

Bibliothèque numérique

medic@

**Ramon y Cajal, Santiago Felipe. -
Nouvelles contributions à l'étude
histologique de la rétine et à la
question des anatomoses des
prolongements protoplasmiques**

*In : Journal de l'anatomie et de
la physiologie normales et
pathologiques de l'homme et
des animaux, 1896, 32, 481 -
543 ; 4 planches
Cote : 90163*



(c) Bibliothèque interuniversitaire de médecine (Paris)
Adresse permanente : <http://www.bium.univ-paris5.fr/hist/med/medica/cote?ryc009>

NOUVELLES CONTRIBUTIONS

L'ÉTUDE HISTOLOGIQUE

DE LA
RÉTINE

ET A LA QUESTION DES

ANASTOMOSES DES PROLONGEMENTS PROTOPLASMIQUES

PAR

S. RAMON CAJAL

Professeur d'histologie à l'Université de Madrid.

(PLANCHES XII, XIII, XIV ET XV.)

PRÉAMBULE.

- I. — Évolution de quelques éléments rétiniens.
 - II. — Certains corpuscules spéciaux de la rétine des oiseaux (spongioblastes d'association).
 - III. — Les fibres centrifuges de la rétine des oiseaux.
 - IV. — De certaines cellules étoilées de la couche des bipolaires, dans la rétine des oiseaux.
 - V. — Spongioblastes déplacés.
 - VI. — Les cônes et les bâtonnets des oiseaux.
 - VII. — La question des anastomoses des expansions protoplasmiques.
- Explication des planches.

Depuis la publication *in extenso* des résultats que nous avons obtenus à l'aide des méthodes de Golgi et Ehrlich, dans l'étude de la rétine des vertébrés¹, il est apparu un certain nombre de travaux relatifs à cet organe. Malgré leur valeur, ces travaux n'apportent aucune modification essentielle aux conclusions de nos recherches. Parmi eux nous citerons celui de Retzius², qui a confirmé nos observations sur le développement des éléments rétiniens et la structure

1. Cajal, La rétine des Vertébrés, *La cellule*, t. IX, fasc. I, 1892.

2. Retzius, Ueber die neuen Prinzipien in der Lehre von der Einrichtung des sensiblen Nervensystems, *Biolog. Untersuchungen*, Neue Folge, Bd IV, 1892.

Id. — Die Neuroglia des Nervus opticus und der Retina des menschen und der Säugetiere. *Biolog. Untersuch. Neue Folge*, Bd VI, 1894.

des fibres de Müller; puis et tout particulièrement le mémoire considérable de Kallius ¹ et les nombreux articles que Dogiel ² a publiés depuis 1888, époque à laquelle il appliqua à la rétine l'importante méthode d'Ehrlich au bleu de méthylène.

Le travail de Kallius possède une importance toute spéciale en ce qu'il prouve la concordance parfaite des révélations des méthodes de Golgi et d'Ehrlich lorsqu'on en fait une application patiente et qu'on interprète les résultats avec sagacité. Quant aux monographies de Dogiel, elles renferment un certain nombre de faits nouveaux, positifs, sur la structure de la rétine, bien que cet auteur ait travaillé exclusivement avec le bleu de méthylène, et que ce procédé ne soit pas exempt d'erreurs quand on se fie en aveugle à ses révélations.

D'autres recherches se rapportent à la question toujours débattue, toujours renaissante des réseaux protoplasmiques. Parmi elles, nous remarquons celles de Bouin ³ et de Renaut ⁴. Nous nous en occuperons à la fin de ce travail en même temps que nous ferons la critique des images produites par le bleu de méthylène.

Enfin d'autres auteurs n'ont porté leur attention que sur quelques points de la rétine; tels sont Rejsek ⁵, qui a étudié la pénétration du nerf optique dans la rétine des rongeurs; Colucci ⁶, dont les recherches se sont concentrées sur la névroglie de la rétine d'un grand nombre d'espèces animales; Schafer et Gerdin Bird ⁷, qui se sont consacrés à l'examen de la fossette centrale de la rétine de l'homme et ont publié d'excellents microphotogrammes de leurs

1. Kallius, Untersuchungen ueber die Netzhaut der Säugetiere. Separat Abdruck, aus den anatomisch. Heften, herausgegeben von Fr. Merkel und Bonnet.

2. Dogiel, Zur Frage über den Bau der Nervenzellen und der Verhältnisse ihres Axencylinderfortsatzes, *Arch. für mikrosk. Anat.*, Bd 41. — Die Retina der Vögel, *même journal.*, Bd 44, 1895. — Ein besonderer Typus von Nerven zellen in der mittleren gangliösen Schicht der Vögel, *Anat. Anzeiger*, 1895. — Die Struktur der Nervenzellen der Retina, *Arch. f. mik. Anat.*, Bd 46.

3. Bouin, Sur les connexions des dendrites des cellules ganglionnaires dans la rétine, *Bibliographie anatomique*, n° 3, 1894.

4. Renaut, Sur les cellules nerveuses multipolaires et la théorie du neurone de Waldeyer, *Bulletin de l'Ac. de Médecine de Paris*, séance du 5 mars 1895.

5. Rejsek, L'entrée du nerf optique chez quelques rongeurs, *Bibliographie anatomique*, n° 2, 1895 (dans ce travail on a fait omission presque complète de toutes les recherches modernes sur la rétine).

6. Colucci, Sur la névroglie rétinienne, etc., *Arch. italiennes de biologie*, t. XXIII, fasc. 1, 1895. (Cet auteur semble ignorer tous nos travaux sur la névroglie rétinienne, lesquels sont antérieurs au sien).

7. Schaffer et Gerdin Bird, Observations on the structure of the central fovea of the human eye, *Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.*, Bd XII. Heft 1, 1895.

préparations; enfin W. Krause¹, qui continue à publier ses observations détaillées et consciencieuses d'histologie comparée, tournant d'une façon toute particulière son esprit vers la morphologie, la structure et les propriétés chimiques des cônes et des bâtonnets.

Dans le présent travail, notre objectif est d'exposer quelques observations neuves, compléments de nos monographies antérieures. Elles ont trait :

1° A l'évolution des cônes et des bâtonnets et de quelques autres cellules de la rétine;

2° A l'existence de certains éléments non encore signalés et placés entre les spongioblastes chez les oiseaux;

3° A la présence d'un type spécial de cellule étoilée dans la couche des cellules bipolaires, également chez les oiseaux;

4° A l'existence de cellules amacrines inférieures ou déplacées, dans la couche des cellules ganglionnaires;

5° Aux grains externes de la rétine des oiseaux, imprégnés au bleu de méthylène;

Et 6° aux fibres centrifuges et à leurs connexions avec les cellules amacrines.

Notre étude se terminera par quelques considérations critiques sur la théorie de la continuité substantielle des cellules nerveuses et sur l'interprétation véritable qu'il faut donner aux images trompeuses fournies par la méthode d'Ehrlich-Dogiel dans certaines conditions déterminées.

I

ÉVOLUTION DE QUELQUES ÉLÉMENTS RÉTINIENS.

A. Développement des cônes et des bâtonnets. — On considère en général les cônes et les bâtonnets comme des cellules épithéliales différenciées et non comme des cellules nerveuses. Un grand nombre de caractères, en effet, semblent les en distinguer : l'aspect épithélioïde de leur portion périphérique; leur situation d'éléments limitants dans la cavité de la vésicule oculaire primitive, et même la présence d'une épaisse couche de sécrétion sur leur extrémité externe (articulation externe des cônes et des bâtonnets). — Mais, pour trancher cette question d'une manière définitive, il faudrait

1. W. Krause, Die Retina der Vögel, *Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.*, Bd XI, 1894. — Die Retina der Säugethiere, *même périodique*, Bd XII, 1895.

savoir si, dans le cours de leur évolution, les cônes et les bâtonnets ne prennent pas la forme de neuroblastes, c'est-à-dire si l'expansion cellulifuge ou descendante, qui offre une certaine analogie avec les cylindres-axes, n'est pas la première à se produire, ou si ces éléments visuels n'offrent pas une morphologie embryonnaire toute spéciale.

Abstraction faite de la portion extra-limitante des cônes et bâtonnets (articles internes et externes) qui, chez beaucoup de mammifères, n'évolue que très tardivement, les auteurs ont peu étudié l'évolution morphologique de ces éléments dans les périodes embryonnaires; même les auteurs les plus récents, tels que Moll ¹, dont les recherches ont porté sur les embryons d'*Amblystoma* et de *Necturus*, ne se préoccupent point de ce point de vue. Peut-être faut-il attribuer cette lacune à la grande difficulté qu'il y a de différencier le corps des cellules visuelles de celui des autres cellules lorsqu'on emploie la méthode des coupes et que l'on colore par le carmin, l'hématoxyline et les différents pigments d'aniline.

Grâce à la méthode de Golgi, en usant de la double imprégnation et de l'enroulement, et en choisissant les animaux plus favorables à l'imprégnation, on arrive assez souvent à colorer les cellules visuelles embryonnaires et dans presque toutes leurs phases évolutives. Jusqu'à présent les meilleurs résultats que nous ayons obtenus l'ont été chez le chat et le chien nouveau-nés et à peine âgés de quelques jours. Le premier bain de durcissement doit durer deux à trois jours suivant l'épaisseur du bloc formé par la rétine enroulée; le second, seulement un jour, pour éviter leur friabilité excessive ².

L'examen d'une préparation bien imprégnée, provenant de la rétine d'un chat nouveau-né, par exemple (Pl. XII, fig. 1, *d*, *e*, *g*, *f*), montre dans les deux tiers externes de cette membrane un grand nombre de petites cellules, pauvres en protoplasma, les unes unipolaires, les autres bipolaires, mais toutes dirigées parallèlement

1. Moll, *Histogenesis of the Retina*, *Journ. of Morphology*, vol. VIII, n° 2, 1893.

2. Pour réussir, il est nécessaire de modifier quelque peu le procédé original de l'enroulement, à cause de la petitesse et de la délicatesse des rétines que l'on manipule. Il est en effet impossible, à moins de grands écrasements, de saisir ces rétines extrêmement tendres avec des pinces pour les celloïdiner et pour les séparer du nerf optique. Aussi faut-il, après avoir ouvert l'œil et extrait l'humeur vitrée, replier la rétine jusqu'à son union avec le nerf optique à l'aide d'un pinceau très doux imbibé d'humeur aqueuse; puis on celloïdine la rétine en se servant de la sclérotique retournée en arrière comme pédicule, et lorsque la celloïdine est solidifiée, on coupe le nerf optique au ras de la sclérotique en tenant la rétine au-dessus du vase contenant le mélange osmio-bichromatique, dans lequel elle tombe sans qu'on ait à y toucher.

aux fibres de Müller. En comparant les préparations de chiens et chats nouveau-nés avec celles des mêmes animaux âgés de huit jours, époque à laquelle les grains externes sont tout à fait formés, on arrive à identifier, et sans laisser prise au moindre doute, ces cellules uni- et bipolaires de la portion externe de la rétine avec les corps des cellules visuelles. Cette même étude comparative nous fait savoir que les formes unipolaires sont les formes primordiales ou primitives, d'abord parce qu'elles sont les plus simples et puis parce que, très nombreuses dans les rétines embryonnaires, elles deviennent de plus en plus rares à mesure que l'animal avance en âge. Mais ce qu'il est difficile de décider, c'est de savoir quelles sont, parmi les diverses formes que l'on rencontre dans les cellules visuelles embryonnaires, celles qui correspondent aux cônes et celles qui correspondent aux bâtonnets. La morphologie de la portion extralimitante de ces éléments ne peut point servir de critérium, car à cette époque cette portion fait encore totalement défaut. Aussi, dans notre premier travail, avons-nous laissé ce point en suspens, de même que la question de l'ordre de succession des phases morphologiques du corpuscule visuel.

