

Bibliothèque numérique

medic@

**Ramon y Cajal, Santiago Felipe. - La
rétine des vertébrés**

In : La cellule, 1892, vol. 1, n° 9
Cote : 91394



(c) Bibliothèque interuniversitaire de médecine (Paris)
Adresse permanente : <http://www.bium.univ-paris5.fr/hist/med/medica/cote?ryc007>

LA
RÉTINE DES VERTÉBRÉS

PAR

S. RAMON Y CAJAL

PROFESSEUR D'HISTOLOGIE ET D'ANATOMIE PATHOLOGIQUE
A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE MADRID.

(Mémoire déposé le 27 novembre 1892.)

LA RÉTINE DES VERTÉBRÉS

Nous avons été conduit à l'étude de la rétine par la direction et le but de nos recherches antérieures. Ayant remarqué, il y a quelques années, que les relations intercellulaires ont lieu dans la moelle, le cervelet et le bulbe olfactif par des contacts intimes, et que l'efficacité de la communication semble assurée au moyen de la multiplication à l'aide de ramifications des surfaces nerveuses contiguës, nous nous étions demandé si ces lois anatomiques ne trouveraient pas aussi leur application dans les éléments rétiniens.

Nos premiers travaux sur la question nous permirent déjà de constater dans la rétine des oiseaux cette loi des rapports cellulaires; mais ils soulevèrent en même temps de nouveaux et de plus graves problèmes, dont l'éclaircissement demandait des observations plus approfondies. C'est pour cela que nos recherches, limitées d'abord aux oiseaux, se sont ensuite portées sur les cinq classes des vertébrés.

La rétine a été l'objet de plusieurs travaux dont l'indication bibliographique remplirait à elle seule plusieurs pages.

La préférence que les anatomistes et les histologues les plus éminents ont donné à cette étude se comprend aisément, lorsqu'on tient compte de l'importance capitale de la connaissance de l'arrangement réciproque des éléments rétiniens, pour arriver à l'explication légitime du phénomène de la vision et des multiples problèmes qui s'y rattachent.

L'intérêt de ces recherches s'accroît encore si nous considérons cette membrane — ainsi que cela ressort des travaux modernes — comme un centre nerveux véritable, sorte de segment cérébral périphérique, dont la ténuité, la transparence et d'autres qualités de composition le rendent particulièrement favorable à l'analyse histologique. En effet, tout en offrant des cellules et des fibres essentiellement semblables à celles des autres centres, elles sont disposées d'une façon plus régulière, puisque les éléments de diverse nature

sont distribués dans des zones nettement séparées. En outre, la brièveté du champ occupé par les expansions protoplasmiques, l'orientation toujours déterminée et descendante des cylindre-axes, la présence des zones disposées *ex professo* pour les connexions intercellulaires (couches réticulaires externe et interne) sont des circonstances heureuses qui aident singulièrement à l'éclaircissement de la morphologie et des relations des cellules nerveuses. Aussi, pensons-nous que l'étude de la rétine peut jeter une vive lumière sur le problème général des connexions et du mode d'action des cellules ganglionnaires. Elle peut même contribuer, comme nous croyons l'avoir démontré dans un autre travail, à la connaissance de la direction des courants qui traversent les expansions protoplasmiques et nerveuses (1).

L'histoire de la structure de la rétine peut se diviser en deux époques, d'après les méthodes analytiques employées.

1° Celle pendant laquelle on avait recours à la dissociation à l'acide osmique, au carmin, etc., c'est-à-dire à des moyens incapables de montrer autre chose que les noyaux et les grosses expansions protoplasmiques des cellules rétiniennes;

2° Celle pendant laquelle on a appliqué le chromate d'argent et le bleu de méthylène, c'est-à-dire des agents susceptibles de révéler très nettement les prolongements protoplasmiques et nerveux les plus délicats.

La première époque comprend principalement les travaux mémorables de H. MÜLLER(2) et de SCHULTZE(3), et ceux, très importants également, de KÖLLIKER(4), HANNOVER(5), KRAUSE(6), W. MÜLLER(7), SCHWALBE(8), BOLL(9),

(1) S. R. CAJAL : *Signification fisiologica de las expansiones protoplasmicas y nerviosas de las células de la sustancia gris.* ; Rev. de ciencias medicas, 1891.

(2) H. MÜLLER : *Anatom. histologische Untersuchungen über die Retina beim Menschen und Wirbelthieren*; Zeitschr. f. wissenschaft. Zool., Bd. VIII, 1857.

(3) M. SCHULTZE : *Observationes de retinae structura penitiori*; Bonnae, 1872, et ses autres travaux, particulièrement l'article *Retina* du Handbuch der Gewebelehre von Stricker, Bd. II, 1872.

(4) KÖLLIKER : *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*, V. Auflage, 1867, et ses mémoires antérieurs, p. ex. : *Zur Anat. u. Physiol. der Retina*; Verhand. d. phys. med. Gesellsch. zu Würzburg, III, 1852.

(5) HANNOVER : *La rétine de l'homme et des vertébrés*, Paris, 1876; et ses autres travaux, en particulier : *Zur Anatomie u. Physiologie der Retina*; Zeitschr. f. wissenschaft. Zool., V, 1854 à 1866.

(6) W. KRAUSE : *Die membrana fenestrata der Retina*, Leipzig, 1868; voir ses mémoires postérieurs publiés dans l'Internationale Monatschr. f. Anat. u. Histol., 1886 à 1889.

(7) W. MÜLLER : *Ueber die Stammesentwicklung des Sehorgans der Thiere*; Leipzig, 1874 à 1876.

(8) SCHWALBE : *Handbuch von Gräfe und Sämisch*, 1874, et son *Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane*, 1887.

(9) F. BOLL : *Zur Anat. und Physiol. der Retina*; Monatsber. der Acad. zu Berlin, 1876.

KÜHNE (1), RIVOLTA (2), GOLGI (3), RANVIER (4), SCHIEFFERDECKER (5), KUHN (6), BORYSIEKIEWICZ (7), etc.

Les résultats des recherches de tant de travailleurs enthousiastes furent nombreux et très importants. On détermina le nombre des couches rétiniennes et les propriétés morphologiques des éléments nerveux et épithéliaux; on étudia, d'une façon très précise, à l'aide de l'acide osmique, agent fixateur que M. SCHULTZE introduisit dans la technique, la structure fort intéressante des cônes et des bâtonnets; on signala l'existence sur l'article externe de ces derniers d'une matière sensible à la lumière, la *photoesthésine* de BOLL et de KÜHNE; on arriva à individualiser les diverses espèces d'éléments qui sont mélangés dans les zones des grains internes (spongioblastes de MÜLLER, cellules subréticulaires, etc.). Cependant, malgré tant d'efforts, deux points restaient entourés d'obscurité : la structure des couches dites moléculaires ou réticulaires, et le mode de terminaison des fines expansions des cellules rétiniennes. On ignorait même le mode de connexion entre les pieds des cellules visuelles et les cellules qui interviennent dans la formation de la couche intergranuleuse ou réticulaire externe. C'était donc là la tâche réservée aux chercheurs de la deuxième époque.

La deuxième époque, que l'on pourrait appeler celle du bleu de méthylène et du chromate d'argent, fut inaugurée en 1888 par TARTUFERI et DOGIEL, et continuée par nos travaux et ceux de E. BAQUIS. C'est depuis lors que nous avons acquis des connaissances assez précises sur la terminaison des fibres nerveuses et protoplasmiques de la rétine, grâce à la singulière propriété qu'ont les méthodes d'EHRlich et de GOLGI de colorer, d'une façon très intense, les prolongements cellulaires les plus délicats, tout en épargnant la plupart des éléments.

(1) KÜHNE : Recherches du laboratoire de physiologie de Heidelberg, 1877; — Idem : *Photochemie der Netzhaut*; Sitzungsber. des natur-histor. medicin. Vereins zu Heidelberg, 1877.

(2) RIVOLTA : *Delle cellule multipolari che formano lo strato intergranuloso nella retina del cavallo*; Giornale di anat., fis. et patol. degli animali, 1871, anno III.

(3) GOLGI et MANFREDI : *Annotazioni istologiche sulla retina del cavallo*; Accad. di medicina di Torino, 2 agosto, 1876.

(4) RANVIER : *Traité technique d'histologie*, p. 952 et suivantes, 1875.

(5) SCHIEFFERDECKER : *Studien zur vergleichenden Histologie der Retina*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVIII.

(6) KUHN : *Histologische Studien an der menschlichen Netzhaut*; Jenaische Zeitschr., Bd. XXIV, 1880.

(7) BORYSIEKIEWICZ : *Untersuchungen über den feineren Bau der Netzhaut*; Wien, 1887.

TARTUFERI (1) démontra le premier, en se servant de la méthode rapide de GOLGI, la disposition terminale en panache des prolongements ascendants et descendants des cellules bipolaires, la véritable morphologie de plusieurs spongioblastes et cellules subréticulaires, la présence d'un cylindre-axe dans certaines de ces dernières et, enfin, les détails de la construction des zones réticulaires.

De son côté, DOGIEL (2), profitant des avantages de la méthode d'EHRlich, qu'il modifia pour l'appliquer à la rétine fraîche, confirma chez presque tous les vertébrés une grande partie des découvertes de TARTUFERI. En même temps, il fit connaître des faits non moins intéressants, tels que : l'existence de la massue de LANDOLT chez les poissons, les reptiles et les oiseaux, la présence parmi les spongioblastes de certaines cellules nerveuses munies d'un cylindre-axe descendant. Il démontra que la plupart des spongioblastes de MÜLLER représentent des éléments nerveux spéciaux manquant du prolongement de DEITERS, et prouva l'existence des cellules bipolaires déplacées, siégeant sur la couche des grains externes (*cellules subépithéliales* de cet auteur), etc.

Malgré ces remarquables progrès, quelques points demeuraient encore douteux. Comment se fait la terminaison inférieure de la fibre des cônes et des bâtonnets? Les panaches inférieurs des cellules bipolaires constituent-ils des réseaux en continuité avec des arborisations protoplasmiques des éléments ganglionnaires? Quelles sont les variétés des spongioblastes et des cellules de la couche ganglionnaire? La rétine contient-elle aussi des fibres nerveuses centrifuges? A quoi servent les cellules épithéliales, et comment sont-elles disposées pour former la charpente rétinienne?

Voilà les questions principales que nous avons essayé d'étudier depuis 1888, d'après la méthode de TARTUFERI. D'abord, nos recherches portèrent sur les oiseaux, où nous eûmes l'occasion de confirmer plusieurs des faits signalés par TARTUFERI et DOGIEL (3). Nous avons ensuite étendu nos observations aux batraciens, aux reptiles (4), aux mammifères (5) et, très

(1) F. TARTUFERI : *Sull anatomia della retina*; Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol., 1887.

(2) A. DOGIEL : *Ueber das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden, Reptilien, Vogel und Säugethiere*; Anat. Anzeiger, 1888.

— *Ueber die nervösen Elemente in der Netzhaut der Amphibien und Vogel*; Anat. Anzeiger, Mai 1888.

— *Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVIII, 1891.

(3) R. CAJAL : *Sur la morphologie et les connexions des éléments de la rétine des oiseaux*; Anatomisch. Anzeiger, 1889, n° 4.

(4) Idem : *Pequenas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso*, III. — *La retina de los batracios y reptiles*; Agosto, 1891.

(5) Idem : *Notas preventivas sobre la retina y gran simpatico de los mamiferos*; 10 Diciembre 1891.

récemment (1), aux poissons osseux, dont la structure rétinienne peut servir à éclaircir certains points obscurs chez les mammifères.

Les résultats les plus importants qui découlent de nos recherches sont les suivants :

1° L'existence de fibres centrifuges qui se terminent librement par des arborisations variqueuses au niveau des spongioblastes.

2° La démonstration de la terminaison également libre des fibres des cônes et des bâtonnets, ainsi que celle des panaches supérieurs et inférieurs des cellules bipolaires.

3° L'existence de collatérales dans les prolongements descendants des bipolaires des oiseaux, des reptiles et des batraciens.

4° La présence de plusieurs espèces morphologiques de cellules ganglionnaires et de spongioblastes.

5° La démonstration de ce fait que, chez les oiseaux nocturnes, les mammifères et les téléostéens, les fibres des bâtonnets se terminent par des renflements absolument libres et dépourvus de filaments.

6° La démonstration de l'existence, chez les mammifères et chez les poissons, de deux espèces de cellules bipolaires : bipolaires pour les bâtonnets et bipolaires pour les cônes.

7° L'existence, au niveau de la couche réticulaire externe, de plusieurs fibres arborisées, ascendantes et horizontales.

Le mémoire de BAQUIS(2), concernant la rétine de la martre, parut après notre premier travail sur la rétine. Cet auteur, qui s'est servi aussi de la méthode de GOLGI, constata la plupart des faits signalés par TARTUFERI et DOGIEL, en y ajoutant la description de certaines cellules pyramidales, qu'il considéra comme des éléments nouveaux. Néanmoins, tout en leur reconnaissant une morphologie assez originale, prêtant singulièrement à l'erreur, nous sommes porté à regarder ces éléments comme identiques, au fond, à ceux que TARTUFERI a décrits sous la désignation de *grosse cellule superficiale*; seulement E. BAQUIS a réussi à colorer ces éléments d'une façon plus complète que TARTUFERI, et en a donné aussi une description plus détaillée. Très récemment, DOGIEL (3) les a imprégnés, chez

(1) RAMON Y CAJAL : *La retina de los teleosteos y algunas observaciones sobre la de los vertebrados superiores*. Trabajo leído ante la sociedad española de Historia natural, Sesión de 1 Junio de 1892; Anal. de la Soc. Esp. de Hist. Nat., Tomo XXI, 1892.

(2) E. BAQUIS : *Sulla retina della faina*; Anat. Anzeiger, nos 13 et 14, 1890.

(3) A. DOGIEL : *Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen*; I. Mittheilung; Arch. f. mik. Anat., Bd XXXVIII, 1890.

l'homme, avec le bleu de méthylène et a signalé encore l'existence d'un cylindre-axe qui, après un cours horizontal très long, descendrait pour se continuer avec une fibre du nerf optique. Il les appelle *grosse sternförmige Zellen*. Ce savant signale, en outre, d'autres faits que nous analyserons plus loin, lorsque nous exposerons les résultats de nos recherches sur la rétine des mammifères.

Le mémoire actuel contiendra le résumé de tous nos travaux sur la rétine, parus en langue espagnole et, par suite, très peu connus des savants, ainsi que l'exposé des nouvelles recherches entreprises sur les cinq classes des vertébrés, recherches dont les résultats élargissent notablement, et même rectifient sur quelques points, nos descriptions antérieures.

La conclusion générale qui se dégage de nos travaux, c'est l'unité de structure de la rétine dans la série animale. On peut affirmer que les seules variations anatomiques qu'on y rencontre portent sur l'épaisseur relative des couches, et sur la forme et l'épaisseur des bâtonnets et des cônes. Ce sont surtout les bâtonnets qui, soit par leur plus ou moins grande épaisseur, soit par la forme et la dimension de leur pied terminal dans la couche réticulaire externe, donnent lieu à des modifications notables; celles-ci, dans bien de cas, sont si caractéristiques qu'elles permettent de déterminer la classe de vertébrés dont on fait l'étude. Par contre, les cônes, sauf quelques variations de détail, présentent une morphologie à peu près constante.

On comprend bien que toute modification dans le volume et la forme des pieds des bâtonnets entraînera, d'une manière corrélative, des variations dans les panaches ascendants des cellules bipolaires, et même des éléments subréticulaires (cellules étoilées de DOGIEL); ces variations, nous le verrons bientôt, sont de nature à faire distinguer très nettement les bipolaires qui sont en relation avec les bâtonnets de celles qui sont associées à l'activité des cônes. Il est clair que ces distinctions seront très difficiles ou même impossibles à constater chez les animaux, où les pieds des bâtonnets se comportent de la même façon que ceux des cônes, comme cela arrive dans la rétine des batraciens et des oiseaux.

MÉTHODES DE RECHERCHES

Dans nos recherches sur la rétine, nous avons employé de préférence les méthodes de GOLGI et d'EHRlich. De plus, nous avons essayé tout récemment, avec des résultats un peu inconstants, le procédé de Cox, recom-

mandé par W. KRAUSE (1). Les effets obtenus avec ces trois méthodes concordent sur les points les plus importants de la structure de la rétine. Mais, au point de vue de la finesse des imprégnations et de la facilité à suivre les fibrilles, la méthode qui nous a rendu les meilleurs services est la méthode rapide au chromate d'argent, déjà appliquée par TARTUFERI. C'est pour cela que la plupart de nos figures représentent des éléments colorés en noir par ce réactif.

En général, nous avons employé la coloration au bleu de méthylène comme un moyen de contrôle des faits révélés par la méthode de GOLGI. Elle peut donner aussi, comme l'a démontré DOGIEL dans ses remarquables mémoires, des résultats très brillants et tout à fait nouveaux. Mais, en général, nous l'avons trouvée d'une efficacité analytique inférieure à la méthode de GOLGI. En effet, le bleu de méthylène ne colore ni les fibres des cônes et des bâtonnets, ni leurs renflements inférieurs; il n'imprègne pas les fibres de MÜLLER, ni les prolongements nerveux centrifuges, ni plusieurs variétés de cellules ganglionnaires et de spongioblastes. Ajoutons aussi que l'imparfaite transparence de la rétine, fixée soit au picrate d'ammoniaque, soit dans le mélange de ce réactif et d'acide osmique recommandé par DOGIEL, empêche d'ordinaire de suivre les plus fines expansions nerveuses et protoplasmiques. C'est là ce qui rend compte de la pauvreté de ces expansions dans les figures de DOGIEL et de quelques erreurs commises par ce savant, par exemple, l'existence de réseaux nerveux entre les prolongements protoplasmiques, contrairement à tout ce que nous ont appris les recherches de HIS, FOREL, KÖLLIKER, VON LENHOSSECK, VAN GEHUCHTEN, RETZIUS et les nôtres.

Du reste, dans l'application du bleu de méthylène nous suivons fidèlement la manière d'opérer de DOGIEL. Seulement, au lieu d'extraire la rétine et de la placer avant la coloration sur un porte-objets lubrifié par l'humeur vitrée, nous conservons la membrane en place, c'est-à-dire avec l'hémisphère postérieur de l'œil, et nous la traitons à plusieurs reprises, pendant 1 à 2 heures, avec la solution de bleu de méthylène. Il va sans dire qu'avant l'action de ce réactif le corps vitré doit être enlevé, et que la pièce doit se conserver, pendant la coloration, dans la chambre humide.

(1) W. KRAUSE : *Demonstrationen von Präparaten der Retina von der Taube, Gans, Amsel, etc.* — Scéances de l'anatomische Gesellschaft, 18 et 20 mai 1891, München.

Nous fixons, pendant deux heures, dans le picrate d'ammoniaque, et nous conservons la rétine dans le mélange de picrate ammonique et de glycérine. Un séjour de 24 heures dans le liquide fixateur, ainsi que cela est conseillé par DOGIEL, nous semble peu recommandable, parce que la rétine se gonfle excessivement et que la coloration pâlit plus ou moins.

Tout récemment, APATHY (1) a proposé comme substance conservatrice une solution sirupeuse de gomme arabique et de sucre. Nous l'avons dernièrement essayée avec des résultats assez satisfaisants.

On peut aussi transformer une préparation ordinaire, fixée au picrate d'ammoniaque, en une préparation absolument inaltérable, montée au baume sec ou dans la résine d'AMMAR dissoute dans le xylol. On commence par placer la pièce sur un porte-objets que l'on maintient chauffé au moyen de l'étuve, puis on laisse tomber sur la préparation une ou deux gouttes d'une solution concentrée de gélatine transparente (gélatine 2, eau 5, solution saturée de picrate d'ammoniaque 2 ou 3 gouttes), qui doit rester liquide durant 4 ou 5 minutes afin de faciliter la pénétration de la gélatine dans l'épaisseur du tissu. Ensuite, on couvre la pièce avec une lamelle en exerçant une faible pression afin d'étendre ses rides et d'empêcher son ratatinement; finalement, après refroidissement, on enlève le couvre-objets auquel la préparation reste généralement adhérente, on laisse sécher à l'air libre, et on monte sur porte-objets enduit de baume ou de résine d'AMMAR dissoute au xylol. Le tissu devient alors très transparent, et la coloration des cellules se conserve très fidèlement.

Cependant les couches de la rétine desséchée se raccourcissent beaucoup, et il est souvent difficile de déterminer le plan où résident les éléments imprégnés. C'est pour cela que nous n'employons ce procédé de conservation que pour les préparations offrant un seul plan d'éléments colorés. D'ailleurs, on obtient encore de meilleurs résultats sur les autres tissus : terminaisons nerveuses dans la cornée, vessie de la grenouille, fibres musculaires striées, etc.).

La méthode rapide de GOLGI, si précieuse par la netteté de ses révélations, est un peu inconstante sur les petites rétines des poissons, des reptiles et des batraciens. En général, on peut affirmer que plus la rétine est mince, plus il est difficile d'obtenir de bonnes imprégnations. C'est pourquoi nous devons choisir, parmi les animaux de même genre ou de même fa-

(1) APATHY : *Behandlung des Nervensystems für histologische Zwecke*; Zeitschr. für wissenschaftliche Mikroskopie, Bd. IX, H. I, 1892.

mille, ceux dont les yeux sont les plus volumineux. On obtient, par exemple, presque toujours des colorations très satisfaisantes chez le *Lacerta viridis*, alors que, dans les mêmes conditions, il est presque impossible de réussir avec les petites rétines du *Lacerta agilis*.

Même dans les petites rétines, comme celles de la grenouille, du *Lacerta agilis*, de la couleuvre, etc., on réussit très souvent en employant, au lieu de la méthode rapide ordinaire, celle à *double imprégnation* que nous avons conseillée (1) pour d'autres centres nerveux, et qui a été récemment appliquée avec succès par VAN GEHUCHTEN (2) et RETZIUS (3).

Voici comment nous procédons :

1. Immersion de l'hémisphère postérieur de l'œil, après enlèvement de l'humeur vitrée, dans le mélange osmio-bichromique ordinaire : bichromate de potasse à 3 o/o, 20; solution d'acide osmique à 1 o/o, 5 ou 6.

2. Après 24 ou 48 heures d'action du mélange, on égoutte les pièces sur papier buvard pour en extraire l'excès de liquide, et on les plonge pendant 24 heures dans la solution de nitrate d'argent cristallisé à 0,75 ou 1 o/o.

3. On plonge les pièces, sans lavage préalable, dans le même mélange osmio-bichromique, en cas que ce liquide contienne encore de l'acide osmique. S'il en est dépourvu par épuisement, on ajoute quelques gouttes d'acide osmique frais. Nous employons souvent un autre mélange fraîchement préparé, mais qui contient moins d'acide osmique (20 cent. cube de bichromate et 2 ou 3 de la solution d'acide osmique à 1 o/o). Une plus grande proportion d'acide osmique, par exemple, celle que possède le mélange osmio-bichromique normal, n'empêche pas la réaction, mais elle rend souvent les pièces trop fragiles. Ce bain agit pendant 24 ou 36 heures.

4. Nouvelle immersion des pièces, durant un jour au moins, dans la solution de nitrate d'argent à 0,75 pour 100 au minimum.

5. Les pièces sont mises quelques minutes dans l'alcool à 40°, enrobées superficiellement dans la paraffine, coupées en tranches épaisses, etc. Afin de faciliter l'enrobage, nous montons la rétine sur un bloc de paraffine, en ayant soin d'opérer rapidement avec un scalpel chauffé à la lampe, pour y fixer la pièce sans que la matière d'inclusion pénètre dans la trame réti-

(1) CAJAL : *Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères*; La Cellule, t. VII, 1 fasc. — et *Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso*, Agos. 1891.

(2) VAN GEHUCHTEN : *Les cellules nerveuses du sympathique chez quelques mammifères et chez l'homme*; La Cellule, t. VIII, 1 fasc., 1892.

(3) G. RETZIUS : *Biologische Untersuchungen*, Neue Folge, III, 2; *Die Endigungsweise der Gehörnerven, etc.*, Stockholm, 1892.

nienne, et avant que la dessiccation puisse la rétracter ou la briser. On lave les coupes à l'alcool à 40°, pendant 1 heure; on les éclaircit dans l'essence de girofle, on les lave sur le porte-objets avec du xylol, pour en extraire l'essence et la paraffine et, finalement, on les monte, comme d'ordinaire, dans une solution de résine d'AMMAR au xylol, qu'on laisse durcir en couche mince.

Le plus grave inconvénient que l'on doit surmonter, lorsqu'on se propose d'étudier les couches les plus internes de la rétine, est la présence de dépôts superficiels de chromate d'argent cristallisé. J'ai réussi cependant à éliminer ces dépôts en recouvrant la rétine, avant la submersion dans le bain d'argent, tantôt d'une couche très mince de celloïdine (qu'on ne doit pas laisser se dessécher avant l'immersion dans le bain d'argent), tantôt de tissus frais et très mous, par exemple, la membrane péritonéale, etc.

Mais le procédé le plus facile et celui dont les résultats sont les plus satisfaisants, c'est le suivant, que l'on pourrait appeler *procédé d'enroulement*. Une fois l'humeur vitrée enlevée, on coupe la rétine autour de la papille au moyen d'un emporte-pièce ou d'un scalpel bien tranchant; puis on la détache doucement de la choroïde, au moyen d'un pinceau fin. On procède alors avec le plus grand soin à l'enroulement. Il s'agit de plisser ou d'enrouler la rétine, de telle manière que tous ses plis restent en contact, pour transformer ainsi cette membrane en une masse nerveuse, épaisse et à peu près cylindrique ou sphéroïdale. Afin d'éviter le déroulement dans le mélange, on enduit très rapidement et superficiellement le bloc rétinien de celloïdine fluide (solution à 2 0/0); on attend quelques secondes la coagulation de celle-ci, et, sans perte de temps, on plonge le tout dans le mélange osmio-bichromique. La rétine enroulée se durcit comme une masse compacte, conservant sa cohésion pendant l'exécution des coupes, qui peuvent comprendre toute l'épaisseur du bloc. Lorsqu'on examine ces coupes au microscope, on rencontre la rétine sectionnée dans toutes les directions, tantôt en travers, tantôt d'une façon parallèle à son plan, tantôt d'une manière oblique.

On évite d'une manière absolue, par le procédé de l'enroulement, la formation de dépôts sur les faces de la rétine; on en trouve seulement dans la partie périphérique du bloc, dans le premier tour d'enroulement. Un autre avantage consiste en ce que, la pièce ayant une épaisseur assez grande, un excès de durcissement général n'est pas à craindre. En effet, quel que soit le temps d'action du mélange (1, 2 ou 3 jours), il y aura toujours des zones plus ou moins profondes, où le durcissement se trouvera dans des conditions favorables à la réaction. Nous devons à cette méthode la découverte des

fibres nerveuses arborisées dans la couche réticulaire externe, l'imprégnation totale de la couche des fibres du nerf optique, celle des éléments névrogliques de la zone des fibres optiques, et la poursuite complète des arborisations protoplasmiques des cellules ganglionnaires et des spongioblastes, dont l'étendue atteint très souvent quelques dixièmes de millimètre. Il va sans dire que nous combinons ce procédé avec celui de l'imprégnation double ou même triple, décrit plus haut.

L'enroulement est particulièrement applicable à la rétine des mammifères; toutefois il donne aussi de bons résultats chez tous les autres vertébrés. Lorsque la rétine est de moyenne étendue (lapin, chien), on peut en faire un seul bloc; mais chez les grands mammifères (cheval, bœuf, mouton, etc.), on doit la diviser en 2 ou 3 pièces, afin d'éviter le durcissement incomplet des zones centrales.

Enfin, ajoutons, pour terminer, que nous avons fait usage des procédés courants de fixation et de coloration de la rétine : carmin aluné, fuchsine acide, hématoxyline d'après la méthode de WEIGERT-PAL, etc., afin de mieux déterminer, par l'examen des noyaux, la position des cellules trouvées dans nos préparations au chromate d'argent. Les coupes minces, faites dans les rétines imprégnées par la méthode de COX, ont l'avantage de pouvoir se colorer ultérieurement par le carmin de GRENACHER, sans altération sensible du précipité mercuriel.

I.

Rétine des téléostéens.

PLANCHE I.

Parmi les auteurs qui se sont occupés de la rétine des téléostéens, il faut surtout citer M. SCHULTZE(1), W. MÜLLER(2), REICH(3), HANNOVER(4), DENISSENKO(5), RETZIUS(6), et particulièrement W. KRAUSE(7), qui a étudié très soigneusement un grand nombre de familles de cet ordre de poissons.

(1) M. SCHULTZE : *Archiv f. mikroskopische Anatomie*, Bd. II, s. 200, 1866.

(2) W. MÜLLER : *Ueber die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere*; *Beiträge zur Anat. u. Physiol.*, als Festgabe Carl Ludwig zum 14. October 1874, gewidmet von seinen Schülern, II. Heft, 1875.

(3) REICH : *Hofmann-Schwalbe's Jahresbericht der Anatomie u. Physiologie f. 1873 u. 1875.*

(4) HANNOVER : *La rétine de l'homme et des vertébrés*, 1876.

(5) G. DENISSENKO : *Arch. f. mikroskopische Anatomie*, Bd. XIX, 1881.

(6) G. RETZIUS : *Biologische Untersuchungen*; Jahrgang I, 1881, Jahrgang II, 1882.

(7) W. KRAUSE : *Die Retina — II, Die Retina der Fische*; *Internat. Monatschrift f. Histol. u. Anat.*, Bd. III, 1886.

Les recherches de ces auteurs, faites avec les méthodes anciennes, ont montré, dans la rétine des téléostéens, une structure très semblable à celle des autres vertébrés, à part quelques modifications affectant les cellules subréticulaires, et certaines particularités de conformation des bâtonnets (bâtonnets géants en forme de massue, etc.).

Nous avons fait usage des méthodes de GOLGI et d'EHRlich, avec l'espoir de trouver, chez ces animaux, une structure rétinienne dont la simplicité pouvait servir à mieux interpréter celle des oiseaux, des reptiles et des mammifères, qui est très compliquée.

A cause de la difficulté de nous procurer les matériaux d'étude nécessaires, nous avons dû limiter notre travail à un petit nombre de familles et d'espèces : parmi les *Percidæ*, la *Perca fluviatilis* et le *Box salpa*, et parmi les *Cyprinidæ*, le *Cyprinus carpio*, la *Tinca vulgaris* et le *Barbus fluviatilis*.

Pour le nombre et la nomenclature des couches rétiniennes, nous suivrons les auteurs classiques, notamment SCHWALBE et RANVIER. Cependant nous avons introduit quelques modifications qui nous semblent nécessaires pour la clarté et la facilité de l'exposition. Car nos vues sur la morphologie et la signification de certains éléments se sont profondément transformées dans ces derniers temps ; c'est pourquoi nous ne saurions maintenir des appellations telles que : *couches réticulaires*, *neurospogium*, *couches moléculaires*, *spongioblastes*, *couches granuleuses*, etc., désignations qui rappellent soit l'aspect extérieur grossier et banal des éléments, soit des conceptions erronées de structure ou d'histogénèse.

Du reste, la nomenclature suivante a un caractère provisoire, reposant de préférence sur la morphologie.

Elle offre l'avantage de ne pas sanctionner des erreurs ni des préjugés quant à l'origine ou à la fonction des éléments rétiniens.

1. Couche épithéliale ou pigmentaire.
2. Couche des cellules visuelles (cônes et bâtonnets).
3. Couche des corps des cellules visuelles (grains externes).
4. Couche plexiforme externe (intergranuleuse, moléculaire ou réticulaire externe des auteurs).
5. Couche des cellules horizontales (cellules étoilées, cellules concentriques, corpuscules basaux, etc., des auteurs).
6. Couche des cellules bipolaires (*ganglion retinæ*).

7. Couche des cellules *amacrines* (1) (spongioblastes de MÜLLER, etc.).
8. Couche plexiforme interne (moléculaire ou réticulaire interne, *neurospongium*, plexus cérébral, etc.).
9. Couche des cellules ganglionnaires (*ganglion nervi optici*).
10. Couche des fibres optiques.

Nous étudions à part les cellules de MÜLLER ou de soutènement, ainsi que les corpuscules névrogliaux ou en araignée. Quant aux membranes limitantes externe et interne, elles ne peuvent être considérées comme des couches indépendantes, puisqu'elles ne sont que les limites des fibres de MÜLLER; leur étude se fera avec celle de ces dernières.

Couche des cellules visuelles.

Les cônes et les bâtonnets des téléostéens sont, comme on le sait, d'une longueur énorme. Ils ne se colorent pas par le bleu de méthylène, sauf leurs corpuscules ellipsoïdes qui acquièrent une couleur foncée, comme l'a déjà mentionné DOGIEL pour la rétine des ganoïdes. En revanche, le chromate d'argent est très efficace; mais il se fixe presque exclusivement sur le segment interne des bâtonnets et des cônes.

Le segment interne du bâtonnet est très long et très fin, ressemblant par sa ténuité et ses varicosités à une fibre nerveuse. Souvent il offre au niveau des noyaux des cônes, c'est-à-dire près de la membrane limitante externe, une varicosité fort volumineuse, FIG. 1, *b*, PL. I.

Le segment interne des cônes est fort robuste, contrastant ainsi avec celui du bâtonnet. Dans sa portion plus interne, immédiatement en dehors de la membrane limitante, il présente un noyau ellipsoïde entouré d'une couche mince de protoplasme. Le diamètre du cône augmente en dehors du noyau, pour diminuer progressivement, FIG. 1, *a*, PL. I.

Couche des corps des cellules visuelles.

Tous les noyaux que l'on voit dans cette zone appartiennent aux fibres des bâtonnets; les cônes n'y participent que par leur fibre terminale.

Le corps du bâtonnet est très petit, ressemblant à celui des mammifères. Il se compose, presque exclusivement, d'un noyau ovoïde ou ellipsoïde qui, sur les préparations colorées au chromate d'argent, apparaît en couleur

(1) Dans le but d'éviter l'emploi, soit de mots induisant en erreur, soit de longues périphrases, nous employons pour désigner les spongioblastes de MÜLLER, dépourvus de cylindre-axes, l'expression de *cellules amacrines*, de : α , particule privative, μακρός, long, et νος, fibre.

café-clair. Les fibres des bâtonnets sont fort délicates, variqueuses et flexueuses; elles se terminent, à des niveaux différents, dans la portion externe de la zone plexiforme voisine, au moyen d'un renflement sphérique ou irrégulier, tout à fait libre et dépourvu d'expansions, FIG. 1, c, PL. I.

Lorsqu'on examine, sur une coupe colorée au carmin, la région où se réunissent les renflements terminaux des bâtonnets, on y observe un aspect pâle, granuleux, parfois comme vacuolé. Cette bande pâle, qui se distingue très bien de la portion inférieure de la couche plexiforme externe, pourrait s'appeler *couche des sphérules des bâtonnets*.

Quant à la fibre du cône, elle est beaucoup plus épaisse et plus rectiligne que celle du bâtonnet, FIG. 1, PL. I, et elle se termine au-dessous, suivant la disposition classique bien connue par les recherches de MAX SCHULTZE, au moyen d'un épaississement conique à base inférieure munie d'expansions fines, variqueuses et finissant librement à des distances variables.

Il faut remarquer que la base, ou pied du cône, descend beaucoup plus au sein de la couche plexiforme que les renflements terminaux des bâtonnets, et atteint généralement la limite inférieure de cette couche. Néanmoins on y trouve aussi, par exception, quelques sphérules des bâtonnets.

Couche plexiforme externe.

C'est un plexus fort compliqué, résultant du mélange des expansions protoplasmiques et des arborisations nerveuses terminales. On y peut distinguer deux zones : la zone *profonde*, constituée par les pieds des cônes, les panaches supérieurs de certaines cellules bipolaires et les arborisations terminales des fibrilles nerveuses ascendantes; la zone *superficielle*, formée par la réunion de la plupart des sphérules terminales des bâtonnets et les prolongements ascendants de certaines bipolaires géantes (bipolaires pour les bâtonnets). Il faut y joindre encore des expansions communes à ces deux zones; celles très nombreuses qui proviennent des trois rangées des cellules horizontales (subréticulaires, étoilées, etc., des auteurs).

Couches des cellules horizontales.

Ces éléments, très volumineux, sont arrangés en trois couches superposées, qui remplissent à peu près la moitié externe de la zone *des grains internes* des auteurs. Nous les diviserons, suivant la rangée qu'ils occupent, en : *éléments horizontaux externes*, *éléments horizontaux intermédiaires* et *éléments horizontaux internes*.

Cellules horizontales externes, FIG. 2, a, PL. I. Elles correspondent à la *membrana fenestrata* de W. KRAUSE, et aux *cellules concentriques intermédiaires* de SCHIEFFERDECKER, et sont disposées en une rangée très serrée, placée immédiatement en dessous de la zone plexiforme externe. Malgré quelques essais de coloration avec le bleu de méthylène, il ne nous a pas été possible d'imprégner ces éléments; en revanche, on réussit avec la méthode de GOLGI. Ils apparaissent sur les coupes sous la forme de masses noires, épaisses, quadrilatérales ou irrégulières, dont la surface externe se prolonge en des expansions courtes, ascendantes et finissant par des bouts arrondis dans l'épaisseur de la zone plexiforme superposée. Des bords de ces cellules, ou de quelques-uns des prolongements plus périphériques, part une expansion fine et longue, que l'on peut considérer comme un cylindre-axe à marche horizontale, FIG. 2, a, PL. I. La destinée de ce prolongement nerveux a échappé à nos recherches. Cependant, à en juger par analogie, nous pourrions supposer qu'il se termine librement, au moyen d'une ramification variqueuse, dans le sein même de la zone plexiforme; car c'est ainsi que se terminent, comme nous le verrons sous peu, les expansions nerveuses des mêmes éléments chez les oiseaux.

La face inférieure des cellules horizontales de la première file n'émet pas de prolongements; mais quelques branches divergentes partent toujours de leur contour, s'élèvent obliquement et se perdent dans la zone plexiforme immédiate. La présence de ces appendices donne à ces éléments, lorsqu'ils sont examinés de face, une forme étoilée bien décrite par les auteurs, notamment par H. MÜLLER, W. KRAUSE et SCHIEFFERDECKER.

Le contact intime qui maintient entre eux les bords et les prolongements des cellules horizontales externes ne permet pas de reconnaître s'il existe des anastomoses entre leurs expansions protoplasmiques. Nous pensons cependant que les réseaux, décrits par KRAUSE (*membrana fenestrata*) et SCHIEFFERDECKER, ne sont que des apparences dépendant de la presque impossibilité de distinguer, sur les coupes horizontales de la rétine colorées par les procédés courants, les contours des expansions protoplasmiques; car celles-ci sont fort pâles, aplaties et s'entrecroisent sur un plan horizontal relativement mince. En outre, il faut se rappeler que, chez les autres vertébrés, il est facile de démontrer l'indépendance de ces expansions, et, même chez les téléostéens, le doute n'est pas possible en ce qui concerne les prolongements protoplasmiques ascendants, terminés, comme le montre la FIG. 2, PL. I, au moyen de bouts arrondis.

Entre les bords des cellules horizontales externes, restent des espaces pour permettre le passage des prolongements externes des cellules bipolaires, ainsi que pour loger les appendices ascendants des éléments horizontaux de la deuxième rangée. Ces espaces ont été bien décrits par W. KRAUSE, qui les a pris pour les perforations d'une membrane granuleuse continue; SCHWALBE(1) et SCHIEFFERDECKER les ont bien vus et bien figurés.

Cellules horizontales de la deuxième file. Elles sont disposées en couche presque continue en dessous des précédentes, auxquelles elles se rattachent complètement par leurs propriétés morphologiques. Le corps de ces éléments est plus aplati que celui des corpuscules superposés; de sa face supérieure, ainsi que de ses bords, partent 3, 4 ou un plus grand nombre d'expansions épaisses, FIG. 2, b. Celles-ci, après avoir passé entre les cellules horizontales externes, se terminent par des ramifications courtes, descendantes et aboutissant à la portion la plus externe de la couche plexiforme immédiate. Ces ramilles sont digitiformes, et semblent se mettre en contact avec les sphères terminales des bâtonnets.

De même que dans les cellules de la première rangée, on peut très souvent en poursuivre une fine expansion longue, horizontale, dépourvue de ramifications et ayant toutes les apparences d'un prolongement nerveux. Nous ne sommes pas parvenu à mettre en évidence la façon dont elle se termine.

Les cellules horizontales moyennes ont été assez bien décrites et figurées par W. KRAUSE, RETZIUS, SCHWALBE, REICH et SCHIEFFERDECKER, dont les observations ont porté de préférence sur le brochet. D'après KRAUSE, ces éléments se comporteraient d'une manière analogue aux cellules horizontales externes; en s'anastomosant en un réseau horizontal et continu, ils constitueraient ce que ce savant appelle *membrana perforata*.

Les perforations, très visibles dans les coupes horizontales de la rétine, correspondent à des interstices que laissent ces éléments pour le passage des prolongements périphériques des bipolaires.

Ainsi que cela ressort de ce que nous venons d'exposer, les cellules horizontales doivent être considérées comme de véritables cellules nerveuses. Chez les vertébrés supérieurs, c'est là, on peut l'affirmer, un fait parfaitement démontré, grâce aux recherches de DOGIEL, de TARTUFERI et aux nôtres. Mais, cette démonstration n'ayant pas encore été fournie pour les poissons, on comprend bien que SCHIEFFERDECKER fasse rentrer ces

(1) SCHWALBE : *Handbuch des gesammten Augenheilkunde von Graefe und Saemisch*; Bd. I, 1874.

cellules dans son *système de soutènement* sous le nom de *cellules concentriques, moyennes et internes*.

Chez les *ganoïdes*, DOGIEL (1) a signalé l'existence de certains éléments arrondis ou ovoïdes, placés en dessus de la couche plexiforme externe, et qu'il a appelés *cellules subépithéliales*. Ces éléments, qui correspondent évidemment aux *cellules compensatrices* (Ersatzzellen) de KRAUSE, ont été trouvés chez les téléostéens par SCHIEFFERDECKER, qui les considère comme formant la rangée la plus externe de son système cellulaire de soutènement (*ses cellules concentriques externes*). D'après le dernier mémoire de DOGIEL (2), ces éléments se trouveraient aussi dans la rétine humaine, et ils ne seraient que des cellules bipolaires déplacées. Quant à nous, malgré nos essais de coloration par les deux méthodes de GOLGI et d'EHRlich, il nous a été impossible de les mettre en évidence; c'est pourquoi nous ne saurions nous prononcer à l'égard de leur existence chez les téléostéens. En revanche, ainsi que nous le verrons plus bas, ils sont très abondants et caractéristiques chez les batraciens et les reptiles.

Cellules horizontales internes ou de la troisième rangée. Il s'agit de corpuscules très longs, fort épais, placés horizontalement au-dessus de la couche des cellules bipolaires. Leur forme est celle d'un fuseau, ou d'une demi-lune, à concavité supérieure, FIG. 2, e, g, f, PL. I. D'ordinaire, le corps cellulaire émet par ses extrémités opposées deux expansions larges, horizontales, à contour grossier, qui s'étalent sur une grande étendue. D'abord, ces prolongements sont coniques, offrant des épaississements et des rétrécissements successifs; mais, à mesure qu'ils s'éloignent du corps cellulaire, ils deviennent de plus en plus minces et lisses. L'un d'eux, après un parcours très long, prend l'aspect d'un cylindre-axe se rapprochant progressivement de la zone plexiforme externe, où il semble aboutir. L'autre expansion marche également plus ou moins horizontalement, se bifurque parfois et se rend aussi à la couche plexiforme, où elle finit d'une façon encore énigmatique. Par son aspect âpre et grossier, ce prolongement semble être une branche protoplasmique. Parfois, ce bras protoplasmique avait près de son origine un renflement ovoïde, très semblable à celui du corps; on dirait qu'il s'agit d'un corpuscule à deux noyaux, FIG. 2, f, PL. I.

(1) DOGIEL : *Die Retina der Ganoïden*; Arch. f. mik. Anat., Bd. XXII, 1883.

