oviducte du triton Pleurodèle Waltlii Michah. II. Morphogénèse des glandes et différenciation des cellules épithéliales de l'oviducte moyen. *J. Microsc. (Paris)*. **18**:359-382.
4. BOISVIEUX-ULRICH, E., et D. SANDOZ. 1974. Ciliogénèse dans les cellules à mucus de l'oviducte de Caille (*Coturnix coturnix*). *J. Microsc. (Paris)*. **20**:25 a-26 a.
5. BRANT, J. W. A., and A. V. NALBANDOV. 1956. Role of sex hormones in albumin secretion by the oviduct of chickens. *Poult. Sci.* **36**:692-700.
6. BRENNER, R. M. 1969. Renewal of the oviduct cilia during the menstrual cycle of the Rhesus monkey. *Fertil. Steril.* **20**:599-611.
7. BROWER, L. K., and E. ANDERSON. 1969. Cytological events associated with the secretory process in the rabbit oviduct. *Biol. Reprod.* **1**:130-148.
8. DIRKSEN, E. R. 1971. Centriole morphogenesis in developing ciliated epithelium of the mouse oviduct. *J. Cell Biol.* **51**:286-301.
9. DIRKSEN, E. R., and D. J. CROCKER. 1966. Centriole replication in differentiating ciliated cells of mammalian respiratory epithelium. An electron microscope study. *J. Microsc. (Paris)*. **5**:629-644.
10. DIRKSEN, E. R., and P. SATIR. 1972. Ciliary activity in the mouse oviduct as studied by transmission and scanning electron microscopy. *Tissue Cell.* **4**:389-403.
11. DIRKSEN, E. R., and I. STAPRANS. 1975. Tubulin synthesis during ciliogenesis in the mouse oviduct. *Dev. Biol.* **46**:1-13.
12. FAVARD-SÉRÉNO, C. 1971. Cycles sécrétoires successifs au cours de l'élaboration des enveloppes de l'ovocyte chez le Grillon (Insecte. Orthoptère). Rôle de l'appareil de Golgi. *J. Microscopie. (Paris)*. **11**:401-424.
13. FERTUCK, H., and J. D. NEWSTEAD. 1970. Fine structural observations on magnum mucosa in quail and hen oviduct. *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.* **103**:447-459.
14. FLOWER, N. E. 1971. Particles within membranes: a freeze-etch view. *J. Cell Sci.* **9**:435-441.
15. FREDRICSSON, B. 1959. Studies on the morphology and histochemistry of the fallopian tube epithelium. *Acta Anat.* **38**:5-23.
16. GILULA, N. B., and P. SATIR. 1972. The ciliary necklace. A ciliary membrane specialization. *J. Cell Biol.* **53**:494-509.
17. HELLSTRÖM, K. E., and O. NILSON. 1957. In vitro investigation of the ciliated and secretory cells in the rabbit fallopian tube. *Exp. Cell Res.* **12**:180-181.
18. HENDLER, R. W. 1974. Protein synthesis by membrane-bound polyribosomes. Biomembranes. L. A. Manson editor. Plenum Press, New York and London. **5**:147-199.
19. KALNINS, V. I., and K. R. PORTER. 1969. Centriole replication during ciliogenesis in the chick tracheal epithelium. *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.* **100**:1-30.

20. KUMAGAI, S., and K. HOMMA. 1974. High estrogen production of the medium-sized follicles during follicular growth and ovulation in the laying quail. *Endocrinol. Jpn.* **21**:349-354.
21. LAUGIER, C., E. BRARD, D. SANDOZ, et E. BOISVIEUX-ULRICH. 1975. Interactions du benzoate d'oestradiol et de la progestérone sur le développement de l'oviducte de caille (*Coturnix coturnix japonica*). I. Etude pondérale et histologique. *Gen. Comp. Endocrinol.* **26**:285-300.
22. MERCHANT, H. 1969. Secretory granules in ciliated cells on the rabbit oviduct. *Exp. Cell Res.* **56**:171-172.
23. MOREAUX, R. 1913. Sur la morphologie et la fonction glandulaire de l'épithélium de la trompe utérine des Mammifères. *Arch. Anat. Microsc. Morphol. Ex.* **14**:515-576.
24. NILSON, O. 1958. Electron microscopy of the fallopian tube epithelium of rabbits in oestrus. *Exp. Cell Res.* **14**:341-354.