Nos récentes recherches nous ont fourni, pourtant, le moyen de distinguer à première vue, dans la période embryonnaire, un cône d'un bâtonnet. Le corps du cône, outre son épaisseur un peu plus grande, se montre coloré en noir, conséquence, sans doute, de l'enveloppement du noyau par une couche relativement volumineuse de protoplasma, tandis que le corps du bâtonnet est clair, rougeâtre ou châtain, aspect dû à une cuticule extrêmement déliée de protoplasma placée autour du noyau. Ce détail distinctif se confirme très bien lorsqu'on étudie les rétines d'évolution plus avancée (chat âgé de quatre jours) et celles qui, eu égard à la morphologie des grains externes, peuvent être considérées comme adultes ou presque (chat de huit à dix jours). A qui comparera les figures 1 et 2 de la planche XII, apparaîtront évidentes les différences sus-mentionnées, qui lui permettront en même temps de juger de leur valeur pour l'identification des cellules visuelles. Nous rappellerons que, d'ailleurs, la teinte pâle du corps des bâtonnets imprégnés au chromate d'argent n'est pas spéciale aux rétines embryonnaires, mais qu'elle se produit aussi toujours dans les rétines adultes de tous les mammifères, et qu'elle est même observable chez les poissons et les oiseaux nocturnes.

Fort des détails précédents, on peut déjà aisément suivre l'évolution des cellules visuelles dans toutes leurs phases.

Voici les principales phases, communes au bâtonnet et au cône.

1° *Phase germinale*. — Elle répond à la phase des corpuscules germinaux de His, et c'est à elle que correspondent, sinon d'une façon exclusive, du moins d'une façon prévalante, les phases mitosiques décrites par les auteurs dans la portion extérieure de la rétine embryonnaire (cellules proliférantes de Koganey et Chievitz).

La forme des cellules visuelles pendant cette période est irrégulière, sphéroïdale. Chez le chat, le lapin et le chien nouveau-nés, toutes ces cellules semblent avoir déjà dépassé la phase germinale; du moins, n'est-il plus possible à ce moment d'observer des mitoses, à l'aide des méthodes de coloration nucléaire.

2° *Phase unipolaire*. — La cellule, reléguée au début dans le voisinage de la limitante externe, s'étire et par là donne naissance à un long pédicule, au bout duquel se trouve appendu le corps cellulaire, qui descend ainsi plus ou moins bas suivant la place qu'il doit occuper à l'âge adulte. Ce corps a la forme d'un ellipsoïde, dont le grand axe est vertical; parfois il est déformé par la pression des éléments voisins. Le pédicule, ou expansion unique, se porte vers la périphérie, et atteint toujours la limitante externe avec laquelle il paraît avoir des rapports étroits; il est d'une grande gracilité et son trajet est quelque peu sinueux. Les cônes et les bâtonnets présentent les mêmes aspects, occupent les mêmes positions; leur seule différence, ainsi que nous l'avons dit, gît dans le plus grand volume de la masse protoplasmique du corps des cônes embryonnaires.

La région d'habitat des cellules visuelles n'est pas restreinte au voisinage de la couche limitante externe; elle s'étend jusqu'aux approches de la zone plexiforme interne (fig. 1, *k*, pl. XII). Aussi est-il impossible de distinguer les deux couches des grains. En réalité, de la zone plexiforme interne à la limitante externe, on ne peut observer, à cette période, qu'une agglomération extrêmement dense des grains, d'où se révéleront plus tard, outre les corps des fibres de Müller et ceux des cellules visuelles, les corpuscules horizontaux et bipolaires non encore différenciés.

3° *Phase bipolaire*. — De l'extrémité inférieure du grain de cône ou de bâtonnet émerge une expansion descendante, très fine, terminée souvent par un granule ténu, ou par une dilatation membraneuse, irrégulière et de couleur franchement claire. La terminaison de ce

prolongement ne se fait pas à la même hauteur. Parfois il est très court et s'arrête bien avant le point qu'il occupera plus tard, c'est-à-dire la zone plexiforme externe; d'autres fois il semble d'une longueur démesurée, car il s'étend jusqu'au voisinage des spongioblastes.

4° *Phase adulte.* — On étudie facilement les passages des formes décrites plus haut à l'état presque définitif, en observant les rétines de chats et chiens à partir du quatrième jour, et en portant plus spécialement son examen sur les régions voisines du nerf optique, où l'évolution est plus rapide et plus avancée.

Les grains externes, qui, par leur corps ou leur expansion inférieure, avaient dépassé la ligne de la zone plexiforme externe, se retirent et s'amassent en dehors de cette ligne; en même temps commence à se dessiner une zone finement granuleuse, irrégulière et comme onduleuse, au début, dans laquelle les cellules bipolaires unissent leurs prolongements ascendants (fig. 2, pl. XII). Les filaments descendants des cônes et des bâtonnets conservent encore la même ténuité, mais ils ne s'achèvent pas de même manière. Celui du bâtonnet se termine par un fin granule, tandis que celui du cône a pour extrémité un épaississement conique encore dépourvu d'appendices basilaires. Ces appendices constituent une formation très tardive, car nous n'avons pu les voir dans les rétines de chats âgés même de dix ou onze jours.

Un détail appartenant à l'époque embryonnaire des cônes se retrouve encore dans les rétines d'animaux âgés de huit et dix jours. Les corps de ces cônes, au lieu de confiner à la membrane limitante, comme cela a lieu pour les rétines adultes, sont disséminés dans toute la moitié externe de la zone des grains. Plus tard, l'expansion descendante des cônes se raccourcira et s'épaissira (peut-être l'épaississement est-il l'effet du raccourcissement), et le noyau occupera d'une façon progressive sa position définitive.

Deux conclusions d'une certaine importance peuvent se déduire des observations précédentes :

- 1° Les cônes et les bâtonnets sont des cellules spéciales, différentes des cellules nerveuses et névrogliales, puisqu'elles offrent un mode évolutif particulier. Certes, comme quelques cellules nerveuses, elles passent par une phase monopolaire; mais, au contraire de ce qui survient avec les neuroblastes de His, c'est l'expansion centrifuge et non la cellulipète qui se forme tout d'abord dans les cellules visuelles.
- 2° Les cônes et les bâtonnets, qui, à l'époque adulte, ont de si

grandes similitudes quant à leur morphologie et leurs connexions, subissent pendant leur évolution des changements semblables aussi. Il en résulte qu'au point de vue histogénétique on pourrait considérer le cône comme un bâtonnet de développement poussé plus loin et chez lequel la morphologie de l'expansion descendante se serait compliquée par addition d'un panache de filaments basiliaires.

Dans les cônes et les bâtonnets la première phase ou stade unipolaire, avec une seule expansion ascendante ou cellulipète, n'est que transitoire. Il n'en est pas de même pour d'autres cellules neuro-épithéliales, par exemple, pour les corpuscules ciliés de l'organe de Corti, des crêtes et des taches acoustiques. Là, ce stade persiste à l'état définitif. Comme dans les corpuscules de l'organe auditif il n'existe point d'expansion descendante ou cellulifuge, c'est le corps protoplasmique lui-même de ces éléments qui paraît se mettre en relation avec les arborisations nerveuses terminales d'un neurone sensoriel du second ordre. A ce point de vue, il serait intéressant de déterminer quel est le mode évolutif des cellules bipolaires olfactives et surtout des cellules situées dans les boutons gustatifs. Ces dernières, plus que vraisemblablement, doivent être identifiées, quant à la morphologie, avec les cônes et les bâtonnets; elles doivent aussi, comme ces éléments, passer par la phase unipolaire, pendant laquelle elles présenteraient un corps central et une expansion périphérique.

Si nos inductions se confirmaient, nous posséderions *dans l'antériorité du développement de l'expansion cellulipète un critérium sûr pour établir une distinction entre les cellules neuro-épithéliales sensorielles et les cellules nerveuses centrales.*

Il s'en suivrait qu'on pourrait admettre dans le système nerveux trois classes de cellules aptes à transmettre les courants nerveux :

1° Celles qui engendrent en premier lieu leur expansion cellulipète (cônes et bâtonnets, cellules gustatives, etc.);

2° Celles qui commencent leur développement par l'émission de l'expansion cellulifuge (l'immense majorité des cellules multipolaires des centres);

3° Celles qui semblent former, en même temps, l'expansion cellulipète et cellulifuge (cellules bipolaires de la rétine, du ganglion de Corti, sensibles, etc.)

Il y aurait une exception à faire pour les grains du cervelet, qui,

tous en étant des cellules multipolaires centrales, ne passent pas par la phase neuroblastique de His, mais par la bipolarité primitive des cellules sensibles, comme l'ont démontré nos travaux¹ et les recherches de Lugaro², Schaper³ et Calleja⁴. Mais le mode évolutif des grains cérébelleux nous semble pouvoir être ramené au type évolutif du second groupe, c'est-à-dire à celui des cellules centrales qui presque toutes débutent leur évolution par la production du prolongement cellulifuge; pour cela il suffit d'ajouter que l'expansion cellulifuge engendrée la première, au lieu d'être simple, unique, comme dans le plus grand nombre des cellules centrales, se montre dédoublée en deux expansions nerveuses; en d'autres termes, dans les grains cérébelleux, l'évolution, au lieu de commencer par la tige du cylindre-axe, débute par les branches terminales, et c'est seulement plus tard que la tige cylindraxile se développe, portant à son extrémité les branches terminales formées antérieurement.

B. Développement des cellules horizontales. — Tous mes efforts pour surprendre la phase neuroblastique de ces cellules sont restés vains, car elles ne se colorent par le chromate d'argent que dans la rétine de mammifères nouveau-nés, c'est-à-dire à une époque où cylindre-axe et prolongements protoplasmiques se montrent suffisamment développés, tout en conservant encore un caractère nettement embryonnaire (fig. 3, 4, 5, pl. XII). Deux motifs rendent l'étude des phases de croissance de ces éléments tout à fait intéressante :

1° Parce qu'il s'agit de voir si, dans ces phases évolutives précoces, il est possible de déceler ces anastomoses dont font mention certains auteurs;

2° Parce qu'il s'agit de vérifier si, comme l'avance Dogiel, certaines cellules horizontales émettent un cylindre-axe qui, après un parcours horizontal plus ou moins long, descend pour former une partie des fibres du nerf optique. Une telle vérification pourrait se faire, dans les cas des rétines embryonnaires, grâce à la brièveté des distances et à l'aptitude plus grande du chromate d'argent à imprégner les cylindres-axes.

1. Cajal, Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux, Paris, 1894.

2. Lugaro, Ueber die Histogenese der Körner der Kleinhirnrinde, *Anat. Anzeiger*, n° 13, 1895.

3. Schaper, Einige kritische Bemerkungen zu Lugaro's Aufsatz, etc., *Anat. Anzeiger*, n° 13, 1895.

4. Calleja, Histogenesis de los centros nerviosos, *thèse de Doctorat*, 1896.

Les imprégnations opérées chez les animaux nouveau-nés indiquent de suite l'existence de deux espèces de cellules :

1° Des cellules horizontales à cylindre-axe fin (elles correspondent probablement à nos cellules horizontales externes);

2° Des cellules horizontales à cylindre-axe épais (elles répondent certainement à nos cellules horizontales géantes ou internes).

1°. — *Cellules horizontales externes* (fig. 4, 6, 8, pl. XII). Chez le chat nouveau-né, chez qui nous les avons trouvées colorées le plus fréquemment, elles se montrent sous l'aspect multipolaire, avec des expansions protoplasmiques courtes, grossières, et fortement variqueuses. Un grand nombre de ces expansions sont ascendantes et se ramifient entre les grains externes embryonnaires, où elles se terminent par une varicosité épaisse, parfois de forme triangulaire (fig. 4, a, pl. I). Plus ces cellules sont embryonnaires moins elles sont aplaties et plus leurs expansions protoplasmiques sont longues, volumineuses et irrégulières. Au fur et à mesure de l'évolution, le corps s'aplatit, les expansions protoplasmiques s'amincissent, et perdent leurs grosses varicosités terminales; celles de ces expansions qui atteignaient de grandes hauteurs se rétractent, et on les voit toutes limiter leur distribution à une zone plus étroite de la couche plexiforme externe.