(2) DOGIEL : *Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVIII.

Les éléments fusiformes sont très abondants chez les téléostéens, où ils se disposent en une zone d'aspect plexiforme, parsemée de vacuoles claires et traversée par des fibres horizontales. Cette apparence fibrillaire n'a pas échappé à la sagacité des auteurs. Ainsi M. SCHULTZE et SCHWALBE la mentionnent déjà. Ils l'interprètent en supposant l'existence, au-dessus des spongioblastes, d'un plexus nerveux (*plexus externe*) en continuation avec les filaments provenant des pieds des bâtonnets et des cônes. W. KRAUSE, ayant été frappé surtout par les vacuoles irrégulières interrompant la continuité de la région des grains internes, désigne cet endroit de la rétine sous le nom de *stratum lacunosum*. Mais c'est à SCHIEFFERDECKER que revient le mérite d'avoir dissocié les cellules fusiformes et d'avoir reconnu leurs propriétés morphologiques. Cet auteur considère ces éléments comme une variété de cellules de soutènement, se caractérisant surtout par le manque de noyau (*Kernlose concentrische Zellen*). Les cellules fusiformes, figurées par SCHIEFFERDECKER, correspondent assez bien à celles que nous avons colorées chez les percides et les cyprinides par le chromate d'argent; mais nous ne saurions pas les considérer comme des corpuscules de soutènement, attendu qu'elles montrent très nettement la présence d'un prolongement cylindraxil, et qu'elles manquent, en outre, des caractères morphologiques des cellules de névroglie. Quant au noyau, nous croyons que SCHIEFFERDECKER, par une cause quelconque, n'est pas arrivé à le colorer. Car se serait un fait bien étrange que la présence, dans la rétine, de corpuscules nerveux dépourvus de noyau, alors que tous les éléments nerveux et névroglieux que nous connaissons en sont pourvus. Du reste, il n'est pas rare de trouver cet organe dans quelques cellules fusiformes imprégnées par la méthode de GOLGI; lorsque cela arrive, il se révèle, comme sur plusieurs autres éléments, par exemple sur les cellules bipolaires, sous la forme d'un corps central arrondi, dépourvu de précipité noir.

Les trois rangées de cellules horizontales que nous venons de décrire ne représentent pas une disposition particulière aux poissons; elles se trouvent plus ou moins modifiées, ainsi que l'ont démontré W. KRAUSE et SCHIEFFERDECKER, chez tous les vertébrés. Cependant, ce sont les mammifères qui, à ce point de vue, se rapprochent le plus des poissons; car la rétine de l'homme, du chien, du veau, etc., montre aussi trois files de grosses cellules horizontales. La difficulté principale concerne la détermination des éléments qui, dans la rétine des mammifères, représentent les cellules fusiformes des poissons.

A quoi servent les corpuscules horizontaux de la rétine? Dans l'état actuel de la science, tout ce que l'on pourrait en affirmer serait prématuré. Cependant, à titre de conjecture, et dans la supposition que les cylindre-axes de ces éléments se terminent par des arborisations libres en dessous des pieds des bâtonnets — ces terminaisons, ainsi que nous le verrons plus bas, ont déjà été constatées chez les oiseaux et les mammifères, — nous inclinons à attribuer aux dits éléments un rôle d'association transversale des cellules visuelles. Par exemple, chaque cellule horizontale de la 1^e file relierait un groupe de bâtonnets et de cônes avec un autre placé à des distances plus ou moins considérables. Les éléments de la 2^e et ceux de la 3^e rangée auraient une fonction analogue, mais, ayant un cylindre-axe plus long, l'association transversale pourrait s'établir entre deux groupes de cellules visuelles siégeant à une plus grande distance.

Couche des cellules bipolaires.

Nos recherches nous ont permis d'établir un fait de quelque importance, à savoir que, chez les téléostéens, il existe deux espèces de cellules bipolaires : 1^o *les cellules géantes*, spécialement en relation avec les bâtonnets; 2^o *les petites cellules*, particulièrement affectées aux cônes. Ces deux classes d'éléments s'imprègnent tant par le chromate d'argent que par le bleu de méthylène, FIG. 1, PL. I.

Bipolaires géantes. Il s'agit de corpuscules fusiformes très robustes, qui, mélangés à ceux de la petite variété, constituent une zone serrée, quelque peu irrégulière, située au-dessus des spongioblastes des auteurs. Ils possèdent deux prolongements : l'un ascendant, l'autre descendant.

Le *prolongement ascendant* a une épaisseur considérable et un contour irrégulier. Il monte presque en ligne droite jusqu'à la couche plexiforme externe; là il se résout en un panache très riche, d'une grande élégance et dont les fibres, plusieurs fois ramifiées, se terminent librement entre les sphérules des bâtonnets, au moyen de très petites nodosités, FIG. 1, j.

Comme le panache ascendant est souvent très étendu, il arrive qu'une seule bipolaire peut se relier par contiguité à un grand nombre de bâtonnets. Sous ce rapport, on trouve des variétés. Certaines bipolaires possèdent un panache supérieur si réduit, qu'il se met à peine en rapport avec 4 à 9 sphérules de bâtonnet; tandis qu'on en trouve d'autres dont le panache ascendant peut s'articuler avec 20 ou 25 sphérules.

Le *prolongement descendant* présente également une grande épaisseur en comparaison de celui des petites bipolaires. Il s'abaisse presque en ligne droite jusqu'à la partie inférieure de la couche plexiforme interne, où il finit par un pied conique, à base inférieure fort inégale et pourvu très souvent d'excroissances latérales, très variqueuses et grossières, FIG. 1, *f*. Ces pieds s'adaptent intimement à la face supérieure plus ou moins sinueuse des cellules ganglionnaires, ou aux côtés des grosses tiges ascendantes de ces dernières, en y établissant une véritable articulation par contact. Cette intéressante connexion s'aperçoit très nettement en examinant dans l'alcool des coupes de rétines bien imprégnées.

La grande majorité des cellules bipolaires géantes que nous avons réussi à observer en entier finissaient à l'endroit mentionné, c'est-à-dire, au-dessus des éléments ganglionnaires; mais, parfois nous en avons remarqué aussi dont le pied terminal allait s'étaler sur un plan plus externe, FIG. 1, PL. I, *i*.

Quant à l'espèce d'élément ganglionnaire sous-jacent, destiné à recevoir les pieds des bipolaires géantes, elle est très difficile à déterminer: toutefois, il nous a paru qu'elle appartenait à la variété des cellules ganglionnaires à taille géante ou à moyenne dimension, FIG. 1, *h*.

Les cellules bipolaires, dont le panache supérieur est petit, portent aussi en dessous un pied plus réduit et plus simple.

Bipolaires petites. Leur corps est petit, fusiforme ou ovoïde, ayant une mince couche de protoplasme périnucléaire. Ces éléments possèdent aussi deux prolongements: l'un *ascendant*, l'autre *descendant*.

Le *prolongement ascendant*, très délicat, souvent flexueux, monte entre les cellules horizontales superposées et atteint la couche plexiforme externe, où il se décompose en une élégante radiation aplatie, à fibrilles délicates, longues et presque droites, FIG. 1, *e*. Ces filaments terminaux sont disposés en un plexus horizontal peu épais, placé sur la limite inférieure de la zone plexiforme externe, précisément en dessous des pieds des cônes, auxquels ils semblent toucher d'une manière toute spéciale.

La minceur et la longueur extrêmes de ces filaments, ainsi que leur marche parfaitement horizontale dans la partie la plus profonde de la couche plexiforme externe, permettent de distinguer fort aisément le panache des petites cellules bipolaires *destinées aux cônes*, de celui des bipolaires géantes *destinées aux bâtonnets*.

Le prolongement descendant est également grêle et un peu flexueux ; il traverse les rangées de cellules amacrines, ou spongioblastes des auteurs. Aux divers étages de la couche plexiforme interne, il se résout en une arborisation terminale, courte, grossière, variqueuse et tout à fait libre, FIG. 1, PL. I, *g*.

Parfois, ainsi que cela arrive chez les batraciens, les reptiles et les oiseaux, la tige descendante émet quelques collatérales courtes et noueuses, s'étalant à l'un des étages superposés. Quant à l'extension relative du panache supérieur des petites bipolaires, on peut classer ces cellules en deux variétés :

1° Celles dont le panache supérieur possède une étendue si considérable qu'il peut se mettre en contact avec un grand nombre de pieds des cônes (20 ou 30) ;

2° Celles dont le panache ascendant a une dimension si réduite qu'il arrive à peine à toucher le pied de quelques cônes (3 ou 4).

Il résulte de tout ce que nous venons d'exposer, que le mouvement spécifique amené par les cônes et les bâtonnets peut se concentrer plus ou moins sur sa route le long des bipolaires, en raison de l'étendue des panaches ascendants de celles-ci.

Cellules étoilées à petite taille. Dans la couche même des spongioblastes, ou un peu plus au-dessus, nous avons trouvé certains éléments dont les propriétés morphologiques toutes spéciales nous obligent à en faire une classe distincte des autres cellules rétiniennes, FIG. 4, PL. I, *a, b, d*.

Il s'agit des cellules très petites, de 6 à 10 μ , étoilées, triangulaires ou ovoïdes, dont le corps émet un grand nombre d'expansions, que l'on peut distinguer en *ascendantes, descendantes et horizontales*.

Les *expansions ascendantes* sont très grêles ; elles ont la minceur, l'aspect variqueux et la finesse de contour qui caractérisent les cylindre-axes. Elles s'élèvent flexueusement en s'engageant dans les interstices des cellules horizontales, pour gagner la zone plexiforme externe, où elles constituent des arborisations variqueuses horizontales, terminées librement. Les dernières ramilles de ces arborisations sont placées, dans la portion inférieure de la couche plexiforme, en dessous des pieds des cônes, et se mélangent au plexus formé par les panaches des petites bipolaires.

Les *expansions descendantes*, au nombre de 2, 3 ou 4, par suite de leur épaisseur relative et de leur âpreté de contour, paraissent être des branches

protoplasmiques. Elles descendent d'abord jusqu'à la zone plexiforme interne, en la traversant plus ou moins obliquement, pour s'y terminer au moyen d'extrémités variqueuses et libres. Il n'est pas rare de voir ces branches se ramifier dans l'épaisseur même de cette couche. Quelques-unes des ramilles secondaires ont une longueur restreinte, et se rendent à la partie supérieure de la zone plexiforme interne; d'autres, au contraire, sont assez longues, et atteignent souvent la limite inférieure de cette zone, FIG. 4, PL. I, h.

Les *expansions horizontales* naissent souvent d'une tige commune, et, par leur épaisseur relative, elles semblent être des prolongements protoplasmiques. D'abord horizontales, elles ne tardent pas à devenir ascendantes; elles se montrent de plus en plus minces et variqueuses, et se terminent dans la couche plexiforme externe par des ramifications horizontales. Pendant leur trajet au-dessus des cellules amacrines, elles émettent quelques fibrilles ascendantes fort délicates qui se comportent à la manière des branches terminales, c'est-à-dire qu'elles se résolvent en dessous des pieds des cônes en arborisations variqueuses et libres. Parfois, la branche terminale, au lieu de devenir ascendante, s'incurve et descend pour se perdre aussitôt dans la couche plexiforme interne.

Bien que nous ne soyons pas encore en mesure de nous prononcer sur la signification de ces éléments irréguliers, nous sommes porté à les regarder comme une variété particulière de petites cellules bipolaires, *destinées aux cônes*. Toutefois, la circonstance que la plupart des expansions ascendantes de ces corpuscules ont l'apparence de fibres nerveuses, tandis que les descendantes ressemblent plutôt à des prolongements protoplasmiques, autant que la disposition irrégulière de ces dernières expansions, qui ne rappelle en rien celle des pieds des bipolaires grosses ou minces, imprime à ces éléments un cachet particulier, capable de les distinguer parfaitement de toutes les autres cellules nerveuses de la rétine.

Couche des cellules amacrines, ou spongioblastes de Müller.

On trouve chez les téléostéens les types de spongioblastes que nous avons décrits chez les batraciens, les reptiles, les oiseaux et les mammifères. Ces cellules se rangent, ainsi que l'a reconnu DOGIEL chez les ganoïdes, en deux classes : 1° les cellules nerveuses proprement dites; 2° les cellules amacrines, ou cellules dépourvues d'expansion allongée (spongioblastes proprement dits).

Cellules nerveuses. D'après DOGIEL, ces cellules constitueraient des corpuscules mitraux, portant des expansions protoplasmiques horizontales, et donnant naissance à un prolongement nerveux qui, en descendant à travers la couche plexiforme interne, deviendrait une fibre du nerf optique. Mais, malgré nos efforts, nous n'avons pas eu la bonne fortune de colorer ces cellules, ni chez les *cyprinides*, ni chez les *percides*. Dans nos premières imprégnations, nous avons cru les observer, quoique incomplètement imprégnées; mais une étude plus approfondie nous oblige maintenant à nous montrer un peu plus réservé à cet égard, attendu que les cellules mitrales que nous avons aperçues peuvent aussi être considérées comme des corpuscules amacrines diffus.

Cellules amacrines. Elles constituent, ainsi que l'a démontré DOGIEL, une variété spéciale de corpuscules nerveux manquant de cylindre-axe, et dont les prolongements ne peuvent être regardés, ni comme des expansions fonctionnelles, ni comme des appendices protoplasmiques.

On pouvait rapprocher les cellules amacrines des grains du bulbe olfactif, dans lesquels les deux espèces d'expansions caractérisant les corpuscules nerveux ordinaires ne sont pas non plus différenciées. Elles ressemblent aussi aux névroblastes de HIS, c'est-à-dire à des cellules nerveuses primordiales, qui, à la façon des éléments ganglionnaires des invertébrés, ont conservé leur état embryonnaire.

Il serait possible de classer les cellules amacrines suivant leur forme et le nombre de leurs expansions; mais il nous semble plus rationnel de les distinguer d'après la disposition terminale et la situation de l'arborisation inférieure dans l'épaisseur de la couche plexiforme interne. Nous arrivons ainsi à en former deux groupes : les *cellules amacrines stratifiées* et les *cellules amacrines diffuses*. Les premières étalent leur arborisation aplatie dans certains étages ou plexus horizontaux de la couche plexiforme interne, tandis que celles du second groupe étendent leurs branches terminales dans toute ou presque toute l'épaisseur de la zone mentionnée.

Cellules amacrines diffuses. Ces éléments comportent deux variétés. Certaines cellules piriformes, de petite taille, munies d'une tige descendante divisée bientôt en de nombreux filaments verticaux, très variqueux et flexueux qui atteignent à peu près la zone des cellules ganglionnaires, FIG. 5, M, L, PL. I, et se terminent librement au moyen d'un renflement.

Quelquefois ces filaments descendants présentent, au niveau de certains étages, du troisième surtout, des varicosités fort volumineuses et d'aspect grossier. Dans la cellule représentée en *N*, FIG. 5, le panache descendant marchait obliquement et la plupart de ses filaments tendaient à s'accumuler dans les quatrième et cinquième étages de la zone plexiforme interne. En second lieu, des cellules ordinairement multipolaires, dont les prolongements très fins et peu ramifiés marchent obliquement à travers la zone plexiforme et se terminent dans des plans divers de celle-ci, mais tout spécialement dans le cinquième étage, au-dessus des cellules ganglionnaires, FIG. 2, *B*, PL. I.

Cellules amacrines stratifiées. Avant de commencer la description de ces éléments, il faut donner quelques détails sur la construction de la couche plexiforme interne. Tous les auteurs ont mentionné l'existence de certaines lignes granuleuses et concentriques placées, à des distances variables, dans l'épaisseur de la zone plexiforme; mais la signification de ces bandes a échappé pendant longtemps à la sagacité des savants. Cependant, RANVIER (1) avait déjà émis l'opinion que ces lignes granuleuses représentent la coupe optique des divers plexus concentriques que forment, dans la zone réticulaire interne, les expansions des spongioblastes et celles des corpuscules ganglionnaires. Mais c'est à DOGIEL que revient le mérite d'avoir démontré ce fait d'une façon complète, à l'aide de la méthode d'EHRlich, dans les quatre dernières classes de vertébrés : poissons, batraciens, reptiles et oiseaux. Cette disposition fut ensuite constatée également par nous chez les oiseaux (2), et elle a été mentionnée tout dernièrement chez les mammifères par BAQUIS (3) et par DOGIEL lui-même (4).

Mais, bien que tous les auteurs, qui se sont récemment occupés de cette question, admettent l'existence des plexus horizontaux, ils ne sont pas tout à fait d'accord sur le nombre de ceux-ci. Ainsi, DOGIEL, dans son travail sur la rétine des oiseaux, en dessine trois, placés : le premier, dans la limite externe de la zone plexiforme interne, le second, dans le tiers supérieur, et le troisième, près de la frontière inférieure de celle-ci. Dans notre premier travail sur la rétine (oiseaux), nous en avons représenté quatre sous le nom d'étages d'arborisations; mais, tout dernièrement, après quelques

(1) Loc. cit., p. 978.

(2) CAJAL : Anat. Anzeiger, n° 4, 1889.

(3) E. BAQUIS : *Sulla retina della faina*; Anat. Anz., nos 13 et 14, 1890.

(4) DOGIEL : Arch. f. mik Anat., Bd. XXXVIII, 1891.

hésitations, nous en avons admis cinq, dont trois siègent dans l'épaisseur de la couche plexiforme, et deux (supérieur et inférieur) aux limites de celle-ci. Il pourrait se faire qu'il existe un plus grand nombre de plexus, surtout dans la rétine des reptiles et des oiseaux, où la zone plexiforme interne possède une grande épaisseur et un développement très notable. Le nombre de plexus semble être en rapport avec l'abondance et la petitesse des cellules bipolaires. La démonstration des cinq plans ou étages d'arborisation est très difficile à faire chez les téléostéens et chez les mammifères, attendu qu'ils sont très rapprochés, et que, peut-être, le troisième est plus ou moins atrophié dans les portions périphériques de la rétine.

Chaque plexus horizontal de la coupe plexiforme semble formé de deux plans plus ou moins épais d'arborisation : l'un, le supérieur, est le point où concourent les expansions ramifiées des spongioblastes stratifiés; l'autre, l'inférieur, se compose de la réunion des arborisations protoplasmiques des cellules ganglionnaires stratifiées. Selon nous, il est très vraisemblable que les pieds irréguliers des cellules bipolaires sont placés entre les deux plans de fibres terminales, sauf ceux qui, ainsi que nous l'avons dit plus haut, sont en connexion avec la face supérieure des corpuscules ganglionnaires. Les faces limitantes de tous ces étages concentriques sont intimement reliées entre elles, soit au moyen des fibres de MÜLLER, soit par de nombreuses fibres irrégulières et divergentes qui proviennent des cellules amacrines et des corpuscules ganglionnaires non stratifiés.

En tenant compte du niveau de la couche plexiforme interne où vont se terminer les ramifications des différentes cellules amacrines, on peut classer ces dernières en amacrines stratifiées du 1^r, 2^e, 3^e, 4^e et 5^e étage.

Cellules du premier étage. Nous en avons trouvé deux types principaux. 1° Des cellules hémisphériques ou semi-lunaires, volumineuses, dont le contour émet quelques branches épaisses et divergentes, se ramifiant et se terminant exclusivement dans la partie externe du premier étage, FIG. 5, A, B. 2° Des cellules cuboïdes ou semi-lunaires, ayant des prolongements très abondants et délicats, qui émanent de la périphérie protoplasmique et s'étendent, sans se diviser, sur un long trajet, FIG. 2, A.

Cellules amacrines du deuxième étage. On y aperçoit aussi deux variétés : 1° des cellules piriformes, pourvues d'une tige descendante qui, une fois arrivée au deuxième étage, s'y divise en une arborisation variqueuse

et flexueuse, FIG. 5, *j*; - 2° des cellules plus volumineuses, polygonales ou piriformes, possédant, comme les précédentes, un bras descendant qui, abordant le deuxième étage, s'y résout en une radiation aplatie, à longs filaments très fins et presque rectilignes, FIG. 5, *C*. Ces filaments rappellent, à cause de leur finesse et de la netteté de leurs contours, les cylindre-axes fins du cervelet (fibrilles parallèles des grains). Du reste, ces singuliers éléments, à panache étoilé ou rayonnant, se trouvent chez tous les vertébrés.

Cellules amacrines du troisième étage. On en peut reconnaître deux variétés principales : les unes *volumineuses*, les autres *petites*.

Les *cellules volumineuses*, FIG. 5, *D*, sont piriformes. Elles portent une grosse tige descendante, qui se décompose en une arborisation aplatie et à branches rayonnantes, épaisses, grossières et peu nombreuses. Les *cellules petites*, FIG. 5, *E*, également piriformes, à tige inférieure relativement grêle, constituent, au niveau du 3^e étage, une radiation élégante, entièrement identique à celle décrite plus haut (2^e variété du 2^e étage), c'est-à-dire qu'elle se compose de très fins et longs filaments, conservant leur indépendance jusqu'à leur terminaison libre.

Cellules amacrines du quatrième étage. On y trouve également deux types : 1° l'*élément géant* à branches volumineuses, FIG. 5, *H*; 2° l'*élément petit* à tige grêle qui se résout en une arborisation à filaments droits, vari-queux et rayonnants, FIG. 5, *O*. Parfois ce dernier type paraît, quant à sa taille, aussi volumineux que le premier, FIG. 5, *F*.

Cellules amacrines du cinquième étage. Nous y avons reconnu trois types cellulaires, dont deux correspondent exactement à ceux décrits dans les autres étages. C'est-à-dire, qu'il y a un *type géant* à arborisation terminale épaisse, mais pauvre en branches, FIG. 5, *I*, et un *autre moins volumineux*, pourvu d'une radiation terminale très riche, à ramilles longues, fines et garnies d'épines, FIG. 5, *G*. La troisième espèce, ordinairement multipolaire, FIG. 2, *B*, émet un bon nombre de branches qui, descendant obliquement, aboutissent en majeure partie au cinquième étage, s'y ramifient et s'y terminent librement. Il n'est pas rare que ces éléments fournissent quelques branches à d'autres étages.

Cellules amacrines bistratifiées. On trouve quelquefois imprégnées certaines cellules à taille géante ou, du moins, assez considérable, en forme

de poire ou de demi-lune, qui, outre leur arborisation terminale aplatie destinée à l'un des 3^e, 4^e ou 5^e étages, fournissent aussi des branches au premier étage, FIG. 2, C. Ces expansions semblent souvent embrasser une épaisseur supérieure à l'intervalle de deux étages rétinien; ce qui donne aux éléments multistratifiés des caractères assez semblables à ceux des éléments à panache diffus.

Couche plexiforme interne.

Cette couche se compose essentiellement, ainsi que nous l'avons indiqué plus haut, du mélange et de l'entrelacement de quatre sortes d'expansions : 1^o les arborisations protoplasmiques des cellules ganglionnaires; 2^o les panaches inférieurs des cellules bipolaires; 3^o les ramifications terminales des corpuscules amacrines; 4^o les appendices collatéraux des fibres de MÜLLER.

Cellules de la couche plexiforme interne. Lorsqu'on examine des coupes minces de la rétine des téléostéens, après coloration par le carmin ou l'hématoxyline, on remarque, çà et là, la présence de certains noyaux ovoïdes ou elliptiques, entourés d'un corps protoplasmique triangulaire ou fusiforme. Ces éléments ont été vus par plusieurs auteurs chez les vertébrés supérieurs, notamment par NAGEL (1), H. MÜLLER (2), RITER (3), GOLGI et MANFREDI (4), BORYSIEKIEWICZ (5), etc. Mais l'avis de ces savants sur la nature de ces éléments est loin d'être unanime. Car, tandis que certains d'entre eux les considèrent comme des corpuscules de névroglie, d'autres préfèrent les considérer comme des cellules ganglionnaires.

Heureusement, les préparations imprégnées au chromate d'argent montrent quelquefois ces corpuscules colorés; leurs propriétés sont, comme on peut le remarquer dans la FIG. 2, D, très analogues à celles des spongioblastes. Le corps cellulaire offre une figure triangulaire ou fusiforme, et siège au niveau d'un des étages de la zone réticulaire ou plexiforme interne. Des angles ou des pôles protoplasmiques émanent deux, trois ou un plus grand nombre de grosses expansions, qui se ramifient à plusieurs

(1) NAGEL : *Graefe's Archiv*, Bd. VI.

(2) H. MÜLLER : *Zeitschrift f. wissenschaftliche Zool.*, Bd. VIII, 1857.

(3) RITER : *Die Structur der Retina, etc.*; Leipzig, 1864.

(4) GOLGI et MANFREDI : Cités par SCHWALBE dans le *Handbuch von Graefe und Sämisch*, Bd. I.

(5) Loc. cit.

reprises et s'étalent, de préférence, dans le 3^e et le 5^e étage. Dans la cellule *D*, on remarquait que les dernières ramilles devenaient de plus en plus fines et délicates, ressemblant à des fibrilles nerveuses, et qu'elles ne sortaient pas de la zone plexiforme, où elles se terminaient librement.

Couche des cellules ganglionnaires.

Les corpuscules de cette couche semblent appartenir d'une façon exclusive aux éléments à *cylindre-axe long* (*cellules motrices* de GOLGI). Le cylindre-axe, ainsi que l'ont signalé plusieurs auteurs, descend toujours jusqu'à la couche des fibres du nerf optique, pour se continuer avec une de ces fibres. Il n'est pas possible de reconnaître, pendant le long trajet de ces cylindre-axes dans la couche des fibres optiques, l'existence ni des collatérales, ni des arborisations libres ascendantes. C'est ce que révèlent très nettement les préparations de la rétine, colorées par le bleu de méthylène et examinées à plat par la face interne.

Les prolongements protoplasmiques sont en majeure partie ascendants, et aboutissent aux divers étages de la zone plexiforme; là ils se terminent librement, en s'entrelaçant avec les expansions descendantes des spongioblastes.

A l'égard de la forme et de la position des arborisations protoplasmiques des cellules ganglionnaires, il y a des différences qui peuvent servir à classer ces éléments en trois groupes. 1^o *Cellules monostratifiées* : celles dont l'arborisation terminale s'étale sur un seul étage; 2^o *cellules polystratifiées* : celles qui envoient des prolongements protoplasmiques à divers étages; 3^o *cellules non stratifiées ou diffuses* : celles dont la ramification ascendante manque de plexus stratifiés.

Cellules ganglionnaires monostratifiées. En raison du numéro d'ordre de l'étage où elles étalent leur panache protoplasmique, on peut les distinguer en cellules ganglionnaires monostratifiées du premier étage, du deuxième étage, et ainsi de suite.

Cellules du premier étage, FIG. 6, M, G. Nous y avons trouvé deux variétés cellulaires : 1^o des corpuscules géants, semi-lunaires, émettant par leur face supérieure deux ou trois expansions épaisses, ascendantes et se ramifiant dans le premier étage, *M*; 2^o des cellules, à taille moyenne, multipolaires, dont les prolongements ascendants, assez grêles, constituent au premier étage un plexus variqueux et très riche, *G*.

Cellules du deuxième étage. Celles que nous avons observées sont représentées dans la FIG. 6, *I, L*. Ce sont des éléments de petite taille, pourvus d'une ou de quelques branches ascendantes, lesquelles se ramifient successivement pour aboutir au deuxième étage, où elles constituent un plexus horizontal assez lâche. Les dernières ramilles présentent souvent des appendices ou de courtes épines collatérales. Du reste, ces éléments n'ont pas tous la même taille; on pourrait y distinguer deux variétés: l'une petite, *I*, FIG. 6, et l'autre moyenne, *L*, FIG. 6. Peut-être, existe-t-il encore une variété géante, à arborisation finale épaisse, telle que nous l'avons trouvée chez les oiseaux, les reptiles et les mammifères.

Cellules du troisième étage. Elles ont une forme en poire, et portent une seule expansion ascendante, qui se rend au troisième étage et s'y décompose en un plexus de branches fines, variqueuses, souvent garnies d'épines ou d'excroissances collatérales, FIG. 6, *J, H*. Nous n'y avons pas encore observé de variété géante.

Cellules du quatrième étage, FIG. 6, *C, F*. Ces éléments sont très abondants. On y distingue deux types: le type de petite taille, à cellules piriformes, dont la tige ascendante se résout en une arborisation variqueuse, très fine, serrée et à courte étendue, *C*; le type de taille moyenne, à corps multipolaire, souvent de forme semi-lunaire, dont les 2 ou 3 bras ascendants constituent, au niveau du quatrième étage, un plexus horizontal, à ramilles grêles et noueuses, *F*.

Cellules du cinquième étage. Ce sont des éléments fusiformes ou étoilés qui apparaissent d'ordinaire allongés dans le sens de la couche ganglionnaire; leurs branches, assez grosses et au nombre de 2, 3 ou 4, marchent presque horizontalement, se ramifiant dans la partie la plus inférieure du cinquième étage, FIG. 6, *B*.

Cellules ganglionnaires polystratifiées. Il nous a paru que ces corpuscules constituent la variété la moins abondante de la rétine. A en juger par nos préparations, les types les plus communs seraient les suivants. 1° Des cellules multipolaires à dimension moyenne, dont les prolongements ascendants donnent origine à deux plexus horizontaux, lâches et variqueux: l'un situé au niveau du deuxième étage; l'autre placé dans le quatrième, FIG. 6, *E*. 2° Des cellules petites, multipolaires, qui fournissent des arborisations protoplasmiques grêles au quatrième et au cinquième étage, FIG. 6, *D*.

Cellules ganglionnaires diffuses. Il n'est pas rare de trouver quelques éléments multipolaires, dont les prolongements protoplasmiques fournissent des ramilles terminales dans presque toute l'épaisseur de la zone plexiforme interne, sans présenter la disposition stratifiée des autres cellules ganglionnaires, FIG. 6, A.

On peut ranger aussi parmi ces éléments certains corpuscules ovoïdes ou fusiformes, à direction oblique, à taille assez remarquable, que nous avons représentés dans la FIG. 2, E. Leurs branches protoplasmiques semblent embrasser la totalité, ou du moins une grande partie de l'épaisseur de la zone plexiforme interne. Néanmoins, nos observations sur ces corpuscules ne sont pas encore suffisantes, car nous n'avons pu en imprégner qu'un nombre très restreint.

Couche des fibres optiques.

Ces fibres ont, comme on le sait, un cours rayonnant et un aspect variqueux. Chez les téléostéens, elles s'associent en gros faisceaux presque rectilignes. Sur les préparations au bleu de méthylène, il est très facile d'observer que chaque faisceau se compose d'un ou de deux cylindre-axes épais et d'un grand nombre de fibrilles fines, séparées par une matière transparente. Les cellules de MÜLLER passent entre ces faisceaux, en respectant toujours leur individualité.

La plupart des fibres nerveuses se continuent avec les expansions fonctionnelles des cellules ganglionnaires. Cependant certaines d'entre elles nous ont semblé parvenir, après avoir subi une inflexion à angle droit ou obtus, dans la région supérieure de la couche plexiforme interne, où elles se termineraient, peut-être, par des arborisations libres, voisines des cellules amacrines. Néanmoins, nous n'avons pas réussi à constater *de visu* ce mode de terminaison, si facile à mettre en évidence chez les oiseaux.

Cellules de Müller ou de soutènement.

Ainsi qu'on peut le voir dans la FIG. 2, PL. VI, ces cellules sont très semblables à celles des batraciens et des mammifères. Elles s'en distinguent seulement par la grosseur et la plus grande étendue des lamelles émises au niveau des grains internes, ainsi que par le volume parfois considérable du noyau. Pendant son trajet, au niveau correspondant à la zone des cellules amacrines, la fibre de MÜLLER émet le plus souvent des appendices protoplasmiques descendants, qui se ramifient et se terminent dans l'épaisseur de la couche plexiforme interne. Par contre, ces prolongements font défaut au niveau de la couche plexiforme externe.

II.

Rétine des batraciens.

- PLANCHE II.

Nos observations ont porté de préférence sur la grenouille : *Rana temporaria*, et sur le crapaud : *Bufo vulgaris*. Nous n'avons pas aussi bien réussi chez le *Triton cristatus* et le *Pleurodeles Waltli*; aussi, nos descriptions et nos figures se rapportent-elles exclusivement à la grenouille.

Couche des cellules visuelles.

Cette zone s'imprègne très rarement par le chromate d'argent, et, quand on arrive à colorer quelques cellules visuelles, les corpuscules pigmentaires empêchent de les distinguer. Pour écarter cette difficulté, il faut, avant de détacher l'œil, soumettre la grenouille durant une heure à l'action de l'obscurité, ainsi que BOLL (1), ANGELUCCI (2), EWALD et KÜHNE (3) l'ont conseillé pour faire la démonstration du déplacement du pigment rétinien sous l'influence lumineuse. On enlève la rétine à la lumière jaune ou rouge et, après l'avoir enroulée — voyez le procédé d'enroulement dans la partie technique, — on la plonge, durant 24 heures, dans le mélange osmio-bichromique.

Dans ces conditions, le pigment est retiré vers la choroïde, et les cônes et les bâtonnets, dont quelques-uns se colorent presque entièrement, se distinguent sans obstacle.

Cônes. Ils offrent la forme bien connue, décrite par les auteurs. L'article interne est épais et cylindrique, tandis que l'externe est très court et remarquablement mince. Ils se terminent en pointe un peu arrondie.

Bâtonnets rouges ou ordinaires. D'ordinaire, on imprègne exclusivement le segment interne, FIG. 5, a, qui apparaît parfaitement cylindrique. Très souvent, dans le commencement du segment externe, on observe certaines stries noires, longitudinales, correspondant aux sillons superficiels

(1) BOLL : Cité par ANGELUCCI. Voyez ci-dessous le mémoire de cet auteur.

(2) ANGELUCCI : *Ricerche istologica sull'epitelio retinico dei vertebrati*; Atti della R. Accadem. dei Lincei, 1877.

(3) EWALD et KÜHNE : *Untersuchungen über den Sehpurpur*; Untersuchung. des physiolog. Instituts der Universität Heidelberg, B. I, p. 421.

décrits par les auteurs. Au lieu de ces raies, on aperçoit, dans certains bâtonnets, de très fines stries transversales, obscures, séparées par des bandes incolores; ce qui confirme la texture lamellaire des segments externes, déjà indiquée par M. SCHULTZE, FIG. 5, *b*.

Bâtonnets verts. Outre les bâtonnets ordinaires, on arrive quelquefois à colorer les bâtonnets verts ou *en massue*, découverts par SCHWALBE (1) et bien décrits par HOFFMANN (2) et W. KRAUSE (3). Dans nos préparations on en trouve deux variétés. 1° Des bâtonnets dont le segment interne est mince et très long (bâtonnets proprement dits en massue), se continuant, dans la couche des corps des cellules visuelles, avec une fibre qui possède un noyau placé dans la région intermédiaire de cette couche, FIG. 5, *d*. 2° Des bâtonnets dont le segment interne est plus robuste, se rétrécissant notablement à la rencontre du segment externe et possédant un noyau placé, comme celui des bâtonnets ordinaires, en contact avec la membrane limitante externe, FIG. 5, *e*.

Couche des corps des cellules visuelles.

On distingue sur cette zone trois espèces d'éléments : les grains des bâtonnets, les grains des cônes, et les bipolaires déplacées (*cellules basales* de RANVIER, *Ersatzzellen* de KRAUSE, etc.).

Grains et fibres des bâtonnets. Il y a lieu de distinguer le grain des bâtonnets ordinaires de celui des bâtonnets en massue.

Les grains des premiers offrent une figure ovoïde, et siègent, comme on le sait, immédiatement au-dessous de la membrane limitante. Leur fibre descendante est très fine, parfois un peu ondulée, et elle se termine dans la région externe de la couche plexiforme externe au moyen d'un épaissement conoïde, FIG. 2, *b* et 5, *f*. De la base aplatie et tournée en bas de ce renflement, partent quelques expansions courtes, divergentes, se terminant librement à la face externe de la zone plexiforme sous-jacente.

Les grains des bâtonnets en massue sont placés, ainsi que nous venons de le dire, tantôt en dessous de la limitante (bâtonnets à pédicule épais et

(1) G. SCHWALBE : *Mikroskop. Anat. der Sehnerven der Netzhaut und des Glaskorpers*; Handbuch der gesamten Augenheilkunde, 1874.

(2) C. K. HOFFMANN : *Zur Anatomie der Retina*; Niederländisches Arch. f. Zool., Bd. III, Heft 1, 1874.

(3) W. KRAUSE : *Die Retina der Amphibien*; Intern. Monatschrift f. Anat. u. Physiol., Heft 5, Bd. IX, 1892.

conique), tantôt dans la région intermédiaire de la zone des grains (bâtonnets en massue de SCHWALBE). En ce qui concerne les fibres descendantes, celles des premiers finissent de même que les fibres des bâtonnets ordinaires, FIG. 5, *h*; mais celles des seconds en diffèrent par la circonstance très remarquable qu'elles ont un cours oblique et qu'elles se terminent au moyen d'un renflement conique, à direction presque horizontale, FIG. 5, *g*, et FIG. 2, *c*, *d*. De la base, ainsi que des côtés de ce renflement, partent des filaments terminaux. Dans certains cas, un véritable pied conoïde fait défaut, et il est à noter que la fibre descendante, après s'être recourbée, devient de plus en plus mince, s'épuisant par des ramifications multiples, FIG. 2, *c*₂.

La plupart des bâtonnets en massue que l'on trouve dans les préparations bien imprégnées se continuent en bas avec un grain oblique; mais nous ne saurions affirmer encore que tous les éléments visuels de cette espèce se comportent de même. Ces doutes tiennent à la rareté des colorations complètes des cellules visuelles; car il arrive bien souvent que, lorsque les bâtonnets s'imprègnent très bien, leurs grains restent incolores, et *vice versa*.

Grains et fibres des cônes. On peut, au moyen du chromate d'argent, contrôler la description donnée par les auteurs de la fibre et du grain des cônes, FIG. 2, *a* et FIG. 5, *i*. Cette fibre apparaît notablement renflée dans le voisinage de la couche plexiforme externe, où elle finit par une base aplatie, garnie de fibrilles horizontales. Le noyau, ovale et assez volumineux, siège dans la partie moyenne du trajet de la fibre.

D'ordinaire, la petitesse de l'espace où viennent aboutir les pieds des cellules visuelles, ainsi que l'entrelacement fort compliqué des expansions basilaires, empêche une appréciation correcte des plans où ces dernières s'épanouissent. Néanmoins, dans les circonstances favorables, on constate que chaque variété de cellules visuelles : cônes, bâtonnets ordinaires et bâtonnets en massue, étale ses expansions basilaires sur une zone différente de la couche plexiforme externe. Après des observations très soigneuses, nous avons été conduit à distinguer trois plexus visuels superposés : l'*externe*, le *moyen* et l'*interne*.

L'*externe* siège dans la partie la plus périphérique de la zone plexiforme; il se compose de fibrilles se dégageant des pieds des bâtonnets ordinaires et des panaches plus élevés de certaines cellules bipolaires. Le *moyen* est constitué par l'entrelacement des fibrilles basilaires des cônes avec celles des panaches supérieurs de quelques bipolaires. Enfin le plexus

profond ou *interne* se forme également par les expansions ascendantes des bipolaires et par les filaments basilaires des bâtonnets en massue, c'est-à-dire des grains obliques.

Cônes et bâtonnets jumeaux. Nous n'avons pas encore réussi à imprégner correctement les cônes jumeaux. Il semble que le corps du cône signalé en *a*, FIG. 3, PL. II, dont l'épaisseur était très remarquable, appartenait à cette variété de cellules visuelles.

Par contre, les bâtonnets jumeaux s'imprègnent fort nettement, FIG. 3, *d*. Leurs segments externes, ainsi que leurs grains, sont en contact intime; mais leurs fibres descendantes marchent écartées, et se terminent dans la zone plexiforme par des renflements conoïdes un peu distants. Il est à noter que l'un des renflements descend plus que son compagnon, en étalant ses filaments basilaires sur un plan différent de la zone plexiforme externe. C'est une disposition qui se montre aussi très fréquemment chez les reptiles et les oiseaux (cônes jumeaux).

Bipolaires déplacées (*Ersatzzellen* de W. KRAUSE, *cellules basales* de RANVIER, *cellules concentriques externes* de SCHIEFFERDECKER, *cellules sub-épithéliales* de DOGIEL). Ces cellules ont été vues chez plusieurs espèces de vertébrés par W. KRAUSE, DOGIEL, RANVIER, SCHIEFFERDECKER, etc., mais DOGIEL est le seul auteur qui ait réussi à dévoiler leurs propriétés morphologiques. Ce savant les étudia d'abord chez les ganoïdes (1) et, tout récemment, chez l'homme (2); il établit le premier que ce sont des cellules bipolaires véritables, mais siégeant en dehors de leur place ordinaire (grains internes).

Chez la grenouille, ces éléments sont peu abondants et très petits, ainsi que l'a fait remarquer SCHIEFFERDECKER. Leur corps ovoïde ou piriforme siège immédiatement en dehors de la couche réticulaire externe, et il possède deux prolongements: l'un ascendant, l'autre descendant. Le *filament ascendant* est une véritable massue de LANDOLT, se terminant librement au moyen d'une varicosité au niveau de la membrane limitante externe. Parfois, ce prolongement fait défaut, ou n'est pas imprégné par le chromate d'argent. Le *filament descendant* est plus gros et il fournit, très près de son

(1) DOGIEL : *Ueber das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden, Reptilien, Vögel und Säugethiere*; Anat. Anz., n° 4 et 5, 1888.

(2) DOGIEL : *Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen*; Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXXVIII, 1891.

origine, quelques branches ramifiées, destinées à la zone plexiforme externe, FIG. 1, *b*, FIG. 2, *f*. Ensuite, il descend verticalement à travers les couches sous-jacentes et se termine dans l'épaisseur de la zone plexiforme interne au moyen d'une arborisation horizontale très variqueuse et tout à fait libre. Quelquefois, ce prolongement émet certaines branches collatérales, courtes et granuleuses, se rendant aux étages superposés de la zone mentionnée.

Couche plexiforme externe.

Cette couche se compose, comme nous l'avons indiqué plus haut, de trois plexus superposés formés par les filaments basilaires et les panaches des éléments bipolaires, auxquels il faut ajouter également les expansions protoplasmiques et nerveuses des cellules horizontales.

Couche des cellules horizontales.

Nous n'avons trouvé chez la grenouille que deux espèces de cellules horizontales. Les unes offrent de longues expansions et siègent dans la partie la plus externe de cette couche : ce sont *les cellules horizontales externes* ; les autres, plus épaisses et munies d'expansions plus courtes, sont placées plus profondément : ce sont *les cellules horizontales internes*.

Cellules horizontales externes. FIG. 1, *e* et FIG. 3, *e*. Ce sont les plus petits éléments horizontaux, et ceux qui siègent dans le plan le plus superficiel. Leur corps est triangulaire ou semi-lunaire ; il se prolonge en des expansions protoplasmiques minces, ramifiées et très longues. Parmi ces expansions, il y en a une fort délicate, d'une grande longueur et caractérisée surtout parce qu'elle émet, de distance en distance, de fins et courts appendices ascendants, finissant entre les pieds des cellules visuelles au moyen d'un petit renflement, FIG. 3, *f*. Il s'agit là, indubitablement, d'un véritable cylindre-axe à cours horizontal, dont la terminaison libre est très difficile à saisir, à cause de la grande étendue du trajet parcouru. Nous sommes cependant arrivé, dans deux circonstances heureuses, à reconnaître la terminaison de ces fibres ; elle a lieu par deux ou trois ramilles terminales, ascendantes et variqueuses.

Cellules horizontales internes. D'une taille plus remarquable, elles se distinguent aussi des cellules précédentes par la brièveté de la plupart de leurs expansions protoplasmiques, FIG. 3, *g*. Ces prolongements sont très

nombreux et ascendants; ils se terminent, après avoir atteint la partie supérieure de la zone plexiforme externe, au moyen d'une petite arborisation variqueuse, engagée entre les pieds des cellules visuelles.

Sur le côté des corps cellulaires, part une expansion ayant les propriétés des cylindre-axes, FIG. 3, g. Nous ignorons où elle finit, bien que, dans certains cas, nous l'ayons suivie sur une étendue assez notable de la zone plexiforme.