25. OKA, T., and R. T. SCHIMKE. 1969a. Interaction of estrogen and progesterone in chick oviduct development. I. Antagonistic effect of progesterone on estrogen-induced proliferation and differentiation of tubular gland cells. *J. Cell Biol.* **41**:816-831.
26. OKA, T., and R. T. SCHIMKE. 1969b. Interaction of estrogen and progesterone in chick oviduct development. II. Effects of estrogen and progesterone on tubular gland cell function. *J. Cell Biol.* **43**:123-137.
27. PALMITER, R. D., and J. T. WRENN. 1971. Interaction of estrogen and progesterone in chick oviduct development. III. Tubular gland cell cytodifferentiation. *J. Cell Biol.* **50**:598-615.
28. PHILLIPS, D. M., and H. SWIFT. 1965. Cytoplasmic fine structure of *Sciara* salivary glands. *J. Cell Biol.* **27**:395-409.
29. ROLLESTON, F. S. 1974. Membrane-bound and free ribosomes. *Sub. Cell. Biochem.* **3**:91-117.
30. RUMERY, R. E., et E. M. EDDY. 1974. Scanning electron microscopy of the fimbriae and ampullae of rabbit oviducts. *Anat. Rec.* **178**:83-102.
31. SANDOZ, D. 1970. Etude cytochimique des polysaccharides au cours de la spermatogénèse d'un Amphibien anoure: le Discoglosse *Discoglossus pictus* (Otth.). *J. Microsc. (Paris)*. **9**:243-262.
32. SANDOZ, D., E. ULRICH., et E. BRARD. 1970. Variations des ultrastructures du magnum de la caille au cours du cycle saisonnier. Microscopie Electronique, Grenoble. P. Favard, editor. *Soc. Franç. Microsc. Electr. Paris*. **III**:627-628.
33. SANDOZ, D., E. ULRICH, and E. BRARD. 1971. Etude des ultrastructures du magnum des oiseaux. I. Evolution au cours du cycle de ponte chez la poule *Gallus domesticus*. *J. Microsc. (Paris)*. **11**:371-400.
34. SANDOZ, D., E. BOISVIEUX-ULRICH., C. LAUGIER, et E. BRARD. 1975. Interactions du benzoate d'oestradiol et de la progestérone sur le développement de l'oviducte de caille (*Coturnix coturnix japonica*). II. Etude ultrastructurale des deux types de réponses obtenues selon la dose de benzoate d'oestradiol injectée. *Gen. Comp. Endocrinol.* **26**:451-467.
35. SHAHABI, N. A., H. W. NORTON, and A. V. NALBANDOV. 1975. Steroid levels in follicles and the plasma of hens during the ovulatory cycle. *Endocrinology*. **96**:962-968.
36. SOROKIN, S. P. 1968. Reconstruction of centriole formation and ciliogenesis in mammalian lungs. *J. Cell Sci.* **3**:207-230.
37. STAPRANS, I., and E. R. DIRKSEN. 1974. Microtubule protein during ciliogenesis in the mouse oviduct. *J. Cell Biol.* **62**:164-174.
38. STEINMAN, R. 1968. Fine structure of ciliogenesis in *Xenopus laevis*. *Am. J. Anat.* **122**:19-55.
39. SURFACE, F. M. 1912. The histology of the oviduct of the domestic hen. *Bull. Me. Agric. Exp. Sin.* **206**:395-430.
40. TACHI, S., C. TACHI., and H. R. LINDER. 1974. Influence of ovarian hormones on formation of solitary cilia and behavior of the centrioles in uterine epithelial cells of the rat. *Biol. Reprod.* **10**:391-403.
41. ULRICH, E., et D. SANDOZ. 1972. Etude des ultrastructures du magnum des oiseaux. II. Présence de cellules intermédiaires entre les cellules muqueuses et les cellules séreuses. *J. Microsc. (Paris)*. **13**:217-234.
42. ULRICH, E., et D. SANDOZ. 1973. Aspects ultrastructuraux de la perte des cils dans l'oviducte des oiseaux. *J. Microsc. (Paris)*. **17**:104a-105a.
43. VENABLE, J., and R. COGGESHALL. 1965. A simplified lead citrate stain for use in electron microscopy. *J. Cell Biol.* **25**:407-408.
44. WYBURN, G. M., H. S. JOHNSTON, M. H. DRAPER, and M. F. DAVIDSON. 1970. The fine structure of the infundibulum and magnum of the oviduct of *Gallus domesticus*. *Q. J. Exp. Physiol. Cogn. Med. Sci.* **55**:213-232.