Quant aux corpuscules plus embryonnaires de cette espèce, tels que ceux reproduits dans la planche XII, fig. 3 et fig. 17, il était difficile de décider à quelle variété ils appartenaient; étaient-ce des cellules horizontales externes ou des cellules horizontales internes géantes? Pourtant, en considérant leur volume il semble plus vraisemblable de les placer parmi les externes. Quoiqu'il en soit, ces éléments se font remarquer d'abord par une absence totale d'aplatissement (ainsi qu'on peut le voir dans la figure 3 où le cylindre-axe est plus ou moins parallèle aux fibres de Müller), puis par l'existence de nombreuses expansions courtes, grossières, émises dans toutes les directions, et parmi lesquelles on en note parfois une, épaisse, plus ou moins ascendante, terminée par une grosse varicosité. Cette expansion représenterait-elle, par hasard, le cylindre-axe encore pourvu de son cône d'accroissement?

A cette question, point de réponse catégorique encore; le peu de cellules de ce genre que nous avons rencontrées dans nos préparations ne nous le permet pas.

Dans les cellules plus évoluées, comme celles représentées dans

les figures 6 et 7, l'expansion fonctionnelle est longue, fine, flexueuse: elle présente de distance en distance des varicosités au niveau desquelles, de temps à autre, naît une collatérale courte à renflement terminal. Aux environs de la terminaison du cylindre-axe, on voit, dans quelques cas, s'effectuer une bifurcation, et alors les deux branches décrivent leurs sinuosités dans deux plans différents de la zone plexiforme externe (fig. 6). D'ailleurs les grandes sinuosités du trajet de l'expansion nerveuse, dépendent peut-être de ce fait que la couche plexiforme externe n'étant pas encore complètement constituée, cette expansion se trouve obligée de contourner, pendant son accroissement et allongement horizontal, les divers éléments encore situés dans cette couche.

2° — *Cellules horizontales internes.* — Elles se distinguent des précédentes par leur volume un peu plus fort, et par leurs expansions protoplasmiques plus nombreuses et pour la plupart ascendantes. Dans la cellule reproduite à la figure 5 (pl. XII) le cylindre-axe, qui procédait d'un prolongement protoplasmique, était très flexueux et se terminait par un épaississement, vestige, peut-être, du cône de croissance de la phase neuroblastique. Dans une autre cellule, cette expansion était beaucoup plus grosse (fig. 9, pl. XII) et fournissait plusieurs collatérales encore courtes, terminées par un granule; il se résolvait après un court trajet en un certain nombre de rameaux peu étendus, grossiers, fortement variqueux, sorte de passage et d'aspect intermédiaire entre le cône de croissance et l'arborisation nerveuse embryonnaire.

Si au lieu de la rétine du chat nouveau-né nous examinons celle du chat de 8 jours (fig. 11, pl. XII) nous voyons alors la cellule horizontale interne dans sa forme presque définitive. Le corps cellulaire s'est fortement aminci, les prolongements protoplasmiques se sont rétractés et sont descendus; ils se sont alignés, le long de la zone plexiforme externe, et se terminent par des varicosités entre les pieds des bâtonnets; enfin le cylindre-axe a acquis une telle longueur qu'il est déjà presque impossible de suivre, dans une même coupe à plat, la cellule d'origine et l'arborisation nerveuse terminale. Celle-ci conserve, en partie encore, comme on peut s'en rendre compte d'après la figure 10, un aspect quelque peu embryonnaire. Les branches s'étendent et se divisent beaucoup moins qu'à l'état adulte, et en outre elles présentent tant au niveau de leurs extrémités libres que de leurs bifurcations de volumineuses varicosités.

Quelques-uns des ramuscules les plus déliés commencent déjà à se disposer dans le sens vertical et se terminent par des nodosités entre les pieds des bâtonnets. Quand le chat atteint 10 jours, cette arborisation terminale du cylindre-axe de la cellule horizontale interne diffère très peu de la forme adulte.

Quant au trajet descendant du cylindre-axe de cette espèce de cellule, grâce auquel il se réunirait aux fibres du nerf optique, jamais, dans aucun cas, contrairement au dire de Dogiel¹ qui a décrit ce trajet dans la rétine humaine, nous ne l'avons pu observer. Nous pouvons donc maintenir notre opinion, et pour nous, toutes, ou, pour le moins, l'immense majorité des cellules horizontales, ne représentent que des cellules à cylindre-axe court, ramifiées dans la zone plexiforme externe même. Dans nos nouvelles recherches opérées chez les oiseaux et les mammifères, la méthode d'Ehrlich avec fixation par le molybdate d'ammoniaque comme le conseille Bethe, est venu appuyer les résultats de la méthode de Golgi sur ce point. En outre, Kallius lui-même, qui a récemment travaillé avec les deux méthodes, est arrivé au même avis, et a confirmé pleinement nos descriptions².

C. Cellules bipolaires. — Nous n'avons eu aucun succès dans nos tentatives d'imprégnation de ces cellules chez les fœtus de rats et de lapins; aussi, nous est-il impossible de déterminer les phases primordiales parcourues par ces éléments et vérifier si, comme cela semble très vraisemblable *a priori*, d'après ce que nous savons de l'évolution des autres corpuscules sensitifs bipolaires, les deux expansions ascendante et descendante se produisent simultanément.

C'est seulement après la naissance que s'imprègnent les cellules bipolaires des mammifères. Chez le chat et le chien, on obtient l'imprégnation de ces éléments, avec une fréquence relative, à partir du 4^e jour, mais surtout dans les régions d'évolution plus active de la rétine, c'est-à-dire au voisinage du nerf optique.

Il se pourrait, pourtant, que ces cellules se colorassent déjà bien antérieurement à cette époque, mais que leur grande ressemblance

1. Dogiel a peut-être rectifié son erreur, imputable, comme plusieurs autres commises par ce savant, à la difficulté de l'interprétation des images dues au bleu d'Ehrlich; car, non seulement il ne mentionne pas ces cellules à cylindre-axe long dans ses dernières monographies, mais encore on trouve dans son travail intitulé : *Die Retina der Vögel* (Arch. f. mikrosk. Anat., Bd 44, 1895) un passage où il semble admettre l'existence de nos arborisations nerveuses de la couche plexiforme externe.

2. Kallius, *Untersuchungen über die Netzhaut der Säugtiere*, etc. Göttingen, 1894.

morphologique avec d'autres éléments en rendit la distinction sinon impossible, du moins ardue. A titre de simple conjecture, nous hasardons-nous aussi à dire, que les cellules bipolaires sont représentées, avant l'apparition de la couche plexiforme externe, par certaines cellules à deux pôles, d'où émane une fine et longue expansion. Le filament ascendant monte jusqu'à la limitante, tandis que le descendant va jusqu'à la zone plexiforme interne où il paraît avoir une varicosité comme terminaison (fig. 1, *m*, pl. XII). Ces cellules se distinguent des épithéliales par la grande délicatesse de leurs prolongements polaires et l'étendue moindre de rétine qu'ils couvrent, puisqu'ils ne joignent pas, comme les fibres de Müller, les deux faces de cette membrane. Si cette hypothèse trouvait confirmation, les cellules bipolaires des mammifères posséderaient elles aussi, à la période embryonnaire, une expansion ascendante, longue, véritable massue de Landolt, qui disparaîtrait plus tard, et cette disposition de caractère transitoire chez les mammifères se trouverait être alors la reproduction d'une disposition qui est permanente chez les vertébrés inférieurs. Chez les oiseaux, en effet, chez qui on peut mieux suivre l'évolution des cellules bipolaires, la massue de Landolt représente, à l'origine, toute l'expansion de la cellule bipolaire; quant au panache destiné à la plexiforme externe il n'apparaît que tardivement.

Ainsi que nous l'avons dit plus haut, les cellules bipolaires s'imprègnent bien et se montrent en un stade de développement assez avancé dans la rétine du chat et du chien de 5 à 6 jours. D'après la figure 13 de la planche XII, on voit que le chromate d'argent dénonce très nettement deux sortes de bipolaires (les unes pour cône et les autres pour bâtonnets), distinctes entre elles par des caractères différentiels extrêmement accusés, peut-être même plus accusés qu'à l'état adulte.

Les cellules bipolaires pour cônes (fig. 13, *b*, pl. XII) sont courtes; elles s'étendent de la zone plexiforme externe à la zone interne du même nom. Le corps est oblong et permet de voir un noyau de couleur brune; l'expansion ascendante est unique et se ramifie dans l'épaisseur de la couche plexiforme externe, où elle forme un panache aplati; les ramuscules de ce panache n'ont point de tendance à s'élever jusqu'à la zone des grains externes. L'expansion descendante, s'arborise dans la zone plexiforme interne, à différentes hauteurs. Son arborisation est plus ou moins abondante selon le

degré évolutif atteint par la cellule. Dans certains éléments, elle est constituée simplement par deux ramuscules courts pourvus d'un petit grain terminal (fig. 13, *b*, pl. XII); dans d'autres, elle est plus compliquée et montre un commencement d'aplatissement.

Les bipolaires pour bâtonnets sont en général un peu plus volumineuses et notablement plus longues (fig. 13, *a*, pl. XII). L'expansion ascendante est épaisse, son contour est irrégulier. A son arrivée dans la zone plexiforme externe elle se décompose en deux, trois fibrilles, ou davantage, ascendantes, extrêmement variqueuses, et de longueur différente. Quelques-unes d'entre elles montent entre les pieds des bâtonnets et se terminent par une sphérule. Au point de départ de ces fibrilles ascendantes, la tige de l'expansion primaire présente souvent un gros amas de protoplasma.

L'expansion descendante est tout à fait caractéristique. De même que chez l'adulte, elle est un peu plus épaisse que son homologue des bipolaires pour cônes. Elle se termine, après avoir traversé toute la couche plexiforme, par un pied massif peu ramifié, soit sur le corps d'une cellule ganglionnaire, soit sur l'origine d'une des grosses branches protoplasmiques de ces cellules. — Dans quelques bipolaires pour bâtonnets nous avons vu l'expansion descendante fournir quelques épines massives au niveau de la partie inférieure de la plexiforme interne; chez d'autres nous avons observé une bifurcation du pied.

D'après cet exposé, on voit que l'étude de la rétine embryonnaire confirme totalement la découverte que nous avons faite des deux variétés de cellules bipolaires; et il est à remarquer qu'entre ces deux variétés il n'existe absolument aucune forme de transition; observons aussi que, du panache supérieur des bipolaires, il ne provient aucune fibre ascendante qu'on puisse regarder comme étant cette massue de Landolt, mentionnée par Dogiel dans la rétine humaine. Et d'ailleurs Kallius n'est pas plus que nous parvenu à découvrir cette massue chez les mammifères, malgré l'emploi préféré du bleu de méthylène. Par contre il a pu reconnaître, à l'évidence, les deux variétés de bipolaires que nous avons décrites. Mais ce qui nous paraît un fait décisif, c'est l'absence de massues dans la rétine embryonnaire des mammifères, car, si elles existaient, elles devraient se teindre avec une grande constance, comme cela survient dans la rétine embryonnaire du poulet, où ces expansions se colorent mieux que les autres parties de la bipolaire.

D. Cellules ganglionnaires. — Elles sont les premières à se différencier, comme l'ont fait remarquer un grand nombre d'auteurs. Aussi, est-ce à cette hâtivité de développement qu'est due, même à une époque relativement précoce, la forme de la zone plexiforme interne et de la zone des fibres du nerf optique.