DOGIEL (1), qui a étudié à l'aide du bleu de méthylène la rétine de la grenouille, signale l'existence d'une seule espèce de corpuscules horizontaux, les *sternförmige Zellen*. Mais, d'après sa description et ses dessins, nous ne saurions dire à laquelle des deux classes d'éléments que nous admettons correspondent les figures de ce savant. Du reste, il est certain que DOGIEL n'a pas vu le cylindre-axe horizontal des cellules que nous venons de décrire, ni les ramuscules terminaux ascendants des prolongements protoplasmiques de l'espèce la plus volumineuse. En revanche, il mentionne l'existence de prolongements descendants et des anastomoses protoplasmiques dans l'épaisseur de la zone plexiforme externe, dispositions que nous n'avons jamais pu reconnaître. Peut-être, DOGIEL a-t-il pris pour des cellules horizontales — ses cellules étoilées — certains corpuscules bipolaires géants.

Du reste, les deux espèces cellulaires que nous avons indiquées se trouvent déjà mentionnées, avec d'autres désignations, par les auteurs. Ainsi, nos cellules horizontales externes correspondent assurément à celles qui forment par leurs anastomoses la *membrana fenestrata* de W. KRAUSE; à celles que RANVIER signala chez le pélobate brun, sous le nom de *cellules basales interstitielles*; enfin, à celles que SCHIEFFERDECKER appelle *cellules concentriques médianes*. Nos cellules horizontales internes sont: les éléments formant la *membrana perforata* de KRAUSE, les *cellules basales internes* de RANVIER, et les *cellules concentriques internes* de SCHIEFFERDECKER. Mais, ces savants ayant travaillé avec des méthodes défectueuses, nous ne saurions accepter leurs opinions concernant les connexions et la signification des cellules horizontales. En nous appuyant sur de nombreuses observations s'étendant aux cinq classes de vertébrés, nous croyons que ces éléments sont de nature nerveuse, et qu'ils peuvent être considérés comme des cellules ganglionnaires à cylindre-axe très court, puisque leur prolongement fonctionnel naît et finit dans l'épaisseur même de la rétine.

(1) Loc. cit., p. 342.

Couche des cellules bipolaires.

Ces éléments ont été bien décrits par DOGIEL, qui en a fait une seule espèce de corpuscules rétiens. Mais il est évident, ainsi qu'on peut le voir dans nos FIG. 1, 2 et 3, PL. II, qu'il existe deux variétés de bipolaires, différant soit par la situation et le volume de leurs corps, soit par l'étendue de leurs arborisations supérieures. Ces espèces sont : 1° les bipolaires grosses ou externes; 2° les bipolaires minces ou internes.

Cellules bipolaires grosses ou externes. Nous les avons remarquées déjà chez les oiseaux; elles y sont disposées à peu près de la même manière que chez la grenouille. Leur corps a la forme d'une mitre ou d'un ovoïde, et il est placé immédiatement en dessous de la couche plexiforme, à peu près à la même hauteur que les cellules horizontales internes, FIG. 3, *j* et FIG. 2, *h*. Du côté supérieur du corps, partent des expansions horizontales, ramifiées à plusieurs reprises et se terminant librement dans le sein de la zone plexiforme. Du côté inférieur, naît une tige descendante qui, traversant les couches sous-jacentes, se résout, au niveau de l'un des étages de la zone mentionnée, en une arborisation aplatie, fort variqueuse, parfois d'assez grande dimension. Il n'est pas rare que cette tige émette sur son passage par les étages superposés quelques arborisations collatérales aplaties.

On peut reconnaître quelques variétés dans ces cellules en se basant sur l'extension et la forme des arborisations supérieure et inférieure. Ainsi, dans certains éléments, le panache supérieur est très ample et aplati, FIG. 3, *j*, PL. II; tandis que, dans quelques autres, ce panache est fort réduit; en outre, plusieurs de ses ramilles prennent un cours ascendant et pénètrent jusqu'à la couche des pieds des bâtonnets communs.

Les premiers panaches se mettraient-ils en rapport avec les cônes, les seconds exclusivement avec les bâtonnets ordinaires? Cela paraît vraisemblable, mais nous ne sommes pas en mesure de nous prononcer catégoriquement sur ce point.

Les cellules bipolaires grosses ou externes semblent manquer de massue de LANDOLT; du moins nous n'avons jamais eu la fortune de la colorer.

Cellules bipolaires petites ou internes. Ces éléments sont arrangés en plusieurs couches; ils constituent la plus grande partie de la zone dite des grains internes. Leur corps est presque un tiers plus réduit que celui des bipolaires externes; il est fusiforme ou elliptique. Le noyau occupe

presque tout le corps cellulaire, comme le prouve la couleur café-clair que le chromate d'argent lui imprime, par suite de la ténuité de la couche protoplasmique où l'argent s'est fixé. Des pôles du corps partent deux prolongements : l'un ascendant, l'autre descendant.

Le *prolongement ascendant* est épais, parfois variqueux et flexueux pour s'adapter aux éléments superposés. Une fois qu'il a atteint la zone plexiforme externe, il se décompose en un panache horizontal, à ramilles minces, relativement courtes et terminées soit en pointe obtuse, soit au moyen d'un renflement, FIG. 1, f. Quelques-uns de ces filaments, après un court trajet horizontal, prennent une direction ascendante.

DOGIEL, d'accord en cela avec TARTUFERI, affirme que les fibrilles du panache supérieur des cellules bipolaires s'anastomosent entre elles, en donnant lieu à un réseau continu placé au-dessous des pieds des cellules visuelles, *réseau nerveux subépithélial* de DOGIEL. Mais ici, comme sur les autres organes du système nerveux, nous n'avons jamais réussi à mettre en évidence une continuation substantielle entre les expansions provenant de cellules différentes, bien que, dans nos dernières recherches, nous nous soyons servi de préférence de la méthode d'EHRlich. D'ailleurs, il ne faut pas trop se fier aux apparences réticulaires fournies par le bleu de méthylène. Même dans les préparations colorées très intensément par ce réactif, il est impossible de bien saisir la terminaison des ramilles délicates du panache supérieur des bipolaires. Or, dans ces circonstances, rien n'est plus facile que de confondre la superposition de deux fibrilles pâles avec une véritable anastomose. C'est pourquoi, dans les points difficiles de la structure rétinienne, nous contrôlons toujours par la méthode de GOLGI les résultats obtenus par la méthode d'EHRlich ; lorsque celle-ci se montre insuffisante, nous lui préférons naturellement les images si nettes du procédé au chromate d'argent, dont la propriété la plus précieuse est de colorer les expansions cellulaires les plus délicates avec une intensité surpassant tout ce que nous connaissons à cet égard.

De la partie centrale du panache ascendant, ou de l'une de ses grosses branches, émerge la massue de LANDOLT (1), fibre ascendante que ce savant découvrit chez le triton et la salamandre, et dont la continuité avec les cellules bipolaires a été établie par différents auteurs, notamment

(1) LANDOLT : *Beiträge zur Anatomie von Frosch, Salamänder und Triton*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. VII, 1871.

par HOFFMANN(1) et par RANVIER(2). Tout récemment, la massue de LANDOLT a été bien étudiée chez la grenouille par DOGIEL, qui s'est servi du bleu de méthylène. Nous pouvons confirmer dans toutes ses parties la description du savant russe.

La fibre de LANDOLT est d'ordinaire un peu plus épaisse que la plupart des expansions du panache supérieur et souvent elle paraît être la continuation de la tige ascendante. Elle monte, parmi les grains externes, en traçant des courbes pour s'accommoder aux corps des cellules visuelles, et se termine, au moyen d'un renflement pointu ou ovalaire, dans l'épaisseur de la membrane limitante ou un peu au-delà. Outre le renflement terminal, il est fréquent d'en observer un autre, placé plus bas, FIG. 1, *f*, *c*. La fibre de LANDOLT, comme le montre la FIG. 2, *g*, présente souvent près du point où elle prend naissance une inflexion, afin de contourner les pieds des cellules visuelles.

Le *prolongement descendant* des cellules bipolaires traverse la couche des grains internes et, à des niveaux différents de la zone plexiforme interne, se décompose en un panache, dont les fibres sont plus ou moins horizontales, très variqueuses et finissent par un renflement sphéroïdal ou ovalaire, FIG. 1 et 2. Comme dans les grosses bipolaires, la tige descendante émet très souvent des arborisations collatérales aplaties, destinées aux étages superposés de la zone plexiforme. A ce point de vue, on trouve des bipolaires dont la fibre descendante fournit des arborisations à trois étages, lesquels ne sont pas toujours les mêmes, ainsi qu'on peut le voir dans les FIG. 1 et 2; on en observe d'autres dont les tiges inférieures forment des arborisations dans deux étages, PL. II, FIG. 1, *d*, FIG. 2, *k*; tandis que, très souvent aussi, on en aperçoit quelques-unes dont la tige se rend à un seul étage, généralement le cinquième, FIG. 1, *g*. Parfois l'arborisation terminale se montre si étendue qu'elle peut remplir deux étages voisins, FIG. 2, *l*.

Nous n'avons pu jusqu'ici établir un rapport fixe entre la forme et la hauteur des panaches supérieurs et celles des arborisations inférieures. Nous ne saurions affirmer, par exemple, si les bipolaires affectant des relations spéciales avec les bâtonnets se rendent à des étages spéciaux de la couche réticulaire interne.

(1) HOFFMANN : *Zur Anatomie der Retina*; I. *Ueber den Bau der Retina bei Amphibien und Reptilien*; *Niederländisches Arch. f. Zool.*, Bd. III, 1876.

(2) RANVIER : *Traité technique d'histologie*, 1875 à 1882.

Couche des cellules amacrines.

Ainsi que nous l'avons fait plus haut en parlant de la rétine des téléostéens, nous classerons les cellules de cette couche (*spongioblastes* de MÜLLER) en deux groupes : 1° les cellules nerveuses ou corpuscules de DOGIEL; 2° les cellules sans cylindre-axe ou cellules *amacrines*.

Cellules nerveuses. Ce sont des éléments volumineux affectant d'ordinaire une forme mitrale; de leur contour inférieur partent plusieurs branches protoplasmiques horizontales, se ramifiant dans l'épaisseur du premier ou des deux étages les plus externes. Le cylindre-axe, découvert par DOGIEL, part souvent d'une grosse branche protoplasmique et, après avoir traversé toute l'épaisseur de la zone plexiforme interne, il devient une fibre qui fait partie de la couche des fibres du nerf optique, FIG. 2, s. A en juger par la rareté avec laquelle ces éléments apparaissent dans nos préparations, on peut supposer qu'ils sont fort peu abondants.

Cellules amacrines. Elles sont susceptibles d'être divisées en *stratifiées* et *diffuses*.

Cellules amacrines diffuses. FIG. 2, r et FIG. 3, O, J. Elles présentent la forme de petits corpuscules ovoïdes ou plexiformes, situés souvent dans la partie supérieure de la couche des grains internes. De leur face ou pôle inférieur, surgissent un ou deux prolongements descendants qui, après quelques divisions, se résolvent en une arborisation variqueuse, élégante et très serrée, occupant une grande partie de l'épaisseur de la zone plexiforme interne. Quant à l'étendue et à la forme de l'arborisation terminale, on peut distinguer deux variétés cellulaires : des éléments dont la ramification terminale est pauvre et constituée par des fibrilles descendantes fines et peu divisées, FIG. 3, J; et des éléments dont l'arborisation est très variqueuse et fort serrée, FIG. 2, r et FIG. 3, o.

Cellules amacrines stratifiées. Elles se classent tout naturellement, suivant l'ordre des étages auxquels elles fournissent des arborisations, en : 1° cellules du premier étage, cellules du deuxième étage, etc.; et 2° cellules polystratifiées.

a) *Cellules du premier étage.* Ce sont de petits corpuscules, quadrilatères ou semi-lunaires, dont la face inférieure émet des prolongements d'une grande longueur, qui rayonnent exclusivement dans la portion la plus externe

du premier étage, FIG. 3, *A*. Au point de vue de la grosseur de leurs branches, on pourrait en distinguer deux types : le type à expansions fortes, et le type à expansions fines.

b) *Cellules du deuxième étage*. On en rencontre deux variétés. 1° Des cellules unipolaires, FIG. 3, *C*, *E*, dont le pédicule descendant très court se décompose, au niveau même du deuxième étage, en une élégante étoile de filaments horizontaux, fort délicats et très étendus (plus de 0,2 de millimètre). 2° Des cellules de moindre volume, également piriformes, mais possédant un panache terminal à fibres courtes, variqueuses et fort serrées, FIG. 3, *D*.

c) *Cellules du troisième étage*. Il y a également dans cet étage deux types cellulaires. 1° Les cellules piriformes dont la tige descendante, une fois parvenue dans le troisième étage, se résout en une arborisation étoilée, parfaitement aplatie et très étendue. Les fibrilles de cette arborisation sont droites, elles conservent fidèlement leur plan originaire, ne se divisent jamais, et se terminent par des extrémités un peu renflées, FIG. 3, *F*. 2° Les cellules de forme analogue, mais dont l'arborisation finale est très restreinte, se composant de fibres épaisses, très flexueuses et très variqueuses, FIG. 3, *H*. On rencontre aussi quelquefois une autre variété de cellules, caractérisées par leur taille géante et par une arborisation inférieure se composant de branches grosses et peu flexueuses.

d) *Cellules du quatrième étage*. Mêmes variétés que dans l'étage antérieur : 1° des cellules piriformes donnant au quatrième étage une arborisation étoilée très longue — nous avons suivi quelques fibrilles sur une longueur de près d'un millimètre, — FIG. 3, *N*; 2° des cellules de figure semblable, mais dont la ramification terminale était réduite, serrée et fort variqueuse, FIG. 3, *L*.

e) *Cellules du cinquième étage*. Elles sont en forme de poire et portent une tige droite et très longue. Ces éléments se distinguent surtout en ce que l'arborisation terminale qu'ils émettent s'étale dans la portion inférieure du cinquième étage, c'est-à-dire en dessus même de la couche des cellules ganglionnaires. On observe également les deux variétés cellulaires tant de fois mentionnées : celles à arborisation courte et flexueuse, FIG. 3, *M*; celles à ramification étendue et rayonnante.

Cellules amacrines polystratifiées. Nous avons trouvé quelquefois des cellules piriformes qui fournissent deux arborisations superposées : l'une pour le deuxième étage, l'autre pour le troisième.

Il n'est pas rare d'observer un autre élément qui pourrait se rapprocher du précédent, FIG. 3, G. C'est un corpuscule polygonal, émettant des branches descendantes qui, en se ramifiant successivement, donnent naissance à un plexus à fibrilles très fines dans le cinquième étage, et à un autre moins riche dans le deuxième. Quelques branches de l'arborisation du cinquième étage montaient obliquement et renforçaient celles du deuxième étage.

La description que nous venons de donner des cellules amacrines de la grenouille n'a pas la prétention d'être complète. Nous croyons au contraire que, si l'on continuait à faire des essais d'imprégnation au chromate d'argent, on arriverait à découvrir d'autres variétés de spongioblastes, par exemple, certains éléments géants que nous avons très souvent observés chez les reptiles et les oiseaux.

Malgré les lacunes que présente cette description, elle paraîtrait très complète, si nous la comparions à celle de DOGIEL (1). En lisant attentivement les quelques lignes que ce savant consacre à ce sujet, on acquiert la conviction qu'il a bien vu certains spongioblastes piriformes, ceux dont la tige descendante se résout en une arborisation aplatie; mais il paraît n'avoir pas reconnu les variétés qu'ils comportent, soit au point de vue du plan de la couche plexiforme interne où ils envoient leurs panaches, soit au point de vue de la forme de ceux-ci. Voici le texte de DOGIEL :

» Quant à la deuxième variété des spongioblastes (nos cellules amacrines),
 » ce sont des cellules en massue de plus grande taille que celle des
 » bipolaires; elles siègent sur la surface externe du *Neurospongium* (zone
 » plexiforme interne). De la face inférieure de ces éléments partent une ou
 » plusieurs expansions se ramifiant à une certaine profondeur et dont les
 » branches s'étendent parallèlement à la surface rétinienne. Nous ne pouvons
 » dire avec sûreté si les filaments variqueux s'anastomosent entre eux. Les
 » prolongements des spongioblastes se divisent à un autre niveau que les
 » expansions internes des cellules bipolaires «.

Or, si nous consultons la figure annexée au texte de DOGIEL, nous constatons que les niveaux, où les spongioblastes et les cellules bipolaires étalent

(1) A. DOGIEL : *Ueber nervösen Elemente in der Netzhaut der Amphibien und Vogel*; Anat. Anzeiger, p. 344, 1888.

leurs panaches inférieurs, correspondent pour les premiers au deuxième étage et pour les secondes au quatrième. Cela démontre que se savant n'a pas réussi à colorer par le bleu de méthylène ni les spongioblastes des autres étages, ni les nombreuses bipolaires dont le panache inférieur occupe des niveaux autres que celui du quatrième étage.

Couche des cellules ganglionnaires

Comme chez les téléostéens, nous trouvons chez la grenouille des cellules ganglionnaires *monostratifiées*, *polystratifiées* et *diffuses*.

Cellules monostratifiées. Il est fort probable que ces éléments appartiennent aux cinq variétés (les mêmes que le numéro des étages principaux de la zone plexiforme) que nous avons décrites dans les poissons; mais nous n'en avons trouvé jusqu'ici chez la grenouille que dans les premier, deuxième et quatrième étages.

a) *Monostratifiées du quatrième étage.* FIG. 4, c et FIG. 6, e. Ces corpuscules, qui sont très abondants, constituent un plexus presque continu au niveau du quatrième étage, et se colorent d'une façon constante. Ils sont petits, piriformes ou polygonaux, et possèdent une tige ascendante, laquelle se divise d'abord en deux ou quatre branches; celles-ci, une fois arrivées à l'étage indiqué, se décomposent subitement en une arborisation granuleuse, très peu étendue et tellement serrée qu'on ne peut la résoudre qu'à l'aide des objectifs puissants. Encore faut-il, pour en discerner clairement la composition, l'examiner de face, car, vue de profil, elle présente l'aspect d'une masse granuleuse, aplatie, couleur café ou sépia, FIG. 4, c. Les dernières ramilles de cette arborisation sont extrêmement flexueuses, moniliformes et garnies d'épines collatérales terminées par une varicosité. En ce qui concerne le cylindre-axe, nous supposons qu'il existe, parce que nous croyons en avoir démontré l'existence chez les oiseaux; mais, chez les batraciens, nous n'avons pas été assez heureux pour en obtenir l'imprégnation.

b) *Monostratifiées du deuxième étage.* Nous en avons trouvé deux espèces. La première comprend des cellules piriformes géantes ayant une tige ascendante unique qui, en arrivant au deuxième étage, se divise en deux ou un plus grand nombre de branches horizontales et remarquablement épaisses, FIG. 4, b. Parfois, on observe aussi un type plus petit de cette

espèce, comme celui que nous représentons en *f*, FIG. 4. La seconde espèce est formée par des cellules géantes, piriformes ou semi-lunaires, dont les tiges robustes se résolvent, au niveau du deuxième étage, en une ramification terminale lâche, à branches grosses, flexueuses, s'irradiant sur une grande étendue de la rétine, FIG. 6, *a*.

c) *Monostratifiées du premier étage*. Elles sont peu abondantes, à en juger par nos imprégnations. Nous en avons aperçu surtout une variété géante, semi-lunaire, dont la face supérieure du corps se prolongeait en deux ou trois bras, montant obliquement jusqu'à la limite externe de la couche plexiforme. Là, ces bras fournissaient un plexus très riche, horizontal, et très étendu, FIG. 4, *d*.

Cellules bistratifiées. Elles semblent être les plus abondantes. En général, elles entrent dans la formation de deux, plus rarement de trois plexus horizontaux. On peut les classer en trois groupes.

a) *Type géant*. Ce type comprend des cellules multipolaires très volumineuses et de forme semi-lunaire. De leur face supérieure partent deux ou trois bras ascendants fort robustes, qui, à leur passage par le quatrième étage, fournissent des branches collatérales en forme de plexus aplati. Ces bras atteignent ensuite le deuxième étage et, en se ramifiant à plusieurs reprises, ils y constituent un plexus horizontal plus étendu et plus riche que le précédent, FIG. 6, *c*.

b) *Type de taille moyenne*. FIG. 6, *g*. Également multipolaires, ces cellules émettent trois ou quatre prolongements qui montent obliquement jusqu'au niveau du deuxième étage; là, ils se résolvent en une arborisation aplatie, à fibres fines et fort compliquées. Au niveau du quatrième étage, ces prolongements abandonnent un grand nombre de grosses branches collatérales, qui se prolongent horizontalement en formant un plexus assez serré. On observe toujours l'existence de certaines fibres ascendantes et fines qui, partant des grosses branches horizontales du plexus inférieur, s'engagent et se ramifient entre les rameaux du plexus supérieur.

c) *Type petit*. Ce sont des éléments mono- ou multipolaires, dont les prolongements ascendants sont de faible grosseur, et constituent des plexus très délicats dans le deuxième et le quatrième étage, FIG. 6, *f*.

Cellules polystratifiées. Elles forment d'ordinaire trois plexus superposés. On en rencontre chez la grenouille deux types principaux. *Premier type.* C'est un élément multipolaire, polygonal ou ovoïde, dont les bras ascendants constituent, en se ramifiant successivement, des plexus dans le cinquième, le quatrième et le deuxième étage, FIG. 6, *d.* *Second type.* Il possède quelques prolongements ascendants qui, à mesure qu'ils traversent la zone plexiforme, émettent des plexus horizontaux au niveau des quatrième, troisième et deuxième étages, FIG. 4, *a.* Ces plexus sont constitués par des ramilles d'une extrême délicatesse, ce qui permet de les rapprocher de certains plexus formés par quelques cellules polystratifiées des reptiles. (Voyez FIG. 5, *B*, PL. III.)

Cellules nerveuses diffuses. FIG. 4, *e* et FIG. 6, *b.* On observe parfois certains éléments multipolaires, de taille moyenne ou de petite taille, dont les branches protoplasmiques se ramifient et se terminent dans presque toute l'épaisseur de la zone plexiforme, sans s'y disposer en plexus aplatis. On distingue deux variétés de ces cellules. Les unes sont de petite taille et munies d'une ramification protoplasmique très fine et très mêlée, FIG. 4, *e.* Les autres sont de dimension plus grande et fournissent une arborisation lâche et plus étendue, FIG. 6, *b.*

Couche des fibres du nerf optique.

Ces fibres offrent les mêmes caractères que celles des téléostéens. Elles se disposent en faisceaux divergents à partir de la papille où, ainsi que le signala NICATI (1), elles constituent un véritable chiasma, passant celles du côté externe du nerf optique à la région interne de la rétine, et réciproquement. On aperçoit cependant des fibres du nerf optique qui ne subissent pas d'entrecroisement, et s'engagent dans les régions plus immédiates de la rétine.

La plupart des fibres du nerf optique, en atteignant la couche des cellules ganglionnaires, deviennent des cylindre-axes de ces éléments. On observe aussi des fibres nerveuses ascendantes en continuité avec le prolongement nerveux des spongioblastes de DOGIEL, et, quoique plus rarement, quelques autres fibres, généralement très fines, qui semblent se rendre aux couches plexiformes. Nous allons dire quelques mots de ces fibres.

(1) NICATI : *Recherches sur le mode de distribution des fibres nerveuses dans les nerfs optiques et dans la rétine*; Archives de physiologie, 1875, t. II, p. 521.

Dans notre premier travail sur la rétine des batraciens (1) nous avons signalé l'existence de certaines fibrilles droites, non ramifiées qui, partant de quelques points de la frontière inférieure de la zone plexiforme interne, rayonnent dans tous les sens et concourent à la construction des plexus horizontaux de cette zone. Nous fûmes porté à considérer ces fibres comme la continuation directe d'une partie de celles de la couche du nerf optique, attendu que jamais elles ne se montrèrent en continuité ni avec les panaches des cellules amacrines, ni avec ceux des corpuscules ganglionnaires. Les caractères mêmes de ces fibres plaident en faveur de cette interprétation; ils rappelaient ceux des cylindre-axes, à savoir : une longueur énorme (dépassant parfois un millimètre), une finesse extrême, l'absence de ramifications, et une grande netteté de contours. Mais l'impossibilité de démontrer *de visu* leur continuité avec les fibres optiques et la découverte que nous fîmes ultérieurement de certains types de spongioblastes et de cellules ganglionnaires, dont les fibrilles terminales sont lisses, droites et d'une grande longueur, nous ont obligé à modifier notre opinion à l'égard de la nature des fibrilles mentionnées. Chez les téléostéens, les reptiles et les mammifères, on voit quelques éléments ganglionnaires, de figure quadrilatère ou semi-lunaire, qui fournissent à la couche plexiforme voisine un nombre considérable de fibrilles fines et divergentes, se dirigeant horizontalement dans presque toute l'épaisseur de cette couche, et s'accumulant de préférence au niveau des plexus horizontaux. Or, ce serait un fait bien exceptionnel si ces éléments n'existaient pas chez les batraciens. C'est pourquoi nous sommes assez porté à admettre leur existence chez la grenouille; cela expliquerait suffisamment la présence des rayonnements fibrillaires qu'on obtient si souvent dans les imprégnations par la méthode dite, d'*imprégnation double*; seulement, on ne sait pour quelle cause, les cellules d'origine de ces fibrilles ne se colorent pas, FIG. 4, g. On observe, dans la FIG. 4, g, que la richesse du panache supérieur de ces éléments surpasse tout ce que nous connaissons à cet égard; leurs fibrilles qui montent obliquement à travers les divers étages de la couche plexiforme interne s'accumulent de préférence au niveau de ceux-ci, atteignant une longueur énorme, sans que jamais on puisse constater qu'elles se divisent. Elles semblent se terminer par des extrémités libres un peu renflées.

(1) CAJAL : *Pequeñas comunicaciones, etc*, III; *La retina de los batracios y reptiles*; Agosto, 1891.

Il est également probable que certains rayonnements de fibrilles fines et horizontales, qui partent de la limite supérieure de la couche plexiforme interne et embrassent une grande partie de cette zone, proviennent de quelques spongioblastes spéciaux dont l'imprégnation est extrêmement difficile, FIG. 4, *h*. Du reste, ces éléments existent réellement chez les poissons, FIG. 2, *A*, PL. I; et chez les mammifères, FIG. 8, *A*, PL. V.

Fibres se terminant dans la zone plexiforme externe. Dans quelques préparations colorées par la méthode de la double imprégnation, nous avons constaté l'existence de certaines fibrilles très fines, sortant de la partie inférieure de la couche des grains ou de la région externe de la zone plexiforme interne. Après un cours ascendant et plus ou moins flexueux, elles aboutissent au plan inférieur de la zone plexiforme externe, où elles forment une arborisation horizontale très variqueuse et tout à fait libre, FIG. 3, *i*, PL. II.

Nous avons observé un cas, où quelques-unes de ces fibrilles ascendantes émergeaient d'une petite tige d'apparence protoplasmique, FIG. 3, *h*, faisant suite très probablement à une cellule non imprégnée qui serait placée au niveau des cellules amacrines. La ressemblance de ces fibrilles avec celles qui, chez les téléostéens, partent de certains corpuscules spéciaux, PL. I, FIG. 4, rend très probable la supposition de l'existence, chez la grenouille, de ces mêmes corpuscules; seulement l'imprégnation en serait très difficile ou même impossible par les procédés actuels. Nous pensons cependant qu'en réitérant les essais d'imprégnation et en modifiant un peu la méthode, on finirait par mettre ces cellules en évidence.

Quant aux fibrilles ascendantes et indépendantes qui sortent de la couche plexiforme interne, FIG. 3, *i*, nous en ignorons l'origine. Il pourrait se faire qu'elles soient de la même nature que celles qui ont été décrites antérieurement et qu'elles partent de quelque tige descendante des corpuscules spéciaux dont nous avons supposé l'existence. Elles pourraient aussi représenter le trajet périphérique de quelques fibrilles nerveuses centrifuges, se dégageant de la couche des fibres optiques pour s'arboriser dans la zone plexiforme externe.

Fibres optiques pénétrant dans la couche plexiforme interne. On trouve, quoique fort rarement, des fibres de la couche du nerf optique, qui, après avoir passé entre les cellules ganglionnaires, pénètrent obliquement dans la zone plexiforme interne, et parcourent horizontalement une grande étendue, FIG. 6, *h*. Nous ignorons la terminaison de ces fibrilles.

Il nous a été impossible de trouver jusqu'ici, chez les batraciens, les fibres centrifuges qui se ramifient au niveau des cellules amacrines, et que nous avons décrites chez les oiseaux et les mammifères. Cela provient, sans doute, non de l'absence de ces fibres, mais de leur faible affinité, chez certains animaux, pour le chromate d'argent.

Cellules névrogliales.

Cellules en araignée. Nous n'en avons pas trouvé dans l'épaisseur du nerf optique, où elles sont très abondantes chez les oiseaux et les mammifères; par contre, elles apparaissent très nettement entre les faisceaux de tubes nerveux qui constituent le nerf optique. Ce sont des éléments lamelleux et de grande taille, dont les contours échancrés se prolongent sous la forme d'appendices aplatis, ramifiés et fort longs. Le chromate d'argent les colore en café foncé.

Cellules épithéliales ou fibres de Müller. Ces corpuscules s'imprègnent avec la plus grande facilité et présentent, dans les coupes transversales de la rétine, tous les détails de conformation signalés par les histologistes, notamment par SCHWALBE et RANVIER. La FIG. 1, PL. VI, donne une idée nette de ces éléments. Les expansions lamelleuses que ces cellules émettent au niveau de séparation des grains externes d'avec les grains internes, et au niveau de la zone ganglionnaire, constituent un système de cavités fermées dans le sens horizontal, destinées à loger les corpuscules nerveux et à éviter les contacts. Très souvent on voit partir de ces fibres, à la hauteur des cellules amacrines, FIG. 3, *d*, PL. VI, des prolongements descendants qui longent sur une certaine étendue, dans l'épaisseur de la zone plexiforme interne, les tiges descendantes des dites cellules. D'ordinaire, on ne trouve pas d'expansions dans la zone plexiforme externe; mais, en revanche, elles sont très nombreuses au niveau de la zone plexiforme interne. Ce sont de petites épines tantôt ramifiées, tantôt indivises, qui semblent servir, par leur direction horizontale, à soutenir et à isoler les plexus horizontaux de la zone plexiforme interne, FIG. 1, *e*, PL. VI.

Là où deux cellules voisines se colorent, on reconnaît qu'il y a une certaine distance entre les tiges, au niveau de la couche plexiforme inférieure, et que les épines collatérales partant de ces tiges sont en contact par leurs sommets ou par leurs côtés, laissant entre elles certains espaces quadrilatères ou irréguliers qui servent à loger les fibres nerveuses (plexus

des étages). Il résulte de cette disposition que les connexions médiatees des plexus sont faciles seulement dans chaque plan d'arborisation; mais qu'elles sont très difficiles ou même impossibles entre deux plans superposés de fibres nerveuses.

III.

La rétine des reptiles.

PLANCHES III ET IV.

Nos recherches ont porté surtout sur la rétine du lézard : *Lacerta viridis*; c'est cette rétine qui nous a fourni les plus belles préparations, à cause de son épaisseur relativement considérable. Nous avons aussi réussi, quoique moins fréquemment, chez le *Lacerta muralis* et l'*Emys europæa*. Tout dernièrement, enfin, nous avons eu l'occasion d'étudier la rétine très intéressante du caméléon, *Chamæleon vulgaris*.

Couche des cônes et des bâtonnets.

Les cellules visuelles se colorent avec une certaine facilité, surtout au niveau du segment interne. On constate facilement ce fait, bien connu des histologistes, que la rétine du lézard ne contient pas de bâtonnets. On arrive aussi à mettre en évidence dans les bonnes préparations les cônes jumeaux, décrits chez les reptiles par MM. SCHULTZE, HOFFMANN, RANVIER, etc.

Couché des corps des cellules visuelles.

Lorsqu'on examine la rétine des lézards, après l'avoir préparée par les méthodes communément employées (durcissement par l'alcool ou le bichromate, enrobage dans la celloïdine, coloration au carmin de GRENACHER, etc.), on aperçoit dans la zone occupée par les corps des cellules visuelles trois rangées de noyaux. Les rangées externe et moyenne appartiennent aux cônes; tandis que la rangée interne correspond aux cellules bipolaires déplacées, FIG. 3, c, PL. III.

Corps des cônes droits. Ils se rangent en deux files : l'une, externe, est formée par des noyaux ovoïdes situés immédiatement au-dessous de la membrane limitante; l'autre, interne, renferme des noyaux plus allongés et de forme ellipsoïde. Autour des noyaux, il existe une mince couche de protoplasma apparaissant colorée en café ou en jaune brun. Du pôle supérieur

part une tige épaisse qui se continue avec l'article interne des cônes, tandis que du pôle inférieur émane une fibre mince qui se termine dans l'épaisseur de la zone plexiforme externe par un épaississement conique. De la base de ce renflement émergent 4 ou 5 fibrilles délicates, à cours horizontal et rayonnant, terminées librement par une nodosité, FIG. 2.

Corps des cônes obliques. Ils possèdent un noyau allongé situé immédiatement en dessous de la membrane limitante. Leur pôle inférieur émet une fibre fine, très longue qui, en changeant de cours, trace une courbe à concavité latérale, pour se terminer au moyen d'un renflement conique placé presque horizontalement dans la portion interne de la zone plexiforme externe, c'est-à-dire à un niveau inférieur à celui qui est occupé par les pieds des cônes droits ou ordinaires, FIG. 1, c. De cette manière, la zone plexiforme externe se trouve divisée en deux étages ou plexus superposés; l'un, externe, composé des filaments provenant des cônes droits et des panaches de certaines bipolaires; l'autre, interne, formé des filaments des cônes obliques et du panache supérieur de quelques autres bipolaires.

Cônes jumeaux. Nous en avons coloré quelques couples, FIG. 1, d. Chaque cellule associée présente un grain et une fibre descendante indépendante; mais les deux fibres n'ont pas leur renflement terminal au même niveau. D'ordinaire, la fibre dont le noyau est situé le plus haut envoie son pied terminal à l'étage externe de la zone plexiforme; tandis que celle provenant de l'autre noyau l'amène à l'étage interne. Il s'ensuit que, très probablement, chaque élément visuel du couple se met en rapport avec une cellule bipolaire différente.

Enfin, pour être complet, nous ajouterons que quelques grains ou noyaux des cônes présentent souvent une stratification en bandes claires et obscures, dont la signification est incertaine, FIG. 1, e.

Cellules bipolaires déplacées, FIG. 7, f, h, g. Ce sont les cellules basales externes de RANVIER(1), étudiées particulièrement par cet auteur chez le gecko. HOFFMANN (2) les avait auparavant signalées chez la tortue, et démontré le premier leur continuation avec une massue de LANDOLT. Chez le lézard, ces éléments apparaissent avec les mêmes caractères que chez la grenouille; seulement ils sont beaucoup plus volumineux et placés

(1) RANVIER : *Traité technique d'histologie*, p. 961.

(2) HOFFMANN : *Zur Anatomie der Retina*; *Niederländisches Arch. f. Zool.*, Bd. III, H. 1, p. 12, 1876.

dans une région moins profonde que chez les batraciens. Leur corps est fusiforme, quelquefois sphéroïdal, FIG. 7, *h*. De ses pôles partent deux prolongements; l'un ascendant qui n'est autre chose qu'une massue de LANDOLT; l'autre descendant qui se termine dans l'épaisseur de la zone plexiforme interne par une arborisation libre et aplatie. Au niveau de la zone plexiforme externe, la tige descendante émet quelques branches horizontales, courtes et terminées librement. Quelquefois le prolongement ascendant manque ou apparaît plus court que d'ordinaire, n'atteignant par la membrane limitante, FIG. 7, *g*. Nous ignorons s'il s'agit là d'une disposition préexistante ou d'un défaut d'imprégnation.

Ces mêmes faits peuvent se constater, quoique moins clairement, lorsqu'on emploie la méthode de coloration d'EHRlich. Par cette méthode, la matière colorante agit, de préférence, sur les bipolaires déplacées, tandis qu'elle est sans effet sur les fibres et les pieds terminaux des cônes.

Couche plexiforme externe.

Dans cette couche se rencontrent trois espèces d'éléments : les pieds des cônes droits et obliques, les panaches ascendants des cellules bipolaires, ordinaires et déplacées, et les arborisations protoplasmiques des cellules horizontales. Comme nous l'avons dit plus haut, la couche plexiforme peut être subdivisée en deux sous-zones : l'une, *externe*, dans laquelle s'étalent les filaments des cônes droits et les panaches de certaines bipolaires; l'autre, *interne*, où se placent de préférence les pieds des cônes obliques et une autre espèce de bipolaires plus profondément située. Les arborisations des cellules horizontales, surtout de celles qui ont un panache supérieur en brosse, semblent concourir aux deux sous-zones.

Couche des cellules horizontales

Ces cellules se colorent très rarement. C'est pourquoi nous n'avons pu les étudier d'une façon assez complète pour déterminer leurs homologues avec les cellules horizontales des téléostéens et des batraciens. Les types qui s'observent le plus communément dans les préparations sont les deux suivants : les *cellules en brosse* et les *cellules étoilées*, FIG. 7, *j, m*, PL. III.

Les *cellules en brosse* sont très semblables aux cellules décrites chez les batraciens sous le nom de *cellules horizontales internes*, FIG. 7, *j*, et aux éléments que nous avons signalés chez les oiseaux sous le nom de *cellules*

subréticulaires en brosse. Elles se composent d'un corps cuboïde ou hémisphérique, qui donne naissance à sa partie supérieure à un grand nombre de prolongements courts et ascendants, qui atteignent jusqu'à la partie la plus superficielle de la zone plexiforme externe, où ils se mettent en contact avec les pieds des cônes droits. De la partie latérale du corps de chacune de ces cellules en brosse, et très souvent d'une branche protoplasmique, se détache une fibre délicate, à direction horizontale, qui émet de distance en distance de courtes épines ascendantes terminées par un petit renflement, FIG. 7, *j*. Cette fibre est très probablement un cylindre-axe dont la destinée nous est encore inconnue. Cependant, si l'analogie pouvait trouver ici son application, nous inclinerions à admettre que ces prolongements nerveux finissent au moyen d'arborisations libres dans la même couche plexiforme, et à une distance assez considérable. Car c'est ainsi que se terminent les mêmes cylindre-axes de la rétine des oiseaux, comme nous le verrons plus bas. Il pourrait même se faire que ces terminaisons fussent représentées par certaines arborisations ascendantes au milieu desquelles aboutissent quelques fibres fines et horizontales, que l'on trouve quelquefois dans la zone plexiforme externe du lézard, FIG. 1, *x*.

Cellules étoilées et aplaties. FIG. 7, *m*. Nous avons pu observer ces cellules, grâce à la coloration au bleu de méthylène. Vues de côté, elles présentent la forme semi-lunaire. De leur face supérieure et de leurs faces latérales, naissent des expansions divergentes montant obliquement jusqu'à la zone plexiforme interne, où elles semblent se terminer après quelques divisions. Le cylindre-axe prend naissance d'un côté de ces cellules, et se prolonge horizontalement entre les corpuscules de même nature; sa terminaison nous est encore inconnue. Il nous a semblé que les branches protoplasmiques de ces éléments ne remontent pas si haut que celles des corpuscules en brosse; ils pourraient donc servir à établir des rapports entre les cônes obliques, tandis que les autres cellules mettraient en relation les cônes droits.

Couche des cellules bipolaires.

Leurs caractères sont presque identiques à ceux des corpuscules analogues des batraciens et des oiseaux. Disons, tout de suite, que les résultats de nos recherches sur les cellules bipolaires concordent pleinement avec ceux de DOGIEL chez la tortue; nous n'avons pu y ajouter que certains détails peu importants.

D'abord, il convient, ainsi que nous l'avons fait pour la rétine des batraciens, de distinguer deux types de bipolaires : les *grandes bipolaires* ou externes; les *petites bipolaires* ou internes.

Les *petites bipolaires* sont les plus nombreuses; elles affectent une forme ovoïde ou en fuseau, FIG. 1, o. On y voit deux prolongements : l'un ascendant, l'autre descendant.

L'*expansion ascendante* est plus épaisse que la descendante; elle monte, plus ou moins flexueusement, jusqu'à la zone plexiforme externe; là, elle se décompose en un panache de fibres fines, à marche horizontale. D'ordinaire, une des branches de ce panache, après un court trajet horizontal ou oblique, prend un cours vertical et devient une massue de LANDOLT, FIG. 1, s. Celle-ci est terminée, comme on le sait, au moyen d'un renflement, dont la pointe effleure la partie externe de la membrane limitante. Les autres expansions, généralement assez courtes, parfois très peu nombreuses, trois ou quatre, finissent librement par une nodosité dans l'épaisseur de la couche plexiforme. Il n'est pas rare d'observer que ces expansions, après un trajet horizontal variable, deviennent ascendantes et se mettent en contact avec les renflements basilaires des cônes droits.

L'*expansion descendante* suit généralement une direction oblique au niveau de la couche, dite des grains internes. Mais, une fois parvenue à la couche plexiforme interne, elle prend une direction verticale et se termine à l'un des étages de cette couche par une arborisation variqueuse, courte et aplatie. Au point de vue du nombre des arborisations terminales, on peut distinguer, ainsi qu'il y a lieu de le faire chez les batraciens, des bipolaires possédant une seule arborisation inférieure, FIG. 1, q, et des bipolaires dont la tige descendante forme des arborisations superposées. Les arborisations collatérales sont ordinairement au nombre de deux ou trois, rarement en plus grand nombre; elles s'étalent au niveau des plexus formés par les cellules ganglionnaires et amacrines, FIG. 1, r. L'arborisation terminale, c'est-à-dire la plus profondément située, s'étale très souvent dans la partie inférieure du cinquième étage, et peut se mettre en contact direct avec la face supérieure des cellules ganglionnaires.

Les *grandes bipolaires* correspondent exactement aux éléments de même nom chez la grenouille. Elles ont un corps ovoïde, placé immédiatement en dessous de la zone plexiforme externe, FIG. 1, p. Leur noyau est assez volumineux; mais il se voit très rarement dans les préparations au chromate d'argent, à cause de l'épaisseur relativement considérable de la couche de protoplasme qui l'entoure. Le panache supérieur est formé par quelques

branches naissant directement du corps cellulaire, se ramifiant à plusieurs reprises et se terminant par une nodosité. La plupart des fibrilles terminales émettent des épines ascendantes, qui se terminent également entre les pieds des cônes par un renflement. Il n'y a pas de massue de LANDOLT, ou, du moins, s'il en existe, nous n'avons point réussi à les imprégner. Quant à la tige descendante, elle a les mêmes propriétés que celle des bipolaires ordinaires. Il nous a semblé, cependant, que l'arborisation finale s'étale de préférence au niveau du cinquième étage, FIG. 1, p.

Au point de vue des connexions qui s'établissent entre les deux espèces de cellules bipolaires et les cônes, il paraît vraisemblable d'admettre que les grandes bipolaires, celles dont le panache supérieur atteint la partie la plus externe de la zone plexiforme externe, entrent plus particulièrement en relation avec les cônes droits; tandis qu'on peut considérer les bipolaires ordinaires, celles dont le panache s'aplatit et s'épanouit plus profondément, comme se mettant en contact avec les cônes obliques. Cependant ces relations ne sont pas exclusives, car les panaches des bipolaires ne sont pas rigoureusement stratifiés, comme chez les téléostéens ou les oiseaux; elles sont seulement prédominantes pour chaque espèce de bipolaires.

Couche des cellules amacrines.

Cellules nerveuses ou corpuscules de DOGIEL. Ce sont des éléments en forme de mitre, ayant des expansions protoplasmiques horizontales qui s'étalent sur le premier étage, et un prolongement cylindraxil descendant et qui s'engage, comme l'a démontré DOGIEL, dans la couche des fibres du nerf optique, FIG. 5, e.