Cette maturité plus rapide explique encore que ces cellules sont les éléments les plus faciles à colorer dans les rétines embryonnaires. Ainsi, dans des centaines de coupes de rétine de chat et chien nouveau-nés, l'imprégnation que nous avons obtenue a été presque exclusivement celle de ces éléments et des fibres de Müller. Et cette particularité se confirme quand, suivant nos récents essais, on colore la rétine par le bleu de méthylène. Ce sont les cellules ganglionnaires qui se teignent tout d'abord, et qu'on obtient déjà chez le chien et chat nouveau-nés. Le type géant est celui de tous les types de cellules ganglionnaires qui, dans les rétines de chats nouveau-nés, évolue avec le plus de rapidité et qui prend la couleur avec le plus d'élection (fig. 1, i, pl. XII). Les expansions de ces ganglionnaires géantes, au nombre de deux ou plus, sont épaisses; elles se dirigent latéralement, en divergeant, et pénètrent aussitôt dans la zone plexiforme interne dont l'épaisseur entière est tissée de leurs ramifications. Les branches qui engendrent le plexus auquel les panaches des amacrines prennent aussi part, sont très longues, ont un trajet plus ou moins horizontal et semblent se terminer librement, après des subdivisions répétées. Dans les imprégnations complètes, et dans les coupes horizontales obtenues facilement sur les rétines transformées en bloc massif par l'enroulement, le plexus de la zone plexiforme interne est si compliqué et si touffu qu'il est impossible de déterminer la distribution des appendices protoplasmiques de chaque cellule.

L'apparition des étages ou couches parallèles de la zone plexiforme interne est un phénomène tardif; elle se produit chez le chat, du huitième au dixième jour, et au moment où on commence à observer des cellules ganglionnaires du type petit et les amacrines de tailles distinctes et d'étages différents. A côté des cellules ganglionnaires, qui dirigent leur expansion fonctionnelle à la couche des fibres du nerf optique, dans la zone même dont elles sont les légitimes habitants, on voit encore d'autres éléments dans lesquels on ne découvre jamais trace d'expansion fonctionnelle, et qu'on pourrait dénommer,

eu égard à leurs propriétés et positions, *cellules amacrines inférieures ou déplacées* (pl. XII, fig 1, j).

E. Cellules épithéliales. — Nous ne pouvons ajouter rien d'essentiel à l'étude que nous avons faite de ces éléments dans le travail précédemment cité. D'après nos nouvelles recherches, il se confirme que les expansions latérales soit lamelleuses, soit filiformes, émises par les cellules épithéliales de Müller, pendant leur parcours à travers les diverses couches de la rétine, ne sont pas antérieures mais bien postérieures à la différenciation morphologique des corpuscules nerveux. Ainsi, par exemple, en examinant la rétine du chat nouveau-né (pl. XII, fig. 1) on reconnaît qu'un grand nombre de cellules ganglionnaires, de spongioblastes et de bâtonnets se trouvent différenciés et disposés en zones spéciales, alors que c'est à peine si, dans les contours des cellules épithéliales, on note quelque indice d'apparition des appendices qui s'interposeront entre les éléments nerveux. Cela semble faire croire que l'épithélium ne dirige pas nécessairement le développement des cellules nerveuses, comme His veut le défendre. Au contraire, c'est lui dont le développement est subordonné et qui émet, après coup, des expansions destinées à remplir les vides.

Ajoutons encore un détail d'une certaine importance. Lorsqu'on examine les cellules épithéliales d'une rétine suffisamment embryonnaire, comme, par exemple, celle du chat nouveau-né, on observe deux sortes de cellules épithéliales : 1° les unes, les plus nombreuses, possèdent un seul noyau gisant à des plans différents de l'épaisseur de la rétine, mais de préférence dans les régions moyennes ; 2° et les autres, peu abondantes, volumineuses d'ordinaire, ont un noyau considérable, accolé tout contre la membrane limitante externe. Eh bien ! le noyau de cette seconde espèce de cellule épithéliale est fréquemment double (pl. XII, fig. 1, a), et les deux noyaux se montrent orientés, tantôt en chapelet, l'un derrière l'autre, suivant la longueur de la fibre de Müller comme le dessin en a en fait foi, tantôt côte à côte selon l'épaisseur de l'extrémité externe de la fibre de Müller, qui est ainsi très élargie (pl. XII, fig. 1, a²). Il faut considérer ces fibres à double noyau, comme des cellules embryonnaires en voie de prolifération. C'est sans doute à elles qu'il faut attribuer l'augmentation du nombre des cellules épithéliales, parallèle au développement de la rétine.

II

DE CERTAINS CORPUSCULES SPÉCIAUX DE LA RÉTINE DES OISEAUX.
(SPONGIOBLASTES D'ASSOCIATION)

Nos récentes études sur la rétine des passereaux, animaux en qui cet organe semble avoir atteint le summum de la perfection, nous ont donné l'occasion de découvrir un élément singulier, en tout point comparable aux cellules de Golgi ou à cylindre-axe court. Pour abréger, nous les appellerons *spongioblastes horizontaux*; cela ne laisse rien préjuger de leur physiologie. Il ne nous est pas possible de mieux faire que de copier textuellement la communication que nous avons faite sur ce sujet à la Société espagnole d'histoire naturelle, dans la session de juillet 1895¹. Mais, pour rendre notre description plus concrète, nous donnerons quelques dessins (pl. XIII, fig. 14, *a, b, c,*) et quelques nouveaux détails.

Il s'agit là de corpuscules volumineux, piriformes, logeant dans la couche des spongioblastes, et d'ordinaire dans la partie la plus externe. Ils possèdent une seule expansion, puissante, de direction descendante, qui lorsqu'elle aborde la zone sous-jacente se décompose en un bouquet de branches courtes, massives et sensiblement variqueuses. Ce bouquet, qui jamais ne descend au delà du premier étage de la couche plexiforme interne, est parfois si rudimentaire, qu'il se réduit à deux excroissances, ou davantage, de la partie terminale de la tige (pl. XIII, fig. 14).

En outre de ces branchilles, qu'on pourrait considérer comme des prolongements protoplasmiques atrophiés, ces éléments possèdent une expansion robuste, de très grande longueur, et qu'il est permis d'assimiler, à cause de ses propriétés, à un cylindre-axe.

Cette expansion nerveuse émerge d'un côté du bouquet protoplasmique, et parfois, vu sa grosseur, fait croire qu'il s'agit simplement d'une inflexion de la tige descendante. Elle se coude brusquement pour devenir horizontale, et parcourt en la longeant la limite externe de la couche plexiforme externe, c'est-à-dire le premier étage de cette couche; puis elle se résout, à sa terminaison, en une riche et élégante arborisation, dont les ramuscules sont si voi-

1. Cajal, Sobre unos corpusculos especiales de la retina de las aves, Sesión del 3 de julio 1895. — Actos de la Sociedad española de Historia natural, t. IV.

sins et l'aspect si variqueux, qu'au premier abord on les prendrait pour des dépôts de chromate d'argent.

L'examen de cette arborisation sur des coupes de rétine vue à plat avec de forts grossissements, met en pleine évidence sa forme et ses dimensions. On voit qu'elle embrasse un espace assez étendu de la zone plexiforme, et que les petits espaces libres qu'elle laisse logent les tiges descendantes des spongioblastes ou cellules amarines vulgaires. Ces mêmes coupes tangentielles ou horizontales prouvent que ces longues expansions vont dans tous les sens, parcourant des distances énormes, mais elles finissent toujours par envoyer leur arborisation terminale au premier étage, ou étage le plus externe de la zone plexiforme.

Pour ce qui est de l'abondance de ces fibres, plusieurs préparations heureuses nous permettent d'assurer qu'elle est très grande. Ajoutons qu'elles sont d'épaisseur variable, ce qui tiendrait peut-être au volume différent des cellules d'origine; que leurs arborisations terminales, aplaties, engendrent un plexus variqueux et continu, situé dans l'épaisseur de l'étage le plus périphérique de la couche plexiforme externe, et qu'il n'est pas rare d'observer dans ces fibres des changements de directions, même à angle droit, près de leur origine ou avant leur arborisation.

Quelle signification peuvent avoir des éléments si singuliers? Si on a égard à leur morphologie et à leur situation, on aurait des motifs de les identifier avec des spongioblastes. Mais l'existence d'une expansion plus longue, quoique aussi épaisse que les autres, qui se résout en une arborisation variqueuse, particulière, et en outre la brièveté et l'aspect rudimentaire du bouquet protoplasmique, donnent à ces éléments un cachet spécial qui nous oblige à faire d'eux une catégorie distincte de cellules rétinienne. On ne peut nier, néanmoins, que ces éléments, par leur longue expansion, se rapprochent des cellules horizontales de la zone plexiforme externe, chez qui nous avons aussi démontré (Dogiel et Kallius l'ont confirmé) la présence d'un long cylindre-axe horizontal terminé par une arborisation aplatie.

Quant à leur signification fonctionnelle on peut conjecturer que leur but est d'associer pour une action commune des spongioblastes placés à de grandes distances. Un fait parle en faveur de cette hypothèse, c'est que les arborisations terminales des cylindres-axes de ces éléments s'étendent exclusivement dans la portion la plus

externe de la zone plexiforme interne, région où forcément elles doivent se mettre en contact avec les tiges descendantes d'un grand nombre de spongioblastes bien avant le point où ils fournissent leur panache terminal.

Nous devons enfin affirmer que ces cellules ne sont point exclusives aux oiseaux, et qu'on les trouve aussi chez d'autres vertébrés. Il y a déjà longtemps, nous avons pu observer chez les reptiles et les mammifères certaines arborisations aplaties et granuleuses situées dans la partie externe de la couche moléculaire externe, mais n'étant jamais arrivées à teindre leur cellule d'origine, nous avons considéré ces ramifications comme des terminaisons particulières du panache protoplasmique des corpuscules de la couche ganglionnaire.

Dans nos premières préparations de la rétine des oiseaux, le corps de ces cellules se montrait parfois bien coloré, mais l'aspect étrange de leurs appendices nous induisait toujours à penser qu'il s'agissait de spongioblastes vulgaires, imprégnés d'une façon incomplète. C'est seulement lorsque, dans des préparations irréprochables, nous vîmes imprégnées, sans le moindre dépôt irrégulier, ces cellules et leur longue expansion nerveuse, c'est seulement alors, que nous surprîmes la véritable signification de ces corpuscules.

Récemment, nous les avons aussi imprégnés chez le poulet et le pigeon. Mais, très souvent, le long cylindre-axe horizontal et son arborisation libre, moins touffue et plus étendue chez ces animaux que chez les passereaux, sont seuls à se colorer (pl. XIII, fig. 16.).

Cette expansion fonctionnelle horizontale est, dans certains cas, tellement longue, que parfois nous avons pu la suivre sur un espace de plus de 1 millimètre, sans que, pendant tout ce trajet, elle émit une seule collatérale.

Dans son trajet, la fibre se porte tantôt dans l'un, tantôt dans l'autre des plans de la portion la plus externe de la couche plexiforme, quelquefois à la limite même de cette couche, mais son arborisation terminale aplatie siège constamment dans l'épaisseur de la zone moléculaire interne, au-dessus du second étage. Dans les figures 14 et 16 de la planche XIII, l'arborisation se voit très nettement, grâce à l'obliquité des coupes. Dans les coupes rigoureusement perpendiculaires, il est en effet impossible de les étudier, car elles ne se présentent que comme un trait horizontal fortement granuleux.

Ces cylindres-axes et leur arborisation se colorent aussi par la méthode d'Ehrlich, mais très rarement. Ainsi, dans la figure 35 de la planche XV, nous représentons une coupe de la couche plexiforme interne du poulet, dont la portion la plus externe montre en *e* une masse granuleuse, dense, en continuité avec une longue fibre horizontale. Nous n'avons pu établir la jonction de cette fibre avec la cellule d'origine, sans doute à cause de l'éloignement considérable de cette dernière. D'ailleurs, méthode de Golgi et méthode d'Ehrlich sont d'une unanimité parfaite pour ce qui a trait à ces cylindres-axes.

Quant aux cellules d'origine ou spongioblastes, le bleu de méthylène les colore d'une façon peu complète (fig. 26 et 31, pl. XIV). Pourtant il nous a été donné d'observer chez le pigeon que ces cellules ont un corps allongé, piriforme, et que, de leur extrémité inférieure à la lisière de la couche plexiforme interne, poussaient un ou deux appendices très courts, verruqueux, de couleur claire, se terminant dans la couche plexiforme même, mais tout près de son bord externe. Du cylindre-axe, nous n'avons pu colorer que le point de départ; sa pâleur, lorsque le corps cellulaire se teint intensément, empêche de le poursuivre.

Grâce à la méthode d'Ehrlich, on peut encore observer deux faits importants :

1° Les spongioblastes d'association, ou horizontaux, sont très nombreux, quoique ne constituant pas une file continue.

2° Très probablement, c'est autour d'eux que se ramifient les arborisations nerveuses des fibres centrifuges que nous avons signalées dans la rétine des oiseaux. Dans le prochain chapitre nous insisterons sur ce point.

Dogiel, dans un travail récent ¹, décrit aussi, dans la couche des spongioblastes des oiseaux, des corpuscules nerveux, à cylindre-axe court se ramifiant au-dessus de la zone plexiforme interne. Mais ces corpuscules ne correspondent point à nos spongioblastes d'association. Au lieu d'être piriformes, ils seraient étoilés, et leurs longs dendrites se diviseraient et se subdiviseraient à maintes reprises dans la couche des cellules amacrines. Leur cylindre-axe très fin fournirait un grand nombre de collatérales et se terminerait au-dessus de la zone plexiforme interne par une arborisation diffuse de ramuscules longs et ténus.

¹ Dogiel, Ein besonderer Typus von Nervenzellen, etc., *Anat. Anzeiger*, 1895.

Ces éléments, à cylindre-axe court, que décrit Dogiel, ne sont autre chose, suivant l'aveu même de cet auteur, que certaines cellules semi-lunaires, décrites et dessinées par nous dans notre travail d'ensemble sur la rétine, et plus particulièrement dans le chapitre réservé aux oiseaux¹.

Ces cellules, dans lesquelles nous avons distingué un type de petite taille et un type de grosse taille, se caractérisent par la longueur et la minceur de leurs expansions, qui, autre signe, se ramifient à la limite externe de la plexiforme interne (notre premier étage). Dogiel, dans sa description, ajoute seulement qu'elles possèdent un cylindre-axe horizontal; il aurait échappé à nos recherches.

Nos études nouvelles, portant sur la rétine du pigeon et du poulet, et faites à l'aide du bleu de méthylène, nous ont permis de bien observer ces cellules, sur les coupes à plat de la rétine (pl. XV, fig. 35, c); nous avons remarqué que si quelques-unes sont en effet étoilées, d'autres prennent la forme d'un fuseau offrant à son extrémité inférieure deux longues expansions polaires d'où partent à angle droit les autres prolongements de longueur énorme et de subdivisions répétées. Mais tous nos efforts sont restés inutiles pour retrouver le cylindre-axe dont parle Dogiel. Ce savant aurait-il pris une des longues et fines expansions dendritiques pour le cylindre-axe? Nous manquons de données suffisantes pour nous prononcer définitivement sur ce point.

Par contre, dans la rétine du chat âgé de quelques jours, nous avons rencontré, dans la zone des spongioblastes, une cellule horizontale, étalée, chez qui on notait une expansion plus fine, à ramification abondante. Si l'on pouvait considérer ce prolongement comme d'essence fonctionnelle, et le fait s'établira par de nouvelles préparations, on pourrait identifier cette cellule avec le type particulier étudié par Dogiel (pl. XII, fig. 12).

En outre des spongioblastes d'association, nous reproduisons, dans la figure 14 de la planche XIII, plusieurs autres cellules que nous avons récemment mises au jour dans la rétine des passereaux. Parmi elles, il y a à mentionner certaines amacrines bi- et tristratifiées, *l*, *m*, extrêmement abondantes chez le moineau, le verdier et même le poulet. En *n* nous avons dessiné un type très curieux de cellule que, jusqu'à présent, nous avons trouvée seulement chez les

¹ Cajal, La rétine des vertébrés, p. 189, et pl. IV, fig. 8.

reptiles et chez le poulet et le pigeon. C'est une cellule amacrine, de taille gigantesque, unistratifiée, présentant de très longues expansions horizontales, qui, épaisses au début, deviennent rapidement fines et prennent l'aspect cylindraxile. La longueur de ces expansions est telle que jamais nous n'avons pu en découvrir la terminaison.

Dans la même figure, en *h*, nous représentons quelques cylindre-axes qui vraisemblablement proviennent de cellules horizontales, *i*, correspondant chez les passereaux aux cellules horizontales grosses ou internes des mammifères. Leur arborisation nerveuse terminale est plate; elle constitue une sorte de plaque à ramuscules brefs, qui montent entre les pieds des cônes et des bâtonnets. Le cylindre-axe, qui donne cette arborisation, marche horizontalement au-dessous de la plexiforme externe sans fournir de collatérales; comme nous le disions, il émane probablement des cellules horizontales dont nous donnons un spécimen en *i*.

Les cellules horizontales aplaties, et munies d'expansions protoplasmiques longues (nos cellules horizontales externes des mammifères) existent aussi chez les oiseaux, et nous avons pu les colorer par le bleu d'Ehrlich, sans parvenir pourtant à y découvrir l'expansion fonctionnelle.

Quoi qu'il en soit, l'existence chez les oiseaux aussi de deux types de cellules horizontales est indubitable :

1° Un type aplati, à expansions protoplasmiques courtes, ascendantes (pl. XIII, fig. 14, *i*) et à cylindre-axe long, indivis pendant son trajet, et terminé par une arborisation luxuriante et plate.

2° Un type de cellules plus petites, triangulaires ou étoilées, pourvues d'expansions protoplasmiques horizontales très longues, fines, et peut-être d'un cylindre-axe ayant les caractères de celui des cellules horizontales externes ou petites des mammifères.

III

LES FIBRES CENTRIFUGES DE LA RÉTINE DES OISEAUX.

La rétine des oiseaux constitue pour l'étude des fibres centrifuges un des meilleurs matériaux. Par son moyen, on peut confronter les résultats des deux méthodes de Golgi et d'Ehrlich; car, si la méthode de Golgi fournit des imprégnations correctes de ces

fibres dans les petites rétines du pinson, du verdier, du moineau, etc., et à la rigueur dans les grandes rétines du poulet, par exemple, la méthode d'Ehrlich donne de très bons résultats dans les rétines de grande étendue du poulet, du pigeon, du canard, ainsi que l'a fait remarquer Dogiel, qui a, de préférence, travaillé sur le pigeon.

Ces fibres centrifuges de la rétine, dont l'existence a été admise par Monakow¹, par induction légitime d'expériences d'anatomie pathologique, qui ont été supposées par Martin², à titre d'interprétation probable de certains faits embryologiques, ont été anatomiquement démontrées par nous en 1888³.

Dans nos premiers travaux, nous les avons décrites sous forme de fibres épaisses entremêlées à celles du nerf optique, puis se séparant de ces dernières pour traverser, dans une direction oblique ou perpendiculaire, la zone plexiforme interne, et se résoudre entre les spongioblastes en un petit nombre de branchilles courtes, terminées par une varicosité très volumineuse.

Nous admettions comme hypothèse probable, pour expliquer le rôle de ces fibres, que l'encéphale, par leur intermédiaire, pourrait exercer une action particulière sur les spongioblastes rétinien.

Dans un travail sur la structure des cellules nerveuses et sur les propriétés et rapports de leurs cylindres-axes, Dogiel s'opposa énergiquement à admettre l'existence de fibres centrifuges dans la rétine. Il déclara que les fibres décrites par nous n'étaient que le cylindre-axe de certaines cellules nerveuses découvertes par lui, croyait-il, déjà en 1888, dans la zone des grains internes. Ces cellules, si particulières, émettaient, d'après Dogiel, des branches protoplasmiques qui, par leur convergence vers la zone plexiforme interne, engendreraient une expansion fonctionnelle (la fibre décrite par nous). Cette expansion, ce cylindre-axe passerait dans la couche des fibres optiques. De plus, chacun de ces cylindres-axes résulterait de la concurrence des prolongements protoplasmiques, non d'un spongioblaste seul, mais de plusieurs. C'était ressusciter l'hypothèse déjà abandonnée des réseaux protoplasmiques interstitiels de Gerlach, et répandre chez les savants la méfiance à l'égard

1. Monakow, *Archiv. f. Psychiatrie*, Bd XX.

2. Martin, *Zeitschrift f. vergleichende Augenheilkunde*, Bd VII.

3. Cajal, Estructura de la retina de las aves, *Revista trim. de Histologia norm. y pathol.*, n° 2, Agosto 1888.

Sur la morphologie et les connexions des éléments de la rétine des oiseaux, *Anat. Anzeiger*, n° 4, 1889.

des révélations de la méthode de Golgi, qui, elle, n'apprend et n'indique rien de pareil, ni dans la rétine ni dans les centres nerveux. D'après Dogiel, le chromate d'argent serait incapable, par suite de l'incomplet de ses imprégnations, de montrer les anastomoses entre l'arborisation de mes soi-disant fibres centrifuges et les expansions protoplasmiques de ses surprenants spongioblastes, et, dans l'indécision de la méthode la plus digne de confiance, du moins dans ce cas spécial, le savant russe opta pour le bleu de méthylène, sans d'autres motifs de son choix que la connaissance et la pratique plus grandes qu'il avait de cette méthode.

Je m'élevai, naturellement, et non sans quelque vivacité, contre cette assertion aventureuse de Dogiel, véritable saut en arrière dans notre évolution scientifique sur la structure du système nerveux. Dans une note de la traduction allemande¹ de mon livre : « La rétine des vertébrés », je critiquai la tendance de certains savants, de beaucoup de mérite d'ailleurs, à se confier, même dans les questions de grande importance, et à l'encontre des faits les mieux établis de la science, aux révélations fallacieuses d'une seule méthode, celle du bleu de méthylène.

Pour le cas particulier qui était en litige, nous faisons observer que, dans certaines conditions, le bleu de méthylène montre, comme le chromate d'argent, la terminaison absolument libre et la situation entre les cellules amacrines des arborisations variqueuses des fibres centrifuges. Nous ajoutons que ces arborisations donnent parfois naissance à de véritables nids terminaux analogues aux corbeilles terminales enveloppant les cellules de Purkinje du cervelet. Nous exposons encore qu'un fait nettement perceptible dans les préparations par le bleu d'Ehrlich militait contre l'opinion de Dogiel, celui de l'existence, dans quelques-unes des arborisations terminales de quelques branches épaisses, ascendantes, abandonnant le nid péricellulaire et se terminant constamment par une varicosité libre à la limite supérieure des spongioblastes. Enfin nous concluons en déclarant que l'erreur du savant russe était le résultat de la simultanéité, assez fréquente dans la rétine du pigeon, de la coloration du corps de la cellule amacrine enveloppée et de l'arborisation terminale enveloppante de la fibre centrifuge.

1. Cajal, Die Retina der Wirbeltiere, Uebersetzung von Dr. Richard Greef, Wiesbaden, 1894.

Nous ignorons si Dogiel a eu connaissance de cette note de la traduction allemande. Nous avons des raisons de supposer que non. Mais, de toutes façons, les arguments précédents qui, spontanément sans doute, se sont imposés à Dogiel à la suite de ses recherches nouvelles et plus approfondies, ont dû exercer leur influence sur son esprit, puisque dans un travail postérieur sur la rétine des oiseaux nous le voyons avec satisfaction confesser entièrement son erreur et adhérer à notre opinion de l'existence de fibres centrifuges *arborisées autour* des cellules amacrines et *non anastomosées* avec elles.