Cellules amacrines. Elles ont été signalées chez la tortue par DOGIEL. Mais la description que cet auteur en donne est si sommaire, qu'il serait très difficile de se former, d'après elle, une idée précise du nombre et de la forme de ces intéressants éléments. « Les spongioblastes, affirme-t-il, sont » un peu plus gros que les cellules bipolaires et ils siègent sur le côté externe du *Neurospongium* (couche plexiforme interne). De la face inférieure » de ces éléments partent trois ou quatre prolongements qui se divisent » plusieurs fois et s'anastomosent avec les spongioblastes voisins, formant » ainsi un réseau nerveux à mailles serrées, placé dans la portion interne » du *Neurospongium* (1). »

(1) *Loco citato* : Anat. Anzeiger, 1888, p. 138.

Par l'examen de la PL. III, FIG. 4 et 5, dans lesquelles nous représentons les formes principales des cellules amacrines, le lecteur pourra facilement juger de la grande supériorité de la méthode de coloration au chromate d'argent sur celle d'EHRlich que DOGIEL a exclusivement employée. Il lui sera également aisé de se convaincre de l'absence complète d'anastomoses entre les arborisations des éléments voisins, et aussi de ce fait, que nous avons constaté dans toute la série animale, que chaque plan ou étage de la zone plexiforme interne renferme des arborisations appartenant à des spongioblastes spéciaux.

Cellules amacrines diffuses. Ces cellules sont très probablement les spongioblastes observés par DOGIEL, car elles se colorent de préférence par le bleu de méthylène, FIG. 4, *a, i*, et FIG. 5, *a*. Ainsi que nous l'avons observé chez la grenouille, ces cellules sont petites, piriformes, et leur tige descendante se divise de bonne heure en branches flexueuses, garnies de plusieurs appendices collatéraux courts et fort variqueux. L'ensemble de l'arborisation ainsi formée remplit en grande partie l'épaisseur de la couche plexiforme interne, mais la plupart de ses branches tendent particulièrement à se concentrer au niveau du cinquième étage.

Au point de vue de l'amplitude de l'arborisation terminale, on peut distinguer deux variétés de cellules amacrines diffuses : celles dont quelques branches principales suivent, avant de devenir descendantes, un cours horizontal au niveau du premier étage, FIG. 4, *i*, et celles dont les prolongements partent d'une tige descendante et s'abaissent à angle aigu jusqu'à leur terminaison, FIG. 4, *a*, et FIG. 5, *a*. Les expansions primaires et secondaires de ces cellules sont souvent hérissées de petites épines ou ramilles collatérales terminées par une varicosité.

a) *Amacrines stratifiées du premier étage.* Jusqu'à présent nous n'avons rencontré dans cet étage qu'une sorte de corpuscules de forme semi-lunaire, dont la face inférieure émet des prolongements horizontaux, rayonnants et d'une grande longueur, FIG. 4, *f*.

b) *Amacrines du deuxième étage.* On constate facilement l'existence de trois variétés de cellules : les amacrines géantes à branches épaisses, les amacrines à arborisation fine et rayonnante, et les amacrines à panache peu étendu et serré.

Les cellules *amacrines géantes* sont des éléments très remarquables. Leur corps est plexiforme et plus ou moins irrégulier, FIG. 4, *e*. Une fois

arrivé au niveau du deuxième étage, le pédicule descendant constitue une magnifique étoile à branches épaisses et horizontales. Les expansions divergentes conservent leur grosseur originelle pendant un trajet assez considérable; mais, subitement, elles deviennent fines et à contour lisse; elles ressemblent dès lors complètement à des cylindre-axes, PL. III, FIG. 4, *m*, et PL. IV, FIG. 2, *b*, et parcourent une étendue vraiment énorme sans se ramifier (plus de 0,7 de millimètre). Il est à remarquer aussi qu'elles augmentent un peu en épaisseur avant de se terminer par une extrémité renflée. Ces singulières cellules sont représentées de face dans la PL. IV, FIG. 2, et de profil dans la PL. III, FIG. 4, *e*.

Les *amacrines à panache fin et étoilé* — nous les appellerons dorénavant cellules à panache rayonnant — possèdent les propriétés des corpuscules analogues que nous avons décrits chez les téléostéens et les batraciens. Nous croyons inutile d'en reproduire la description. Nous ajouterons seulement que les fibres rayonnantes sont d'une finesse extraordinaire et qu'elles se terminent par des bouts variqueux, FIG. 5, *h*, au niveau du deuxième étage. A quelque distance de l'extrémité de ces fibrilles, surtout sur les filaments les plus longs (on en trouve qui ont près d'un millimètre), on constate que l'épaisseur augmente sensiblement, et que les varicosités sont plus volumineuses.

Les *cellules amacrines à panache court*, FIG. 5, PL. III, *b*, *c*, affectent la forme d'une poire, dont le pédicule, tourné vers le bas, est tantôt mince et unique, tantôt multiple ou prématurément divisé. L'arborisation finale, s'étalant sur le deuxième étage, est réduite à des ramilles flexueuses et variqueuses tellement rapprochées qu'il devient souvent difficile d'en suivre le cours total. Eu égard à leur taille, on pourrait classer ces éléments en *petits*, *c*, et en *moyens*, *b*, FIG. 5.

Pour être complet, nous mentionnerons encore une autre cellule géante, de forme mitrale ou semi-lunaire, qui s'imprègne tout particulièrement dans les préparations faites par la méthode de DOGIEL, FIG. 7, PL. III, *n*. Les deux seules expansions robustes partent des extrémités du corps cellulaire et descendent obliquement en se ramifiant pour s'épanouir dans le deuxième étage.

c) *Cellules amacrines du troisième étage*. On observe trois variétés de ces éléments : les cellules à arborisation fibrillaire et rayonnante, les cellules à arborisation courte et flexueuse, et les cellules géantes.

Les *cellules à arborisation rayonnante* sont plus volumineuses que les cellules du deuxième étage; elles présentent une arborisation dont les fibrilles terminales sont droites et d'une longueur très remarquable, FIG. 4, PL. III, *b*, *g*.

Les *cellules à arborisation courte*, FIG. 4, *h*, sont piriformes et assez volumineuses; elles fournissent au troisième étage des branches horizontales, courtes, variqueuses et modérément ramifiées.

Les *cellules géantes* ne sont peut-être que certains des éléments précédents possédant des dimensions exagérées, FIG. 5, *f*. Quoi qu'il en soit, ces corpuscules se présentent d'une façon constante chez tous les vertébrés, mais c'est chez les reptiles qu'ils offrent les dimensions les plus grandes. Celui que nous représentons dans la FIG. 5, *f*, appartenait à un lézard adulte, et avait un corps piriforme si volumineux, qu'il s'étendait vers la partie supérieure jusque près de la zone plexiforme externe. La tige fort épaisse de ce corpuscule se décomposait en une arborisation aplatie et irrégulièrement étoilée, à branches grosses et variqueuses.

Chez le *Lacerta agilis* très jeune, nous avons trouvé quelques cellules de ce genre, dont l'arborisation était d'une admirable régularité et d'une très grande étendue. On voyait de plus sur une zone d'une coupe horizontale très bien réussie de la rétine, que toutes les arborisations terminales se rendaient dans le même plan, s'y mettant en contact et s'y entrecroisant d'une façon intime.

d) *Amacrines du quatrième étage*. Sauf l'absence du type géant, les cellules de cet étage sont complètement semblables à celles du précédent. Ainsi, on y observe *une cellule petite*, ou tout au moins de taille moyenne, dont la tige descendante constitue une arborisation à filaments fins et rayonnants, FIG. 4, *b*. On y trouve aussi un *corpuscule relativement volumineux*, dont le pédicule descendant se résout en un panache de fibres épaisses, variqueuses; ramifiées à plusieurs reprises et très serrées.

e) *Amacrines du cinquième étage*. Nous avons trouvé dans cette région des ramifications provenant des deux espèces cellulaires tant de fois mentionnées : 1° les cellules à touffe flexueuse, lâche et relativement courte, FIG. 4, *c*; 2° les cellules à panache terminal filamenteux, rayonnant, dont les fibrilles parcourent sans se diviser une grande étendue de la portion la plus profonde du cinquième étage, FIG. 5, *d*.

Cellules amacrines bistratifiées. Nous appelons ainsi certaines cellules semi-sphériques, multipolaires, placées immédiatement au-dessus de la zone plexiforme interne, FIG. 5, *g*. Du contour du corps de ces cellules partent quelques branches horizontales, lesquelles, à une certaine distance, deviennent brusquement verticales et constituent, sur le cinquième étage,

un plexus de filaments très longs et très grêles. Dans les deux premiers étages, se ramifient aussi certaines branches provenant soit des prolongements principaux, soit du corps cellulaire même. Ces corpuscules se trouvent aussi, mais un peu modifiés, chez les mammifères, PL. V, FIG. 7, C, et chez les batraciens, PL. II, FIG. 3, G.

Couche des cellules ganglionnaires.

La rétine des reptiles est très riche en variétés de cellules ganglionnaires. Parmi elles il s'en trouve quelques-unes dont l'arborisation protoplasmique est si fine, qu'il faut appliquer, pour la discerner, les objectifs les plus forts. D'autres offrent une arborisation polystratifiée d'une forme et d'une élégance admirables. En général, on peut affirmer que les reptiles sont les animaux dont les cellules amacrines et les corpuscules ganglionnaires sont arrivés au plus haut degré d'évolution et de perfectionnement.

Cellules monostratifiées. Nous n'en avons rencontré que dans quelques étages, faute peut-être d'avoir réussi à les imprégner partout où elles existaient. Les cellules que nous avons rencontrées le plus fréquemment sont les suivantes.

a) *Petits éléments arborisés dans le quatrième étage*, FIG. 5, C et FIG. 6, D, F. Ce sont sans doute les plus abondants de tous ceux de cette espèce; ils correspondent exactement aux petits éléments du quatrième étage, que nous avons signalés chez les téléostéens et les batraciens. Ils possèdent un corps piriforme muni d'une tige ascendante, laquelle se divise d'abord en trois ou quatre branches, et se résout ensuite en une arborisation terminale aplatie, qui s'étend tout entière dans le quatrième étage. Celle-ci se compose d'un nombre extraordinaire de ramilles flexueuses, variqueuses et notablement rapprochées. Vues de profil, ces arborisations présentent l'aspect d'une masse granuleuse, couleur café. Leur ensemble forme dans le quatrième étage une ligne parallèle à la surface de la rétine, granuleuse, presque continue. Quant au cylindre-axe, nous en supposons l'existence; mais nous ne sommes pas encore parvenu à le colorer.

b) *Cellules ganglionnaires du deuxième étage*, FIG. 6, I. Il s'agit de cellules piriformes géantes, pourvues d'un prolongement ascendant très robuste qui, après avoir atteint le deuxième étage, s'y décompose en une ramification aplatie, à branches fort épaisses et flexueuses.

c) *Cellules ganglionnaires du premier étage*, FIG. 5, D. A cette espèce appartiennent certaines cellules de grandeur moyenne et multipolaires, dont les prolongements nombreux et minces suivent dans l'épaisseur du cinquième étage une direction d'abord horizontale, puis ascendante, et traversent toute la zone plexiforme interne, pour se rendre, enfin, dans la partie supérieure de cette zone; là, ils constituent un plexus serré de branches fines et variqueuses. Outre ces tiges directes, plusieurs rameaux fins, collatéraux et ascendants, qui prennent naissance sur la partie horizontale de ces tiges, contribuent aussi à la formation du plexus mentionné.

Cellules polystratifiées. a) *Corpuscules des deuxième, troisième et quatrième étages.* Ces corpuscules sont peut-être les plus abondants de tous les polystratifiés; ils présentent chez les reptiles une élégance et une régularité de forme vraiment remarquables. On en observe deux variétés: l'une épaisse, l'autre mince; mais, sauf cette différence, elles se comportent de même, FIG. 6, H, C.

Le corps de ces éléments est semi-lunaire lorsqu'ils sont multipolaires, et piriforme ou pyramidal lorsqu'ils possèdent une seule expansion ascendante. La tige unique ou les diverses tiges ascendantes se bifurquent une ou deux fois dans la première portion de leur trajet. Dès qu'elles atteignent le quatrième étage, elles deviennent presque toutes horizontales et constituent un premier plexus de branches épaisses, flexueuses et traçant quelques angles ou festons aux points de naissance des rameaux secondaires. De ce plexus profond, partent à angle droit un grand nombre de ramilles fines, verticales et presque droites, lesquelles, parvenues au deuxième étage, se ramifient et constituent un plexus à filaments courts, flexueux et fort variqueux. A leur passage par le troisième étage, quelques-uns de ces prolongements ascendants donnent naissance à de petits rameaux collatéraux, variqueux et tortueux, dont l'entrecroisement constitue un plexus lâche intermédiaire.

b) *Cellules du premier et du deuxième étage.* Nous rangeons dans cette catégorie certains éléments fusiformes et multipolaires, dont la plupart des branches protoplasmiques se disposent en un plexus très lâche dans le voisinage de la couche ganglionnaire, c'est-à-dire sur le cinquième étage, mais dont quelques branches contribuent aussi à la formation du plexus siégeant dans le premier étage, FIG. 6, G.

c) *Cellules ganglionnaires polystratifiées à arborisation fine et granuleuse.* Il existe des corpuscules polystratifiés de petite taille, très remarquables par ce caractère, que leurs ramilles protoplasmiques sont d'une finesse extrême (les plus délicates que l'on connaisse), et qu'elles constituent des plexus granuleux et serrés, plus épais d'ordinaire que les étages de la zone plexiforme, FIG. 5, A, B et FIG. 6, E.

En tenant compte de leur situation et de l'étendue de leurs arborisations terminales, nous avons ramené ces cellules aux différents types suivants : 1° les éléments dont le plexus terminal diffus embrasse le troisième et le quatrième étage, FIG. 5, A ; 2° les éléments dont le plexus terminal se condense spécialement au niveau du troisième, du quatrième et de la moitié supérieure du cinquième étage, FIG. 5, B et 6, E. Dans tous ces corpuscules, les plexus deviennent de plus en plus fins et granuleux, à mesure qu'ils occupent un plan plus périphérique.

Cellules ganglionnaires diffuses. Nous en avons seulement trouvé une de grande taille, FIG. 6, A, de forme semi-lunaire, multipolaire et dont les bras protoplasmiques ascendants se ramifient dans toute l'épaisseur de la zone plexiforme interne, sans montrer de tendance à se disposer en plexus horizontaux.

Dans la FIG. 6, B, nous représentons une autre cellule que l'on pourrait ranger dans ce groupe ; cependant nous avons observé que la plupart de ses branches protoplasmiques se ramifiaient dans le cinquième étage, et que quelques-unes seulement semblaient se terminer dans le premier. Ces corpuscules ressemblent, par leur forme en fuseau, à ceux que nous avons observés dans le cinquième étage de la zone plexiforme des téléostéens et des mammifères.

Cellules ganglionnaires autochtones de la zone plexiforme interne. Nous avons réussi à colorer certains éléments de forme ovoïde, FIG. 4, j, ou mitrale, dont les expansions ascendantes s'arborisent dans le premier étage. Du pôle inférieur du corps émane un prolongement nerveux, descendant jusqu'à la zone des fibres du nerf optique. Il est certain qu'il s'agit là, non d'une cellule amacrine de la zone plexiforme, comme celles que l'on observe dans la rétine des mammifères, mais d'un corpuscule ganglionnaire déplacé, appartenant à la catégorie de ceux dont les branches protoplasmiques constituent un seul plexus horizontal.

Dans les descriptions que nous avons faites des cellules amacrines et ganglionnaires, nous avons supposé l'existence de cinq étages ou plans

d'arborisation dans l'épaisseur de la couche plexiforme interne. Cette division en cinq plexus n'est pas absolue ; on voit parfois dans l'espace intermédiaire au quatrième et au cinquième étage (espace fort large chez les reptiles), et même entre le deuxième et le troisième étage, des arborisations protoplasmiques ganglionnaires et des cellules amacrines qui semblent y constituer deux autres plexus plus ou moins bien caractérisés. Nos cinq plexus correspondent donc à ceux dont l'imprégnation et l'étude sont relativement faciles, à cause peut-être de leur grand développement et du nombre considérable des arborisations qu'ils reçoivent. En outre, ils nous semblent s'étendre à toute la rétine, tandis que les plexus intercalaires s'observent seulement dans les endroits où cette membrane atteint son *maximum* d'épaisseur.

Couche des fibres du nerf optique.

En colorant la rétine par le bleu de méthylène, on constate que les fibres de cette couche sont disposées en faisceaux divergents, séparés par les prolongements descendants des cellules de MÜLLER ou des cellules épithéliales. Chaque faisceau contient deux ou trois fibres épaisses et un nombre considérable de fibres fines.

Chez les jeunes lézards, nous avons parfois remarqué quelques fibrilles collatérales ascendantes qui, en gagnant la partie inférieure de la couche plexiforme interne, semblent se ramifier et se terminer librement, FIG. 7, t. Nous ne saurions déterminer l'espèce de fibres nerveuses auxquelles se rattachent ces collatérales, ni la signification d'un fait que nous n'avons jamais pu constater chez les animaux adultes, ni chez les vertébrés supérieurs.

Cellules épithéliales.

Sauf quelques détails peu importants, ces cellules ressemblent absolument à celles de la rétine des oiseaux, FIG. 3, PL. VI. Elles en diffèrent seulement en ce que le panache descendant, surgissant du corps de la fibre de MÜLLER au niveau des cellules amacrines, est beaucoup moins riche en fibrilles ; on en compte seulement 4 à 8, tandis que chez les oiseaux il y en a de 20 à 30. A leur passage par la zone plexiforme interne, ces fibrilles émettent des collatérales courtes, variqueuses et ayant l'aspect d'un duvet frisé. Ces excroissances cotonneuses disparaissent au niveau des étages principaux, ou tout au moins leur nombre y diminue considérablement, tandis qu'il augmente, au contraire, dans le voisinage de ces étages.

Les divisions de la partie inférieure des fibres de MÜLLER, chez les reptiles et les oiseaux, ont été déjà mentionnées par quelques histologistes, notamment par SCHIEFFERDECKER (1); mais tous les détails des cellules épithéliales ne deviennent apparents que par l'imprégnation au chromate d'argent.

En étudiant le nerf optique à l'aide de ce dernier réactif, on constate, entre les faisceaux de ce nerf, la présence d'un grand nombre de cellules névrogliales étoilées, très semblables à celles de la grenouille. En revanche, nous n'en avons pas observé dans la zone des fibres optiques de la rétine.

IV.

Rétine des oiseaux.

Il y a quelques années, nous avons déjà fait une communication sur ce sujet, et exposé les résultats que l'on obtient en traitant la rétine de diverses espèces d'oiseaux par la méthode rapide de GOLGI (2). Aussi avons-nous l'intention d'être très bref sur ce sujet dans le mémoire actuel; nous nous bornerons à appeler l'attention sur quelques faits nouveaux, ou sur ceux qui, quoique déjà connus, nous ont paru devoir être interprétés autrement. Nos recherches récentes ont porté de préférence sur les gallinacés.

Couche des cellules visuelles

Ainsi que cela arrive chez les autres vertébrés, nous avons observé chez les oiseaux que les segments internes des cônes et des bâtonnets se colorent plus facilement par le chromate d'argent que les segments externes; néanmoins on trouve quelquefois des cellules visuelles complètement imprégnées.

Dans les préparations bien réussies, on reconnaît qu'il existe, comme l'a noté HOFFMANN, deux espèces de cônes : les uns très renflés au niveau de leur article interne, les autres grêles et à peine distincts des bâtonnets.

Ainsi que l'ont fait connaître les intéressantes observations de MAX SCHULTZE, les oiseaux diurnes possèdent un nombre très restreint de bâtonnets, tandis que les oiseaux nocturnes en sont abondamment pourvus. Cependant les oiseaux nocturnes ne sont pas dépourvus de cônes, bien qu'on ne les trouve chez eux qu'en petit nombre.

(1) SCHIEFFERDECKER : *Studien zur vergleichenden Histologie der Retina*; Arch. f. mikros. Anat., Bd. XXVIII.

(2) CAJAL : *Anatomischer Anzeiger*, 4, 1889.

Quant aux boules colorées des cônes, si bien étudiées par SCHULTZE(1), SCHWALBE (2), KRAUSE (3), DOBROWSKY (4), HOFFMANN (5), BEAUREGARD (6), etc., elles ne sont pas révélées par le chromate d'argent, qui les imprègne en noir comme le reste du protoplasma des cellules visuelles. Sur les cônes non colorés, l'acide osmique du mélange osmio-bichromique colore les boules en noir gris.

Couche des corps des cellules visuelles.

Cette couche contient quatre espèces de grains ou de corps de cellules visuelles : les corps des bâtonnets, des cônes droits, des cônes obliques et des cônes jumeaux.

a) *Le corps des bâtonnets* siège généralement dans la moitié inférieure de la zone des grains externes ; de ses pôles partent un prolongement ascendant et un prolongement descendant, tous deux remarquablement gros. Ce dernier, très court, s'élargit progressivement et se termine par une surface aplatie dont le contour émet des filaments fins et horizontaux, s'étalant sur le plan ou étage externe de la zone plexiforme externe, FIG. 6, PL. IV, c.

Chez les passereaux (moineau, verdier, pinson, etc.), les filaments basiliaires, après un cours presque horizontal au niveau du plan supérieur de la zone mentionnée, descendent obliquement, et se ramifient dans le voisinage de la couche des cellules horizontales. Ces ramilles finales s'étalent sur une surface assez considérable de la zone plexiforme, tandis que celles qui partent des cônes sont très courtes et peu ramifiées, FIG. 9, a, PL. IV.

b) *Le corps des cônes droits* réside, chez les gallinacés, immédiatement en dessous de la membrane limitante ; il est ovoïde et possède une fibre descendante délicate, se terminant, dans l'étage moyen de la zone plexiforme externe, par un renflement conique, à base inférieure garnie de filaments rayonnants horizontaux, FIG. 6, PL. IV, b. On observe parfois

(1) M. SCHULTZE : *Ueber Stäbchen und Zapfen der Retina* ; Arch. f. mikr. Anat., Bd. III.

(2) SCHWALBE : *Mikroskopische Anatomie der Sehnerven und der Netzhaut, etc.* ; Handbuch d. gesamt. Augenheilk. de von Graef u. Saemisch.

(3) KRAUSE : *Die Membrana fenestrata der Retina* ; Arch. f. Anat. u. Physiol., 1871.

(4) DOBROWSKY : *Zur Anatomie der Retina* ; Arch. f. Anat. u. Physiol., 1871.

(5) HOFFMANN : *Zur Anatomie der Retina* ; — III. *Vogel* ; Niederländisches Arch. für Zoologie ; Bd. III, Heft 3, 1877.

(6) BEAUREGARD : *Contribution à l'étude du rouge rétinien* ; Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, etc. . 1879.

quelques renflements terminaux de cônes siégeant à la limite supérieure de la couche plexiforme; mais les fibrilles qui en émanent, après être descendues réunies en faisceau, s'étalent dans l'étage moyen, FIG. 8, PL. IV, *h*, de même que celle des autres cônes droits.

Chez les passereaux (verdiers, etc.), les renflements des cônes droits se disposent dans deux plans de la zone plexiforme externe, FIG. 9, *b, c*, PL. IV. Les fibrilles basilaires, provenant des pieds terminaux, sont courtes, horizontales et parfois un peu récurrentes.

La FIG. 4, PL. IV, *a, b*, montre deux renflements basilaires, l'un d'un cône droit, *a*, l'autre d'un bâtonnet, *b*, appartenant à la rétine de la poule. On y observe que les filaments basilaires sont flexueux, peu ramifiés et terminés par une extrémité tantôt épaisse, tantôt simplement arrondie.

c) *Les corps des cônes obliques* diffèrent de ceux des cônes droits par la direction et la terminaison de leur fibre descendante. Celle-ci possède une grande longueur et s'incline progressivement jusqu'à devenir, au niveau de la zone plexiforme, presque complètement horizontale. Le renflement basilaire offre aussi une direction oblique ou même horizontale; il atteint le plan ou l'étage le plus profond (étage interne) de la zone plexiforme, où il donne naissance à de fins rameaux s'entrecroisant avec ceux qui émanent des renflements voisins. Des ramilles collatérales terminées de la même manière partent souvent du trajet même de la fibre descendante du cône, mais du côté convexe de celle-ci, FIG. 8, *c*, et 6, *e*, PL. IV.

C'est sur la rétine du coq d'Inde, que nous avons trouvé les fibres descendantes obliques les plus longues, FIG. 6, *e*. On en remarque souvent qui traversent obliquement la zone plexiforme sur une étendue supérieure à 0,08 de millimètre, fournissant pendant leur trajet horizontal quatre ou six fibrilles collatérales qui se ramifient dans le voisinage de la dite zone.

Finalement, on aperçoit des cônes obliques dont le renflement terminal siège au-delà de la zone plexiforme externe, c'est-à-dire en pleine couche des cellules horizontales, en y formant une excroissance arrondie ou cuboïde, FIG. 8, *d*, PL. IV. Il est intéressant de noter que les filaments basilaires partent du haut de cette excroissance et s'épanouissent au même niveau que ceux qui proviennent des autres cônes obliques, c'est-à-dire dans le plan interne de la zone plexiforme.

d) *Les cônes jumeaux* se colorent parfois avec une grande netteté. On observe qu'ils sont en contact, mais indépendants, ainsi que l'ont fait remarquer plusieurs histologistes. Quant aux grains associés, ils sont d'une

dimension inégale, et on constate que le plus volumineux présente une fossette dans laquelle l'autre se trouve en partie logé. Les deux fibres descendantes n'ont pas la même longueur, particularité que nous avons déjà rencontrée chez les reptiles. L'une, qui provient d'ordinaire du grain le plus volumineux, descend jusqu'au plan le plus inférieur de la zone plexiforme externe et y forme un renflement volumineux, tandis que l'autre reste dans le plan moyen ou même dans le plan supérieur de cette zone. Les renflements basilaires de ces cônes émettent des filaments délicats, s'arrangeant sur les plexus correspondants de la couche plexiforme, FIG. 6, *d*, et FIG. 8, *f*, PL. IV.

Comme nous l'avons indiqué plus haut, les cônes obliques constituent une disposition générale chez les batraciens, les reptiles et les oiseaux. Il en est de même des cônes jumeaux.

Les cônes obliques représentent-ils des cellules visuelles, physiologiquement différentes des cônes droits, ou plutôt une disposition topographique ayant pour objet la multiplication des surfaces de contact avec les cellules bipolaires, sans perte de l'individualité des courants qu'ils amènent?

Il est impossible de répondre à ces questions, si ce n'est par des conjectures. Toutefois il y a un fait qui semble militer en faveur de la spécificité fonctionnelle des cônes obliques. On observe que, dans la rétine de la grenouille, les grains obliques se continuent presque tous avec certains bâtonnets spéciaux, de couleur verte (bâtonnets en massue de SCHWALBE), tout à fait différents des cônes et des bâtonnets ordinaires, dont la couleur est rouge. En supposant aux grains obliques des reptiles et des oiseaux, une spécificité dynamique semblable, on pourrait admettre que, chez ces animaux, les dits cônes obliques se continuent avec des segments visuels (cônes proprement dits), portant des boules d'une couleur spéciale ou ayant quelque particularité structurale encore ignorée.

La même obscurité entoure le problème, non moins intéressant, de la signification physiologique des cônes jumeaux. Tout ce qu'on peut affirmer à cet égard, c'est l'individualité fonctionnelle de chaque cône associé, comme le prouve le fait suivant. Chaque fibre descendante étale ses filaments basilaires sur des plexus distincts de la zone plexiforme, entrant en relation vraisemblablement avec des cellules bipolaires diverses. On pourrait même attribuer à chaque cône associé une sensibilité lumineuse un peu différente, car MM. SCHULTZE⁽¹⁾ et HOFFMANN⁽²⁾ ont signalé, il y a

(1) SCHULTZE : *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. III. 1867.

(2) HOFFMANN : *Zur Anatomie der Retina*; III. *Ueber den Bau der Retina bei den Vogel*; *Niederländisches Archiv f. Zoologie*, 1877, Bd. III, H. 3.

longtemps, dans le plus petit des deux cônes (cône accessoire), l'existence d'une boule colorée de nuance différente de celle du cône principal.

Nous n'avons guère trouvé dans la rétine des oiseaux des cellules bipolaires déplacées (*basales externes* de RANVIER, *cellules compensatrices* de KRAUSE). Nous croyons qu'elles font complètement défaut, car il est impossible d'en observer sur les coupes de la rétine colorées par les carmins ou les anilines. Du reste, c'est aussi l'avis de SCHIEFFERDECKER.

Nous mentionnerons, en terminant l'étude de la couche des corps des cellules visuelles, un fait que nous avons déjà signalé dans un autre travail et dont nous avons eu l'occasion de constater l'exactitude par de nouvelles recherches : les bâtonnets des oiseaux nocturnes (chevêche, hibou, etc.) présentent à peu près la forme et la disposition de ceux des mammifères, et ils se terminent, comme eux, dans la portion externe de la zone plexiforme, au moyen d'une nodosité dépourvue de filaments basilaires (1). Les sphères terminales sont reçues en bas par les panaches de certaines cellules bipolaires; tandis que les cônes, dont le pied manifeste la disposition générale, descendent plus bas que les bâtonnets et se mettent spécialement en contact avec d'autres bipolaires à panache aplati situé plus profondément.

Couche plexiforme externe.

Comme nous l'avons indiqué plus haut, la zone plexiforme externe, chez les gallinacés, se compose de trois étages ou plexus concentriques : l'*étage externe* est formé par les fibrilles basilaires des bâtonnets et par les panaches de certaines bipolaires; l'*étage moyen* ou intermédiaire est constitué par les expansions des cônes droits et les arborisations ascendantes d'une autre espèce de bipolaires; l'*étage interne* se compose des fibrilles émanées des cônes obliques et des panaches supérieurs naissant de certaines autres bipolaires. Mentionnons encore les expansions protoplasmiques ascendantes des cellules horizontales, qui semblent embrasser les trois étages de la zone plexiforme externe, ainsi que les arborisations finales des cylindre-axes appartenant à ces mêmes éléments; on pourra alors se faire une idée de l'extrême complexité de la zone plexiforme externe chez les oiseaux. Nous croyons cependant que ce plan de construction peut subir quelques modifications chez les diverses espèces d'oiseaux, surtout chez ceux de petite taille.

(1) Loc. cit., p. 358.

Couche des cellules horizontales.

Cellules en brosse, FIG. 6, *h*, PL. IV. Nous avons déjà signalé l'existence de ces cellules dans un premier travail sur la rétine des oiseaux. Leurs expansions protoplasmiques sont courtes et très abondantes; elles constituent, en montant à travers la zone plexiforme, une espèce de brosse serrée, dont les filaments atteignent la portion la plus haute de cette couche. Très souvent on peut observer que ces filaments s'arrangent en faisceaux ménageant deux ou trois loges dans lesquelles se placent les pieds des cônes droits, FIG. 6, *h*, et FIG. 8, *i*.

Le cylindre-axe de ces éléments s'étend horizontalement au-dessous de la zone plexiforme et à une distance variant de 30 à 40 centièmes de millimètres; il s'épanouit en une arborisation épaisse et aplatie, dont les rameaux offrent l'aspect d'épines divergentes, FIG. 5, *c*. Sur les vues de profil, FIG. 6, *j*, ces arborisations ressemblent à des plaques terminales, dont les contours se prolongent sous la forme d'épines un peu ascendantes. Bien que nous ne puissions encore l'assurer, nous croyons avoir observé que ces plaques arborisées s'étalent immédiatement en dessous des pieds des cônes droits.

Cellules étoilées horizontales, FIG. 8, *j*, FIG. 6, *f*. Outre les cellules précédemment décrites, on trouve quelques éléments aplatis, étoilés, à prolongements moins serrés et plus longs, se terminant librement dans la portion la plus élevée de la zone plexiforme externe. Le cylindre-axe, d'abord gros et descendant, devient ensuite horizontal, s'amincit successivement et parcourt une grande étendue en dessous de la zone mentionnée. Nous ne pouvons rien dire de la façon dont se terminent ces prolongements nerveux, nos observations étant encore insuffisantes. Dans la FIG. 7, *a*, PL. IV, nous avons représenté deux cellules étoilées vues de plan, telles qu'elles se montrent sur les coupes horizontales de la rétine de la poule. On y pourra remarquer que le cylindre-axe n'émet aucune collatérale.

Couche des cellules bipolaires.

Nous avons à peine à ajouter quelques détails à notre description de l'*Anatomischer Anzeiger* (1889), ainsi qu'à celle de DOGIEL (1888).

Les cellules bipolaires semblent pouvoir se classer en deux groupes : 1° les *bipolaires externes* placées en dessous de la couche plexiforme externe; et 2° les *bipolaires internes ou grêles* qui occupent tout le reste de la couche des bipolaires.

Le panache ascendant des bipolaires externes est très riche, étendu et dépourvu (probablement) de massue de LANDOLT; tandis que le panache correspondant des bipolaires minces ou internes naît de l'extrémité d'une tige ascendante, au lieu de provenir, comme dans les cellules précédentes, du corps cellulaire même, et se compose d'un nombre restreint de fibrilles horizontales arrangées sur l'un des trois étages de la zone plexiforme externe. Une de ces fibres se prolonge avec une massue de LANDOLT, FIG. 8, PL. IV, o, p.

Le prolongement inférieur des bipolaires minces émet souvent des arborisations collatérales au niveau des divers étages de la zone plexiforme interne, et il se termine par une ramification variqueuse, parfois décomposée en deux arborisations très voisines, FIG. 8, s, t. La plupart des prolongements descendants étalent leurs arborisations terminales dans l'intervalle qui sépare le quatrième du cinquième étage.

Quant à la terminaison du prolongement descendant des bipolaires grosses ou externes, FIG. 8, n, elle semble avoir lieu, de préférence, dans le cinquième étage; cependant le nombre de fois que nous avons réussi à imprégner cette arborisation terminale est si restreint que nous ne saurions nous prononcer définitivement sur ce fait.

Couche des cellules amacrines.

Les cellules de cette zone sont presque identiques à celles des reptiles. D'abord on distingue les cellules nerveuses mitrales, fort bien décrites par DOGIEL, et les cellules amacrines proprement dites. Nous allons ajouter quelques détails concernant ces dernières.

Les cellules amacrines des oiseaux forment sur la couche plexiforme interne cinq plexus principaux de ramifications superposées. Cependant, dans certaines régions de la rétine, on en trouve un plus grand nombre, six ou sept. On peut, par suite, classer ces éléments par le numéro d'ordre des étages où ils envoient leurs arborisations, sauf les amacrines non stratifiées ou diffuses, qui doivent figurer en un groupe différent.

Amacrines diffuses, FIG. 8, PL. IV, C, L. Ce sont de petits éléments piriformes, siégeant dans la région supérieure des cellules amacrines. Leur tige descendante, une fois parvenue dans la zone plexiforme, se décompose en un panache de branches descendantes, variqueuses et délicates qui se terminent par des extrémités arrondies. Souvent, pendant leur cours descendant, ces ramilles se ramifient et donnent naissance à des appendices courts,

très variqueux et flexueux, qui, dans certains éléments, FIG. 8, *L*, partent de préférence au niveau des étages de la zone plexiforme. Cette particularité donne à quelques corpuscules de cette espèce un aspect polystratifié.

Lorsque nous observâmes pour la première fois ces éléments, notre attention fut surtout attirée par l'extrême ténuité et le nombre considérable de leurs filaments descendants, qui sont tout à fait analogues aux appendices des cellules en araignée. C'est pourquoi nous leur avons donné la désignation de *spongioblastes névrogliformes*, soupçonnant qu'ils étaient une variété de cellules de névroglie. Mais, ayant depuis observé ces corpuscules dans toute la série des vertébrés, et les ayant étudiés d'une façon très minutieuse, nous n'hésitons pas à les considérer comme formant une variété de cellules amacrines, différant des autres par l'absence d'arborisation stratifiée, ou par l'incomplète stratification de leurs branches descendantes.

a) *Amacrines du premier étage*. Nous en avons trouvé deux espèces : 1° de petites cellules semi-lunaires dont le contour émet des expansions grêles, droites, horizontales et d'une grande longueur, FIG. 8, *A*, *B*; 2° des cellules plus volumineuses, également semi-lunaires, dont les branches divergentes possèdent une épaisseur plus considérable que les précédentes, FIG. 8, *C*. Les ramilles de ces deux espèces de cellules s'étendent en rayonnant sur la face extérieure de la zone plexiforme interne, et y forment un plexus d'une richesse extraordinaire. Quelques-uns des filaments constitutifs de ce treillis compliqué peuvent être suivis sur une longueur de près d'un millimètre; on constate qu'ils conservent pendant un si long trajet leur individualité et un diamètre à peu près constant.

b) *Cellules amacrines du deuxième étage*. Nous n'avons rencontré que deux types de ces cellules, déjà décrites chez les reptiles : 1° *des cellules petites*, à tige descendante mince, fournissant dans le deuxième étage, une petite arborisation serrée, à fibres courtes et variqueuses, FIG. 8, *D*; 2° *des cellules piriformes* plus volumineuses, pourvues d'une tige descendante qui, sur l'étage mentionné, se décompose en une magnifique arborisation aplatie, étoilée, dont les filaments fins et droits sont d'une grande longueur, FIG. 8, *E*.

c) *Cellules amacrines du troisième étage*. Ce sont des cellules à peu près semblables à celles des reptiles. On en trouve deux espèces : des corpuscules géants piriformes, dont la tige inférieure très robuste constitue une arborisation aplatie, à branches épaisses, âpres et peu nombreuses,

FIG. 8, *M*; des corpuscules de taille moyenne, monopolaires ou multipolaires, dont la ramification terminale possède des branches flexueuses, variqueuses et de longueur restreinte, FIG. 8, *K*.

Il est très probable aussi qu'il existe dans le troisième étage des amacrines à ramification filamenteuse et rayonnante, car ces éléments se trouvent chez les reptiles, les batraciens et les mammifères.

d) *Amacrines du quatrième étage*. On y observe les deux espèces tant de fois citées : 1° des cellules piriformes à arborisation lâche, flexueuse et peu étendue, FIG. 8, *J*; 2° des cellules à tige fine et droite, se résolvant en une magnifique étoile de branches rectilignes, délicates et très longues, FIG. 8, *N*.

e) *Amacrines du cinquième étage*. On trouve parmi elles les deux mêmes types que dans l'étage antérieur : le type à arborisation étoilée, FIG. 8, *i*; et le type à arborisation courte et flexueuse.

Couche des cellules ganglionnaires.

Cellules monostratifiées. Voici les types que nous avons aperçus le plus souvent dans la rétine de la poule.

1° Des cellules piriformes, géantes, produisant au niveau du premier étage une arborisation aplatie, très flexueuse, FIG. 1, PL. V, *A*.

2° Des cellules piriformes, de dimensions moyennes, constituant une arborisation variqueuse sur le deuxième étage, FIG. 1, PL. V, *B*.

3° Des cellules multipolaires, de taille moyenne, formant une arborisation fine dans le deuxième étage, FIG. 1, *D*, PL. V.

4° Des cellules, petites et piriformes, dont l'arborisation granuleuse, extrêmement serrée s'étale sur le quatrième étage, FIG. 1, *C*. Ces cellules, les plus petites parmi les éléments ganglionnaires, correspondent aux éléments monostratifiés du quatrième étage chez les poissons, les reptiles, les batraciens et les mammifères.

Cellules polystratifiées. Les corpuscules que nous avons trouvés le plus souvent sont les suivants :

1° Des cellules multipolaires, qui fournissent des plexus horizontaux à trois étages : le deuxième, le troisième et le quatrième, FIG. 1, PL. V, *G*. Nous ne décrirons pas en détail ces éléments, car ils sont entièrement semblables à ceux des mêmes étages chez les reptiles; le lecteur voudra bien comparer la PL. V, FIG. 1, *G*, avec la PL. III, FIG. 6, *C* et *H*.

2° Des cellules multipolaires de dimensions moindres. Elles produisent deux plexus horizontaux : l'un à branches épaisses pour la portion externe du cinquième étage, l'autre à rameaux fins pour le troisième, FIG. 1, PL. V, E. On trouve chez les reptiles des corpuscules quelque peu semblables aux précédents, quoique à ramilles plus délicates, FIG. 6, E, PL. III.

3° Des cellules, petites et multipolaires, constituant trois plexus : un pour le cinquième étage, un autre pour le quatrième, et, enfin, un pour le deuxième, FIG. 1, PL. V.

Outre les cellules ganglionnaires mentionnées ci-dessus, il est probable qu'il en existe d'autres que l'on arriverait peut-être à déceler en multipliant suffisamment les essais d'imprégnation. Chez les passereaux (moineau, verdier, pinson, linotte, etc.), outre les cinq plexus principaux de la zone plexiforme interne, on en trouve deux surnuméraires : l'un en dessous du quatrième et l'autre entre le troisième et le deuxième. Chez les gallinacés, nous n'avons pas encore réussi à imprégner ces plexus accessoires.

Couche des fibres du nerf optique.

Nous avons constaté dans cette couche l'exactitude de nos observations antérieures, c'est-à-dire l'existence de certaines fibres épaisses qui, venant du nerf optique, traversent la couche plexiforme interne et montent jusqu'au niveau des cellules amacrines, où elles se terminent par des branches épaisses, fort variqueuses et tout à fait libres, FIG. 1, PL. V, a, b, d. Comme les appendices terminaux ne sortent guère des limites de la couche des cellules amacrines (spongioblastes), il semble très probable que ces fibres centrifuges — dont l'existence a été aussi soupçonnée par MONAKOW (1), en se basant sur des expériences d'anatomie pathologique — servent à transmettre quelque action amenée des centres optiques aux cellules amacrines.

Cellules épithéliales.

Dans la FIG. 4, PL. VI, nous avons reproduit deux éléments épithéliaux de la rétine de la poule ; on y observe qu'ils sont très semblables à ceux des reptiles et n'en diffèrent que par la ténuité plus notable et le nombre plus considérable des filaments du panache descendant. De plus, ces filaments, au niveau de la zone plexiforme interne, sont presque lisses ; ils ne possèdent que de très petites excroissances ou épines, s'incurvent et deviennent plus

(1) MONAKOW : *Experimentelle und pathologisch-anatomische Untersuchungen über die optischen Centren und Bahnen*; Arch. f. Psych., XX, 3, 1889.

épais dans la zone des cellules ganglionnaires. Sauf les cellules amacrines qui sont très incomplètement protégées, les autres éléments des couches des grains sont entourés par les cellules épithéliales qui forment des loges autour d'eux.

V.

Rétine des mammifères.

La rétine des mammifères se rattache intimement à celle des vertébrés inférieurs. Même les modifications qu'on pouvait considérer, après un examen peu approfondi, comme particulières à l'homme et aux mammifères, telles que la ténuité et le nombre extraordinaire des bâtonnets, la terminaison inférieure de ceux-ci par une sphérule sans filaments basilaires, l'étendue relativement considérable de la couche des grains externes, etc., tous ces caractères se retrouvent à peu près avec les mêmes détails chez les oiseaux nocturnes et les téléostéens.

Nous ne passerons pas ici en revue les nombreux travaux dont la rétine des mammifères a été l'objet; nous citerons seulement les plus récents, tels que ceux de SCHIEFFERDECKER(1), BORYSIEKIEWICZ(2), KUHN(3), LENOX(4), TARTUFERI(5) et DOGIEL(6), sans oublier les deux ouvrages classiques d'ensemble de SCHWALBE(7) et de RANVIER(8). Nous avons nous même publié une communication préliminaire sur le même sujet(9), indépendamment du résumé que l'on trouve dans notre *Manual de Histologia normal* (1889). Nous devons aussi mentionner deux notes préliminaires sur la rétine des mammifères, l'une de E. BAQUIS(10), l'autre de W. KRAUSE(11).

Les importantes recherches de TARTUFERI et de DOGIEL concernant la morphologie des éléments rétiniens des mammifères n'ont été encore

(1) SCHIEFFERDECKER : Loc. cit.

(2) BORYSIEKIEWICZ : Loc. cit.

(3) KUHN : *Histologische Studien an der menschlichen Netzhaut*; Jenaische Zeitschrift, Bd XXIV, H. 1, 1889.