Dans ce nouveau travail, Dogiel décrit, non une seule espèce de fibres centrifuges, mais deux : 1° l'une est celle que nous avons découverte; elle se caractérise par son indivision pendant son trajet à travers la zone plexiforme interne et par la production à son extrémité d'une arborisation disposée autour de certaines cellules amacrines; 2° l'autre espèce de fibres est celle qui serait le propre des recherches de Dogiel; elle serait souvent bifurquée pendant son ascension verticale, elle aurait des collatérales pendant sa marche horizontale, par-dessus la plexiforme interne, et se terminerait enfin par une arborisation nerveuse, plate, serrée et vari-queuse, située au-dessous de la zone des cellules amacrines, entre cette zone et la moléculaire interne. Le nombre des fibres de cette sorte serait si grand qu'elles formeraient, au-dessus de la couche plexiforme interne, un plexus auquel Dogiel donne le nom de *plexus des fibres centrifuges*.

Le travail que nous venons de commenter marque chez le savant russe une évolution, un passage vers la doctrine du contact entre corps cellulaires et expansions nerveuses, doctrine que nous soutenons depuis nombre d'années avec d'autres auteurs connus. Pour la première fois, en effet, on voit apparaître sous la plume de Dogiel les expressions de *terminaison nerveuse péricellulaire*, de *terminaison libre par épaissement sur les cellules*, c'est-à-dire par contact. Nous nous félicitons de ce changement, indice peut-être d'un accord à brève échéance entre les doctrines adverses du réseau et du contact.

Un nouveau travail de ce chercheur, sur la rétine, paru en 1895¹, accuse encore ce changement. Dogiel y affirme que ses fibres centri-

1. Dogiel, Ein besonderer Typus von Nervenzellen in der mittleren gangliösen Schicht der Vogelsretina, *Anat. Anzeiger*, n° 23, 1895.

fuges, celles de la seconde espèce, se ramifient autour des expansions protoplasmiques de certaines cellules spéciales, habitant entre les spongioblastes. En marchant dans cette direction, l'histologiste de Tomsk finira par ne plus savoir que faire des anastomoses intercellulaires, puisque la nature, Dogiel le confesse, emploie dans la rétine, pour la transmission des courants, une articulation ou connexion par contact entre un corps de cellule ou des expansions protoplasmiques, d'une part, et des arborisations nerveuses terminales d'autre part.

Si Dogiel, en ce qui concerne les fibres centrifuges, accepte ce qu'il y a de fondamental dans notre description, par contre il nous accuse de ne pas avoir coloré entièrement leurs arborisations terminales. En cela il ne tient pas compte du fait que chez les passereaux, où nous avons étudié ces fibres tout d'abord, leur ramification terminale est très pauvre comme on peut le voir en la figure 27 de la planche III, et non étendue, et riche comme chez le pigeon. Cette pauvreté de l'arborisation se montre aussi très nettement par la méthode d'Erlich, et l'on voit en même temps la similitude absolue des fibres centrifuges de la rétine du poulet et de celle des passereaux (fig. 34 et 35, pl. XIV). Il nous critique pour n'avoir pas décrit les nids péricellulaires, pour n'avoir mentionné que l'existence d'arborisations variqueuses libres, situées entre les cellules amacriques, et il ignore que cette disposition en corbeilles se trouve signalée, en toute netteté, dans notre note de la traduction allemande de notre livre sur la rétine, c'est-à-dire une année avant la description amplifiée et corrigée de l'histologiste russe. Il ajoute enfin que les arborisations terminales des fibres centrifuges, si elles ne contractent pas d'anastomoses avec des spongioblastes, en contractent entre elles. Ce fait, nous n'avons jamais pu le percevoir sur des préparations de Golgi, et nous n'avons pas pu davantage en confirmer la réalité sur de bonnes préparations au bleu de méthylène, malgré l'emploi de forts grossissements (voir les arborisations des figures 29, 30, 32 et 33, reproduites exactement comme on les voit à travers l'objectif 1,40, 2 millim. de Zeiss). Du reste, les figures mêmes du travail de Dogiel prouvent que le fait de l'anastomose n'est pas très évident, ou pour le moins qu'il est exceptionnel, car on y voit un grand nombre de ramuscules de l'arborisation se terminer librement. Nous ajouterons que nos préparations montrent les fibres centrifuges fortement colorées, qu'elles ont été fixées par

la méthode de Bethe¹, ce qui a permis de faire des coupes fines de rétine et de les monter dans le baume, et que nous les avons examinées avec les meilleurs objectifs, avantages qui ne se sont pas trouvés réunis pour les préparations peu transparentes, épaisses, utilisées par le savant russe (méthode ancienne de fixation par le picrate d'ammoniaque) dans ses anciennes recherches. D'ailleurs nos études récentes ont prouvé l'exactitude de notre première description et nous ont permis d'acquérir, particulièrement au moyen du bleu de méthylène, quelques détails que nous allons donner².

1. Bethe, Studien ueber das Centralnervensystem von Carcinus mænas, etc., *Arch. f. Mikr. Anat.*, Bd XLIV, 1895.

2. Il n'est pas superflu, croyons-nous, de relater ici la technique employée. Nous commençons par l'injection de 2 à 3 centimètres cubes d'une solution concentrée, à 1 0/0 de bleu de méthylène BB dans les carotides d'un poulet ou d'un pigeon; nous extrayons ensuite rapidement les globes oculaires, et, après section, plaçons les segments postérieurs, débarrassés de l'humeur vitrée, dans une chambre humide, la concavité contenant la rétine tournée en haut, de façon à ce que l'air baigne cette rétine, au maximum. Si l'injection a réussi la nuance doit montrer une teinte bleu clair. Au bout d'une demi-heure, de trois quarts d'heure ou d'une heure, ce temps est variable suivant la température et d'autres conditions mal définies, nous détachons avec les ciseaux des portions du segment postérieur, sclérotique et rétine réunies, et nous les transportons dans le liquide fixateur de Bethe.

Molybdate d'ammoniaque $(\text{MoO}_3)_7,3 (\text{AzH}_3)_2\text{O} + 4\text{H}_2\text{O}$ à 10 0/0. 100
Acide chlorhydrique (HCl) 8 à 10 gouttes.

A ce mélange on peut ajouter, suivant le conseil de Bethe, quelques gouttes d'eau oxygénée (H_2O_2); mais nous n'avons retiré aucun avantage bien appréciable de cette addition, du moins dans la rétine; et lorsqu'on tient à fixer d'une façon complète les éléments rétinien, il faut ajouter 5 0/0 d'une solution d'acide osmique à 1 0/0. La formule devient alors :

Molybdate d'ammoniaque à 10 0/0. 100 grammes.
Acide chlorhydrique 8 à 10 gouttes.
Acide osmique à 10 0/0 dans l'eau. 5 grammes.
Eau oxygénée (non indispensable). quelques gouttes.

Le morceau de rétine séjourne dans ce liquide fixateur d'une demi-heure à 1 heure; on le lave ensuite à grande eau pour le débarrasser du sel molybdique, et on le déshydraté rapidement dans l'alcool absolu. On le passe alors dans le xylol où il immerge une demi-heure, puis dans une solution saturée de paraffine dure dans le xylol, où il reste également une demi-heure. On l'essuie avec du papier buvard, on le couvre d'une couche de paraffine, on le sèche à l'aide d'un scalpel chauffé, et on le monte dans un bloc de paraffine, comme à l'ordinaire. On fait les coupes au microtome, le rasoir perpendiculaire à la pièce, pour obtenir des rubans. Ces coupes doivent être relativement épaisses. Si on ne désire point des séries, on plonge les coupes dans le xylol, qui dissout la paraffine et on les monte directement dans le baume. Le montage de la pièce peut aussi se faire dans la paraffine dissoute dans le chloroforme.

Il est bon en général de raccourcir toutes les opérations où l'alcool entre en jeu, car ce réactif n'est pas complètement inoffensif pour le bleu de méthylène, surtout quand la température est quelque peu élevée. Même employé à 0°, comme le conseillent Bethe et S. Meyer, il nous a semblé qu'il dissout un peu la combinaison du bleu avec le molybdate. Pour éviter l'action nocive de l'alcool lorsqu'on traite des rétines épaisses

Ce qui appelle tout d'abord l'attention, lorsqu'on colore les fibres centrifuges de la rétine des oiseaux par la méthode d'Ehrlich, c'est l'aspect différent de l'arborisation terminale suivant les ani-

ou des organes volumineux dont la déshydratation exige beaucoup de temps, nous employons une solution à 1 pour 300 de chlorure de platine dans l'alcool absolu. Ce réactif a la propriété de rendre le bleu de méthylène tout à fait insoluble pendant la déshydratation, et nous l'aurions employé directement comme liquide fixateur si, malheureusement, il ne déterminait pas dans les cellules nerveuses une précipitation grossière du bleu du méthylène, au contraire du dépôt extrêmement délicat causé par le molybdate.

Pour les pièces un peu grosses, telles que ganglions, intestin, muqueuses, etc., il est encore plus avantageux, après la fixation, qui doit durer une heure au moins, et le lavage à l'eau, de les abandonner pendant 2 à 4 heures dans la solution de

Formol.	30 c. c.
Eau distillée (H ² O).	100 c. c.
Chlorure de platine (PtCl ²) à 1 0/0.	5 c. c.

Les organes nerveux durcissent rapidement dans ce liquide, et on peut les couper après montage rudimentaire dans la paraffine (fixation sur un bloc de paraffine avec un scalpel chauffé), aussi bien, si ce n'est mieux, que les pièces durcies à l'alcool. Nous réduisons ainsi le contact de l'alcool aux courts moments nécessaires à la déshydratation des coupes. On passe ensuite les pièces dans le xylol, l'huile d'origan ou de bergamote. Il ne faut pas employer l'essence de girofle et la créosote, car elles dissolvent un peu les dépôts de bleu de méthylène.

Si on désire observer les coupes dans la glycérine, il faudra faire subir aux rétines en même temps la fixation et le durcissement, ce qu'on obtient par leur immersion, durant deux ou plusieurs heures, dans le mélange suivant.

Eau distillée.	100
Formol.	20
Picrate d'ammoniaque.	jusqu'à saturation.

On fait alors les coupes en maintenant la rétine entre deux demi-cylindres de moelle de sureau.

On peut aussi monter dans le baume les coupes destinées à l'examen dans la glycérine; pour cela, on les porte dans :

- 1° Une solution de molybdate.
- 2° L'eau, pour les laver.
- 3° L'alcool, pour les déshydrater, etc.

On peut encore, comme l'a conseillé récemment Dogiel (*Der Bau der Spinalganglien bei den Säugetieren, Anat. Anzeiger*, n° 6, 1896), mettre dans le molybdate ammoniacal les pièces déjà fixées dans le picrate et sectionner aussitôt.

Nous préférons, néanmoins, la fixation directe au molybdate. Par elle on obtient des préparations à fond complètement incolore, ou légèrement teinté de bleu.

Souvent, surtout quand il s'agit de rétines entières à examiner à plat, nous montons les préparations à découvert dans le damar comme pour les coupes au Golgi. Nous obtenons ainsi une transparence beaucoup plus grande, et pouvons employer les objectifs à immersion homogène.