(4) LENOX : Graefe's Archiv f. Ophthalmol., XXXII, H. 1.

(5) TARTUFERI : Loc. cit.

(6) DOGIEL : *Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen*; Archiv f. mikr. Anat., Bd. 38, 1891.

(7) SCHWALBE : *Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane*; Erlangen, 1887.

(8) RANVIER : *Traité technique d'histologie*; 1875 à 1882.

(9) RAMON Y CAJAL : *Notas preventivas sobre la retina y gran simpatico de los mamíferos*; Gaz. sanitaria, 10 Diciembre, 1891.

(10) E. BAQUIS : *Sulla retina della faina*; Anat. Anz., n. 13 et 14, 1890.

(11) W. KRAUSE : *Die Retina*; Intern. Monatsch. f. Anat. u. Physiol., Bd. VIII, H. 9 u. 10, 1891.

confirmées qu'en très petite partie par le court aperçu sur la rétine de la martre d'ELIA BAQUIS. Il est, par conséquent, nécessaire de soumettre les assertions de ces savants à un travail de contrôle, en combinant les deux méthodes de recherches employées par eux, de façon à compléter et corriger réciproquement les résultats obtenus par le bleu de méthylène et par le chromate d'argent.

Telle est la tâche que nous nous sommes imposée en étudiant successivement la rétine du chien, du chat, du cochon, de la souris, du mouton, du cheval et du bœuf. Remarquons d'abord que, chez tous ces animaux, la rétine présente une structure à peu près identique; aussi notre description se rapportera-t-elle indistinctement à tous ces animaux. Les différences observées portent seulement sur l'épaisseur relative des zones rétiniennes et sur le volume quelque peu différent des éléments; la structure de chaque couche et la morphologie de chaque cellule sont absolument constantes.

Couche des cellules visuelles.

Nos recherches ne font que confirmer les descriptions classiques. Ainsi que l'a noté TARTUFERI, on observe que le chromate d'argent a une action colorante plus énergique sur le segment interne des bâtonnets et des cônes.

Couche des corps des cellules visuelles.

Nous n'avons presque rien à ajouter aux descriptions des auteurs, notamment à celle de TARTUFERI, basée sur les révélations de la méthode de GOLGI. On voit dans nos préparations que la fibre du cône est épaisse, presque rectiligne, qu'elle porte le noyau en dessous de la membrane limitante externe, et se termine inférieurement par un cône garni de filaments rayonnants, FIG. 2, PL. V, *a*.

Les fibres des bâtonnets sont très fines, flexueuses et variqueuses; leur noyau, comme on le sait, siège à des hauteurs diverses entre la zone limitante et la couche plexiforme externe; il est ovale ou polyédrique, et la couche de protoplasme qui l'entoure possède une minceur extraordinaire.

La fibre du bâtonnet se termine, au niveau de la portion la plus externe de la zone plexiforme, par une éminence tantôt sphérique, tantôt ovalaire et complètement libre. C'est un fait commun à tous les animaux chez lesquels on observe des bâtonnets très fins et, en même temps, une couche fort épaisse de grains externes, FIG. 2, PL. V, *b*.

La terminaison libre du grain ou pied inférieur des fibres des bâtonnets est souvent très nette sur les coupes colorées par les carmins ou l'hématoxyline. M. SCHULTZE lui-même, dans ses travaux sur la rétine,

figure ces grains comme des boules indépendantes (1). Malheureusement, les préjugés concernant la continuation des cellules visuelles avec des fibres qui proviennent du nerf optique et s'étalent sur la zone plexiforme externe empêchèrent cet illustre anatomiste d'admettre ce qu'il avait su observer et dessiner. C'est là un éloquent exemple de l'influence fâcheuse que le parti pris exerce, même sur les observateurs les plus sagaces et les plus calmes.

Cette influence s'est également fait sentir sur des histologistes aussi distingués que MM. TARTUFERI et E. BAQUIS, dont les méthodes d'analyse leur permettaient cependant de trancher définitivement la question. On voit dans la planche annexée au travail de M. TARTUFERI des bâtonnets terminés inférieurement par des sphères libres; mais l'on en trouve aussi plusieurs autres reliés, au moyen de fibres très délicates, au plexus sous-jacent de la zone plexiforme. Et cependant, dans le texte, ce savant fait abstraction des images si nettes offertes à son observation et affirme que « essa (la fibre « du bâtonnet) termina in corrispondenza della superficie esterna dello » strato reticolare externe e nel punto ove si connette con una fibrilla della » rete sottoepiteliale presenta spesso una varicosita. » On voit par ce passage que TARTUFERI considère la sphère terminale tout simplement comme une varicosité placée sur le trajet d'une fibrille anastomosée avec le réseau de la zone réticulaire externe; c'est, en tout cas, ce qui résulte de l'examen de la planche citée.

Dans notre premier travail sur la rétine (2), nous avons déjà montré que cette hypothèse manque de fondement. En parlant des fibres des bâtonnets chez les oiseaux nocturnes, nous disions : « chez les oiseaux » nocturnes, les bâtonnets offrent une grande minceur et une terminaison » inférieure libre sous la forme d'une nodosité ronde et très petite, de » même que les bâtonnets des mammifères. » Dans notre récent mémoire sur la rétine des mammifères, nous avons défendu aussi catégoriquement cette doctrine, dont l'importance pour la théorie générale des connexions des éléments nerveux n'échappera à personne. Aujourd'hui, après avoir examiné près de deux cents préparations très réussies de la rétine du chien, du cochon, du bœuf, etc., nous nous sommes de plus en plus confirmé dans notre première opinion.

(1) M. SCHULTZE: Arch. f. mikros. Anat., 1865, Bd. 2, et Handbuch von STRICKER, p. 992. — Voir la figure classique des cônes et bâtonnets dessinée par ce savant, et que plusieurs auteurs ont reproduite (SCHWALBE, TODLT, FREY, etc.). D'ailleurs, la discontinuité des cellules visuelles, au niveau de la couche plexiforme externe, a été déjà défendue par HANNOVER. Voir: *La rétine de l'homme et des vertébrés*; Paris, 1876, p. 164 et suivantes.

(2) Anatomischer Anzeiger, n° 4, 1889.

DOGIEL, dans sa brochure sur la rétine de l'homme (1), semble avoir une opinion favorable à l'hypothèse de l'indépendance des cellules visuelles; car il dit : „Obgleich ich eine grosse Zahl von Präparaten mit sehr vollständiger Färbung der nervösen Elemente der Retina sorgfältig durchmusterte, gelang es mir dennoch keinmal den directen Zusammenhang zwischen den Füßen der Neuroepithelzellen und den Ausläufern der Zellelemente des *Gangl. retinae* zu bemerken.“ Dans les planches de son ouvrage, cet histologiste représente aussi tout à fait libres les sphérules des bâtonnets. Mais, malheureusement, dans un travail tout récent (2), il semble être moins affirmatif, car il dit avoir vu sortir de ces renflements une ou deux fibres très délicates, qui s'engagent dans la zone plexiforme sous-jacente.

Connexions des bâtonnets et des cônes. La couche plexiforme externe est divisée chez les mammifères en deux étages bien distincts : l'*externe* ou celui des boutons optiques, l'*interne* ou celui des fibres horizontales.

a) *Étage externe.* C'est une zone mal limitée dont l'aspect granuleux a déjà frappé les histologistes. Elle est formée par la réunion de deux espèces de fibres : les filaments et les sphérules terminales des bâtonnets d'une part, les expansions fines et ascendantes du panache de certaines cellules bipolaires (bipolaires en relation avec les bâtonnets ou destinées aux bâtonnets) d'autre part. La connexion s'établit par contact entre ces deux espèces d'éléments, de telle façon que les sphérules mentionnées sont reçues dans les angles ou échancrures arrondies du panache des bipolaires, FIG. 2, PL. V, c.

Quelquefois, on voit des boutons terminaux des bâtonnets descendre jusqu'au deuxième étage de la zone plexiforme, et s'y mettre en connexion avec les grosses branches du panache des bipolaires *destinées aux bâtonnets* et, peut-être aussi, avec les prolongements des cellules horizontales; mais cette disposition est très rare et difficile à observer.

b) *Étage interne.* Il se compose de deux plans principaux : le plan supérieur résultant de la réunion, à peu près à la même hauteur, des pieds ou des renflements basilaires des cônes, et de l'entrecroisement, en un plexus horizontal et mince, de leurs filaments rayonnants; le plan inférieur qui se

(1) DOGIEL : *Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen*; Arch. f. mikros. Anatomie, Bd. XXXVIII, p. 320, 1891.

(2) DOGIEL : *Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen*, 2. Mittheilung; Arch. f. mik. Anatomie, XL. Bd, 1. Heft, Juli 1892.

compose d'un plexus horizontal à branches plus fines, dont la plupart proviennent des panaches aplatis de certaines bipolaires que nous avons appelées, pour les distinguer des autres espèces de même nom, *bipolaires destinées aux cônes*. Cette connexion s'effectue également par contact, car les filaments basilaires des cônes, comme les dernières expansions des bipolaires, se terminent toujours librement.

La rangée formée dans le deuxième étage de la zone plexiforme par les renflements terminaux des cônes est, de distance en distance, interrompue pour le passage des panaches ascendants des bipolaires destinées aux bâtonnets. On observe aussi plusieurs fibres terminales ascendantes qui se mêlent dans les deux étages mentionnés; elles proviennent soit des prolongements protoplasmiques des cellules horizontales sous-jacentes, soit des arborisations finales de certains cylindre-axes.

Cellules horizontales externes (basales externes). Dans la rétine du bœuf, nous avons parfois trouvé certains éléments de figure ovoïde et de taille restreinte, dont la partie inférieure émettait des branches horizontales qui s'étaient et se divisaient sur l'étage externe de la zone plexiforme. N'ayant pu constater l'existence d'un filament descendant, peut-être par suite d'une imprégnation incomplète, nous ignorons si ces cellules correspondent aux bipolaires déplacées trouvées chez les mammifères par DOGIEL, (*sub-épithéliales* de cet auteur), ou si elles ne constituent pas plutôt une variété spéciale de cellules horizontales ou subréticulaires. Il est à noter que certains de ces éléments offrent souvent, sur le trajet horizontal de leurs expansions, des épines ascendantes, qui sont terminées par une nodosité et pénètrent entre les boutons terminaux des bâtonnets.

Couche des cellules horizontales.

Les cellules horizontales (*cellules basales, cellules étoilées* ou *subréticulaires* d'autres auteurs) des mammifères ont été observées, il y a longtemps, chez le veau par MERKEL (1) et KÖLLIKER (2), chez le cheval, où il paraît qu'elles atteignent un grand développement, par GOLGI, MANFREDI (3) et

(1) MERKEL : *Ueber die menschliche Retina*; Arch. f. Ophthalmol., Bd. 22.

(2) KÖLLIKER : *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*; V. Auflage, 1867.

(3) GOLGI et MANFREDI : *Anotazioni istologiche sulla retina del cavallo*; Accad. di med. di Torino, Agosto 2, 1872.

RIVOLTA (1), chez l'homme par SCHWALBE (2) et DOGIEL (3), chez le chat par RANVIER (4), chez un grand nombre de vertébrés par W. KRAUSE (5) et SCHIEFFERDECKER (6).

L'avis de ces auteurs sur la nature des cellules horizontales est fort différent. Cependant on tend généralement à les considérer comme une variété de corpuscules de soutènement à forme étoilée, et dont les expansions s'anastomoseraient en un réseau concentrique et continu. Toutefois, il y a des auteurs, RIVOLTA, par exemple, qui préfèrent les considérer comme des cellules ganglionnaires.

On n'est pas non plus d'accord, en ce qui concerne les espèces de ces éléments. D'après SCHIEFFERDECKER, il y aurait dans la rétine des mammifères deux variétés de cellules horizontales, les *concentriques intermédiaires* (nos horizontales externes), et les *concentriques internes* (probablement nos horizontales internes). Les *cellules concentriques externes* (nos bipolaires déplacées) n'existeraient pas chez les mammifères.

TARTUFERI a également signalé deux espèces de cellules horizontales : 1° les *cellules stellaires ou de grandeur moyenne*, lesquelles siègent transversalement dans la partie la plus externe de la couche des grains internes; 2° les *grosses cellules superficielles*, placées en dessous des précédentes. Elles sont caractérisées par l'épaisseur notable de leurs branches protoplasmiques horizontales, dont quelques-unes, à direction descendante, se perdent dans la zone plexiforme interne, mais surtout par la présence d'une branche à marche horizontale, ayant les propriétés d'un cylindre-axe.

Ces deux espèces d'éléments signalés par TARTUFERI représentent pour DOGIEL une seule classe de corpuscules (*cellules étoilées grosses et petites*); les différences portent exclusivement sur le volume, mais non sur les propriétés, qui restent les mêmes tant dans les cellules étoilées volumineuses que dans celles à taille restreinte. En effet, d'après DOGIEL, ces deux espèces cellulaires sont munies d'expansions protoplasmiques descendantes se ramifiant dans la zone plexiforme interne; toutes deux possèdent un cylindre-axe d'abord horizontal, puis vertical, qui devient ensuite une fibre

(1) RIVOLTA : *Delle cellule multipolari che formano lo strato intergranuloso o intermedio nella retina del cavallo*; Giorn. di Anat., Fisiol. e Patologia degli animali, 1871, Anno III.

(2) SCHWALBE : *Handbuch der gesamten Augenheilkunde von Graefe und Saemisch*; Bd. I, 1874.

(3) DOGIEL : *Ueber die Retina des Menschen*; Intern. Monatschr. f. Anat. u. Hist., Bd. I, H. 2, 3, 1884.

(4) RANVIER : Loc. cit., sixième fascicule, 1882.

(5) W. KRAUSE : *Allgemeine und mikroskopische Anatomie*; Hannover, 1876.

(6) SCHIEFFERDECKER : Loc. cit., p. 362 et suivantes.

du nerf optique; les deux, enfin, se caractérisent par la circonstance que les expansions horizontales pour la zone plexiforme externe se terminent au moyen de panaches à branches courtes, variqueuses et d'aspect granuleux.

Après avoir étudié très attentivement les cellules horizontales des mammifères soit avec la méthode de DOGIEL, soit avec celle de GOLGI, nous sommes arrivés à la conviction que le savant russe n'a trouvé et décrit dans la rétine humaine qu'une seule espèce de cellules étoilées ou horizontales, correspondant très probablement à celle désignée par TARTUFERI sous le nom de *grosse cellule superficiale*. La petite variété de cellules horizontales (*cellule superficiale di grandezza media o cellule stellate* d'après TARTUFERI) fait défaut dans le texte et les dessins de DOGIEL; omission d'autant plus étonnante que ces éléments se colorent très facilement par le bleu de méthylène et se présentent toujours dépourvus d'expansions protoplasmiques descendantes, et avec une forme très caractéristique, FIG. 9, PL. VII.

En réalité, dans la rétine de tous les mammifères (chien, chat, lapin, cochon, mouton, bœuf, etc.), on distingue très nettement deux espèces de cellules horizontales : 1° des *cellules horizontales externes*, très aplaties, formant corps avec la même zone plexiforme externe; 2° des *cellules horizontales internes* très volumineuses, fort saillantes en dedans. Ces dernières comportent une subdivision en cellules avec des expansions protoplasmiques descendantes, et en cellules qui en sont dépourvues.

Cellules horizontales externes (cellule superficiale di grandezza media de TARTUFERI). Il s'agit d'éléments étoilés, très aplaties et siégeant, ainsi que l'a remarqué TARTUFERI, dans la région la plus externe de la zone des grains internes, presque dans le sein même de la couche plexiforme, FIG. 3, A, PL. V; FIG. 7 et 10, PL. VII. On peut noter, eu égard au volume, deux espèces de cellules, bien que les formes intermédiaires n'y manquent pas : des corpuscules à corps petit, oscillant entre 12 et 20 μ , et à peine saillant vers la zone des bipolaires; et des corpuscules à corps très volumineux, atteignant parfois 40 μ et constituant en dedans une éminence conique ou semi-lunaire très saillante.

Lorsqu'on observe ces cellules, grandes ou petites, sur les coupes horizontales de la rétine, on y constate qu'elles émettent un nombre extraordinaire d'expansions protoplasmiques horizontales, divergentes, variqueuses et ramifiées à plusieurs reprises. Les dernières ramilles ont une grande ténuité, deviennent presque rectilignes et, après un cours souvent très long,

se terminent librement sans émettre ces panaches à ramuscules digitiformes qui sont le propre des prolongements des corpuscules horizontaux internes. Un fait qui caractérise souvent les cellules horizontales externes, c'est la dilatation triangulaire des tiges principales, au niveau des dichotomies.

Le chromate d'argent colore les prolongements protoplasmiques en café plus ou moins pâle, qui paraît dépendre de l'aplatissement vertical que semblent avoir subi toutes ces expansions. Le bleu de méthylène les colore aussi plus faiblement.

Quand on réussit à colorer tous les éléments dans une certaine étendue de la couche plexiforme, on aperçoit qu'ils sont très nombreux, et que leurs branches divergentes, en s'entrecroisant très étroitement et dans toutes les directions, forment un plexus aplati extrêmement riche et serré, FIG. 9, PL. VII. De distance en distance, ce treillis montre des vides plus ou moins arrondis, correspondant aux points de passage des panaches des bipolaires destinés aux bâtonnets et aux bases des pieds des cônes.

Sur les coupes perpendiculaires de la rétine, il est très difficile de se rendre compte de la forme des ramifications protoplasmiques des cellules horizontales externes; en revanche, on peut constater que du côté supérieur des expansions divergentes, émergent souvent des épines ascendantes qui remontent jusqu'à l'étage des sphérules ou des boutons optiques.

Le cylindre-axe est très difficile à trouver, par suite du nombre et de la délicatesse extraordinaire des expansions protoplasmiques secondaires et tertiaires. Cela explique pourquoi TARTUFERI n'est pas arrivé à le démontrer. Nous l'avons cherché nous-même quelque temps en vain. Cependant, en examinant attentivement des coupes horizontales portant des cellules bien colorées, on aperçoit qu'il existe un prolongement fin, horizontal, provenant d'ordinaire du trajet d'une branche protoplasmique épaisse. C'est là l'expansion nerveuse que nous avons trouvée chez les oiseaux. Après un trajet horizontal et souvent flexueux, ce cylindre-axe finit en se résolvant en quelques branches fines, variqueuses et terminées librement, au niveau de la couche ou étage superficiel de la zone plexiforme. Sur son chemin, il émet des collatérales, à angle droit, qui se ramifient et se terminent librement dans l'épaisseur de cette zone. Ces collatérales, ainsi que les ramifications terminales, ne se colorent pas par le bleu de méthylène; du moins nous ne les avons guère imprégnées avec la netteté nécessaire pour en faire l'étude, FIG. 7, PL. VII.

Cellules horizontales internes (Grosse cellule superficiali de TARTUFERI, grosse und kleine sternförmige Zellen de DOGIEL). Ces éléments se divisent en deux variétés : 1° des cellules horizontales pourvues d'expansions protoplasmiques descendantes; 2° des cellules horizontales dépourvues de ces prolongements.

a) Les *corpuscules horizontaux internes pourvus d'appendices descendants* ont été bien décrits par TARTUFERI, BAQUIS, et surtout par DOGIEL. Ce sont des cellules de grande taille, de forme conique ou pyramidale, dont la base tournée en haut fournit un certain nombre d'expansions horizontales épaisses qui ont la particularité, déjà remarquée par TARTUFERI, de s'amincir progressivement et très rapidement, indépendamment des divisions qu'elles produisent, FIG. 13 et FIG. 12, PL. VI. Ces branches protoplasmiques sont d'ordinaire beaucoup plus courtes que celles des cellules horizontales externes, et elles se caractérisent particulièrement par le fait que, après quelques dichotomies, elles se résolvent en un panache de rameaux courts, variqueux, digitiformes, se terminant au moyen d'un renflement. Des appendices analogues se montrent aussi tout le long des branches principales, FIG. 13 et 14, PL. VI, a, et FIG. 6, PL. VII, c.

L'expansion protoplasmique descendante, souvent unique et très épaisse, part du sommet inférieur du corps protoplasmique, gagne la moitié externe de la zone plexiforme interne, et se divise, très fréquemment, en deux branches à direction opposée et marchant plus ou moins horizontalement. Ces branches, qui siègent souvent au niveau du deuxième étage de la zone mentionnée, se subdivisent parfois, en y constituant un plexus horizontal très riche, tandis que d'autres fois elles se terminent sans se diviser, en devenant de plus en plus minces et lisses, FIG. 12, a et FIG. 14, PL. VI. Parfois, au lieu d'une branche protoplasmique descendante, on en observe deux, FIG. 6. a, b, PL. VII, qui se séparent à angle aigu, pour se terminer de même que les branches de bifurcation de la tige unique.

Le cylindre-axe est fort épais; il commence par un renflement conique, en parcourant horizontalement et à quelque distance de la zone plexiforme externe une énorme étendue; nous l'avons parfois poursuivi dans un espace supérieur à 0,8 millimètres, sans parvenir à en découvrir la terminaison. Il manque de collatérales et il ne change jamais de direction; aussi nous ne pouvons nous ranger à l'opinion de DOGIEL, qui dit avoir vu descendre ces cylindre-axes, pour devenir des fibres de la couche du nerf optique. Nous sommes plutôt porté à admettre que ces cylindre-axes se terminent dans

l'épaisseur de la même couche plexiforme externe, au moyen d'arborisations libres, d'énorme étendue, FIG. 5, A, PL. VII. Nous reviendrons sur ce point très important.

b) *Les corpuscules horizontaux internes dépourvus de prolongements descendants* n'ont été vus, à en juger par leurs descriptions, ni par TARTUFERI, ni par DOGIEL. Peut-être les ont-ils regardés comme des cellules à prolongements descendants imparfaitement colorés. C'est ainsi que nous les avons d'abord considérées, mais en essayant de nouvelles imprégnations soit par la méthode de GOLGI, soit par celle de DOGIEL, nous nous sommes convaincu que la plupart des cellules horizontales internes, tout en montrant les propriétés que nous venons d'exposer, manquent de prolongements verticaux; la face inférieure du corps apparaît très souvent arrondie, sans aucun signe d'expansion brisée ou incomplètement imprégnée, FIG. 12, PL. VI, b, et FIG. 5, PL. VII.

On pourrait distinguer deux variétés dans ce genre d'éléments : 1° des cellules fusiformes ou semi-lunaires, peu saillantes par leur face inférieure et pauvres en expansions protoplasmiques horizontales, FIG. 5, PL. VII, A, C; 2° des cellules parfois très volumineuses, très saillantes par en dessous et munies d'un très grand nombre de prolongements divergents, FIG. 13 et FIG. 12, b, PL. VI.

En ce qui concerne l'expansion nerveuse, elle est très volumineuse, partant souvent d'une tige protoplasmique et parcourant horizontalement et à quelque distance de la zone plexiforme externe un trajet fort long. Quelquefois cette expansion, une fois sortie de la cellule, trace un arc en descendant un peu pour devenir horizontale.

Fibres nerveuses se ramifiant dans la zone plexiforme externe. Lorsque cette couche apparaît bien imprégnée, on arrive à y distinguer, sur les coupes horizontales, trois espèces de fibres nerveuses terminales : 1° des fibres épaisses parallèles à la rétine, formant des arborisations aplaties de grande étendue; 2° des fibres horizontales plus minces, se résolvant en des ramifications moins riches; 3° des fibrilles arborisées dont la branche génératrice arrive de la zone plexiforme interne en suivant un cours ascendant.

a) *Fibres épaisses formant des arborisations étendues.* C'est le fait le plus important que nos dernières recherches avec la méthode de GOLGI nous ont permis de trouver dans la rétine des mammifères (chat, chien, bœuf, etc.).

Quand on examine des coupes parallèles à la rétine, surtout celle transformée en bloc épais par l'opération de l'enroulement, on aperçoit dans la partie la plus externe de la couche des grains internes, c'est-à-dire en dessous de la couche plexiforme, un grand nombre de cylindre-axes épais, horizontaux, se croisant dans toutes les directions. Ces fibres se dichotomisent quelquefois, et leurs branches deviennent de plus en plus externes, à mesure qu'elles se rapprochent de leur terminaison. Du moment où ces branches ou leurs ramifications atteignent la partie profonde de la zone plexiforme externe (deuxième étage), elles grossissent notablement, deviennent très variqueuses et se résolvent enfin en une arborisation aplatie, à branches tortueuses, moniliformes et divergentes, parcourant une étendue vraiment énorme de la zone mentionnée, FIG. 7, PL. VI. Du contour des branches secondaires et tertiaires partent des épines ascendantes qui pénètrent entre les sphérules des bâtonnets, c'est-à-dire dans l'étage externe de la couche plexiforme, et s'y terminent au moyen d'un renflement arrondi.

Quand l'imprégnation de la rétine est très complète, les coupes horizontales montrent la zone inférieure de la couche plexiforme littéralement occupée par une quantité extraordinaire de ces arborisations, qui se mélangent aux expansions protoplasmiques des cellules horizontales externes et constituent un treillis d'une complication étonnante.

Dans les coupes perpendiculaires, les branches primaires et secondaires des arborisations étant vues souvent en section optique, on ne peut les suivre facilement; mais, en revanche, on aperçoit très nettement les épines ascendantes destinées à l'étage des boutons optiques, FIG. 10, PL. VI. Les espaces étroits limités par les branches secondaires et tertiaires apparaissent de forme polygonale, et semblent occupés par les pieds des cônes, FIG. 8, a, PL. VI.

b) *Fibres formant des arborisations peu étendues.* Outre les fibres épaisses, constituant des arborisations d'énorme étendue, on en trouve d'autres plus minces, ayant la même situation et la même direction, et dont l'arborisation terminale est aussi plus restreinte, quoique montrant la même disposition que celle que nous venons d'exposer, FIG. 8, PL. VI.

Ces deux espèces d'arborisations aplaties se rencontrent chez tous les mammifères (bœuf, chien, chat, lapin, etc.); mais leur étendue nous a semblé être en proportion avec la grandeur de la rétine. Ainsi, chez le lapin jeune (âgé de 15 jours), elles se montraient assez restreintes et avec un aspect fortement variqueux; FIG. 9, PL. VI; tandis que chez le bœuf elles s'étaient sur une région remarquablement étendue, FIG. 7, PL. VI.

D'où viennent ces fibres arborisées? Nous croyons qu'elles ne sont autre chose que les cylindre-axes des grandes cellules horizontales internes (cellules dépourvues de prolongements descendants, et cellules munies de ces prolongements). Les fibres relativement minces représentent probablement les cylindre-axes des corpuscules horizontaux de petite taille; tandis que les fibres plus épaisses seraient la continuation des prolongements nerveux des cellules horizontales internes plus volumineuses.

Les raisons qui nous ont conduit à cette conclusion sont les suivantes.

1° Dans un cas, nous sommes arrivé à voir la continuité entre les dites fibres et le cylindre-axe d'une cellule horizontale interne, dépourvue de prolongements descendants, FIG. 5, B, PL. VII.

2° Jamais les fibres arborisées ne descendent en dessous de la couche des cellules horizontales; ce fait négatif a une certaine importance, car nous l'avons constaté dans des centaines de coupes, où les cylindre-axes se montraient très bien colorés. Nous ne pouvons donc nous ranger à l'avis de DOGIEL, qui soutient l'opinion que les cylindre-axes des cellules horizontales internes, après un cours horizontal, descendent verticalement pour devenir des fibres de la couche du nerf optique. D'ailleurs, le bleu de méthylène donne à ce point de vue des résultats identiques à ceux que fournit le chromate d'argent; il ne montre jamais un changement de plan des fibres arborisées, bien qu'il permette de les suivre sur une grande étendue. Disons, en passant, que le bleu de méthylène colore très souvent les branches principales de l'arborisation; mais il n'a pas le pouvoir de révéler les ramilles secondaires et tertiaires si caractéristiques.

3° L'épaisseur des cylindre-axes des cellules horizontales internes est à peu près égale à celle des grosses fibres arborisées; on peut en dire autant de la position et de la direction de ces deux classes de fibres.

Fibres fines venant de la couche plexiforme interne. Quelquefois on aperçoit, sur les préparations traitées par le procédé de la *double imprégnation*, certaines fibres délicates partant de la couche plexiforme interne et montant verticalement jusqu'à la zone plexiforme externe, où elles se résolvent en une ramification à branches très variqueuses et horizontales, FIG. 2, PL. V; *i*. Ces singulières fibres terminales se trouvent aussi chez les batraciens et les téléostéens. On peut constater dans certains cas que ces filaments prennent, au niveau de la couche plexiforme interne, un cours horizontal, circonstance qui empêche de les suivre entièrement et de déterminer leur origine.

Avant de quitter la zone des cellules horizontales, nous devons mentionner certains éléments signalés chez la fouine par ELIA BAQUIS (1) sous le nom de *cellule piramidali comunicanti*. Ce sont des cellules volumineuses, pyramidales, à base supérieure et à sommet inférieur qui atteint la zone plexiforme interne. De leur face supérieure, partent des expansions très nombreuses se rendant à la couche plexiforme externe, tandis que le sommet se prolonge en une grosse tige se résolvant en un panache de fibres terminales, qui se perdent au niveau du premier étage de la zone plexiforme interne. N'ayant pas trouvé ces singuliers éléments sur les nombreuses espèces de mammifères qui ont fait l'objet de nos recherches, nous croyons qu'il s'agit là d'une modification morphologique de quelqu'un des éléments décrits par TARTUFERI, par DOGIEL ou par nous. Il pourrait se faire que les dites cellules pyramidales fussent, tout simplement, des cellules horizontales internes, à prolongement descendant, *grosses cellules superficielles* de TARTUFERI, dont le cylindre-axe horizontal n'aurait pas été imprégné pour une raison quelconque; ces cellules se montreraient peut-être, chez la fouine, un peu modifiées dans leur forme et dans la disposition du panache descendant.

Couche des cellules bipolaires.

Cellules bipolaires en général. Sur ce point, nos recherches confirment complètement celles de TARTUFERI et de DOGIEL, surtout en ce qui concerne la morphologie générale de ces corpuscules.

Les bipolaires des mammifères ont un corps plus volumineux et plus irrégulier que celui des bipolaires des vertébrés inférieurs; elles possèdent aussi deux expansions : une ascendante et une descendante.

L'*expansion ascendante*, souvent multiple, est fort épaisse et constitue, au niveau de la zone plexiforme externe, une arborisation très abondante. L'*expansion descendante* descend presque en ligne droite, en traversant la couche des cellules amacrines, et se termine, au moyen d'une arborisation courte et fort variqueuse, dans les divers niveaux de la zone plexiforme interne.

Tant dans le panache supérieur que dans l'inférieur, les dernières ramilles se terminent toujours, comme chez les autres vertébrés, par des bouts plus ou moins renflés et tout à fait libres. Ce fait est si facile à constater, surtout dans le panache inférieur des bipolaires, que nous ne pouvons comprendre, si ce n'est par l'influence fâcheuse des préjugés d'école, comment deux observateurs aussi sagaces que TARTUFERI et DOGIEL ont pu décrire des réseaux anastomotiques entre les panaches provenant des corpuscules voisins.

(1) ELIA BAQUIS : *La retina della faina*; Anatomischer Anzeiger, n° 13 et 14, 1890.

Parmi les fibres de la ramification supérieure, DOGIEL en signala une qui avait toutes les propriétés de la massue de LANDOLT. Nous n'avons pas eu la bonne fortune d'en trouver de pareilles dans nos préparations, bien que dans ces derniers mois, nous ayons employé très assidûment le bleu de méthylène sur la rétine du chien, du mouton et du bœuf. Quant à la méthode de GOLGI, même appliquée avec la modification dite de la double ou de la triple imprégnation, elle n'arrive jamais à colorer une telle fibre, circonstance d'autant plus étrange que le chromate d'argent imprègne très constamment la massue de LANDOLT des batraciens, des reptiles et des oiseaux.

Variétés des cellules bipolaires. Lorsqu'on compare très attentivement les cellules bipolaires des mammifères, on aperçoit bientôt des différences qui portent principalement sur la hauteur et la forme du panache ascendant. Ces différences, unies à d'autres caractères d'ordre physiologique qui séparent très probablement les bipolaires, permettent de ranger ces éléments en trois espèces : 1° *des cellules bipolaires à panache vertical ou destiné aux bâtonnets*; 2° *des cellules bipolaires à panache aplati ou destiné aux cônes*; 3° *des cellules bipolaires géantes ou à panache externe très étendu*.

1° *Cellules bipolaires à panache ascendant.* Ce sont les seules bipolaires décrites par TARTUFERI à en juger par ses dessins, où l'on voit toujours les ramilles du panache supérieur marcher vers le haut en s'amincissant régulièrement. Du reste, cela se comprend aisément, attendu que ces cellules se colorent très facilement et très constamment par la méthode de GOLGI. Par contre, il semble que DOGIEL n'a réussi à colorer que les bipolaires destinées aux cônes, parce que toutes les cellules de ce genre qu'il dessine possèdent un panache supérieur, horizontal et très pauvre en fibres terminales. La désignation que ce savant applique aux expansions qui se rendent dans la couche plexiforme externe (*horizontale Fortsätze*) vient à l'appui de cette opinion. Du reste, le bleu de méthylène, tout comme le chromate d'argent, colore de préférence une des variétés de bipolaires : il montre presque exclusivement les cellules bipolaires à panache horizontal ou destiné aux cônes.

Les bipolaires à panache ascendant ou destiné aux bâtonnets, FIG. 2, PL. V, sont épaisses, ovoïdes ou semi-lunaires. Leurs branches ascendantes en nombre variable se divisent à angle aigu un peu arrondi, et les ramilles qui en résultent continuent à se diviser en se portant vers l'étage supérieur de la zone plexiforme externe, où elles se terminent librement à des hauteurs diverses au moyen d'une extrémité acuminée, surmontée parfois d'une

varicosité extrêmement délicate. Les angles tracés par les dichotomies des branches secondaires et tertiaires sont, d'ordinaire, arrondis, et les espaces restant entre les fibrilles ascendantes coïncident complètement en dimension et en forme avec ceux de la sphérule terminale de la fibre des bâtonnets.

Comme nous l'avons déjà signalé plus haut, ces espaces servent à loger ces sphérules, en établissant une articulation nerveuse, en vertu de laquelle une cellule bipolaire peut recueillir l'activité de plusieurs bâtonnets. Du reste, ce rapport s'observe directement dans certaines préparations, où le chromate d'argent s'est déposé d'une façon simultanée sur les deux facteurs de l'articulation nerveuse, FIG. 2, *c*, et FIG. 4, *a*, PL. V.

La fibre descendante est très longue, elle traverse toute l'épaisseur de la couche plexiforme interne; sur la face supérieure des cellules ganglionnaires, FIG. 2, *n*, elle se décompose en une arborisation courte, à branches grossières, moniliformes, terminées par une éminence arrondie ou ovalaire. Quelquefois, il nous a semblé que l'arborisation finale s'étale sur quelqu'un des étages de la zone plexiforme interne; parfois, enfin, on observe des arborisations tellement simples qu'elles consistent exclusivement en une bifurcation à branches courtes divergentes et à bouts renflés.

Les dimensions relatives du panache ascendant sont très variables. A ce point de vue, les bipolaires destinées aux bâtonnets peuvent se classer en géantes et en petites, bien qu'il existe des transitions entre ces deux variétés. Les plus volumineuses ont un panache supérieur si riche en ramilles ascendantes qu'il se met en rapport avec 15 ou 20 sphérules de bâtonnet; tandis que les plus petites, FIG. 2, *d*, PL. V, possèdent un nombre très restreint de filaments ascendants, et par conséquent ne touchent que 3 ou 4 sphérules.

Bipolaires à panache horizontal ou destiné aux cônes. Elles siègent dans toutes les rangées de la couche des bipolaires; cependant elles abondent surtout dans le voisinage des cellules amacrines. Le panache supérieur atteint l'étage profond de la zone plexiforme externe, s'y étalant horizontalement sur une étendue beaucoup plus considérable que celui des bipolaires se rendant aux bâtonnets, FIG. 2, *e*, FIG. 4, *b*, *d*, *c*, *e*, PL. V. Les dernières ramilles, fines et longues, ne montrent jamais d'épines ascendantes, et se terminent librement après s'être entrecroisées avec les branches des cellules bipolaires voisines. Le plexus ainsi formé, dont les ramilles s'étendent horizontalement en dessous des pieds des cônes, se met très probablement en rapport avec la base et les fibrilles terminales de ces derniers, attendu que les fibrilles des bipolaires, dont il est question, ne gagnent jamais l'étage

externe de la zone plexiforme externe où se terminent les sphérules des bâtonnets, et que d'autre part les dites sphérules ne descendent pas, si ce n'est très rarement, jusqu'au deuxième étage, c'est-à-dire dans la région des pieds des cônes.

On trouve donc chez les mammifères, de même que chez les téléostéens, deux voies distinctes pour chaque espèce d'ébranlement lumineux : celle qui est commandée par les cônes et celle qui est commandée par les bâtonnets. Cependant nous ne croyons pas que ces voies soient absolument isolées; nous admettons plutôt qu'un genre d'impressions lumineuses est prédominant dans chacune d'elles, à moins que l'on arrive à démontrer, ce qui est actuellement impossible, que les rares sphérules de bâtonnet, qui descendent jusqu'au deuxième étage de la zone plexiforme externe, ne touchent pas les panaches des bipolaires destinées aux cônes, mais seulement les branches primaires du panache des bipolaires destinées aux bâtonnets, qui sont placées profondément.

Le prolongement inférieur descend jusqu'à la zone plexiforme interne, en y constituant une arborisation aplatie fort variqueuse, souvent plus fine que celle des bipolaires à panache ascendant, FIG. 4. Ces ramifications terminales se disposent en cinq rangées ou plexus superposés, dont la position coïncide avec celle des étages de la couche susmentionnée. Les arborisations correspondant au cinquième étage peuvent toucher aussi la face supérieure du corps de certaines cellules ganglionnaires, bien que ce fait soit très rare. Parfois, outre l'arborisation terminale, on observe quelque ramille collatérale qui se ramifie dans un étage plus externe; néanmoins, cette disposition est exceptionnelle, contrairement à ce qui arrive chez les batraciens, les reptiles et les oiseaux, où elle constitue la règle générale.

Le fait que les panaches descendants des bipolaires siègent, chez les mammifères, dans divers plans de la zone plexiforme interne a été déjà signalé par DOGIEL dans la rétine de l'homme. Mais, pour que ce fait ait quelque signification, il faut le rapprocher d'un autre fait que nos recherches ont révélé dans les cinq classes de vertébrés, à savoir : que chacun des étages de la couche plexiforme interne est le point exclusif de ramification d'un corpuscule ganglionnaire monostratifié. Or, ces corpuscules pourraient bien recevoir les courants amenés par les bipolaires destinées aux cônes et les transmettre assez parfaitement individualisés jusqu'aux centres optiques. Un pareil rapport pourrait s'établir, en différents endroits des mêmes étages, entre les arborisations finales des bipolaires destinées aux bâtonnets et quelques autres cellules ganglionnaires monostratifiées. On comprend aisément que, si l'on admet l'hypothèse de TAR-

TUFERI et de DOGIEL sur l'existence de réseaux continus au niveau des divers étages de la zone plexiforme, la transmission individuelle des divers éléments formant l'image rétinienne (points, lignes, ou surfaces différemment colorées ou éclairées) reste gravement compromise et sans explication satisfaisante.

Cellules bipolaires géantes. Bien que ces éléments puissent rentrer dans la catégorie des bipolaires destinées aux cônes, nous préférons en faire la description à part. Il s'agit de cellules coniques ou pyramidales, volumineuses, placées immédiatement en dessous de la couche plexiforme externe, FIG. 2, *f*, et FIG. 4, *g*, PL. V. De leur face supérieure émanent de très nombreux prolongements divergents, se ramifiant à plusieurs reprises et s'étalant horizontalement sur une étendue considérable. Le plexus constitué par ces ramifications semble siéger dans le deuxième étage de la zone plexiforme. Ordinairement, comme on l'observe en *f*, FIG. 2, PL. V, l'arborisation est exclusivement horizontale et semble se mettre en rapport de préférence avec les pieds des cônes; mais, dans certains cas, FIG. 4, *f*, *g*, PL. V, on y aperçoit aussi des épines ascendantes qui paraissent s'engager dans le premier étage, l'étage des sphérules des bâtonnets.

Le prolongement descendant se comporte de même que celui des autres bipolaires, c'est-à-dire qu'il se décompose, au niveau de la zone plexiforme interne, en une ramification aplatie, fort variqueuse et tortueuse. Jusqu'ici, toutes ces arborisations nous ont paru se terminer dans le cinquième étage; cependant la cellule représentée en *f*, FIG. 4, PL. V, donnait une branche dans le troisième plexus.

Les cellules bipolaires géantes ne semblent pas avoir été imprégnées ni par TARTUFERI, ni par DOGIEL. Cependant, dans un des dessins de cet auteur nous trouvons une cellule qu'il considère, ainsi que cela résulte du texte, comme un élément étoilé (nos cellules horizontales internes), dont les propriétés se rapprochent notablement des bipolaires géantes, car elle a un panache descendant petit et variqueux.

. Couche des cellules amacrines.

TARTUFERI, dans son mémoire tant de fois cité, signale l'existence de quelques variétés de cellules amacrines ou de spongioblastes. 1° Des spongioblastes munis d'un prolongement court et relativement gros qui, en se divisant et en se subdivisant à plusieurs reprises, remplit de ses ramifications une grande partie de la zone plexiforme interne. Il est probable, surtout

d'après les dessins de TARTUFERI, que ces éléments appartiennent à ceux que, dans la rétine des oiseaux, nous avons appelés *spongioblastes névrogliformes* (nos amacrines diffuses). 2° Des spongioblastes munis d'une tige qui descend d'abord indivise et qui ensuite se partage en ramilles horizontales très peu nombreuses. Ces cellules correspondent sans doute à nos spongioblastes piriformes à tige droite, se décomposant en une arborisation horizontale. Ce sont les cellules amacrines les plus abondantes. 3° Des spongioblastes volumineux, de forme mitrale, dont le corps se prolonge en deux ou en un plus grand nombre d'expansions qui s'étalent sur la partie externe de la zone plexiforme interne. Ce sont vraisemblablement les spongioblastes qui s'arborisent au niveau du premier étage.

Ces variétés de cellules amacrines établies par TARTUFERI reposent sur des caractères morphologiques; mais ceux-ci ont peu de valeur en présence d'autres caractères, par exemple : la modalité de l'arborisation finale, et l'étage de la zone plexiforme où cette dernière s'épanouit. C'est à la position de l'arborisation terminale qu'est subordonnée la morphologie du corps cellulaire; ainsi, les cellules amacrines du premier étage, n'ayant pas besoin d'une tige descendante, sont multipolaires et plus ou moins aplaties; tandis que celles des quatrième et cinquième étages, à part quelques exceptions sans importance, possèdent toutes une tige verticale, droite, arborisée seulement au niveau du plexus qu'elles contribuent à former.

Le fait très important que les cellules amacrines piriformes constituent des plexus concentriques superposés, qui coïncident avec ceux des cellules ganglionnaires et avec les panaches des bipolaires, a été établi pour la première fois par nous dans la rétine des oiseaux. Nous n'avions observé d'abord que deux plexus ou étages fibrillaires dans la zone plexiforme interne; mais, à la suite de recherches ultérieures sur la rétine des batraciens et des reptiles (1), nous sommes arrivé à en distinguer trois ou quatre. Ces étages sont principalement formés par la réunion des panaches des cellules amacrines piriformes à tige descendante droite et longue, conjointement avec les arborisations aplaties des cellules ganglionnaires et les panaches inférieurs des corpuscules bipolaires. Dans notre travail postérieur sur la rétine des mammifères (2), nous avons constaté une disposition semblable, bien que les couches formées par les panaches horizontaux des amacrines piriformes soient bien moins distinctes que chez les vertébrés inférieurs.

(1) CAJAL : *Pequeñas contribuciones, etc.*, III. *La retina de los batracios y reptiles*, 1891.

(2) CAJAL : *Notas preventivos sobre la retina y gran simpatico de los mamíferos*, 1891.