Le dépôt de bleu, qui résulte du mode de fixation de Bethe, est beaucoup plus fin que celui produit par le picrate d'ammoniacal dans la méthode de Dogiel; et la teinte primitive se conserve en général si bien que la rétine montée a presque le même aspect qu'à l'état frais. Parfois, pourtant, la teinte bleue tourne un peu au violet. Lorsque les opérations de fixation, de déshydratation, etc., sont menées assez rapidement, on parvient à des préparations définitives et excellentes d'organes nerveux minces (rétine, muscle pectoral de la grenouille, intestin, etc.) en moins de deux heures.

maux étudiés. Chez les passereaux (pl. XIV, fig. 27, *i*) et chez les gallinacés (pl. XV, fig. 34 et 35), cette arborisation est courte, pauvre en ramuscules, si pauvre même que, dans quelques cas, elle semble seulement constituée par une bifurcation ou une masse double. Avant l'arborisation même, la fibre devient variqueuse et s'épaissit progressivement jusqu'à sa terminaison. Cette portion de volume plus gros correspond au trajet horizontal de ces fibres au niveau des spongioblastes. Chez quelques-unes de ces fibres on voit procéder de la masse terminale, en forme de tête de clou, 1, 2 ou 3 filaments très fins, qui s'achèvent à une certaine distance de l'arborisation principale par une légère varicosité (pl. XV, fig. 34, *e*). De temps en temps, aussi bien chez les passereaux que chez les gallinacés, on voit ces fibres fournir une arborisation plus compliquée, précédée généralement de la bifurcation du tronc, dans sa partie terminale (pl. XV, fig. 34, *d*). Les plexus péricellulaires ne manquent pas non plus, mais ils sont d'ordinaire pauvres en fibres, et il est rare qu'ils enveloppent la cellule amacrine sur toute sa hauteur.

Au contraire, chez le pigeon, matériel d'étude préféré de Dogiel, les arborisations des fibres centrifuges sont d'ordinaire passablement étendues, surtout si on les examine sur des rétines à plat (pl. XIV, fig. 28, *b*). Il s'en trouve, néanmoins, quelques-unes relativement simples qui rappellent tout à fait celles de la rétine du poulet (pl. XIV, fig. 25, *a*).

Si on analyse avec soin l'arborisation variqueuse terminale des fibres centrifuges du pigeon, on observe qu'elle est constituée par trois parties continues, mais de connexions différentes :

- 1° Le nid cellulaire;
- 2° Les branches inférieures ou basilaires;
- 3° Et le ou les filaments ascendants.

1° *Le nid péricellulaire* est la région principale de l'arborisation; il est formé de 2, 3 ou plusieurs branches variqueuses, plus ou moins verticales, parfois dichotomisées dans leur trajet, et s'appliquant étroitement à la surface d'un spongioblaste (pl. XIV, fig. 26, 29, 30, 32, 33). Ces branches se terminent par une granulation fusiforme ou ellipsoïde, parfaitement libre et en contact avec le protoplasma de la cellule, comme on le voit avec la dernière évidence en employant les forts objectifs apochromatiques de Zeiss, à immersion homogène (pl. XIV, fig. 29, 32, 33). Parfois tout le nid ne consiste qu'en deux branches indivises, longeant, dans le sens

vertical, le tronc d'un spongioblaste. Les exemples de ces nids rudimentaires abondent chez le poulet et les passereaux.

2° *Les branches inférieures* ou *basilaires* sont souvent des collatérales courtes, nées de la fibre centrifuge avant la constitution du nid terminal. D'autres fois ce sont des branches émanées du nid lui-même, mais qui s'en séparent en décrivant un angle et en montant à une certaine distance du spongioblaste qui doit recevoir l'arborisation principale. En tous cas, ces branchilles se terminent librement entre les spongioblastes voisins, comme on l'observe clairement dans les figures 29 et 30, en *p*, de la planche III.

3° Enfin, *les filaments ascendants* ou *longs* sont pour l'ordinaire au nombre d'un seul, de deux, rarement de trois; généralement ils proviennent du nid lui-même, qu'ils abandonnent au niveau du spongioblaste, et s'élèvent jusqu'à la limite supérieure de la couche des cellules amacrines, pour se terminer soit par une varicosité soit par une bifurcation (pl. III, fig. 30, *r*). Ces filaments manquent, d'habitude, chez les passereaux et les gallinacés.

En somme, l'étude minutieuse de l'arborisation terminale des fibres centrifuges prouve, d'une manière ne laissant pas de place au moindre doute, que les branches terminales non seulement constituent un nid autour de corpuscules spéciaux, mais encore qu'elles se mettent en rapport avec tous les autres spongioblastes par leurs filaments basilaires, ou ascendants courts, et par les ascendants longs.

Le fait, déjà indiqué par nous dans des publications antérieures, de la distribution exclusive de ces branches à la sous-zone des spongioblastes, sans que jamais on les voie déborder dans la couche des cellules bipolaires, donne une grande force à une opinion que nous avons émise. Nous admettons, en effet, que les spongioblastes, par l'intermédiaire des fibres centrifuges, font partie intégrante d'une chaîne conductrice et que, recevant par ces fibres une excitation née dans le cerveau, ils la transmettent à l'articulation qui existe entre les expansions protoplasmiques des cellules ganglionnaires et le panache descendant des cellules bipolaires.

Mais quels sont les éléments spéciaux sur lesquels se termine la partie principale de l'arborisation des fibres centrifuges? Dogiel, dans son dernier travail sur la rétine des oiseaux, suppose que la cellule enveloppée n'est pas un corpuscule à cylindre-axe long (par ex. : ses ganglionnaires de la couche des grains internes), mais une

espèce d'amacrine, dont il est parvenu, assure-t-il, à découvrir les expansions descendantes, réparties dans divers plans de la zone plexiforme interne. Pourtant, dans les dessins de Dogiel, ce que l'on voit seulement, c'est le corps du corpuscule enveloppé et toujours reproduit avec un vague extrême.

Lorsqu'on étudie un grand nombre de préparations de la rétine des oiseaux, colorées par la méthode d'Ehrlich, on a lieu d'y rencontrer quatre sortes d'images relatives aux fibres centrifuges.

1° Dans un grand nombre de coupes ces fibres et leur arborisation s'imprègnent isolément, c'est-à-dire que les spongioblastes avec lesquels elles sont en rapport ne sont pas colorés. Ces préparations sont, bien entendu, celles qui permettent de mieux étudier, sans crainte d'erreur, la disposition réelle de l'arborisation. Il suffit de s'en rapporter aux figures 25 et 28 de la planche XIV. Cette indépendance de coloration prouve aussi l'indépendance morphologique des cellules enveloppées et des fibres centrifuges.

2° Dans quelques cas, ces arborisations se colorent en même temps que les spongioblastes qu'elles entourent, et avec la même intensité, ce qui donne lieu à ces étranges aspects d'anastomose entre expansions protoplasmiques et ramifications nerveuses, qui ont induit en erreur même des observateurs aussi expérimentés que Dogiel. Que l'on jette un coup d'œil sur la fig. 28, en *a* (pl. XIV), et l'on verra s'il est possible de distinguer, dans cette image réticulée singulière, ce qui appartient au spongioblaste et ce qui appartient à l'arborisation de la fibre centrifuge.

Cette confusion des limites des éléments en rapport, résultat de leur coloration simultanée par le bleu de méthylène, doit nous mettre en garde contre les apparences d'anastomose révélées par ce réactif. Aussi,

Règle générale : Tout contact ou rapport de contiguïté est transformé, dans ces conditions, en rapport de continuité par le bleu de méthylène. Nous essayerons plus tard d'expliquer ce phénomène grâce auquel on peut trouver des anastomoses apparentes entre tous les éléments nerveux, quels qu'ils soient et à quelque région qu'ils appartiennent, pourvu qu'ils se touchent ou soient à proximité suffisante. Pour notre compte, nous avons très souvent aperçu des anastomoses dues à cette particularité du bleu de méthylène, non seulement entre les cellules ganglionnaires d'un même plan, mais même entre le corps des spongioblastes et les

filaments descendants des cellules bipolaires et jusqu'entre les bipolaires et les cellules de Müller qui, de temps à autre, prennent le bleu d'Ehrlich. En un mot, il n'y a pas d'erreur, si grave soit-elle, qu'on ne puisse commettre dans l'étude de la rétine, en prenant à la lettre, sans comparaison avec ce que fournissent d'autres préparations plus dignes de foi, les révélations de la méthode d'Ehrlich.

3° Dans le plus grand nombre des cas les fibres centrifuges se teignent en bleu intense, et le corps des spongioblastes enveloppés en bleu très pâle. Dans de telles préparations, dont nous donnons les figures 26, 29, 30, 32 et 33 en la planche XIV, l'erreur pour croire à une anastomose est encore possible, mais avec un objectif à immersion homogène on met en entière évidence l'indépendance absolue des deux parties constitutives de l'articulation.

4° Enfin, dans un très petit nombre d'occasions, on réussit à colorer exclusivement, mais jamais avec grande intensité, les spongioblastes enveloppés. Alors on se rend compte, et il en est de même dans le cas précédent, qu'il s'agit de cellules allongées, minces, piriformes, et dont le long pédicule s'arrête brusquement en atteignant la zone plexiforme interne (pl. XIV, fig. 26, *e*, et 31). Cette partie de la cellule apparaît toujours passablement pâle, mais en tout cas l'examen avec un apochromatique puissant (1,40 de Zeiss) dénonce deux faits importants :

1° Tout d'abord, on a la conviction que jamais aucune branche destinée aux divers étages de la couche plexiforme interne ne descend du pédicule de ce spongioblaste. Ce qui permet de suite d'éliminer l'idée qu'il s'agit de spongioblastes diffus ou stratifiés, ou encore des cellules de Dogiel.

2° Puis, de temps à autre, on voit partir du pédicule du corps cellulaire enveloppé un ou plusieurs appendices courts et verruqueux et aussi une fibre horizontale longue, très nette, qui nous a semblé être un véritable cylindre-axe, bien que nous n'ayons pu la suivre sur un assez long parcours (pl. XIV, fig. 31, *l*). En comparant ces cellules singulières avec les spongioblastes d'association découverts par nous dans la rétine des oiseaux, tous les doutes se dissipent à l'instant (comparer les figures 14, *c*, *g* et *e* de la planche XIII et la figure 31 de la planche XIV).

Ainsi le nid péricellulaire formé par l'arborisation des fibres centrifuges se met en rapport avec le corps et la tige descendante

de nos spongioblastes horizontaux ou d'association. Quant aux autres branchilles qui émanent de cette arborisation, elles sont destinées aux spongioblastes ordinaires, ainsi que nous l'avons établi. Ajoutons, que dans le cas où l'arborisation terminale est très pauvre, ainsi qu'il advient chez le poulet, la connexion de tous les ramuscules de cette arborisation avec le spongioblaste d'association nous paraît très vraisemblable (pl. XV, fig. 35, f).

Dogiel l'a fait remarquer : une fibre centrifuge peut former deux nids, et par suite entrer en relations avec deux amacrine spéciales, comme la figure 33, pl. XIV le représente. Lorsque cela se produit, les spongioblastes d'association en relation avec la même fibre sont, d'ordinaire, peu éloignés l'un de l'autre.

Les fibres centrifuges existent-elles dans toute la rétine ou seulement dans certaines régions? Nous pouvons affirmer, appuyés sur nos imprégnations par la méthode de Golgi chez les passereaux, que ces fibres sont réparties dans toute l'étendue de la rétine, et que, bien loin de manquer sur les bords et dans le voisinage de la fossette centrale, elles y abondent en grand nombre. Précisément aussi, dans ces régions, où la rétine acquiert une épaisseur considérable, les spongioblastes d'association et leurs arborisations nerveuses terminales sont très longs et très nombreux.

Une gaine de myéline, avec ses étranglements de Ranvier, d'après les descriptions de Dogiel, entoure ces fibres et un grand nombre d'autres fibres nerveuses de la rétine. Nous n'avons pu confirmer la réalité de cette assertion. L'acide osmique et la méthode de Weigert-Pal sont restés impuissants à nous faire découvrir dans la rétine des oiseaux, au niveau de la couche plexiforme interne ou de celle des spongioblastes, la moindre enveloppe myélinique. Et les plus forts grossissements d'apochromatiques, sur les préparations au bleu d'Ehrlich, n'ont pas davantage décelé le moindre double contour à ces fibres.