Dernièrement, DOGIEL (1), dans un mémoire qui a paru presque en même temps que notre étude sur la rétine des mammifères, a décrit dans la rétine humaine deux espèces de spongioblastes : les spongioblastes nerveux et les spongioblastes qui sont dépourvus de cylindre-axe (nos cellules amacrines).

Parmi les spongioblastes non nerveux, on remarque, non sans quelque surprise, que DOGIEL ne décrit que ceux que nous appelons diffus ou non stratifiés, sauf quelques éléments appartenant aux cellules stratifiées du premier étage. Toute la longue et admirable série des spongioblastes stratifiés à tige droite, constituant des plexus concentriques, fait défaut dans le travail du savant russe. Cela se comprend cependant, car le bleu de méthylène, exclusivement employé par cet auteur, ne colore presque aucune des amacrines stratifiées, l'imprégnation portant de préférence sur les amacrines diffuses. C'est là ce que l'on peut constater dans notre FIG. 8, PL. VII, où nous avons représenté les cellules amacrines qui se montrent dans nos préparations faites par la méthode d'EHRlich-DOGIEL.

Outre les spongioblastes cités, DOGIEL en distingue quelques-uns qui auraient la particularité suivante : les ramilles ramifiées partant de la face inférieure du corps cellulaire formeraient un plexus très riche, embrassant une grande partie de la couche plexiforme interne; et c'est par la convergence de quelques fibrilles de ce plexus que prennent naissance certains cylindre-axes qui deviennent ultérieurement des fibres de la couche du nerf optique. Pour ce qui nous concerne, nous n'avons jamais constaté pareille particularité dans la rétine de n'importe quel animal; nous sommes persuadé que DOGIEL a été poussé à cette étrange interprétation par le manque de netteté des images fournies par le bleu de méthylène relativement à la terminaison des plus fines expansions cellulaires. Du reste, si ce mode de terminaison des fibres nerveuses était réel, il constituerait un fait isolé dans la science, attendu que, même chez les invertébrés, où l'on avait soutenu avec le plus d'apparence de raison une semblable opinion, les recherches de RETZIUS (2) et de VON LENHOSSÈK (3) ont montré que le cylindre-axe représente toujours le prolongement d'une seule expansion cellulaire.

(1) DOGIEL : Arch. f. mik. Anat., Bd. XXXVIII.

(2) G. RETZIUS : *Zur Kenntniss des Nervensystems der Crustaceen*; Biologische Untersuchungen, Neue Folge, I, 1890.

(3) VON LENHOSSÈK : *Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern beim Lumbricus*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 39, 1892.

Quant aux spongioblastes nerveux, c'est-à-dire ceux qui émettent un cylindre-axe qui se continue avec une fibre du nerf optique, ils se comporteraient chez l'homme, d'après DOGIEL, d'une façon particulière. Les expansions protoplasmiques de ces éléments, après s'être ramifiées plusieurs fois, iraient constituer un plexus horizontal tantôt sur le tiers externe, tantôt sur le moyen, tantôt sur l'interne de la zone plexiforme interne. Il y aurait, par conséquent, trois espèces de cellules nerveuses dans la couche des corpuscules amacrines, suivant l'étage de la zone plexiforme où elles étalent leurs arborisations protoplasmiques.

En examinant attentivement les dessins de DOGIEL, on acquiert la conviction que cet auteur s'est trompé en décrivant, très probablement, comme cellules nerveuses certains spongioblastes non nerveux des troisième, quatrième et cinquième étages.

Pour se convaincre de l'extrême facilité avec laquelle on peut tomber dans de graves erreurs en se servant du bleu de méthylène, il n'y a qu'à comparer la cellule C, FIG. 7 de notre PL. V, avec la cellule C, fig. 13, pl. XXII, du travail de DOGIEL. Ces deux figures reproduisent évidemment la même espèce de spongioblaste, mais, tandis que, d'après DOGIEL, on y voit à peine quelques expansions, notre dessin en montre plusieurs. L'une d'elles, en descendant jusqu'au voisinage des cellules ganglionnaires, pourrait en cas d'imprégnation incomplète être prise pour un cylindre-axe; heureusement le chromate d'argent, contrairement au bleu de méthylène, a coloré non seulement ce prolongement descendant d'aspect nerveux, mais aussi les fibrilles extraordinairement délicates de son panache terminal qui s'étale au niveau du cinquième étage. En comparant la plupart des spongioblastes que DOGIEL a colorés par le bleu de méthylène avec ceux que nous avons imprégnés par le chromate d'argent, nous arriverions à la même conclusion : le chromate d'argent fournit des arborisations terminales très belles et d'une grande étendue; tandis que le bleu de méthylène ne donne que des ramifications pauvres et fort difficiles à étudier, surtout en ce qui concerne leur terminaison.

Les réserves que nous venons de faire concernant l'existence des trois espèces de spongioblastes nerveux, signalés par DOGIEL chez l'homme, sont d'autant plus justifiées que, malgré nos préparations très nombreuses de la rétine des mammifères, exécutées pendant plus d'une année d'un travail continu, nous n'avons jamais réussi à imprégner le cylindre-axe de ces éléments, alors même que le corps cellulaire et les expansions protoplasmiques se présentent assez bien délimités par les deux méthodes de recherches.

Les spongioblastes nerveux de forme mitrale (spongioblastes du premier tiers de la couche plexiforme de DOGIEL) nous ont même fait complètement défaut dans nos dernières recherches; aussi commençons-nous à douter de leur existence chez les mammifères. Car, si nous-même nous les avons mentionnés dans un autre travail, c'était à une époque où nous n'avions pas encore étudié suffisamment certaines cellules amacrines du cinquième étage, FIG. 7, C, PL. V, FIG. 8, d, PL. VII. Celles-ci, sur les préparations incomplètement colorées, sont fort semblables aux cellules véritablement pourvues d'une expansion fonctionnelle, qui se trouvent dans la rétine des oiseaux, des reptiles et des batraciens.

Dans la supposition que, chez les mammifères, les spongioblastes nerveux font défaut, l'on pourrait conjecturer que ces cellules se sont déplacées de leur siège naturel, pour se porter vers la couche des cellules ganglionnaires, où, peut-être, elles sont représentées par certains corpuscules ganglionnaires géants et piriformes qui s'arborisent dans le premier étage. Il est une circonstance qui plaide en faveur de cette opinion: c'est que ces derniers corpuscules abondent chez les mammifères, tandis que, chez les reptiles et les oiseaux, où les spongioblastes nerveux existent, ils sont beaucoup plus rares. Du reste, le déplacement de certaines cellules n'est pas un fait isolé. Rappelons, par exemple, les bipolaires déplacées des reptiles et des batraciens, qui ne se trouvent ni chez les oiseaux, ni chez les téléostéens.

Au point de vue physiologique, ces changements de lieu des cellules rétiniennes n'ont aucune importance, pourvu que, ainsi que cela arrive dans les exemples cités, la situation des expansions protoplasmiques et la destinée des prolongements fonctionnels restent constantes. Ainsi, dans les bipolaires déplacées, les deux organes de connexion (expansions destinées à la couche plexiforme externe et panache inférieur) maintiennent leur position normale; et dans les cellules ganglionnaires déplacées (spongioblastes nerveux) les rapports du panache protoplasmique n'ont pas subi de changement; en effet, celui-ci s'épanouit toujours, quel que soit le siège du corps cellulaire, dans le premier étage de la zone plexiforme interne.

Dans l'interprétation de la nature des cellules nerveuses, on doit toujours préférer les caractères qui se rapportent à la situation et aux connexions des expansions protoplasmiques et nerveuses; c'est là, peut-on dire, une règle précieuse, une sorte de *criterium* que l'on peut appliquer avantageusement aux autres parties du système nerveux.

Cellules amacrines en particulier. En général, ces éléments reproduisent les amacrines des autres vertébrés dans tous leurs détails : forme, nombre, position, disposition des arborisations terminales, etc. Seulement les fibrilles des panaches rayonnants, ainsi que celles des arborisations flexueuses, n'atteignent pas, chez les mammifères, la longueur extraordinaire qu'elles présentent chez les batraciens, les reptiles et les oiseaux. Les étages de la couche plexiforme interne où s'étalent les arborisations sont aussi au nombre de cinq; cependant, ils sont plus difficiles à déterminer que chez les autres vertébrés, à cause de l'épaisseur relativement considérable et de l'imparfaite planimétrie de plusieurs arborisations des cellules ganglionnaires et amacrines. Ce qui contribue aussi à rendre les étages moins distincts, c'est l'absence fréquente d'aplatissement des panaches inférieurs des bipolaires.

Cellules amacrines diffuses. Il en existe deux variétés : des petites et des grandes.

a) Les *petites amacrines* ont un corps ovale ou piriforme, se prolongeant en une tige descendante, épaisse, qui ne tarde pas à se décomposer en une arborisation à rameaux obliques, fortement variqueux, se terminant dans les deux tiers inférieurs de la couche plexiforme interne, FIG. 8, D, PL. V.

b) Les *grandes amacrines* ont un corps triangulaire, semi-lunaire ou mitral. De leur face inférieure émanent deux ou trois expansions obliquement descendantes qui, en se divisant à plusieurs reprises et en devenant fortement variqueuses, fournissent des rameaux terminaux à presque toute la couche plexiforme. Cependant, ces rameaux, qui finissent par des bouts renflés, semblent s'accumuler de préférence dans le cinquième étage, au-dessus même des cellules ganglionnaires, FIG. 2, h, PL. V.

Ces éléments se colorent très facilement par le bleu de méthylène, FIG. 8, f, PL. VII. Très souvent, ils le sont d'une manière exclusive; on observe alors que leurs ramilles descendantes constituent, dans toute l'épaisseur du cinquième étage, une zone continue et fort granuleuse, FIG. 8, g, PL. VII.

Cellules amacrines stratifiées du premier étage. Elles possèdent, comme celles des oiseaux, une forme semi-lunaire ou cuboïde et un volume fort variable. De leur face inférieure partent quelques branches divergentes qui se ramifient sur une étendue très considérable dans la partie la plus externe de la zone plexiforme, FIG. 7, A, PL. V.

A côté de cette variété, on en trouve une autre plus rare, caractérisée par le nombre extraordinaire et par la délicatesse extrême des expansions divergentes. Ces dernières se divisent seulement dans le voisinage du corps cellulaire; puis elles parcourent une grande étendue du premier et du deuxième étage et s'y terminent librement, FIG. 8, A, PL. V.

Cellules amacrines du deuxième étage. Nous y avons reconnu trois types. 1° Des cellules volumineuses, piriformes, munies d'une tige épaisse qui se décompose, au niveau du deuxième étage, en trois ou quatre branches horizontales robustes et de grande longueur, FIG. 7, B, PL. V. 2° De petites cellules piriformes, dont la tige descendante forme une magnifique radiation de fils droits, délicats, variqueux, semblables à des fibrilles nerveuses, FIG. 8, C. Il s'agit ici d'une amacrine à panache rayonnant comme celles que nous avons décrites plus haut chez les vertébrés inférieurs. 3° Des cellules géantes, semi-lunaires, caractérisées par ce fait qu'elles présentent deux tiges opposées qui vont se perdre et se ramifier dans le deuxième étage, FIG. 12, c, PL. VI. Cet élément se colore souvent par le bleu de méthylène.

Cellules amacrines du troisième étage. On y observe les mêmes types que chez les oiseaux et les reptiles. 1° Des cellules géantes munies d'expansions horizontales épaisses et peu nombreuses, partant d'une tige verticale très robuste, FIG. 8, B, PL. V. Ces branches terminales sont beaucoup plus courtes que celles des reptiles et se terminent librement au moyen d'une grosse varicosité. 2° Des cellules piriformes, de petite dimension, dont la tige verticale constitue une belle étoile à rayons fins et très longs, FIG. 7, D, PL. V. 3° Des cellules de petite taille, également piriformes, dont le prolongement descendant se résout en une arborisation tortueuse, très variqueuse et de faible étendue, FIG. 8, F, FIG. 9, B, G.

Cellules amacrines du quatrième étage. On distingue parmi elles trois types différents. 1° Un type à panache rayonnant aplati, formé de fibrilles très délicates et longues, FIG. 8, E, PL. V. 2° Un type également piriforme, dont l'arborisation terminale est courte, variqueuse et fort serrée, FIG. 7, G, PL. V. 3° Un type géant, semblable à celui du troisième étage, dont les branches terminales à cours horizontal sont épaisses et grossières. Parfois, on n'y trouve que deux bras marchant dans des directions opposées, FIG. 12, PL. VI.

Cellules amacrines du cinquième étage. Ici aussi on peut reconnaître différents types. 1° Un type volumineux et piriforme, dont la tige verticale se partage de bonne heure en quelques branches grossières, qui deviennent horizontales au-dessus même des cellules ganglionnaires, et constituent une ramification flexueuse et très variqueuse, FIG. 7, E, PL. V. 2° Un type volumineux, semi-lunaire ou tétragonal, dont les côtés, ainsi que la face inférieure, émettent des branches fines dont les multiples ramifications descendent jusqu'à la partie inférieure du cinquième étage; là elles constituent un plexus fin, serré, et très étendu. La descente des fibres a lieu, tantôt directement, tantôt d'une façon si oblique qu'elles traversent une grande étendue de la zone plexiforme interne. Finalement, quelques-unes des expansions qui naissent du contour cellulaire semblent se ramifier dans le premier étage, FIG. 7, C, PL. V, caractère qui pourrait aussi faire considérer ces éléments comme des amacrines bistratifiées. Du reste, ils ont en outre la propriété de se colorer très intensément par le bleu de méthylène; cependant la richesse extraordinaire et le cours des plus fines fibrilles ne se montrent avec une entière netteté que dans les préparations au chromate d'argent.

Cellules spéciales à cylindre-axe ascendant. Au milieu des cellules amacrines, nous avons observé dans la rétine du chien, FIG. 2, g, PL. V, deux éléments qui diffèrent notablement de ceux de la couche des grains internes. Ils ont un corps triangulaire ou ovoïde; leur face inférieure donne naissance à quelques expansions descendantes d'apparence protoplasmique, se perdant dans la moitié supérieure de la zone plexiforme interne; de leur face supérieure surgit un prolongement fin, ayant les propriétés d'un cylindre-axe, qui monte tantôt directement, tantôt en traçant un angle, jusqu'à la zone plexiforme externe, et s'y termine au moyen d'une arborisation libre, variqueuse et très courte.

N'ayant observé que deux cellules de cette nature sur des centaines de préparations, nous devons nous abstenir encore de nous prononcer sur leur signification.

Cellules amacrines interstitielles ou de la couche plexiforme interne. D'après les travaux de DOGIEL, on connaît des cellules ganglionnaires et des éléments bipolaires déplacés, c'est-à-dire siégeant en des endroits différents de ceux occupés par la plupart des corpuscules de même nature. Dans la rétine des mammifères, on trouve aussi des amacrines déplacées, éparses çà et là aux divers étages de la zone plexiforme interne, FIG. 4, i, j, m, PL. V.

Mais si le corps cellulaire a changé de place, les branches terminales, fidèles à la loi qui régit la disposition des cellules amacrines, se ramifient et s'étalent en plexus horizontaux.

L'existence de cellules dans l'épaisseur de la zone plexiforme interne a été signalée par quelques auteurs, notamment par NAGEL⁽¹⁾ et H. MÜLLER⁽²⁾. Plus récemment, BORYSIEKIEWICZ⁽³⁾ a mentionné la présence de ces éléments chez les carnassiers. Il les décrit comme des cellules nerveuses ayant des expansions protoplasmiques, et pouvant se classer suivant deux types : les *grosses* et les *petites*.

Les cellules de ce genre que nous avons trouvées dans la rétine du bœuf sont des corpuscules fusiformes ou triangulaires, dont la direction générale est à peu près parallèle à celle de la rétine. Leurs expansions ont l'aspect de celles des amacrines stratifiées, se ramifiant à plusieurs reprises et s'étalant horizontalement sur une grande étendue. Souvent, après quelques dichotomies, les ramilles changent de plexus ou d'étage, de sorte que chaque cellule peut fournir des branches terminales à deux ou trois plexus rétinien. Les dernières ramilles sont très délicates et finissent librement.

Le siège des amacrines déplacées est fort variable. Cependant la plupart de celles qui se montraient dans nos préparations résidaient dans le deuxième étage, auquel elles fournissaient presque toutes leurs expansions. D'autres fois, elles siégeaient au niveau du troisième et même du quatrième étage, FIG. 4, *j*, *m*, PL. V.

Outre ces amacrines horizontales, on en trouve parfois d'autres de forme triangulaire ou irrégulière, dont les prolongements marchent dans des directions fort variables. Par exemple, la cellule représentée en *K*, FIG. 12, PL. VI, offrait deux espèces d'expansions : des expansions ascendantes qui allaient s'arboriser dans le deuxième et le premier étage; et des expansions descendantes, plus nombreuses, qui se divisaient successivement en constituant un plexus variqueux et compliqué dans le cinquième étage. Il s'agit donc d'une cellule amacrine bistratifiée.

Il est probable que de nouveaux essais d'imprégnation révéleront d'autres éléments de ce genre, mais siégeant dans d'autres étages. Peut-être s'y trouve-t-il aussi, comme chez les reptiles, quelque cellule ganglionnaire déplacée. Ce point demande encore de nouvelles recherches.

(1) NAGEL : Graeffe Arch., Bd. VI, p. 218.

(2) H. MÜLLER : Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. VIII, 1857.

(3) BORYSIEKIEWICZ : Loc. cit.

Couche des cellules ganglionnaires.

Cellules monostratifiées du premier étage. On en trouve trois variétés principales : 1° *Le type géant.* Il est représenté par des cellules multipolaires ou bipolaires, de forme ovoïde ou semi-lunaire, dont la face supérieure émet des bras ascendants très robustes qui, une fois arrivés au premier étage ou dans l'intervalle des deux premiers étages, constituent une magnifique arborisation terminale aplatie, à branches épaisses, très ramifiées et tortueuses, FIG. 9, a, PL. V. 2° *Le type petit.* Il est formé de cellules ovales, munies d'un long prolongement ascendant qui, au niveau du premier étage, se décompose en une arborisation délicate, ondulée et horizontale. Parfois, au lieu d'une expansion ascendante, on en observe deux ou même un plus grand nombre, qui se perdent dans le premier étage après s'être ramifiées plusieurs fois, FIG. 7, c, PL. V. 3° *Le type moyen.* Nous l'avons surtout observé chez le chien, FIG. 9, f, et FIG. 8, f, PL. V. C'est un élément piriforme, à tige ascendante volumineuse qui fournit dans le premier étage et une grande partie du deuxième une arborisation très serrée, variqueuse et peu étendue. On remarque parfois d'autres types cellulaires rentrant dans l'espèce précédente; ils s'en distinguent par une arborisation très lâche et plus déliée, FIG. 9, h, PL. V.

Cellules ganglionnaires du deuxième étage. Nous venons de faire observer que certains éléments du premier étage étendent leurs branches jusqu'au deuxième; mais ce dernier contient aussi des arborisations spéciales provenant de certains corpuscules qui peuvent se ranger en deux variétés.

a) *Variété petite.* Ce sont des corpuscules piriformes à tige ascendante délicate, fournissant au deuxième étage une arborisation mince, à filaments longs et grêles, FIG. 8, PL. V, a, et FIG. 12, PL. VI, e. Parfois, la ramification terminale se réduit à deux branches horizontales qui marchent en sens opposé.

b) *Variété géante.* Elle est formée par des cellules semi-lunaires ou ovoïdes, pourvues souvent de bras ascendants multiples et très gros. Après quelques divisions de ces bras, toutes les branches qui en résultent s'accumulent au niveau du deuxième étage, où elles forment un plexus lâche et très étendu. Les ramilles, fort épaisses et flexueuses, se terminent librement, FIG. 9, PL. V, c, e. Le cylindre-axe, remarquablement volumineux, part

souvent d'une branche protoplasmique. Dans certains cas, les arborisations géantes de ces cellules ganglionnaires ne sont pas exclusivement circonscrites dans le deuxième étage, car elles empiètent sur le troisième et une partie du premier étage, en se mélangeant avec les plexus de ces derniers.

Cellules ganglionnaires du troisième étage.

1° *Type géant.* Ses cellules sont piriformes et possèdent un volume assez considérable; leur tige ascendante et épaisse, parvenue au niveau du troisième étage, y constitue une arborisation pauvre, très aplatie et à branches fort robustes, FIG. 7, PL. V, e.

2° *Type petit.* Chez le chien, nous avons trouvé une cellule multipolaire petite, dont les prolongements ascendants se résolvaient au niveau du troisième étage et d'une partie du quatrième en une arborisation courte, extrêmement variqueuse et fort serrée, FIG. 8, g. Le cylindre-axe, qui émanait d'une branche protoplasmique, descendait ensuite pour devenir une fibre de la couche du nerf optique.

Cellules ganglionnaires du quatrième étage.

1° *Type petit.* Il correspond aux petites cellules très remarquables, que nous avons trouvées chez les vertébrés inférieurs, surtout chez les oiseaux et les reptiles. Cependant, chez les mammifères, l'arborisation horizontale est moins riche et moins serrée. Chez le bœuf, nous avons trouvé deux variétés légèrement différentes de cette espèce : des corpuscules piriformes à panache très fin et variqueux, FIG. 7, a; et des cellules également piriformes, mais à panache plus étendu et plus lâche, FIG. 8, e, PL. V.

2° *Type de taille moyenne.* Chez le chien surtout, on rencontre un corpuscule piriforme ou multipolaire, relativement volumineux, et dont l'arborisation terminale, remarquablement riche et serrée, occupe tout le quatrième étage et une bonne partie du cinquième, FIG. 9, g, d, PL. V. Peut-être cette variété représente-t-elle, tout simplement, une modification du type petit.

3° *Type à arborisation étendue.* Nous avons trouvé chez le bœuf, FIG. 7, d, PL. V, une cellule assez volumineuse, multipolaire et pourvue de quatre ou cinq branches ascendantes, qui formaient au niveau du quatrième étage un panache de filaments très longs et à direction horizontale.

Cellules ganglionnaires du cinquième étage. Elles s'imprègnent très rarement. Nous en avons reconnu deux espèces, et il est probable qu'en

multipliant les essais d'imprégnation on en trouvera bien d'autres; car cet étage est fort épais et très riche en branches protoplasmiques.

Type gros, à branches relativement épaisses, FIG. 8, *d*. Ce sont des cellules semi-lunaires ou mitrales dont le contour supérieur émet quatre ou six prolongements horizontaux ramifiés qui parcourent une grande étendue du cinquième étage.

Type petit généralement semi-lunaire ou cuboïde. Il se distingue du précédent en ce que sa face supérieure donne naissance à un nombre extraordinaire de filaments délicats, à peine ramifiés et d'une longueur énorme. Ces fibrilles, dont l'aspect rappelle complètement celui des fibres nerveuses, remplissent tout le cinquième étage et une bonne partie du quatrième et du troisième, FIG. 9, *b*, PL. V.

Cellules ganglionnaires bi- et multistratifiées. De même que chez les oiseaux et les reptiles, on trouve chez les mammifères quelques espèces de ces intéressants éléments. Ceux que nous avons trouvés le plus souvent sont les suivants.

A. *Cellules s'arborisant dans le deuxième et le troisième étage.* On peut ranger dans ce groupe deux types : le type géant et le type petit.

Le *type géant* est très abondant. Il correspond exactement à la variété à deux ou trois étages que nous avons décrite chez les oiseaux et les reptiles (voir les FIG. 6, *c*, PL. III, et FIG. 1, *G*, PL. V). Le corps est de forme semi-lunaire ou mitrale. De sa face supérieure partent deux, trois, ou un plus grand nombre de prolongements robustes, qui changent brusquement de direction pour s'étaler dans le quatrième étage, où ils forment un premier plexus à grosses fibres. Des branches épaisses de ce plexus horizontal, naissent à angle droit un grand nombre de fibrilles ascendantes qui, avec les ramifications terminales de celles-là, constituent dans le deuxième étage un autre plexus à fibres notablement variqueuses et serrées, FIG. 7, *f*, PL. V.

Chez les reptiles et les oiseaux, ces éléments ganglionnaires donnent naissance à un troisième système de ramifications qui s'étalent dans le troisième étage, FIG. 6, *c*, PL. III; chez les mammifères, ce plexus intermédiaire fait défaut.

Le *type petit* est fort semblable au précédent, seulement les branches qui forment les deux plexus horizontaux sont beaucoup plus grêles et plus abondantes, FIG. 8, *i*, PL. V.

B. *Cellules ganglionnaires à trois étages.* Nous n'avons trouvé qu'une cellule de cette espèce, FIG. 7, b, PL. V. Elle est piriforme et de petite dimension; elle possède une tige ascendante, bientôt divisée en fines branches se disposant en trois plexus superposés, l'un dans le cinquième, l'autre dans le troisième, et le plus élevé dans le deuxième étage.

Cellules ganglionnaires diffuses. On trouve constamment dans la rétine des mammifères des corpuscules ganglionnaires, caractérisés par leur arborisation protoplasmique qui se ramifie dans toute l'épaisseur de la zone plexiforme interne, sans former de plexus horizontaux, FIG. 9, pl. V, i.

Comme le lecteur a pu le voir par notre description des cellules ganglionnaires, ces éléments offrent une grande complication de forme et de connexions. Cependant, notre exposé peut se résumer dans une formule très simple.

Chaque étage de la couche plexiforme interne reçoit l'arborisation terminale d'une espèce de corpuscules ganglionnaires, avec laquelle les panaches inférieurs des bipolaires se mettent en rapport.

En général, on doit admettre que les voies de conduction, même les plus étroites et les mieux individualisées, sont toujours représentées par un groupe de cellules bipolaires reliées à une, ou à quelques cellules ganglionnaires seulement; en effet, l'arborisation terminale de ces dernières est très volumineuse et très large comparativement à celle du prolongement descendant des bipolaires. Parmi les cellules ganglionnaires, il existe, en outre, des différences relativement à l'étendue de la ramification protoplasmique; il semble donc probable que chaque cellule ganglionnaire transmet le mouvement apporté par un groupe plus ou moins considérable de bipolaires. Les voies de transmission les plus diffuses, celles qui conduisent très probablement l'action d'un grand nombre de bipolaires, sont les cellules ganglionnaires diffuses et polystratifiées.

La multiplicité des plexus ou des surfaces de contact, au niveau de la zone plexiforme interne, est en rapport avec le nombre et la minceur des bipolaires. Il nous a paru que le nombre de ces plexus se réduit à trois dans la zone périphérique de la rétine, où la couche des bipolaires s'amincit considérablement.

Du reste, la pluralité des surfaces de contact ou des plexus horizontaux, au niveau de la zone plexiforme interne, paraît avoir pour but de rendre possible l'existence d'un grand nombre de voies de transmission assez

distinctes sur un petit espace de la rétine. Car on comprend aisément que, si la zone plexiforme interne ne possédait qu'un seul plan de contact, étant donnée la grande étendue des arborisations des deux facteurs de l'articulation nerveuse (panaches des bipolaires et ramifications aplaties des cellules ganglionnaires), les ébranlements provenant de points, même assez distants de la couche des cellules visuelles, se confondraient en un mouvement d'ensemble, et une grande partie de l'acuité de perception serait ainsi perdue.

La forme et le prolongement cylindraxil des cellules ganglionnaires de la rétine des mammifères sont connus depuis longtemps. C'est CORTI (1) qui a démontré le premier la continuité de ce prolongement avec une fibre du nerf optique. Quant à l'agencement des fines branches protoplasmiques, les méthodes des coupes et de la dissociation ne permettaient pas de les dévoiler. Cependant, la disposition en plexus horizontaux dans les divers plans de la zone plexiforme interne a été déjà indiquée par RANVIER, chez les batraciens (2). En parlant de l'action que l'alcool au tiers, puis l'acide osmique, exerce sur le plexus cérébral de la rétine (zone plexiforme interne), cet auteur dit : « La substance granuleuse » qu'il contient s'est gonflée, elle est devenue plus homogène, moins » réfringente, et les fibres nerveuses comprises dans son épaisseur se » montrent alors nettement sur les coupes faites perpendiculairement à la » rétine. On peut y suivre beaucoup plus loin que dans les autres prépa- » rations le prolongement central des cellules bipolaires, le prolongement » ramifié des cellules unipolaires (spongioblastes), ainsi que les prolonge- » ments périphériques des cellules multipolaires, » et on reconnaît que tous ces prolongements concourent à la formation d'un plexus ou plutôt d'une série de plexus parallèles à la surface, reliés entre eux par des fibrilles à direction verticale oblique.

Toutefois, la description détaillée de cette disposition chez les vertébrés inférieurs appartient à DOGIEL (3), qui s'est servi de la méthode d'EHRlich. Chez les mammifères, il semble que E. BAQUIS (4) est arrivé à voir quelque chose de pareil, ainsi que cela résulte de l'examen de la figure qui accompagne son mémoire; mais il n'en donne pas de description dans le texte.

(1) CORTI : Müller's Archiv, 1850, et Zeitschr. f. wissenschaft. Zool., Bd. V, 1854.

(2) RANVIER : *Traité technique d'histologie*, p. 978.

(3) DOGIEL : *Ueber das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden, Reptilien, Vogel und Säugethiere*; Anat. Anzeiger, 1888, Bd. III.

(4) Loc. cit., p. 369.

Cette disposition stratifiée des cellules ganglionnaires des mammifères, a été signalée tout dernièrement, et d'une manière tout à fait indépendante, par DOGIEL(1) et par nous(2). D'après DOGIEL, les cellules ganglionnaires de la rétine humaine peuvent se classer suivant trois types : 1° les cellules étalant leur arborisation protoplasmique dans la partie inférieure de la zone plexiforme (cinquième étage); 2° les cellules qui envoient leur ramification à peu près dans la région moyenne de cette zone (probablement notre troisième étage); 3° les cellules qui portent leur arborisation près de la limite externe de la couche mentionnée (notre deuxième étage).

En examinant les dessins de DOGIEL, on reconnaît facilement qu'il n'est parvenu à colorer que certaines cellules ganglionnaires, car il ne mentionne ni les monostratifiées des premier et quatrième étages, ni aucune des polystratifiées. Au niveau des plans d'arborisation, DOGIEL signale l'existence d'anastomoses entre les filaments provenant des cellules du même type. D'ailleurs, cette disposition a été également supposée par W. KRAUSE (3), en ce qui concerne les cellules géantes de la rétine du veau, préalablement imprégnées par la méthode de Cox. Quant à nous, il ne nous a pas été possible de constater des réseaux dans n'importe quelle partie de la rétine, bien que nous ayons observé sur des coupes horizontales des arborisations protoplasmiques de cellules ganglionnaires très belles et très complètes. Les fibres s'entrelacent et se mettent même en contact, mais l'observation avec un fort objectif en accuse toujours l'indépendance.

Y a-t-il quelque rapport entre les cellules ganglionnaires géantes et les spongioblastes géants? W. KRAUSE a constaté le fait que, chez le chat et peut-être dans toutes les classes de vertébrés, excepté les poissons, à chacune des cellules ganglionnaires géantes correspond en dessus, dans la couche des grains internes, un spongioblaste de grand volume. L'existence de cette disposition nous paraît assez probable; mais, malheureusement, ni la méthode de GOLGI, ni celle d'EHRlich ne nous ont permis de la constater; en effet, quand les cellules ganglionnaires sont imprégnées sur une coupe, les spongioblastes ne le sont pas, et *vice versa*.

(1) DOGIEL : *Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVIII, 1891.

(2) CAJAL : *Notas preventivas sobre la retina y gran simpatico de los mamíferos*; 1891.

(3) W. KRAUSE : *Die Retina* (vorläufige Mittheilung); Intern. Monatschr. f. Anat. und Physiol., Bd. VIII, Heft 9 und 10, 1891.

Couche des fibres optiques.

Fibres qui se continuent avec les cellules ganglionnaires. Les fibres de la couche du nerf optique se disposent, comme on le sait, en faisceaux divergents, qui deviennent de moins en moins volumineux, à mesure qu'ils avancent vers l'*ora serrata*. La plupart des fibres nerveuses ont une épaisseur faible ou moyenne; mais on en observe aussi, trois ou quatre par faisceau, qui sont fort volumineuses et qui se continuent avec les cellules ganglionnaires géantes.

Toutes les fibres optiques montrent, ainsi que TARTUFERI l'a représenté, des varicosités ovales ou arrondies, placées de distance en distance.

La continuité d'une portion assez considérable des fibres nerveuses optiques avec les cylindre-axes des cellules ganglionnaires se reconnaît aisément soit par le bleu de méthylène, soit par le chromate d'argent (préparations obtenues par le procédé d'enroulement).

Fibres centrifuges. Elles sont extrêmement difficiles à imprégner chez les mammifères. Chez le chien, où nous avons réussi quelquefois à les colorer, elles offrent une grande finesse et montent verticalement à travers la couche plexiforme interne jusqu'à la zone des cellules amacines, où elles se terminent au moyen d'une arborisation libre, variqueuse, à branches fines et ascendantes, qui se mettent en contact avec le corps et la tige descendante des spongioblastes, FIG. 2, *j*, PL. V.

A côté de ces fibres centrifuges, nous en avons observé d'autres, également très fines, qui venaient de la couche du nerf optique et remontaient à travers la zone plexiforme, pour devenir horizontales aux différents niveaux de cette zone. Nous ne sommes pas parvenu à observer leur terminaison; aussi en ignorons-nous la destinée, FIG. 2, *m*, PL. V. Ces fibres ne se colorent pas par le bleu de méthylène; c'est seulement par le procédé de la double imprégnation au chromate d'argent que nous avons réussi quelquefois à les mettre en évidence.

Névrogie.

Les éléments de soutènement de la rétine sont de deux espèces : des *fibres de MÜLLER* ou cellules épithéliales et des *cellules en araignée* ou névrogliques proprement dites.

Fibres de MÜLLER. Elles sont bien connues des auteurs, grâce à leur facile dissociation soit dans l'alcool au tiers, soit dans le mélange de SCHIEFFERDECKER. Le chromate d'argent les imprègne très souvent, trop souvent même; car fréquemment leur coloration empêche l'observation des autres éléments. Cependant, on peut constater une certaine différence dans la manière de se comporter des cellules nerveuses et des fibres de MÜLLER vis-à-vis du réactif. Lorsque ces dernières se colorent bien, les corpuscules et les fibres nerveuses ne s'imprègnent pas ou s'imprègnent fort incomplètement.

La disposition des cellules épithéliales diffère à peine de celle qu'affectent les mêmes éléments chez les batraciens et les téléostéens. Nous ajouterons seulement : 1° que les expansions lamelleuses destinées à la zone des corps des cellules visuelles entourent complètement ceux-ci, empêchant toute communication ou transmission du courant dans le sens transversal; 2° qu'au niveau de la zone plexiforme externe les expansions manquent, ou sont insignifiantes, ce qui donne toute facilité aux rapports par contiguïté entre les fibres siégeant dans cette couche; 3° qu'au niveau des grains internes, les ailerons ou lames protoplasmiques des cellules épithéliales sont assez courtes et n'isolent qu'imparfaitement les cellules bipolaires et les corpuscules amacrines; 4° que les expansions collatérales qui s'engagent dans la zone plexiforme interne sont très fines, granuleuses et comme frisées; elles se terminent librement en ménageant des fentes horizontales pour loger les plexus parallèles des cellules ganglionnaires et amacrines; 5° que les expansions destinées à la couche ganglionnaire sont courtes, grossières, et ressemblent souvent à des épaissements irréguliers. Comme dans d'autres classes de vertébrés, le pied des cellules épithéliales est souvent bifurqué, pour donner passage à un faisceau nerveux. Les divisions en deux ou même en trois pieds terminaux deviennent très fréquentes lorsqu'on approche de la papille, où la couche des fibres optiques possède le *maximum* de développement. A côté des expansions ordinaires, il n'est pas rare d'en trouver quelques-unes qui naissent du protoplasme entourant le noyau et s'engagent dans la zone plexiforme interne pour s'y terminer librement, FIG. 5, a, PL. VI.

Cellules en araignée. Quand on examine une préparation de la rétine colorée au carmin ou à l'hématoxyline, on constate dans la zone des fibres optiques çà et là certains noyaux ovales ou arrondis entourés d'un protoplasme

granuleux. La ressemblance de ces éléments avec ceux qui siègent entre les faisceaux du nerf optique milite en faveur de l'opinion émise par SCHWALBE (1), GOLGI et MANFREDI (2), BORYSIEWICZ (3), etc., d'après laquelle il s'agirait ici de véritables cellules de névroglie.

L'imprégnation de ces éléments par le chromate d'argent confirme complètement cette assertion, et permet d'ajouter quelques détails que les méthodes anciennes ne parviennent pas à révéler.

On peut classer les cellules névrogliales, suivant leur place, en cellules de la couche ganglionnaire et en cellules de la zone des fibres optiques.

Les premières possèdent un corps triangulaire, arrondi ou semi-lunaire, FIG. 12, *i*, PL. VI. De leur face supérieure part très souvent un filament ou un faisceau de filaments verticaux très fins, qui se perdent dans le tiers inférieur de la couche plexiforme; tandis que de leur face inférieure naissent deux ou trois faisceaux de fibrilles délicates, dont la plupart suivent la direction même des fibres optiques et se terminent parmi ces dernières.

Les corpuscules névrogliaux des fibres optiques, FIG. 12, *f*; *h*, *j*, PL. VI, présentent une grande variété de formes. En général, ceux qui résident dans le voisinage de la membrane limitante interne sont triangulaires et se caractérisent par le fait que la plupart de leurs expansions émanent d'une tige protoplasmique tournée en dehors; tandis que ceux qui sont placés entre les faisceaux de fibres nerveuses sont étoilés et fournissent des expansions dans toutes les directions, mais plus particulièrement dans le sens des faisceaux mentionnés, FIG. 12, PL. VI, *j*.

Les filaments névrogliaux sont très longs, minces, granuleux; ils se montrent colorés en café clair, et d'ordinaire, près de leur origine, ils sont associés en faisceaux fort serrés. Parfois, quelques prolongements partant de la face externe des corpuscules névrogliaux gagnent la zone plexiforme et s'y ramifient à plusieurs reprises, FIG. 12, PL. VI, *h*.

Il n'est pas rare de voir le protoplasme de ces cellules s'étendre en lamelles unissantes à contour concave parmi les appendices ou les faisceaux de fibrilles, disposition qui semble avoir été déjà observée par GOLGI et MANFREDI sur des préparations faites par les méthodes anciennes.

(1) SCHWALBE : Handbuch von Graefe und Saemisch; p. 301.

(2) GOLGI et MANFREDI : *Anotazione histologica sulla retina del cavallo*; Accad. d. med. di Torino, 9 Agosto 1872.

(3) BORYSIEWICZ : Loc. cit., p. 12

Le nerf optique, imprégné par le chromate d'argent, montre de véritables cellules en araignée, ainsi que LEBER (1), SCHWALBE (2) et PETRONE (3) l'ont prouvé à l'aide de différentes méthodes. Ces cellules se caractérisent surtout par leur volume considérable et par la longueur très remarquable de leurs expansions. Il y a lieu aussi de distinguer parmi elles deux types cellulaires : des cellules placées dans l'épaisseur du nerf optique et des cellules siégeant au niveau de la papille.

Les premières sont étoilées et possèdent des prolongements fort robustes, ramifiés à plusieurs reprises. Les fibrilles très longues qui en résultent forment des faisceaux transversaux qui séparent complètement les paquets de fibres optiques, et constituent autour de ces derniers un treillis d'une grande richesse et d'une complication extraordinaire.

Les secondes sont petites, irrégulières, à prolongements fins et très rapprochés, dont la plupart sont tournés en avant. Les corpuscules qui touchent la surface limitante de la papille ressemblent entièrement aux corpuscules antérieurs de la couche des fibres optiques.

Comme nous l'avons exposé dans d'autres chapitres, les cellules en araignée se montrent dans le nerf optique de tous les vertébrés. Il est à remarquer que les expansions de ces éléments deviennent de plus en plus épaisses et lamelleuses au fur et à mesure que l'on descend dans l'échelle animale.

Fovea centralis.

Nos recherches sur la structure de la fossette centrale de la rétine ne sont pas encore terminées. Néanmoins nous allons exposer sommairement les résultats que nous avons obtenus jusqu'ici chez les passereaux (verdier, moineau, pinson, etc.) et les reptiles (caméléon), animaux les plus propres, à notre avis, pour résoudre un problème aussi intéressant.

Passereaux (4).

Couches des cellules visuelles. Au niveau de la fossette centrale et autour d'elle, on ne trouve que des cônes, qui sont plus longs et plus

(1) LEBER : Arch. für Ophthal., Bd. XIV, Abt. 2, p. 169.

(2) SCHWALBE : Handbuch der gesammten Augenheilkunde von Graefe und Saemisch, Bd. I, 1874.

(3) PETRONE : Sur la structure des nerfs cérébro-rachidiens ; Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. V, Heft 1, 1888.

(4) La fovea centralis des oiseaux a été découverte et bien décrite par H. MÜLLER : Ueber das ausdehnte Vorkommen einer den gelben Fleck der Retina entsprechenden Stelle bei Thieren ; Würzb. naturw. Zeitschr., Bd. II, 1861 ; et Ueber das Vorhandensein zweier Foveæ in der Netzhaut vieler Vogelaugen ; Zehender's klin. Monatsbl., 1863.

fins que dans les autres régions de la rétine, FIG. 16, *a*, PL. VI. L'endroit où l'article externe de ces éléments s'unit à l'article interne montre souvent un renflement arrondi, correspondant à la présence d'une boule colorée.

Couche des corps des cellules visuelles. Cette zone offre une épaisseur très notable et se compose de plusieurs rangées de corps de cônes. La plupart des noyaux sont accumulés dans la moitié inférieure de cette couche; la moitié supérieure est occupée principalement par les fibres ascendantes des corps des cônes. Ces fibres sont droites dans la partie centrale de la fossette, FIG. 16, *c*, PL. VI, mais dans les régions latérales, elles suivent une direction très oblique, *d*, en traçant souvent près de la membrane limitante une courbe à concavité externe. Les fibres descendantes des cônes, une fois arrivées à la zone plexiforme externe, se terminent au moyen d'un renflement conique ou ellipsoïde, volumineux, dépourvu de filaments basilaire, FIG. 16, PL. VI, *f*, ou munis de quelques filaments très courts et comme rudimentaires. Ces renflements sont placés sur deux couches.

Couche des cellules bipolaires. Elle atteint une épaisseur beaucoup plus grande que dans les autres régions de la rétine à cause du nombre extraordinaire des cellules bipolaires et des spongioblastes qu'elle renferme.

Les cellules bipolaires suivent dans la partie centrale de la fossette une direction verticale; mais à mesure qu'elles occupent une position plus excentrique, elles deviennent de plus en plus obliques, FIG. 16, *h*, PL. VI. Cette inclinaison, bien connue des auteurs qui ont étudié la *fovea* chez les diverses espèces de vertébrés (MÜLLER, SCHULTZE, KUHN, KRAUSE, CHIEWITZ, etc.), constitue un des caractères les plus importants de cette région rétinienne. Elle se maintient sur une surface de quelques millimètres carrés.

Le corps des bipolaires siège dans la portion inférieure de la zone des grains internes en dessus des spongioblastes. Son *prolongement ascendant* arrive à la couche plexiforme externe, où il se résout en une arborisation aplatie, minuscule, tout à fait rudimentaire, FIG. 16, PL. VI, *g*, et dont la brièveté ne lui permet d'autre connexion qu'avec un renflement basilaire de cône. Dans la région centrale de la fossette, l'arborisation est souvent remplacée par une nodosité qui touche la face inférieure d'un pied de cône; parfois cette nodosité envoie un court filament ascendant qui longe le côté du pied. On ne trouve pas de massue de LANDOLT; du moins nous n'en avons pas imprégné. Le *prolongement descendant* des bipolaires, une fois arrivé à la zone plexiforme interne, traverse verticalement cette couche et s'y termine par une arborisation variqueuse peu étendue,

située au-dessous du quatrième étage. Nous ignorons si les bipolaires siégeant dans la partie la plus mince de la *fovea* se comportent de la même manière, parce que nous n'avons pas encore eu la fortune de colorer leurs prolongements descendants.

Les cellules amacrines des côtés de la fossette, les seules qui apparaissent dans nos préparations, sont très abondantes et se distinguent par la petitesse relative des arborisations qu'elles fournissent à la zone plexiforme interne. Dans le voisinage de la *fovea*, ces arborisations s'étagent en un nombre considérable de plexus, sept au moins.

Couche des cellules ganglionnaires. Nous n'avons pas réussi à imprégner les cellules ganglionnaires dans la partie centrale de la fossette; mais elles se colorent très bien sur les côtés de cette dernière. Le caractère le plus important de ces cellules est la petitesse de leurs panaches ascendants étalés dans les divers étages de la couche plexiforme. Les cellules que nous avons observées jusqu'ici appartiennent exclusivement à la variété monostратifiée, FIG. 16, PL. VI, *j*, *l*.

Caméléon.

La fossette centrale de ce reptile, déjà étudiée par H. MÜLLER⁽¹⁾, est très apparente et très favorable pour l'étude de l'agencement de ses éléments. Elle est entourée d'un fort épaissement rétinien, où l'on obtient des colorations très démonstratives des corpuscules visuels⁽²⁾.

Couche des cellules visuelles. Les cônes, les seuls éléments constitutifs de cette couche, possèdent une ténuité et une longueur notables. Dans la partie centrale de la fossette, les segments internes ont la même épaisseur que les externes. Les cellules pigmentaires acquièrent un grand développement et entourent complètement les cônes. Les expansions lamelleuses qui naissent de la membrane limitante offrent aussi une longueur considérable.

Couche des corps des cellules visuelles. Cette zone présente une épaisseur énorme, surtout dans les environs de la fossette, FIG. 15, PL. VI. Elle peut se diviser en deux sous-zones: la *sous-zone externe* qui renferme presque exclusivement le corps des cônes et ses noyaux; et la *sous-zone interne*, d'une largeur plus grande, qui contient les fibres descendantes de ces corps.

(1) H. MÜLLER : *Ueber das Auge des Chamæleon*; Würzb. naturw. Zeitschr., Bd. III, 1862.

(2) Pendant l'impression de ce travail, nous avons reçu une brochure de W. KRAUSE : *Die Retina der Reptilien* (Fortsetzung); Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. X, H. 2, 1892, où l'on trouve une excellente étude de la rétine du caméléon. Bien que ce savant ait employé d'autres méthodes de recherches, les résultats qu'il a obtenus concordent sur plusieurs points avec les nôtres.

Au niveau de la sous-zone externe, les fibres des cônes sont presque verticales, ou un peu obliques; mais, une fois qu'elles atteignent la sous-zone interne, elles deviennent fortement variqueuses, et prennent un cours si oblique que leur ensemble donne l'impression d'une couche de fibres nerveuses horizontales. Cette inclinaison se maintient sur toute l'étendue de la rétine; elle s'exagère même dans les zones plus périphériques. Les renflements terminaux des fibres des cônes sont petits et manquent d'expansions basilaires, FIG. 15, PL. VI; ils sont disposés dans deux étages de la couche plexiforme externe, où ils se mettent en contact avec deux autres rangées de panaches provenant des cellules bipolaires.

Cellules bipolaires. Elles sont très minces et très nombreuses, surtout sur les côtés de la fossette centrale. Au niveau de la partie la plus profonde de celle-ci, leur cours est vertical et flexueux, FIG. 15, PL. VI, c; tandis que sur les bords de la *fovea*, ainsi que dans les environs, leur direction est de plus en plus oblique et rayonnante. Cependant cette obliquité n'est pas aussi prononcée que celle du corps des cônes.

Le *prolongement supérieur* des cellules bipolaires se termine dans la couche plexiforme externe au moyen d'une arborisation extraordinairement petite, qui est appliquée d'une façon intime à la base d'un renflement de cône, FIG. 15, PL. VI, e. A quelque distance de la *fovea*, ces arborisations gagnent progressivement en étendue et embrassent des renflements de deux ou trois fibres de cône. Comme nous l'avons dit plus haut, les panaches des cellules bipolaires se disposent dans deux étages, afin de se mettre en rapport avec les deux séries de renflements terminaux des cônes. Dans les endroits un peu éloignés de la fossette, les renflements basilaires des cônes sont déjà munis de prolongements latéraux très courts et rayonnants.

Le *prolongement inférieur* des bipolaires se termine dans l'épaisseur de la zone plexiforme interne, suivant le mode ordinaire, au moyen d'arborisations collatérales et terminales, d'une étendue très restreinte.

Les cellules amacrines et ganglionnaires sont très abondantes au niveau des bords de la *fovea*; elles se distinguent aussi par la petitesse de leurs arborisations terminales. Néanmoins, cette réduction du volume des ramifications protoplasmiques de ces deux espèces d'éléments n'est jamais aussi notable que celle qu'on observe dans le renflement des cônes et le panache ascendant des bipolaires. Comme nous le verrons bientôt, ce fait a une certaine importance, car il explique le phénomène un peu étrange à première vue de l'obliquité des cellules visuelles et des corpuscules bipolaires.

Dans les cellules épithéliales nous avons relevé deux faits de quelque intérêt. Le premier, c'est que la division en ramilles descendantes (panache terminal), au lieu de se faire au niveau de la limite externe de la zone plexiforme interne, s'effectue à la hauteur de la zone plexiforme interne, FIG. 15, PL. VI. Le second, c'est que le corps de la cellule épithéliale se bifurque dans la moitié externe de la couche du corps des cellules visuelles. L'une des branches prend un cours oblique ou horizontal et marche dans la direction des fibres descendantes des cônes sur une étendue vraiment énorme, pour devenir ensuite verticale et se décomposer en un panache descendant, FIG. 15, g. Dans la région centrale de la fossette, de même que sur les côtés, la branche de la fibre de MÜLLER est plus courte et moins oblique, car elle suit toujours la direction des prolongements descendants des grains externes.

En résumé, la fossette centrale des oiseaux et des reptiles se caractérise par la ténuité des cônes, par la petitesse des arborisations ascendantes des bipolaires et par l'absence d'appendices basilaires dans le renflement terminal des grains externes. L'impression reçue par les cônes conserve son individualité lors de son passage à travers la couche des grains internes, parce que le renflement terminal des cônes se met seulement en contact avec un panache très minuscule des cellules bipolaires.

La diminution du diamètre des cônes, c'est-à-dire l'accroissement du nombre des cellules visuelles dans l'unité de surface rétinienne, explique toutes les modifications que présentent les autres couches, surtout dans le voisinage de la *fovea*, à savoir : l'épaisseur considérable de la zone des grains externes; l'augmentation du nombre des bipolaires; la petitesse relative de celles-ci, et les dimensions très notables des couches des cellules amacrines et ganglionnaires.

L'obliquité des cellules visuelles et des corpuscules bipolaires tient à deux conditions : d'abord, à l'atrophie ou à l'absence complète des spongioblastes et des cellules ganglionnaires dans le fond de la *fovea*; et ensuite, et c'est la cause la plus importante, à ce fait que, une certaine surface de contact étant nécessaire entre les bipolaires et les cellules ganglionnaires (plexus concentriques de la zone plexiforme interne), il fallait profiter pour ces rapports non seulement des bords de la fossette, mais encore des régions immédiates de celle-ci. Plus les cônes sont minces et nombreux et plus grande doit être la zone rétinienne, dans laquelle s'étendent soit les fibres rayonnantes des cônes provenant de la région de la *fovea centralis*, soit les cellules

bipolaires qui s'y rattachent. Car, ainsi que nous l'avons dit plus haut, la réduction des surfaces d'articulation au niveau de la zone plexiforme interne est bien moins considérable que celle qui a lieu dans la couche plexiforme externe entre les panaches des bipolaires et les renflements basilaires des cônes.

Bien que nos recherches soient encore très incomplètes, nous croyons pouvoir affirmer que la *fovea* de l'homme et des mammifères est construite d'après le plan que nous venons d'exposer. Dans la rétine humaine, l'obliquité des fibres des cônes se montre très exagérée, et l'on constate très nettement l'existence des deux sous-zones des grains externes, comme chez le caméléon.

Développement des cellules rétinienne.

Le développement de la rétine a été spécialement étudié par plusieurs auteurs, notamment par BABUCHIN(1), LÖWE(2), OGNEFF(3), BELLONCI(4), KOGANEÏ(5) et H. CHIEVITZ(6).

Nos recherches sur cette question ne sont pas encore achevées. Aussi nous bornerons nous ici à indiquer sommairement les résultats que l'on obtient avec la méthode de GOLGI, concernant les métamorphoses des fibres de MÜLLER et de quelques cellules nerveuses.

Nos observations ont porté sur les embryons de la souris, du lapin, du veau et de la poule. Nous n'avons pu étudier la rétine que depuis l'époque où les couches plexiforme interne et ganglionnaire se montrent déjà différenciées; car nos essais d'imprégnation à des stades plus précoces, au moment, par exemple, où les couches des grains se continuent sans ligne de démarcation avec la couche ganglionnaire, n'ont pas été jusqu'ici couronnés de succès.

Cellules épithéliales. Dans les rétines très jeunes, FIG. 1, d, PL. VII, les cellules de soutènement se colorent d'une façon exclusive et se montrent

(1) BABUCHIN : *Beiträge zur Entwicklung des Auges, bes. der Retina*; Würzb. naturwiss. Zeitschr., Bd. IV, 1863.

(2) LÖWE : *Die Histogenese der Retina*; Arch. f. mikros. Anat., Bd. XV, 1878.

(3) OGNEFF : *Histiogenese der Retina*; Medic. Centralb., n° 35, 1881.

(4) BELLONCI : *Contribution à l'histogénèse de la couche moléculaire interne de la rétine*; Arch. italien. de Biologie, t. III, 1883.

(5) KOGANEÏ : *Untersuchungen über die Histogenese der Retina*; Arch. f. mikros. Anat., Bd. XXIII, 1884.

(6) CHIEVITZ : *Die Area und Fovea centralis retinae beim menschlichen Fœtus*; Internat. Monatschrift f. Anat. u. Physiol., Bd. IV, 1887.

sous une forme qui rappelle complètement celle des corpuscules épithéliaux de la moelle fœtale. Elles sont allongées, fusiformes, possèdent un corps ovoïde, qui renferme le noyau, et deux expansions grêles, une ascendante et une descendante, qui se terminent à la surface rétinienne au moyen de renflements coniques. Ce fait que la rétine embryonnaire contient des cellules fusiformes, dont les prolongements atteignent les deux faces de la membrane, a été déjà signalé par BABUCHIN.

Les corps des fibres de MÜLLER, et par conséquent leurs noyaux, siègent, de prime abord, dans toute l'épaisseur de la rétine, sauf dans les couches des cellules ganglionnaires et des fibres optiques, FIG. 1, PL. VII; mais au fur et à mesure que la membrane croît en épaisseur et que la différenciation anatomique augmente, les noyaux émigrent vers la partie centrale de la rétine, la future couche des grains internes, dans le voisinage de la zone plexiforme interne, pour s'y fixer définitivement, FIG. 3, PL. VII.

A mesure que le développement des fibres de MÜLLER progresse, leurs contours deviennent irréguliers et leurs extrémités antérieures, d'abord simples, peuvent se bifurquer, et reproduisent ainsi, mais sous une forme moins compliquée, les panaches périphériques des cellules radiales ou épithéliales du cerveau fœtal, FIG. 2, *f*, PL. VII.

Ultérieurement, les cellules épithéliales augmentent de grosseur; sur leurs prolongements central et périphérique naissent des expansions lamelleuses; et leur extrémité externe, transformée en une lamelle aplatie, émet de fins filaments qui pénètrent entre les cellules visuelles en voie de formation. Chez les embryons d'oiseau, où nous avons étudié particulièrement cette phase, on remarque que les lamelles latérales des fibres de MÜLLER commencent au niveau des spongioblastes, et que, au niveau des grains externes, la formation lamelleuse est précédée de la production d'un amas protoplasmique arrondi ou ovale, sorte de matériel de réserve destiné à se transformer en prolongements latéraux, FIG. 3, *a*, PL. VII.

Nous avons constaté, chez les embryons de poulet et de lézard, un fait intéressant relativement au mode d'apparition des divisions terminales du prolongement profond des fibres de MÜLLER. Comme on le sait, chez ces animaux, ces fibres se divisent, au niveau de la zone des cellules amacrines, en un paquet de fibrilles descendantes qui se terminent dans la membrane limitante interne au moyen d'épaississements-coniques. Chez les embryons, cette division en fibrilles commence dans la couche des cellules ganglionnaires, et se continue plus tard, par une espèce de fendillement longitudinal, jusqu'à la zone des spongioblastes.

Couche des cellules ganglionnaires et des fibres optiques. Ces couches sont les premières qui se différencient chez les embryons très jeunes, ainsi que l'ont fait remarquer les auteurs, notamment KÖLLIKER(1) et CHIEVITZ(2). C'est seulement après qu'elles sont formées que la zone plexiforme interne apparaît.

Nous sommes parvenu à colorer les cellules ganglionnaires chez un embryon de souris de 15 millimètres, où cette dernière couche n'était pas encore développée, FIG. 1, PL. VII. On y observe d'abord que ces éléments siègent encore à une grande distance de la couche des fibres optiques, et qu'ils ne sont pas disposés en couche régulière. Leur forme, dans les éléments les plus jeunes, rappelle complètement celle des *névroblastes* de HIS(3), c'est-à-dire qu'ils sont piriformes, et leur pédicule descendant se continue avec une fibre du nerf optique, FIG. 1, a, PL. VII. Les cellules ganglionnaires plus développées montrent déjà quelques expansions protoplasmiques rudimentaires, pouvant se diviser en ascendantes et descendantes. Les premières partent de la face supérieure du corps et, après avoir divergé et s'être dichotomisées, se terminent dans la zone sus-jacente au moyen de varicosités très épaisses. Les secondes, au nombre de une, deux ou trois, naissent tantôt de la portion inférieure des corps, tantôt de la base du prolongement nerveux, et se rendent dans la couche des fibres optiques, où elles se terminent librement, FIG. 1, g, PL. VII.

Ultérieurement, les expansions supérieures se divisent à plusieurs reprises, comme on peut le voir dans la FIG. 2, e, PL. VII, et donnent naissance à une arborisation compliquée et horizontale; tandis que les prolongements descendants, après s'être insinués quelque temps au milieu des fibres optiques, s'atrophient et finissent par disparaître.

On voit donc, que le développement des branches protoplasmiques a lieu dans la rétine à peu près de la même manière que dans la moelle épinière de l'embryon du poulet, où VON LENHOSSECK(4) et nous-même(5) avons réussi à suivre toutes les phases du développement des névroblastes de HIS.

(1) KÖLLIKER : *Embryologie de l'homme et des animaux vertébrés*, 1882, édition française, p. 717.

(2) Loc. cit., p. 205 et suivantes.

(3) HIS : *Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark*; Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, 1887.

(4) VON LENHOSSECK : *Zur Kenntniss der Entstehung der Nervenzellen und Nervenfasern beim Vogelembryo*; Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abtheil., 1890.

(5) CAJAL : *A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moelle épinière du poulet?*; Anat. Anzeiger, 1890.

Les fibres des nerfs optiques se colorent très aisément dans les rétines embryonnaires et peuvent être facilement poursuivies jusque dans l'épaisseur de ce nerf. Mais, malheureusement, nous ne sommes pas encore parvenu à les imprégner dans des stades plus jeunes de leur développement, alors qu'elles sont en voie d'accroissement. Nous ne pouvons donc prendre position dans la discussion engagée depuis longtemps entre W. MÜLLER (1) qui soutient l'opinion que les fibres optiques s'accroissent dans le pédicule de la vésicule oculaire à partir de la rétine, et M. HIS (2), KÖLLIKER (3) et d'autres qui admettent un accroissement en sens contraire, c'est-à-dire du cerveau à la vésicule oculaire. Si sur un sujet aussi difficile l'on pouvait conclure par analogie, nous affirmerions volontiers que ces deux opinions peuvent se soutenir. D'après les nouvelles doctrines de HIS sur l'accroissement des cylindre-axes des névroblastes, et les récentes découvertes sur la terminaison des fibres nerveuses, il semble tout naturel d'admettre que les fibres rétinienne qui naissent des cellules ganglionnaires s'accroissent d'une façon centripète, tandis que les fibres dont l'origine se trouve dans les centres optiques s'accroissent dans une direction centrifuge.

La FIG. 4, PL. VII, représente une coupe antéro-postérieure de l'œil d'un embryon de souris. On y remarque en *B* un pli rétinien très notable, sur lequel KÖLLIKER a déjà insisté, et dont les fibres de MÜLLER apparaissent très flexueuses et épaissies. Les prismes du cristallin se colorent souvent par le chromate d'argent, et montrent des contours âpres, bien qu'ils soient toujours dépourvus de filaments unissants. Plusieurs prismes centraux manquent déjà de noyau.

Nos observations sont encore fort incomplètes sur les autres couches de la rétine. Nous allons en dire cependant quelques mots.

Les *cellules amacrines* apparaissent en même temps que les cellules ganglionnaires et le développement de leur panache inférieur marque la formation de la zone plexiforme interne. Les fibres de l'arborisation terminale sont courtes, grossières et fort variqueuses; elles sont associées aux ramilles du panache ascendant des corpuscules ganglionnaires. Chez le poulet, à partir du quatorzième jour de l'incubation, les spongioblastes nerveux sont complètement différenciés, FIG. 3, *u*, et l'on reconnaît déjà les divers types de cellules amacrines.

(1) W. MÜLLER : *Ueber Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere*; Leipzig, 1875, aus der Festschrift zu Ludwig's Jubiläum.

(2) HIS : *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes*; Leipzig, 1868.

(3) KÖLLIKER : *Loc. cit.*, p. 709.

Quant aux *cellules bipolaires*, elles apparaissent très distinctement chez les embryons de poulet à partir du treizième jour de l'incubation, FIG. 3, *m*. Seulement, les panaches supérieur et inférieur se montrent encore très courts et comme granuleux; la massue de LANDOLT possède une grosseur relativement considérable.

Dans la rétine des embryons plus jeunes, par exemple dans celle qui est représentée dans la FIG. 1, PL. VII; et qui provient d'un embryon de souris de quinze millimètres, il n'est pas possible de distinguer les cellules bipolaires des corps des cellules visuelles, et même des fibres de MÜLLER imparfaitement imprégnées. Cependant nous sommes disposé à croire que les cellules bipolaires sont représentées par certains corpuscules fusiformes, placés à des niveaux différents de la moitié externe de la rétine, et caractérisés par le fait que leur expansion descendante est courte et se termine au moyen d'une varicosité, FIG. 2, *b*, PL. VII. Le prolongement externe atteint la membrane limitante. Mais, hâtons-nous de le dire, la couche des grains externes et la couche plexiforme externe n'étant pas encore différenciées, nous ne pouvons avoir une certitude complète sur l'identité de ces éléments avec les cellules bipolaires, d'autant plus qu'ils semblent posséder les mêmes propriétés que certains autres éléments qui siègent très près de la membrane limitante externe et qui pourraient bien représenter des cellules visuelles rudimentaires ou les *cellules proliférantes* de KOGANEÏ et CHIEVITZ, FIG. 2, *g*, PL. VII.

Nos recherches sont encore très peu précises sur les cônes et les bâtonnets, ainsi que sur leurs grains. Chez l'embryon de lapin nouveau-né, la couche des grains externes apparaît déjà formée, FIG. 12, PL. VII; elle se trouve séparée de la zone des grains internes par la zone plexiforme externe, et elle renferme deux espèces de grains: ceux qui offrent une seule expansion ascendante, et ceux qui présentent deux expansions, une ascendante et une descendante. Cette dernière se termine dans la couche plexiforme externe au moyen d'un renflement libre fort irrégulier. Nous croyons que tous ces grains appartiennent aux bâtonnets, les corps des cônes ne s'étant pas colorés par le chromate d'argent.

Dans la rétine du poulet au treizième ou quatorzième jour de l'incubation, les grains externes sont déjà formés, et on y observe même les deux variétés de fibres des cônes: les fibres droites et les fibres obliques, FIG. 3, *e*, PL. VII. Les cônes et les bâtonnets proprement dits sont représentés,

ainsi que l'ont noté KÖLLIKER, BABUCHIN, CHIEVITZ, etc., par des excroissances hyalines, très courtes, des extrémités périphériques des fibres des grains. Ces excroissances ne se colorent pas par le chromate d'argent.

Les *cellules horizontales* se colorent très bien dans la rétine du lapin nouveau-né, FIG. 12, PL. VII. Elles ont une forme semi-lunaire, et possèdent deux épaisses expansions horizontales qui se ramifient dans le sein de la zone plexiforme externe. On peut déjà distinguer deux types cellulaires : des cellules avec un prolongement protoplasmique descendant, et des cellules munies exclusivement d'expansions horizontales. Ces dernières sont les plus nombreuses et, dans les coupes horizontales de la rétine, elles forment un réseau à mailles étroites au moyen des contacts intimes de leurs prolongements protoplasmiques.

En étudiant l'évolution de la rétine et celle des centres nerveux, nous nous sommes posé très souvent cette question : quelles sont les causes mécaniques de l'accroissement des fibres nerveuses et du pouvoir merveilleux qu'ont les expansions nerveuses venant d'éléments éloignés de se mettre en contact, sans erreurs ni détours, avec certains corpuscules nerveux, mésodermiques ou épithéliaux?

HIS (1) s'est occupé de cet important problème, et d'après ses vues, la disposition des cellules épithéliales des centres et celle des obstacles (os, cartilages, membranes conjonctives, etc.), qui se trouvent sur le chemin des nerfs en voie d'accroissement, entreraient pour une grande part dans le phénomène : les cylindre-axes des névroblastes marcheraient toujours, soit dans la moelle, soit dans les tissus mésodermiques, dans le sens de la moindre résistance.

Sans nier l'importance des influences mécaniques, surtout dans le phénomène de la pénétration le long du pédicule optique des fibres nerveuses qui proviennent tant du cerveau que de la rétine, nous croyons que l'on pourrait aussi admettre des conditions analogues à celles qui entrent en jeu dans le phénomène appelé par PFEFFER *Chimiotaxie* (2), et dont l'influence a été constatée pour les leucocytes par MASSART et BORDET (3), GABRITCHEWSKY (4),

(1) HIS : *Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes und der Nervenwurzeln, etc.*, 1886, et *Zur Geschichte des Gehirns, sowie der centralen und peripherischen Nervenbahnen beim menschlichen Embryo*; Abhand. d. math.-phys. Class. d. Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., 1888.

(2) PFEFFER : *Untersuchungen aus d. bot. Institute in Tübingen*; Vol. I, p. 363.

(3) MASSART et BORDET : *Annales de l'Institut Pasteur*, 1891, p. 417.

(4) GABRITCHEWSKY : *Annales de l'Institut Pasteur*, 1890, p. 346.

BUCHNER (1) et METCHNIKOFF (2). Ce dernier savant explique même par la chimiotaxie le fait si singulier de la réunion des pointes d'accroissement des vaisseaux embryonnaires.

Si l'on admet la sensibilité chimiotaxique dans les névroblastes, on doit supposer que ces éléments sont doués de mouvements amiboïdes, et qu'ils sont excitables par les substances sécrétées par certaines cellules nerveuses, épithéliales ou mésodermiques. Les expansions des névroblastes s'orienteraient dans le sens des courants chimiques, et iraient à la rencontre des corpuscules sécréteurs.

La première de ces deux propriétés est parfaitement établie par les belles recherches de HIS et par les nôtres sur le mode d'accroissement des éléments des ganglions rachidiens. Ces éléments, d'abord bipolaires chez tous les vertébrés, deviennent ensuite unipolaires chez les batraciens, les reptiles, les oiseaux et les mammifères, par suite de la formation, aux dépens du corps cellulaire, d'un pédicule de plus en plus long, et par suite de ce fait que le protoplasme qui entoure le noyau émigre vers la périphérie du ganglion.

Nous avons découvert un phénomène analogue dans les grains du cervelet; d'abord bipolaires et placés près de la surface de celui-ci, ils deviennent unipolaires en allongeant et déplaçant leurs corps à travers la zone moléculaire jusqu'à la zone des grains profonds. C'est seulement alors que naissent les expansions protoplasmiques (3).

Quant à la propriété chimiotaxique, il est impossible de la constater actuellement par des observations ou des expériences directes. En la supposant certaine, elle n'agirait toutefois pas de la même manière dans la croissance de toutes les expansions nerveuses. Il faudrait distinguer plusieurs cas : 1° le déplacement des corps cellulaires; 2° la croissance des cylindre-axes vers certains corpuscules; 3° la croissance réciproque des expansions des cellules nerveuses associées; 4° la croissance dans des directions différentes des prolongements protoplasmiques et du cylindre-axe d'une même cellule, etc.

Déplacement des corps cellulaires. La migration des corps cellulaires, sans changement important du siège des cylindre-axes, s'observe dans plusieurs cellules nerveuses embryonnaires de la moelle, et surtout, comme

(1) BUCHNER : Berliner klinische Wochenschrift, 1890, n° 47.

(2) METCHNIKOFF : Leçons sur la Pathologie comparée de l'inflammation, Paris, 1892.

(3) Cette opinion est mentionnée par mon frère dans son mémoire : *El encéfalo de los reptiles*; Trabajo del laboratorio de histologia de la Universidad de Zaragoza, 1891, p. 30.

nous l'avons dit plus haut, dans les grains primordiaux du cervelet et les corps des cellules ganglionnaires sensibles. Dans ces cas, il faudrait admettre soit une chimiotaxie positive vers les régions où se dirigent les corps cellulaires, soit une chimiotaxie négative pour les matières produites au niveau des prolongements nerveux, ce qui obligerait les cellules à fuir les cylindre-axes jusqu'à la rencontre d'un obstacle mécanique : membrane connective des ganglions, faisceaux de la substance blanche dans le cervelet, etc.

Croissance des cylindre-axes sensitifs et moteurs. L'accroissement centrifuge des fibres nerveuses vers les corpuscules épithéliaux, les fibres musculaires, etc., est très difficile à expliquer, même en supposant la chimiotaxie, à cause des distances vraiment énormes qu'ont à parcourir les cylindre-axes. Il faut supposer d'abord l'influence des obstacles préétablis et des lieux de moindre résistance (doctrine de HIS); la chimiotaxie entrerait en jeu seulement en dernier lieu, lorsque les fibres nerveuses abordent les territoires où se trouvent les cellules qui doivent recevoir l'arborisation terminale. Les substances attirantes seraient sécrétées par les cellules épithéliales, glandulaires, musculaires, etc. (1)

Croissance réciproque des cellules nerveuses associées. Dans les éléments dont les arborisations tendent à se rencontrer en formant des couples de plexus, on pourrait imaginer une chimiotaxie positive réciproque et croisée. Cela expliquerait pourquoi les pieds des cônes et des bâtonnets arrivent à se mettre en contact avec les panaches ascendants de certaines bipolaires, et pourquoi les arborisations des cellules ganglionnaires vont exclusivement se mettre en relation avec les panaches inférieurs de quelques spongioblastes. On comprendrait même le fait de l'apparition simultanée des branches protoplasmiques des éléments accouplés.

(1) Après avoir envoyé à l'impression le manuscrit de ce travail, nous avons reçu (30 novembre 1892) une brochure très intéressante de STRASSER (*Alte und neue Probleme der entwicklungsgeschichtlichen Forschung auf dem Gebiete des Nervensystems*; Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1892.) traitant également de l'accroissement des nerfs vers les muscles et les organes sensitifs. D'après l'auteur, la cause du processus résiderait dans des phénomènes électro-moteurs. Sous l'influence d'un état électro-négatif du myotome, les névroblastes seraient excités et leur pôle externe (côté du cylindre-axe) s'électrifierait positivement. L'accroissement des cylindre-axes vers les plaques musculaires serait la conséquence de l'attraction électrique dans le sens de la plus grande différence de potentiel. Nous exposerons et discuterons cette hypothèse dans un autre travail.

Croissance dans des directions différentes des prolongements protoplasmiques et nerveux. Citons comme exemple les cellules de PURKINJE. D'abord, ces cellules sont piriformes n'ayant plus que l'expansion nerveuse descendante; c'est alors qu'elles subissent peut-être l'influence attirante de quelque substance sécrétée dans les centres où va se terminer cette expansion. Le prolongement cylindraxile, une fois arrivé à son terme, demeure en repos, *chimiotaxie indifférente*. De plus, le corps cellulaire est le siège d'une chimiotaxie positive vers les substances produites au niveau des fibrilles parallèles de la couche moléculaire en voie de formation. Sous cette influence se forme l'arborisation protoplasmique, dont l'orientation et le nombre des rameaux secondaires gardent un certain rapport avec la direction et le nombre des fibrilles parallèles.

Le rôle hypothétique joué par les cellules épithéliales et leurs membranes limitantes dans ce processus serait, peut-être, celui de servir à diriger les mouvements amiboïdes, afin d'empêcher que les prolongements cellulaires ne poussent aveuglément en ligne droite vers la source chimiotaxique, au lieu de suivre des directions plus convenables à la construction anatomique des parties. C'est ainsi que l'on conçoit le fait que les cylindre-axes provenant des cellules ganglionnaires de la rétine, sollicités vers certains éléments des centres, ne tombent pas dans l'intérieur de l'œil, la limitante interne leur servant de barrière contentive. On ne saurait pas attribuer aux fibres de MÜLLER une influence plus directe dans la morphologie et la direction des corpuscules nerveux; en effet, lorsque celles-là émettent leurs expansions lamelleuses, destinées à former des loges cellulaires et le stroma des couches plexiformes, les corpuscules et les fibres nerveuses rétiniennees sont déjà complètement différenciés.

Cette théorie est également applicable aux autres centres nerveux. Ainsi, dans le cerveau, c'est pendant cette première étape des cellules épithéliales qu'on pourrait attribuer à celles-ci quelque influence sur la morphologie des pyramides. Car la disposition en fuseau des cellules de l'épendyme, bien connue actuellement par les travaux de MAGINI, FALZACAPPA, CAJAL et RETZIUS, ainsi que la direction rayonnante des prolongements périphériques s'insérant dans la *pia mater*, pourrait influencer en quelque chose (à part la chimiotaxie) l'orientation et l'accroissement vers la surface cérébrale de la tige protoplasmique des pyramides. Une circonstance qui tend encore à prouver cette influence mécanique, c'est que la ramification périphérique de l'extrémité externe des corpuscules épithéliaux possède la même forme et la même position et apparaît en même temps que le panache terminal (dans la

première couche cérébrale) de la tige périphérique des pyramides. Par contre, l'apparition des collatérales, tant nerveuses que protoplasmiques, ainsi que la direction des cylindre-axes des cellules d'association et commissurales, ne s'explique pas, étant données la forme et l'orientation des cellules épithéliales du cerveau. De toutes manières, c'est un fait très significatif que les cellules épithéliales embryonnaires des centres (moelle, corne d'AMMON, cervelet, cerveau, lobe optique, etc.) aient toujours la même orientation que les cellules nerveuses primordiales.

Nous ne voulons pas insister davantage sur la valeur de la doctrine chimiotaxique, appliquée à l'explication de l'accroissement des expansions des cellules nerveuses. Ce que nous en avons dit suffit pour comprendre qu'en admettant, outre l'influence mécanique du tissu connectif, intra- et extra-nerveux, l'existence dans les névroblastes d'une sensibilité chimiotaxique, soit positive, soit négative à l'égard de certains éléments, on peut se rendre compte, dans une certaine mesure, du phénomène énigmatique de la morphologie de quelques cellules nerveuses, et du fait non moins obscur des rapports de contiguïté qui s'établissent entre des éléments placés à de grandes distances.

Cette hypothèse, du reste, n'a pas la prétention de tout expliquer; car elle-même présuppose l'existence de certaines conditions préalables chimiques et morphologiques tout à fait inexplicables, par exemple: la distribution première des cellules épithéliales et conjonctives servant de freins et de barrières à l'accroissement dans certaines directions; la production, dans des parties différentes des centres, de substances attirantes ou repoussantes, d'après des lois préétablies; la suspension ou la transformation de l'état chimiotaxique de chaque élément à des époques déterminées, etc. On peut dire que cette théorie éloigne la difficulté sans cependant parvenir à la résoudre. En la supposant exacte, elle nous révèle quelques conditions secondaires du processus de l'accroissement nerveux; mais les conditions premières, qui se confondent avec les causes de l'évolution cellulaire elle-même, restent et resteront pendant de longs siècles dans l'obscurité la plus complète.

D'ailleurs, si faible que soit une hypothèse scientifique, elle est toujours préférable à l'absence de toute explication. C'est pourquoi, malgré les objections qu'on pourrait lui faire, nous croyons qu'elle mérite d'être provisoirement accueillie. Peut-être trouvera-t-on dans les recherches entreprises pour appuyer ou rejeter les bases d'une théorie plus solide du phénomène énigmatique de l'accroissement des expansions nerveuses.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

1. Les cellules nerveuses, les cellules épithéliales, les cônes et les bâtonnets de la rétine de tous les vertébrés sont des éléments complètement indépendants, des véritables *névrones* de WALDEYER.

2. La transmission des actions nerveuses a lieu au moyen d'articulations ou de contacts entre les expansions des divers éléments rétinien. Les contacts s'établissent quelquefois entre les expansions de deux éléments placés à l'opposite; mais d'ordinaire, les rapports s'étendent à un plus grand nombre d'éléments. Par exemple, le panache ascendant d'une cellule bipolaire destinée aux cônes se met en contact avec quelques pieds terminaux de ceux-ci, et chaque pied de cône peut entrer en relation avec des fibres provenant de plusieurs cellules bipolaires.

3. Les bâtonnets des téléostéens, des oiseaux nocturnes et des mammifères possèdent un caractère commun : la terminaison au moyen d'une nodosité plus ou moins arrondie dans l'étage externe de la zone plexiforme. Mais les bâtonnets des oiseaux diurnes et des batraciens se terminent au moyen d'un pied conique hérissé de filaments horizontaux.

4. A côté des cônes droits ou ordinaires, on trouve, chez les batraciens, les reptiles et les oiseaux, des cellules visuelles à fibre descendante oblique, dont le renflement basilaire siège dans un plan plus profond que celui des autres pieds des cellules visuelles.

5. Chez les poissons téléostéens et les mammifères, il existe deux espèces de cellules bipolaires : des bipolaires destinées aux bâtonnets, dont le panache est vertical et se met en connexion avec les sphérules basilaires de ceux-ci; et des bipolaires destinées aux cônes, dont le panache est aplati, siège dans un plan plus profond, et entre en rapport spécialement avec les éminences basilaires et les fibrilles terminales des cônes.

6. Les dimensions relatives des panaches supérieurs des bipolaires, destinées soit aux bâtonnets, soit aux cônes, sont très variables; ce qui donne lieu à ce fait que certaines bipolaires transmettent l'excitation d'un grand nombre de cellules visuelles, tandis que d'autres la reçoivent d'un petit nombre.

7. Il y a un rapport entre le volume et le nombre des cellules horizontales d'une part, et la ténuité et l'abondance des bâtonnets de l'autre. Ainsi, chez les mammifères et les téléostéens, où les bâtonnets sont très grêles et très nombreux, les cellules horizontales acquièrent un dévelop-

pement extraordinaire. Le contraire s'observe chez les reptiles, les batraciens et les oiseaux, où les bâtonnets manquent (reptiles) ou sont peu nombreux.

8. Étant données la disposition et les connexions des cellules horizontales externes et internes, on peut supposer qu'elles servent à mettre en rapport certains groupes de bâtonnets avec certains autres groupes qui siègent à une distance plus ou moins considérable. Elles peuvent avoir, en outre, une activité fonctionnelle propre, actuellement inconnue.

9. Les deux espèces de spongioblastes décrits par DOGIEL existent dans la rétine des batraciens, des reptiles et des oiseaux (spongioblastes à cylindre-axe qui se continue avec une fibre du nerf optique et spongioblastes dépourvus de prolongement nerveux ou cellules amacrines). Chez les mammifères et les téléostéens, nous n'avons trouvé que des cellules amacrines.

10. Les cellules amacrines peuvent se classer en trois groupes d'après la forme de leur panache terminal : les cellules dont le panache aplati et rayonnant semble formé de fibrilles nerveuses très longues; les cellules dont le panache plus épais et plus court paraît constitué par des expansions protoplasmiques très flexueuses et variqueuses; enfin, les cellules dont le panache présente seulement quelques grosses branches, ayant l'apparence de tiges protoplasmiques.

Les deux premières espèces de cellules amacrines se rencontrent dans tous les étages de la zone plexiforme interne. La dernière espèce, de taille géante, se trouve seulement dans quelques étages, à moins qu'ailleurs elles ne s'imprègnent que rarement.

11. La zone plexiforme interne paraît constituée chez tous les vertébrés par quatre, cinq, ou un plus grand nombre de plexus superposés, au niveau desquels s'entrelacent les arborisations terminales des cellules amacrines, les panaches terminaux des cellules bipolaires et les ramifications terminales des cellules ganglionnaires. Le nombre des plexus est toujours en proportion du nombre et de la petitesse des cellules bipolaires.

12. Le rôle joué par les cellules amacrines est actuellement indéterminable; on peut affirmer seulement qu'elles doivent exercer quelque action sur les panaches des cellules ganglionnaires, et peut-être sur ceux des cellules bipolaires. Cette action pourrait prendre naissance dans les centres nerveux et se communiquer aux corps des cellules amacrines au moyen des ramifications terminales des fibres centrifuges.

13. Chez les mammifères, et peut-être aussi chez tous les vertébrés, la zone plexiforme interne contient, à des niveaux différents, des cellules horizontales amacrines.

14. Chez les batraciens, les reptiles et les oiseaux, les cellules bipolaires fournissent souvent des arborisations collatérales aux divers étages de la zone plexiforme interne. Chez les téléostéens et chez les mammifères, cette disposition ne se retrouve pas dans les cellules bipolaires à panache ascendant ou destiné aux bâtonnets, et elle est très exceptionnelle dans les cellules bipolaires destinées aux cônes.

15. Chez les mammifères et les téléostéens, les arborisations inférieures des cellules bipolaires destinées aux bâtonnets touchent pour la plupart la face supérieure des cellules ganglionnaires.

16. Chaque cellule ganglionnaire de la rétine des mammifères a une représentation dynamique différente d'après sa forme, son étendue et le nombre des étages où elle fournit des arborisations terminales. On doit distinguer ici différents cas : 1° des cellules monostratifiées, petites, qui se mettent en rapport avec quelques cellules bipolaires appartenant au même étage ; 2° des cellules monostratifiées, grandes, entrant en relation avec un grand nombre de cellules bipolaires du même étage ; 3° des cellules polystratifiées, grandes ou petites, qui conduisent l'ébranlement des cellules bipolaires appartenant à deux ou trois étages ; 4° des cellules diffuses se trouvant en connexion avec des cellules bipolaires qui siègent sur tous ou sur la plupart des étages de la zone plexiforme. Nous ne sommes pas en mesure de décider s'il n'existerait pas aussi des cellules ganglionnaires en connexion exclusive avec des spongioblastes.

17. Étant donné que l'arborisation terminale inférieure des cellules bipolaires est fort petite en comparaison de celle des cellules ganglionnaires, il s'ensuit que même les cellules ganglionnaires plus petites et monostratifiées amènent aux centres les impressions apportées par un nombre relativement considérable de cellules bipolaires. Et comme ces dernières à leur tour recueillent, au moyen de leurs panaches ascendants, les ébranlements produits par un grand nombre de cellules visuelles, il en résulte que l'impression lumineuse se concentre de plus en plus à mesure qu'elle traverse la rétine.

18. Étant donné que certaines cellules ganglionnaires reçoivent par leurs corps l'insertion des panaches des bipolaires destinées aux bâtonnets, et qu'il est probable qu'elles entrent en rapport aussi, au moyen de l'arbori-

sation terminale, avec les panaches de quelques cellules bipolaires destinées aux cônes, on doit en conclure que ces cellules ganglionnaires transmettent les deux espèces de mouvements spécifiques : celui de la couleur et celui de l'impression simple de lumière. Nous croyons cependant fort probable qu'il existe aussi des cellules ganglionnaires monostratifiées se trouvant en connexion exclusive, soit avec des cellules bipolaires destinées aux cônes, soit avec des cellules bipolaires destinées aux bâtonnets. D'ailleurs, c'est un point encore très obscur qui demande de nouvelles recherches.

19. Le mouvement engendré dans les cônes et les bâtonnets marche au travers de la rétine de la même manière que l'ébranlement produit dans toutes les surfaces sensorielles, c'est-à-dire qu'il est recueilli par des expansions protoplasmiques, conduit par des cylindre-axes (direction cellulifuge) et fixé par les arborisations terminales de ces derniers. C'est là la confirmation de la polarité dynamique des corpuscules nerveux imaginée par VAN GEHUCHTEN⁽¹⁾ et par nous⁽²⁾. Pour rendre cette théorie applicable à la rétine, il faut que nous considérions la fibre descendante des cellules bipolaires comme un véritable cylindre-axe, et les fibres du panache supérieur comme des prolongements protoplasmiques, ce qui, d'après les propriétés morphologiques de ces éléments, semble tout naturel. Il y aurait donc, dans l'épaisseur de la rétine et sur l'itinéraire du mouvement visuel, deux embranchements ou articulations : l'un placé au niveau de la zone plexiforme externe, l'autre siégeant dans les divers étages de la couche plexiforme interne.

La loi de la polarité fonctionnelle pourrait même se maintenir pour les spongioblastes, si nous acceptons que leur corps reçoit par des fibres centrifuges une certaine activité qui prendrait naissance dans les centres nerveux. Alors la tige descendante des amacrines et ses ramilles terminales doivent être considérées, malgré leur aspect variable, comme de nature fonctionnelle, en leur supposant un courant cellulifuge, qui agirait sur les panaches horizontaux des cellules ganglionnaires.

20. Au point de vue morphologique, les cellules nerveuses de la rétine doivent être divisées en quatre espèces : 1° des cellules névro-épithéliales (cônes et bâtonnets); 2° des cellules à cylindre-axe court (corpuscules bipolaires, cellules horizontales); 3° des cellules à cylindre-axe long (cellules ganglionnaires, spongioblastes nerveux); 4° des cellules amacrines,

(1) VAN GEHUCHTEN : *La moelle et le cervelet*; La Cellule, t. VII, 1891.

(2) CAJAL : *Significación fisiológica de las expansiones protoplasmáticas y nerviosas, etc.*; Rev. de ciencias med. de Barcelona, 1891.

ou dépourvues de prolongement fonctionnel différencié, c'est-à-dire des éléments comparables aux grains du bulbe olfactif et encore mieux aux cellules monopolaires des invertébrés (RETZIUS, LENHOSSÈCK, etc.).

21. La place des éléments rétiniens peut varier dans certaines limites, sans changement dans les rapports des expansions protoplasmiques ou nerveuses. Ainsi on observe : 1° des corps de cône déplacés (téléostéens), où le noyau des cônes réside en dehors de la membrane limitante; 2° des bipolaires déplacées (batraciens, reptiles, etc.); 3° des cellules ganglionnaires déplacées (spongioblastes nerveux de DOGIEL, quelques cellules ganglionnaires des reptiles placées dans l'épaisseur de la zone plexiforme interne, etc.); 4° des amacrines déplacées (celles qui siègent au milieu de cette zone).

22. La rétine de tous les vertébrés contient des cellules épithéliales essentiellement identiques. Leur rôle semble être, non seulement de soutenir les éléments nerveux, mais encore d'isoler les corps et les tiges protoplasmiques, afin d'empêcher la communication horizontale des courants au niveau des couches des grains. Les appendices des cellules épithéliales manquent ou deviennent très fins dans les couches où s'effectuent les connexions nerveuses (zones plexiformes).

23. Le nerf optique, et peut-être aussi la couche des fibres optiques de tous les vertébrés, renferme des cellules en araignée. Ces dernières constituent probablement un appareil mauvais conducteur des courants, de même que les cellules épithéliales, car elles se trouvent toujours en abondance au milieu des fibres nerveuses, écartant celles-ci et empêchant les contacts longitudinaux.

24. En résumé, la rétine est un organe dont la structure montre une unité admirable chez tous les vertébrés. La construction ne semble pas se perfectionner en s'élevant dans l'échelle des vertébrés; elle montre plutôt des modifications portant surtout sur les cônes et les bâtonnets, suivant la spécialité du sens visuel de chaque animal. Il y a une plus grande analogie entre la rétine des mammifères et celle des téléostéens qu'entre la rétine des mammifères et celle des oiseaux ou des reptiles.

25. La *fovea centralis* se distingue des autres régions de la rétine par l'existence, dans l'unité de surface, d'un plus grand nombre de cônes, par la ténuité de ceux-ci, et par le fait que chaque renflement basilaire de cône se met exclusivement en contact avec un panache de cellule bipolaire.

Le manque de réduction, ou la réduction insuffisante, de l'étendue des deux surfaces de l'articulation nerveuse protoplasmique de la couche plexi-

forme (panaches inférieurs des bipolaires et panaches supérieurs des cellules ganglionnaires) au niveau de la fossette, joint à la multiplicité des cônes de celle-ci, explique les modifications de structure qui s'observent dans la région périfovéale, à savoir : l'obliquité de la fibre des cônes et des prolongements des bipolaires, l'épaisseur considérable des couches des grains internes et externes, etc.

Madrid, le 21 novembre 1892.

EXPLICATION DES PLANCHES.

La plupart de nos figures ont été dessinées à la chambre claire d'ABBE avec l'objectif C de ZEISS. Nous avons reproduit dans les figures de grande étendue des cellules prises dans différentes coupes de la rétine du même animal.

PLANCHE I.

FIG. 1. Coupe verticale de la rétine d'un percide, *Box salpa*.

A, couche des cellules visuelles; B, membrane limitante externe; C, couche des corps des cellules visuelles; D, couche plexiforme externe; E, couche des grains internes; F, couche plexiforme interne; G, couche des cellules ganglionnaires; H, couche des fibres du nerf optique.

a, cône; b, article interne des bâtonnets; c, sphérule terminale d'une fibre de bâtonnet; d, grosse cellule bipolaire, destinée aux bâtonnets; e, cellule bipolaire mince ou destinée aux cônes; f, pied terminal d'une cellule bipolaire destinée aux bâtonnets; j, panache ascendant de ces cellules; g, arborisation inférieure d'une petite cellule bipolaire.

FIG. 2. Coupe verticale de la rétine du *Cyprinus carpio*. — Méthode de la double imprégnation.

a, cellules horizontales externes; b, cellules horizontales intermédiaires; c, cylindre-axe horizontal de ces éléments; d, sphérule inférieure d'une fibre de bâtonnet; e, cellules horizontales externes ou fusiformes; f et g, autres cellules appartenant à la même variété; h, fibre fine, d'apparence nerveuse, se continuant avec un appendice épais d'une cellule fusiforme.

A, cellule amacrine à filaments multiples qui s'étalent dans les deux premiers étages de la couche plexiforme interne; B, spongioblaste ou cellule amacrine qui fournit des ramilles au cinquième étage; C, cellule amacrine volumineuse qui donne des branches au premier et au quatrième étage; D, cellule amacrine située dans la couche plexiforme et dont les branches semblent s'étaler dans les troisième et cinquième étages; E, cellules ganglionnaires obliques.

FIG. 3. Une cellule amacrine d'un percide, *Box salpa*, vue de plan; on y observe les fibrilles rayonnantes, semblables à des cylindre-axes, qui marchent en direction horizontale, au niveau d'un étage de la couche plexiforme interne.

FIG. 4. Cellules spéciales étoilées qui siègent dans la couche des grains internes. *Box salpa*.

A, couche plexiforme externe; B, couche plexiforme interne; a, b, d, corps cellulaires; e, expansions descendantes; f, fibrilles d'apparence nerveuse se ramifiant

dans la zone plexiforme externe; *g*, fibrilles nerveuses ascendantes d'origine inconnue; *h*, terminaison inférieure des prolongements descendants les plus longs.

FIG. 5. Cellules amacrines ou spongioblastes de la rétine du *Cyprinus carpio*.

A et *B*, cellules amacrines du premier étage; *C* et *J*, cellules amacrines se ramifiant dans le deuxième étage; *D* et *E*, cellules amacrines destinées au troisième étage; *H*, *F* et *O*, cellules amacrines destinées au quatrième étage; *I* et *G*, cellules amacrines destinées au cinquième étage; *M* et *L*, cellules amacrines diffuses à panache descendant, s'accumulant spécialement dans le cinquième étage; *N*, cellule amacrine diffuse, dont le panache oblique se distribue particulièrement dans les quatrième et cinquième étages.

FIG. 6. Cellules ganglionnaires de la rétine du *Cyprinus carpio*.

A, cellule ganglionnaire diffuse; *B*, cellule ganglionnaire destinée au quatrième étage; *C*, *D* et *F*, cellules monostratifiées destinées au quatrième étage; *H* et *J*, cellules monostratifiées du troisième étage; *I* et *L*, cellules monostratifiées du deuxième étage; *M*, cellule ganglionnaire géante destinée au premier étage; *E*, cellule ganglionnaire bistratifiée; *a*, spongioblaste qui émet des branches collatérales dans le premier étage et des rameaux terminaux dans le cinquième.

PLANCHE II.

Éléments de la rétine de la grenouille colorés par le chromate d'argent (imprégnation double).

FIG. 1. *a*, cellule bipolaire dont le prolongement descendant émet trois arborisations superposées; *b*, cellule bipolaire déplacée; *c*, cellule bipolaire pourvue d'une seule arborisation inférieure qui s'étale dans le cinquième étage (*g*); *f*, cellule bipolaire à panache supérieur très ample; *e*, cellule horizontale en brosse; *d*, cellule bipolaire qui fournit des arborisations inférieures au premier et au second étage.

FIG. 2. *a*, corps des cônes; *b*, corps des bâtonnets ordinaires; *c*, corps de bâtonnet oblique; *c*₂, corps de bâtonnets obliques dont la fibre descendante se termine en pointe sans renflement; *d*, fibre très longue provenant d'un bâtonnet oblique; *f*, cellule bipolaire déplacée; *g*, massues de LANDOLT; *h*, cellule bipolaire grosse ou externe; *i*, cellule bipolaire avec trois arborisations inférieures; *j*, grosse cellule bipolaire; *r*, spongioblaste diffus; *s*, spongioblaste nerveux de DOGIEL.

FIG. 3. *a*, corps de cône très épais; *b*, corps de bâtonnet; *c*, corps de bâtonnet en massue; *d*, bâtonnets jumeaux; *e*, petite cellule horizontale; *f*, fibre qui ressemble à un cylindre-axe; *g*, grosse cellule horizontale avec des branches digitiformes; *h*, *i*, fibrilles ascendantes, se ramifiant dans la couche plexiforme externe; *j*, cellule bipolaire grosse ou externe; *A*, cellule amacrine destinée au premier étage; *B*, spongioblaste nerveux; *C*, *E*, cellules amacrines rayonnantes destinées au second étage; *D*, cellule amacrine à panache flexueux destinée au second étage; *F*, *H*, cellules amacrines destinées au troisième étage; *L*, *N*, cellules amacrines destinées au quatrième étage; *M*, cellule amacrine destinée au cinquième étage; *O*, *J*, cellules amacrines diffuses; *G*, cellule amacrine bistratifiée.

FIG. 4. *a*, cellule ganglionnaire polystratifiée; *b, f*, cellules ganglionnaires destinées au second étage; *d*, cellule ganglionnaire destinée au premier étage; *c*, cellule ganglionnaire à panache granuleux destinée au quatrième étage; *e*, cellule ganglionnaire à panache diffus et très délicat; *g*, radiations fibrillaires bistratifiées provenant peut-être d'une cellule ganglionnaire; *h*, radiation fibrillaire descendante, partant probablement d'une cellule amacrine rayonnante.

FIG. 5. *a*, article interne d'un bâtonnet ordinaire; *b*, article externe portant des bandes transversales noires; *d*, bâtonnets en massue à pédicule filiforme; *e*, bâtonnets en massue à pédicule conique et plus épais, dont les noyaux (*h*) siègent en dessous de la limitante externe; *i*, corps de cône.

FIG. 6. Cellules ganglionnaires : *a*, cellule géante arborisée dans le second étage; *b*, cellule ganglionnaire à panache diffus; *c*, cellule ganglionnaire géante et bistratifiée (second et quatrième étage); *d*, cellule ganglionnaire tristratifiée; *f, g*, cellules ganglionnaires bistratifiées, moyennes et petites; *e*, cellule ganglionnaire à panache granuleux destinée au quatrième étage; *h, k*, fibres nerveuses qui semblent pénétrer dans la zone plexiforme interne.

PLANCHE III.

Toutes les figures de cette planche représentent des éléments de la rétine du Lacerta viridis.

FIG. 1. Coupe perpendiculaire de la rétine colorée par la méthode de GOLGI (double imprégnation) : *a*, corps de cône placé près de la membrane limitante externe; *b*, corps plus allongé et situé dans la région intermédiaire des grains externes; *c*, fibre oblique de cône; *d*, cônes jumeaux; *e*, corps de cône présentant des bandes claires transversales; *p*, cellules bipolaires externes ou grosses; *o*, cellules bipolaires internes ou grêles; *s*, massue de LANDOLT; *r*, prolongement descendant d'une cellule bipolaire, qui présente des arborisations collatérales; *q*, arborisation terminale placée en dessus des cellules ganglionnaires.

FIG. 2. Quelques renflements terminaux des fibres descendantes des cônes, vus par leur face inférieure : *a*, fibrilles basilaires qui se terminent par une nodosité très délicate.

FIG. 3. Coupe transversale de la rétine colorée au carmin de GRENACHER : *a*, couche des cônes; *b*, noyaux des cônes; *c*, noyaux des cellules bipolaires déplacées; *d*, renflements basilaires des cônes; *e*, cellule horizontale en brosse; *f*, cellule amacrine géante; *g, h, i, j*, étages de la zone plexiforme paraissant plus granuleux que le reste de la couche; le second (*g*) et le troisième étage paraissent plus développés que les autres; *s, t*, noyaux appartenant probablement à des cellules amacrines déplacées.

FIG. 4. Couche plexiforme interne et cellules amacrines : *a*, cellule amacrine non stratifiée; *b*, cellule amacrine rayonnante destinée au troisième étage; *c*, cellule amacrine à panache flexueux destinée au cinquième étage; *e*, cellule amacrine géante destinée au second étage, et présentant la particularité que ses branches, d'abord

grosses, deviennent fines comme des cylindre-axes; *f*, cellule amacrine rayonnante destinée au premier étage; *g*, cellule amacrine rayonnante destinée au troisième étage; *h*, cellule amacrine à panache flexueux destinée au quatrième étage; *i*, cellule amacrine non stratifiée pourvue de prolongements multiples; *j*, cellule ganglionnaire déplacée; *m*, fibre fine provenant de la cellule amacrine géante *e*.

FIG. 5. *a*, cellule amacrine non stratifiée; *b*, *c*, cellules amacrines à panache flexueux destiné au second étage; *d*, cellule amacrine rayonnante destinée au cinquième étage; *e*, spongioblaste nerveux; *f*, cellule amacrine volumineuse destinée au troisième étage; *g*, cellule amacrine dont les branches fines semblent se ramifier dans le premier et le cinquième étage; *h*, cellule amacrine rayonnante destinée au second étage; *A*, *B*, deux cellules ganglionnaires à panache extraordinairement délicat et riche; *C*, cellule ganglionnaire destinée au quatrième étage; *D*, cellule ganglionnaire dont les fines branches ascendantes se rendent au premier étage.

FIG. 6. Cellules ganglionnaires appartenant à des variétés différentes: *A*, cellule ganglionnaire géante et à ramification diffuse; *B*, cellule ganglionnaire horizontale dont la plupart des branches semblent se perdre dans le cinquième étage; *C*, cellule ganglionnaire polystratifiée qui forme des plexus dans le second, le troisième et le quatrième étage; *D* et *F*, deux cellules ganglionnaires à panache granuleux destiné au quatrième étage; *E*, cellule ganglionnaire à panache délicat qui remplit le troisième, le quatrième et la moitié supérieure du cinquième étage; *G*, cellule ganglionnaire dont les branches se rendent au premier étage; *H*, autre cellule ganglionnaire semblable à celle représentée en *C*, mais de moindre dimension.

FIG. 7. *f*, *h*, *i*, *g*, divers types de cellules bipolaires déplacées; *j*, cellule horizontale en brosse munie d'un cylindre-axe fin; *m*, cellule horizontale étoilée pourvue d'un cylindre-axe *K* (cette cellule a été colorée au bleu de méthylène); *n*, spongioblaste mitral de grande taille, coloré par le bleu de méthylène; *t*, *t*, fibrilles collatérales d'une fibre du nerf optique; ces fibres ont été imprégnées dans la rétine d'un embryon de *Lacerta agilis*.

PLANCHE IV.

FIG. 1. Cellule amacrine rayonnante de la rétine du lézard, sur une coupe horizontale de la couche plexiforme interne: *a*, corps cellulaire piriforme; *b*, bout granuleux d'une ramille rayonnante.

FIG. 2. Cellule amacrine géante du lézard, sur une coupe horizontale de la rétine: *a*, corps cellulaire; *b*, ramilles fines ressemblant à des cylindre-axes; cette cellule appartient à l'espèce que nous avons représentée en *e*, FIG. 4, PL. III.

FIG. 3. Cellule ganglionnaire du lézard vue de face sur une coupe horizontale de la rétine: *a*, corps cellulaire; *b*, ramilles variqueuses se terminant librement; *c*, cylindre-axe qui se continue avec une fibre de la couche des fibres optiques.

FIG. 4. Filaments basilaires qui émanent des renflements terminaux des corps des cellules visuelles de la poule, sur une coupe horizontale de la rétine: *a*, face inférieure d'un renflement de cône; *b*, face inférieure d'un renflement de bâtonnet.

FIG. 5. Cellule horizontale en brosse de la rétine de la poule, vue sur une coupe horizontale : *a*, corps cellulaire et expansions protoplasmiques; *b*, cylindre-axe horizontal; *c*, arborisation terminale.

FIG. 6. Cellules visuelles et corpuscules horizontaux de la rétine du coq d'Inde : *a*, cône à fibre descendante très longue et très oblique; *e*, ramilles collatérales de cette fibre; *b*, cône droit; *c*, bâtonnet; *d*, cônes jumeaux; *f*, *g*, cellules horizontales aplaties; *h*, cellule horizontale en brosse; *j*, arborisation terminale d'un cylindre-axe.

FIG. 7. Cellules horizontales aplaties de la rétine de la poule, vues sur des coupes horizontales : *a*, cellules : *b*, cylindre-axe.

FIG. 8. Cellules nerveuses de la rétine de la poule : *a*, bâtonnet; *b*, cône droit; *c*, cône infléchi; *d*, cône dont le renflement terminal siège en dessous de la couche plexiforme; *e*, *f*, cônes jumeaux; *h*, cônes à prolongements basilaires qui descendent en faisceaux; *i*, cellules horizontales en brosse; *j*, cellules horizontales aplaties; *g*, arborisation terminale d'un cylindre-axe provenant d'une cellule horizontale en brosse; *k*, autre arborisation terminale semblable; *o*, *p*, *q*, bipolaires minces; *l*, massue de LANDOLT; *n*, bipolaire grosse ou externe; *s*, arborisations terminales des cellules bipolaires; *t*, arborisation s'étalant en deux plans très rapprochés; *A*, petite cellule amacrine destinée au premier étage; *B*, cellule amacrine de la même espèce, mais d'un volume très réduit; *C*, autre cellule amacrine plus volumineuse; *D*, *F*, cellules amacrines à panache serré destiné au deuxième étage; *E*, cellule amacrine rayonnante destinée au deuxième étage; *J*, *K*, cellules amacrines à panache flexueux destiné au troisième étage; *M*, cellule amacrine géante destinée au troisième étage; *N*, *H*, cellules amacrines destinées au quatrième étage; *I*, cellule amacrine rayonnante destinée au cinquième étage; *G*, *L*, cellules amacrines non stratifiées. Les numéros d'ordre indiquent les étages de la couche plexiforme.

FIG. 9. Corpuscules visuels de la rétine de verdier : *a*, bâtonnet; *b*, cône dont le renflement terminal siège dans la moitié externe de la couche plexiforme; *c*, cône dont le renflement paraît situé dans un plan plus profond; *d*, cône oblique; *e*, panache fibrillaire des bâtonnets.

FIG. 10. Cellules visuelles et bipolaires de la rétine du verdier : *a*, bâtonnet; *b*, cône dont le renflement touche le panache supérieur d'une cellule bipolaire; *d*, cellule bipolaire à panache aplati; *c*, cellule bipolaire à panache plus grand et dont les filaments montent jusqu'au niveau des renflements des bâtonnets.

PLANCHE V.

Toutes les figures représentent des éléments de la rétine des mammifères, excepté la première qui reproduit quelques cellules nerveuses de la rétine de la poule.

FIG. 1. *A*, cellule ganglionnaire destinée au premier étage; *B*, cellule ganglionnaire destinée au second étage; *C*, petites cellules ganglionnaires, à panache granuleux, qui s'étale dans le quatrième étage; *D*, cellule multipolaire destinée au second étage; *E*, cellule formant deux plexus horizontaux, l'un situé en dessous du quatrième

étage, l'autre dans le troisième; *F*, petite cellule formant deux plexus fins, l'un dans le second, l'autre dans le quatrième étage; *G*, cellule géante constituant trois plexus dans le second, le troisième et le quatrième étage; *J*, cellule formant un plexus très fin destiné au troisième étage; *K*, cellule destinée au quatrième étage, et qui entrelace les ramilles de son panache supérieur avec les branches terminales d'une cellule amacrine destinée au même étage; *a*, fibres centrifuges; *b*, autre fibre centrifuge, dont la portion terminale se dirige horizontalement en dessus de la zone plexiforme interne.

FIG. 2. Coupe de la rétine du chien adulte : *a*, fibre de cône; *b*, corps et fibre de bâtonnet; *c*, cellule bipolaire, à panache ascendant destiné aux bâtonnets; *e*, cellule bipolaire à panache aplati destiné aux cônes; *f*, cellule bipolaire géante à panache aplati; *h*, cellule amacrine diffuse, dont la plupart des ramilles variqueuses siègent en dessus des cellules ganglionnaires; *i*, fibrilles nerveuses ascendantes; *j*, fibres centrifuges; *g* et *g'*, cellules spéciales s'imprégnant très rarement; *n*, cellule ganglionnaire qui reçoit le panache terminal d'une cellule bipolaire destinée aux bâtonnets; *m*, fibrille nerveuse se perdant dans l'épaisseur de la couche plexiforme interne; *p*, fibres nerveuses de la couche des fibres optiques.

FIG. 3. Cellules horizontales de la rétine du chien adulte : *A*, cellule horizontale externe; *B*, cellule horizontale interne de grande taille et dépourvue d'expansions protoplasmiques descendantes; *C*, autre cellule horizontale interne de dimension plus réduite; *a*, cylindre-axe horizontal.

FIG. 4. Corpuscules nerveux de la rétine du bœuf : *a*, cellule bipolaire à panache ascendant; *b*, cellule bipolaire à panache supérieur aplati destiné aux cônes; *c*, *d*, *e*, cellules bipolaires de la même espèce, mais dont le panache inférieur siège dans des étages plus externes; *g*, cellule bipolaire à panache aplati et de dimension énorme; *f*, autre cellule bipolaire à panache supérieur géant, mais dont la ramification du prolongement descendant offre certaine irrégularité; *h*, corpuscules ovoïdes siégeant en dehors de la couche plexiforme externe; *i*, cellule amacrine siégeant dans l'épaisseur de la zone plexiforme interne au niveau du second étage; *j*, cellule amacrine siégeant dans le troisième étage; *m*, autre cellule amacrine dont les branches semblent se perdre dans le troisième et le cinquième étage.

FIG. 5. Un cylindre-axe horizontal de la couche plexiforme externe : *a*, arborisation terminale vue de côté; *b*, fibre nerveuse.

FIG. 6. Une autre arborisation terminale du même genre.

FIG. 7. Éléments nerveux de la rétine du bœuf obtenus par la méthode de l'imprégnation double au chromate d'argent : *A*, cellule amacrine semi-lunaire dont les branches de longueur énorme longent le premier étage; *B*, cellule amacrine grosse et à branches épaisses qui s'étalent dans le second étage; *F*, autre cellule amacrine plus petite destinée au second étage; *D*, cellule amacrine à panache rayonnant destiné au troisième étage; *G*, *H*, cellules amacrines destinées au quatrième étage; *E*, cellule amacrine de grande taille destinée au cinquième étage; *C*, cellule amacrine spéciale à branches très minces qui s'étalent de préférence dans le premier et le

cinquième étage; *a*, petite cellule ganglionnaire destinée au quatrième étage; *b*, cellule ganglionnaire dont les branches constituent trois plexus superposés; *c*, cellule ganglionnaire de petite dimension, dont les branches s'arborescent dans le premier étage; *d*, cellule ganglionnaire de taille moyenne dont les branches se rendent au quatrième étage; *f*, cellule ganglionnaire très semblable aux cellules polystratifiées (à trois étages) des reptiles et des oiseaux, dont les branches constituent deux plexus, un dans le quatrième, l'autre dans le second étage; *e*, cellule ganglionnaire géante destinée au troisième étage.

FIG. 8. Cellules amacrines et ganglionnaires de la rétine du chien : *A*, cellule amacrine rayonnante destinée au premier étage et à une partie du second; *B*, cellule amacrine géante destinée au troisième étage; *G* et *C*, cellules amacrines rayonnantes destinées au second étage; *F*, petite cellule amacrine destinée au troisième étage; *E*, cellule amacrine destinée au quatrième étage; *D*, cellule amacrine non stratifiée; *a*, cellule ganglionnaire dont le panache supérieur s'étale dans le second étage; *b*, cellule géante destinée au second étage; *d*, cellule ganglionnaire destinée au cinquième étage; *e*, petite cellule ganglionnaire dont le panache se rend au quatrième étage; *f*, cellule ganglionnaire de taille moyenne, s'arborescent dans le premier et une partie du second étage; *g*, cellule s'arborescent dans le troisième et une partie du quatrième étage; *i*, cellule bistratifiée.

FIG. 9. Cellules ganglionnaires de la rétine du chien : *a*, cellule ganglionnaire géante qui étale son panache dans le premier étage et une partie du second; *b*, cellule ganglionnaire de petite dimension dont les prolongements multiples se perdent dans le cinquième étage; *c*, cellule géante dont le panache semble se placer de préférence dans le second étage; *d*, *g*, petites cellules ganglionnaires à panache situé dans le quatrième étage; *f*, cellule ganglionnaire de taille moyenne destinée au premier étage; *h*, autre cellule ganglionnaire destinée au second étage et à une partie du premier; *i*, cellule ganglionnaire non stratifiée; *A*, *B*, *C*, spongioblastes.

PLANCHE VI.

FIG. 1. Cellules épithéliales de la rétine de la grenouille : *a*, couche des grains externes; *b*, couche plexiforme externe; *c*, couche des grains internes; *e*, couche plexiforme interne; *d*, couche des spongioblastes et appendices descendants qui les accompagnent; *f*, couche des cellules ganglionnaires; *g*, couche basale ou limitante interne.

FIG. 2. Cellules épithéliales de la rétine du *Cyprinus carpio*.

FIG. 3. Cellules épithéliales de la rétine du lézard.

FIG. 4. Cellules épithéliales de la rétine de la poule.

FIG. 5. Cellules épithéliales de la rétine du bœuf dans la région périphérique de la rétine : *a*, appendices descendants.

FIG. 6. Cellules épithéliales de la rétine du bœuf dans la région voisine de la papille du nerf optique.

extern V. p. 202

FIG. 7. Cylindre-axe horizontal de la couche plexiforme du bœuf : *a*, tige ; *b*, arborisation terminale variqueuse très étendue.

FIG. 8. Arborisation terminale d'une fibre horizontale de la couche plexiforme externe de la rétine du chien.

FIG. 9. Autre arborisation terminale du même genre, provenant du lapin jeune.

FIG. 10. Arborisation terminale d'un cylindre-axe très épais dans la rétine du bœuf, vue de profil, sur une coupe transversale épaisse.

FIG. 11. Cellule horizontale externe de la rétine du bœuf vue sur une coupe horizontale de la rétine : *a*, filament nerveux ; *b*, branches protoplasmiques.

FIG. 12. Coupe perpendiculaire de la rétine du bœuf : *a*, cellule horizontale interne pourvue d'un prolongement descendant ; *b*, autre cellule dépourvue de prolongement inférieur ; *c*, cellule amacrine mitrale pourvue de deux tiges marchant dans des directions opposées ; *d*, grosse cellule amacrine destinée au quatrième étage ; *e*, petite cellule ganglionnaire s'arborisant dans le second étage ; *f*, *g*, *h*, *i*, *j*, divers types de cellules de névroglie ; *k*, cellule amacrine interstitielle et bistratifiée.

FIG. 13. Une cellule horizontale interne dépourvue de prolongements descendants, prise dans la rétine du bœuf sur une coupe horizontale : *a*, cylindre-axe horizontal ; *b*, ramilles protoplasmiques digitiformes.

FIG. 14. Une cellule horizontale interne munie d'un fort prolongement descendant : *a*, expansion nerveuse (?).

FIG. 15. Coupe perpendiculaire de la rétine du caméléon, au niveau de la fossette centrale : *a*, cônes minces ; *b*, cônes plus épais ; *c*, corps des cônes ; *e*, petit panache supérieur d'une cellule bipolaire ; *f*, cellules amacrines ; *g*, expansion latérale d'une cellule épithéliale.

FIG. 16. Coupe perpendiculaire de la rétine du verdier au niveau de la fossette centrale : *a*, cônes minces ; *b*, cônes plus épais ; *e*, corps de cône ; *d*, fibre inclinée de cône ; *c*, nodosité de la fibre de cône ; *f*, renflement terminal de cette fibre ; *g*, panache minuscule d'une cellule bipolaire ; *i*, cellule amacrine stratifiée ; *j*, cellule ganglionnaire destinée au quatrième étage ; *l*, cellule ganglionnaire destinée au second étage.

PLANCHE VII.

FIG. 1. Coupe de la rétine d'un embryon de souris de 15 millimètres : *a*, cellule ganglionnaire (névroblaste de His) encore dépourvue de prolongements protoplasmiques ; *b*, cellule plus avancée en voie de développement ; *c*, cellule ganglionnaire munie de prolongements protoplasmiques ascendants et descendants (*g*) ; *d*, cellule épithéliale ; *e*, cellule épithéliale dont le corps est situé près de la membrane limitante externe et semble en train de se diviser ; *f*, cellule en forme de massue (corps des bâtonnets).

FIG. 2. Coupe de la rétine d'un embryon de chien de 9 centimètres : *a*, cellules épithéliales ; *b*, cellules bipolaires ; *g*, corps des cellules visuelles ; *e*, cellules ganglionnaires ; *f*, prolongement descendant bifurqué d'une cellule de MÜLLER ; *n*, cellule névroglie.

FIG. 3. Coupe transversale de la rétine d'un embryon de poulet au 14^e jour de l'incubation : *a*, cellules épithéliales; *b*, plateau interne de ces dernières encore dépourvu de filaments ascendants; *c*, corps d'un bâtonnet; *d*, grains internes; *e*, cône oblique; *f*, massue de LANDOLT; *m*, cellule bipolaire; *n*, cône droit; *s*, cellule amacrine piriforme; *u*, cellule amacrine géante; *t*, cellule ganglionnaire polystratifiée.

FIG. 4. Coupe antéro-postérieure de l'œil d'un embryon de souris de 15 millimètres : *A*, épithélium antérieur du cristallin; *B*, prismes du cristallin; *C*, pli rétinien; *a*, couche des fibres optiques; *b*, cellules épithéliales; *c*, cellule ganglionnaire.

FIG. 5. Cellules horizontales internes de la rétine du bœuf; *A*, *B*, cellules fusiformes; *B*, cellule étoilée munie d'un prolongement horizontal très long qui s'arboresce dans la zone plexiforme interne (*a*).

FIG. 6. Quelques cellules horizontales externes munies de prolongements descendants (rétine du bœuf) : *a*, cellule munie de prolongements descendants très ramifiés et à direction horizontale; *b*, une cellule plus petite; *c*, une cellule dont le cylindre-axe *c* pouvait se poursuivre sur une certaine distance.

FIG. 7. Cellule horizontale externe de la rétine du bœuf, prise dans une coupe oblique : *a*, cylindre-axe émettant des ramilles collatérales.

FIG. 8. Éléments nerveux de la rétine du bœuf colorés avec le bleu de méthylène (méthode de EHRlich-DOGIEL) : *a*, cellules bipolaires destinées aux cônes; *b*, cellule bipolaire géante à panache aplati; *c*, cellule bipolaire destinée aux cônes et dont le corps siège près de la membrane plexiforme interne; *d*, spongioblaste semi-lunaire à ramilles très fines et longues, se perdant surtout dans le cinquième étage; *f*, cellules amacrines diffuses qui se colorent très fréquemment par le bleu de méthylène; elles forment en *g*, c'est-à-dire au niveau du cinquième étage, un plexus granuleux fort serré; *e*, cellules amacrines piriformes destinées au troisième étage; *h*, cellule amacrine destinée au premier étage; *i*, cellule amacrine destinée au second étage; *j*, cellule amacrine triangulaire placée dans l'épaisseur du quatrième étage; *k*, cellule ganglionnaire géante dont le corps montre des grains très intensément colorés par le bleu de méthylène; *m*, cellule ganglionnaire dépourvue de grains et semblant se rendre au troisième étage.

FIG. 9. Cellules horizontales externes ou petites de la rétine du bœuf, colorées au bleu de méthylène : *a*, corps cellulaire contenant des taches bleues fort intenses; *b*, ramilles protoplasmiques très fines et ramifiées; *c*, cylindre-axes, sur lesquels il est impossible d'observer des collatérales; *d*, cylindre-axes plus épars qui se ramifient quelquefois, et proviennent probablement de cellules horizontales grosses ou internes.

FIG. 10. Une cellule horizontale externe de la rétine du mouton, vue sur une coupe oblique : *a*, cylindre-axe ramifié.

FIG. 11. Cellules amacrines de la rétine du lapin âgé de deux jours : *a*, cellule amacrine du premier étage; *b*, cellule amacrine destinée au troisième étage (probablement).

FIG. 12. Cellules nerveuses de la rétine du lapin âgé de deux jours : *a*, cellules en massue; *b*, bâtonnets; *c*, cellules horizontales internes pourvues de prolongements descendants; *d*, cellules horizontales sans prolongements.

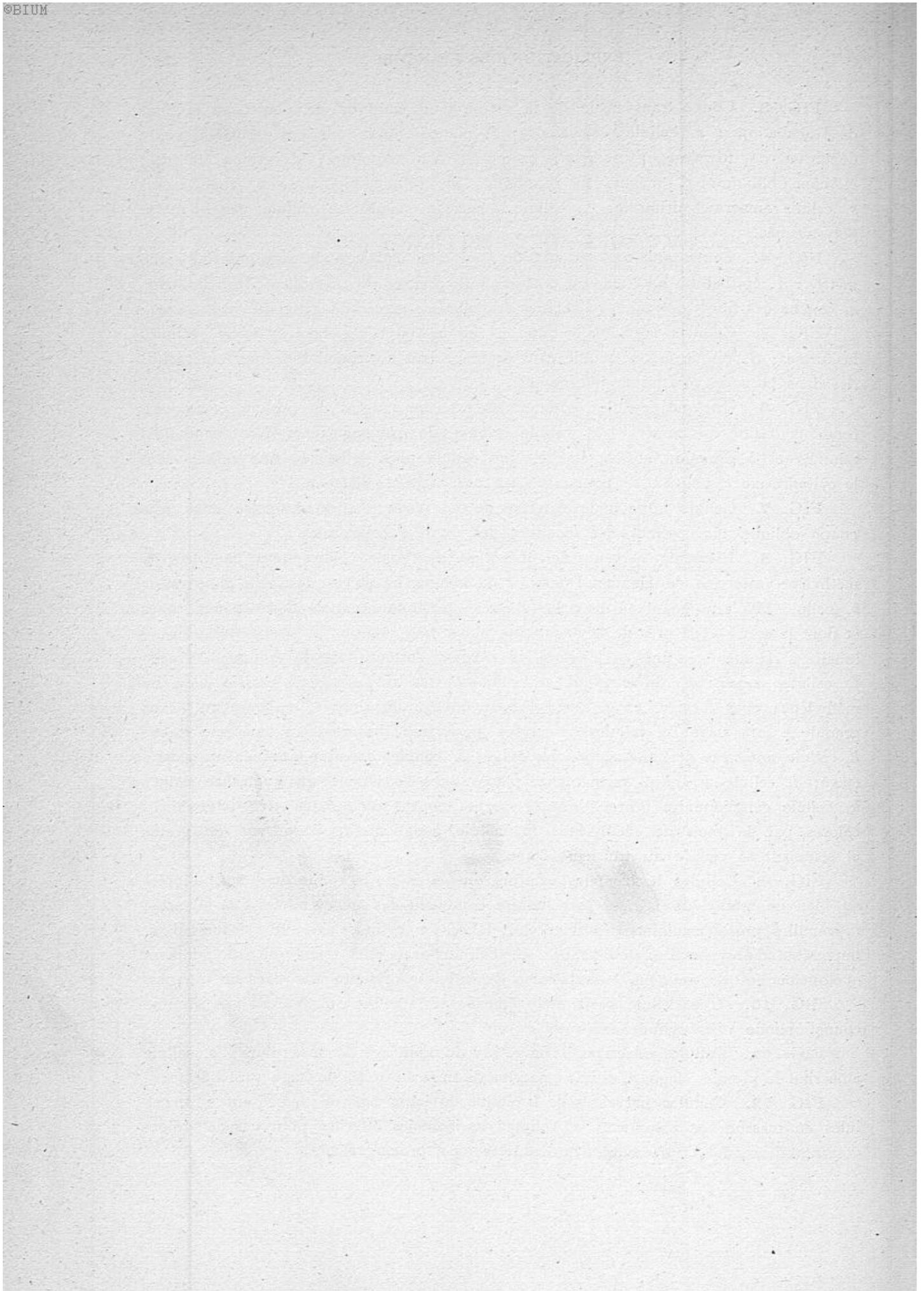
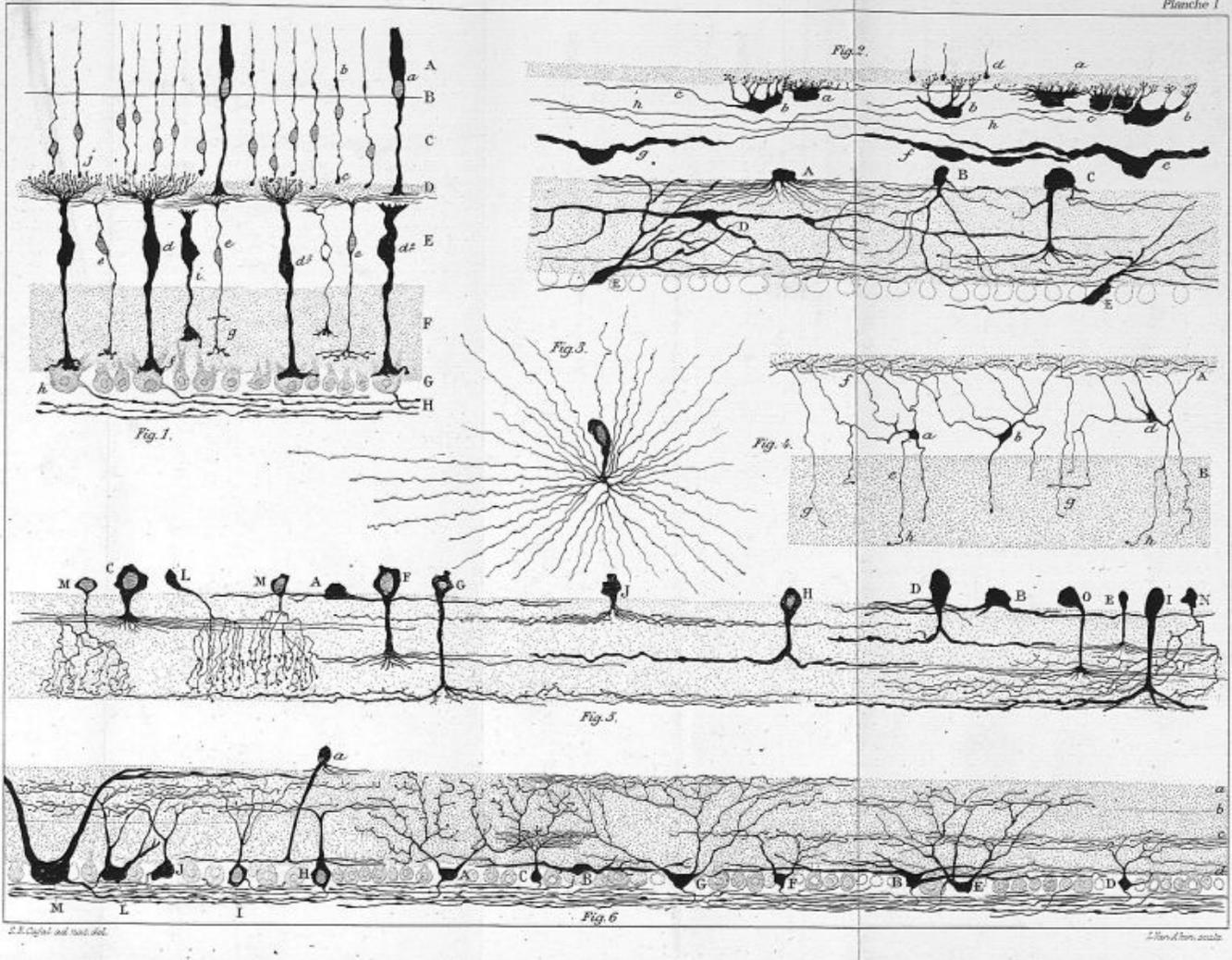
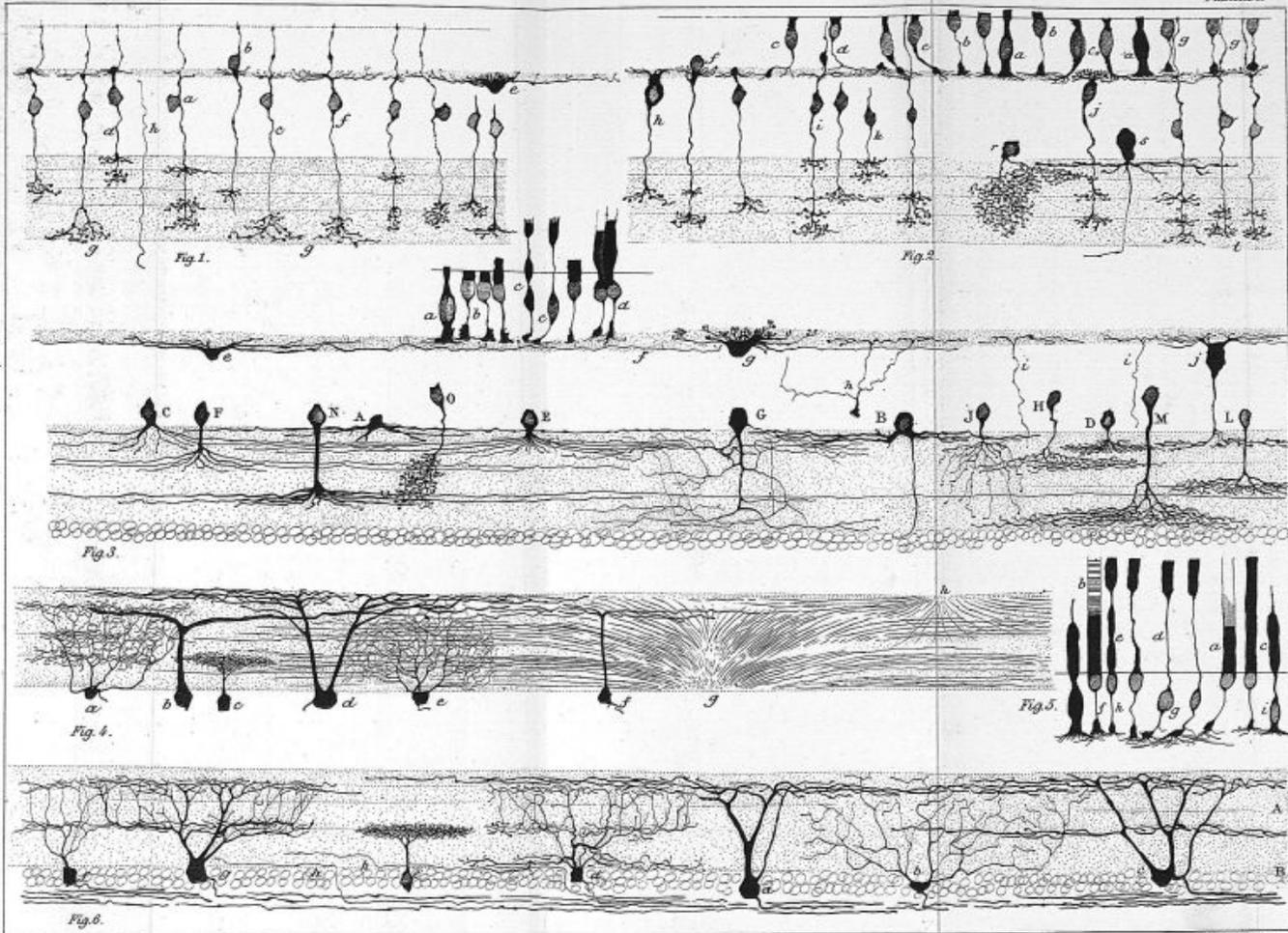


TABLE DES MATIÈRES.

	PAG.		PAG.
Considérations préliminaires	121	Couche des cellules bipolaires	172
Méthodes de recherches	126	Couche des cellules amacrines	174
I. RÉTINE DES TÉLÉOSTÉENS	131	Couche des cellules ganglionnaires.	178
Couche des cellules visuelles	133	Couche des fibres du nerf optique	181
Couche des corps des cellules visuelles	133	Cellules épithéliales	181
Couche plexiforme externe	134	IV. RÉTINE DES OISEAUX	182
Couche des cellules horizontales.	134	Couche des cellules visuelles	182
Couche des cellules bipolaires	139	Couche des corps des cellules visuelles	183
Couches des cellules amacrines ou spongioblastes de Müller	142	Couche plexiforme externe	186
Couche plexiforme interne	147	Couche des cellules horizontales.	187
Couche des cellules ganglionnaires.	148	Couche des cellules bipolaires	187
Couche des fibres optiques	150	Couche des cellules amacrines	188
Cellules de Müller ou de soutè- nement	150	Couche des cellules ganglionnaires.	190
II. RÉTINE DES BATRACIENS	151	Couche des fibres du nerf optique.	191
Couche des cellules visuelles	151	Cellules épithéliales	191
Couche des corps des cellules visuelles	152	V. RÉTINE DES MAMMIFÈRES	192
Couche plexiforme externe	155	Couche des cellules visuelles	193
Couche des cellules horizontales.	155	Couche des corps des cellules visuelles	193
Couche des cellules bipolaires	157	Couche des cellules horizontales.	196
Couche des cellules amacrines	160	Couche des cellules bipolaires	204
Couche des cellules ganglionnaires.	163	Couche des cellules amacrines	208
Couche des fibres du nerf optique.	165	Couche des cellules ganglionnaires.	217
Cellules névrogliales	168	Couche des fibres optiques	223
III. RÉTINE DES REPTILES	169	Névroglie	223
Couche des cônes et des bâtonnets.	169	FOVEA CENTRALIS	226
Couche des corps des cellules visuelles	169	Passereaux	226
Couche plexiforme externe	171	Caméléon	228
Couche des cellules horizontales.	171	DÉVELOPPEMENT DES CELLULES RÉTINIENNES	231
		Conclusions générales	240
		Explication des planches.	247





S.E. Digital aus nat. del.

J. Müller del. sculp.