Étant donnés les rapports spéciaux qui unissent les spongioblastes d'association aux fibres centrifuges, quel peut être le rôle joué par les spongioblastes d'association? Répondre à une question de cette nature, dans l'état actuel de la science, est fort difficile et expose à des voltes d'opinions; d'autant plus que nous ignorons de tout point la signification physiologique et des spongioblastes vulgaires et des fibres centrifuges. Quoi qu'il en soit, un fait qui n'affecte en rien l'essence même de la fonction mais seulement sa

forme, semble ressortir de l'étude précédente : c'est que, par l'intermédiaire des spongioblastes d'association (dont l'arborisation terminale tient sous sa dépendance un grand nombre de spongioblastes communs par son contact avec leurs pédicules), les fibres centrifuges transmettent leur incitation à des groupes considérables de spongioblastes vulgaires fort éloignés.

Et la seconde espèce de fibres centrifuges, mentionnées tout nouvellement par Dogiel? Nos observations ne se montrent point concluantes à leur égard. Certainement, quelquefois on aperçoit dans la rétine du pigeon des fibres un peu plus déliées que les centrifuges ordinaires, et qui ont pour caractère de se diviser à angle aigu pendant leur trajet à travers la couche plexiforme interne (pl. XIV, fig. 26, g). Mais il nous a paru qu'une fois arrivée au-dessous des cellules amacrines elles se comportaient de la même manière que les autres. En outre, nous n'avons pu rencontrer ces fibres bifurquées ni chez les passereaux, ni chez le poulet, ni chez le canard. Pour tout dire, la description de Dogiel soulève pas mal de doutes; car alors que dans un premier travail¹ il décrivait l'arborisation finale de ces fibres comme un composé de branchilles courtes et noueuses laissant des jours étroits entre elles, dans sa dernière publication² il la représente comme constituée de branches longues divisées en dichotomie et terminées le long et sur les expansions protoplasmiques de certains spongioblastes spéciaux (spongioblastes semi-lunaires, étoilés et pourvus d'un cylindre-axe court, se résolvant rapidement en branchilles terminales).

Les fibres centrifuges de la 2^e espèce de Dogiel seraient-elles par hasard les cylindres-axes terminaux de nos spongioblastes d'association? et Dogiel n'aurait-il pas méconnu la continuité de ces cylindres-axes avec les spongioblastes d'association à cause des colorations incomplètes fournies par la méthode d'Ehrlich? Au début, nous étions porté à le croire. Mais, en présence de la nouvelle description de l'auteur russe concernant les arborisations des fibres centrifuges, nous sommes contraints à la réserve et nous attendons que de nouvelles investigations nous permettent de formuler un jugement catégorique.

1. Dogiel, Die Retina der Vögel, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XLIV, 1894.
2. Id. Ein besonderer Typus von Nervenzellen in der mittleren gangliösen Schicht der Retina der Vögel, *Anat. Anzeiger*, 1895.

IV

DE CERTAINES CELLULES ÉTOILÉES DE LA COUCHE DES BIPOLAIRES
DANS LA RÉTINE DES OISEAUX.

Dans notre mémoire sur la rétine des vertébrés¹, en traitant de la couche des grains internes chez les poissons, nous avons fait mention de certains éléments, petits, étoilés, munis de plusieurs expansions, les unes ascendantes, ramifiées dans la zone moléculaire externe, et les autres descendantes et arborisées dans la moléculaire interne. Jamais, chez les autres vertébrés, nous n'avions rencontré rien de semblable, sauf chez la grenouille où ces éléments se montrèrent toujours incomplètement imprégnés.

Mais, récemment, dans la rétine du *moineau*, nous sommes parvenus à colorer plusieurs exemplaires de ces cellules, dont le siège est, comme on peut s'en assurer sur la figure 27, s de la planche XIV, dans la zone des bipolaires, à des niveaux différents. Leur forme est variable, tantôt fuselée, tantôt triangulaire ou encore étoilée. Du sommet ou des côtés du corps émergent une, deux ou trois branches qui, tout en subissant des divisions le long de leur route, montent vers la zone plexiforme externe, où elles se terminent sous les pieds des cônes et des bâtonnets et parfois entre eux. Les expansions descendantes, de nombre divers, cheminent souvent horizontalement, pour ensuite descendre. Quelquefois, au lieu d'émaner du corps, elles procèdent des branches ascendantes. De toutes façons, ces expansions se ramifient entre les corps des cellules bipolaires et se terminent, du moins en partie, en appliquant sur la surface de ces bipolaires des ramuscules courts et variqueux. Quelques-unes de ces expansions descendantes vont jusqu'à la frontière des cellules amacrines, et même on a l'impression qu'elles descendent encore plus bas. Mais jamais nous n'avons pu poursuivre ces prolongements inférieurs jusqu'à la zone plexiforme interne.

La signification de ces singuliers éléments nous échappe; et il est nécessaire de documenter davantage leur histoire par de nouveaux faits pour avoir quelque idée de leur rôle physiologique.

1. Cajal, La rétine des vertébrés, *La cellule*, 1892.

V

SPONGIOBLASTES DÉPLACÉS.

Parmi les corpuscules de la couche ganglionnaire, jamais complètement colorés par la méthode d'Ehrlich, et constamment imprégnés par celle de Golgi, figurent certaines cellules, petites, piriformes, dont l'expansion ascendante se résout dans un des étages inférieurs de la zone plexiforme interne en une magnifique arborisation aplatie, à branches si fines, si variqueuses et si drues que le plexus qui en résulte est peut-être le plus délicat et le plus touffu de tous les organes nerveux (pl. XIII, fig. 14, *j, j*).

Dans nos premières recherches notre attention était déjà éveillée par la rareté extrême de l'imprégnation du cylindre-axe de ces cellules. Nous attribuions d'abord ce fait à un excès de durcissement. Mais nos doutes augmentant à mesure du nombre croissant de nos préparations, nous nous sommes mis à examiner la petite quantité de cellules de cette espèce qui étaient pourvues d'un appendice descendant, et bien vite nous nous sommes convaincus de la possibilité d'une erreur, car toujours, dans ces préparations, les corpuscules ganglionnaires, les cellules épithéliales étaient imprégnés simultanément. Au contraire, dans les cellules tout à fait isolées et imprégnées avec grande pureté, où l'erreur n'était pas possible, toujours l'expansion fonctionnelle faisait défaut.

Nous avons continué alors nos imprégnations chez le pigeon et le poulet, nous servant du procédé d'enroulement, qui évite les dépôts irréguliers dans la couche des fibres optiques et nous avons obtenu la coloration d'un grand nombre de ces petits corpuscules. Eh bien! jamais aucun d'eux n'a montré trace de cylindre-axe, ou d'expansion conique pouvant lui donner naissance. Par contre, toutes les cellules ganglionnaires grandes et moyennes de ces mêmes rétines étaient continuées par des cylindres-axes parfaitement nets. Ajoutons encore : les rétines de chat, de chien, du 4^{me} au 10^{me} jour laissent voir aussi certains corpuscules petits dans la couche ganglionnaire; et ces corpuscules ne manifestent pas d'avantage de cylindre-axe (pl. XII, fig. 1, *j, j*). Enfin dans les rétines d'oiseaux, colorées par le bleu de méthylène, et vues à plat, on note

toujours quelques éléments de faible diamètre, et dont il est impossible d'établir la continuité avec les fibres du nerf optique.

De toutes ces observations unanimes est sortie notre conviction que la couche des cellules ganglionnaires renferme deux sortes d'éléments : 1° les cellules ganglionnaires elles-mêmes, déjà bien connues, et 2° certains spongioblastes, à panache fin et dense que, par analogie, avec d'autres éléments rétiniens aptes à quitter leur habitat ordinaire, nous qualifierons de *déplacés*, et ces éléments pourront s'appeler *amacrines déplacées* ou *inférieures*.

L'existence, chez les passereaux, de ces amacrines déplacées est très probable. D'autant que, parmi les spongioblastes de gîte normal, il en est, complètement identiques par la forme, la délicatesse et l'arborisation dans la couche plexiforme (pl. XIII, fig. 14, *g, g.*), qui diffèrent seulement par l'étage où cette arborisation étend ses rameaux. Pour ces spongioblastes, déplacés quant à leur arborisation, c'est l'étage quatrième, tandis que pour les normales, c'est le second.

Pour ce qui est de la distribution générale de ces amacrines inférieures ou déplacées nous pouvons affirmer, quoique nos études ne soient pas achevées, qu'on les rencontre dans la rétine des poissons, des batraciens, des reptiles, des oiseaux et des mammifères. Mais c'est chez les oiseaux qu'elles sont les plus nombreuses et les plus faciles à imprégner.

Le déplacement des corpuscules nerveux n'est pas une nouveauté dans la science. Déjà Dogiel en parle à propos des cellules ganglionnaires et des corpuscules bipolaires, mais sans donner d'interprétation de ce fait. Nous-même, avons signalé de semblables migrations, non seulement chez ces derniers éléments, mais aussi chez certains spongioblastes qui, dans la rétine des poissons et des mammifères, au lieu d'être à leur place habituelle, ont envahi différents niveaux de la zone plexiforme interne; et récemment encore, nous avons coloré par le bleu de méthylène, chez les oiseaux, des cellules de Dogiel (cellules ganglionnaires) de la couche des grains internes, en pleine zone plexiforme interne (pl. III, fig. 35, *d*). L'interprétation rationnelle de ces faits étranges fut donnée pour la première fois par nous dans notre livre : « La rétine des oiseaux ». Nous y déclarions : *Pour l'interprétation de la nature des cellules nerveuses, il ne faut pas tenir compte de la position du corps cellulaire, position variable, dans les diverses espèces animales. Ce qui*

importe avant tout, ce sont la situation et les rapports des expansions protoplasmiques et du cylindre-axe.

D'après cette règle, les éléments, exempts d'expansion descendante, de la couche ganglionnaire doivent être considérés non comme des cellules d'une signification physiologique particulière, mais comme des spongioblastes déplacés. Ces migrations, variables suivant les espèces animales, sont l'effet de vraies adaptations à l'augmentation ou à la diminution du nombre et de la dimension de certaines catégories d'éléments. Par suite de cette adaptation, les lacunes ou vides intercellulaires se trouvent évités.

Cette formule d'interprétation de la nature des cellules nerveuses est susceptible de jeter quelque lumière dans l'étude des homologues cellulaires des organes nerveux semblables de la série animale. Dans un beau travail sur la rétine des céphalopodes, Lenhossek¹ a récemment mis en évidence toute l'importance de ce principe. Grâce à son application judicieuse, ce savant est parvenu à reconnaître quels sont, dans la rétine de ces animaux, les représentants des cellules bipolaires, et cela malgré leur changement d'habitat, car, au lieu de loger sous les pieds des cônes, ils se trouvent au-dessus. Il a pu préciser aussi le caractère amacrine de certaines cellules (couches granuleuses externes des céphalopodes) dont le siège est différent de celui des spongioblastes des vertébrés, mais dont la position et les rapports typiques du panache terminal se sont conservés. Il a reconnu, enfin, que les amacrines des céphalopodes entrent aussi en rapport de contact avec des arborisations libres de fibres centrifuges puissantes.

VI

BATONNETS ET CÔNES DES OISEAUX.

Nos récentes recherches avec la méthode d'Ehrlich, perfectionnée par Bethe, nous ont permis de colorer très souvent, dans la rétine du pigeon et du poulet, les cellules épithéliales et les visuelles.

Des fibres de Müller nous dirons seulement qu'elles se présentent avec les mêmes caractères que dans les préparations au chromate

1. Von Lenhossek, *Histologische Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopoden*, *Arch. für mikrosk. Anat.*, Bd 47, 1896.

d'argent; mais leur imprégnation est plus incomplète et les expansions lamelleuses collatérales ont une telle pâleur qu'on ne peut en dessiner les contours.

Pour les cônes et les bâtonnets, nous donnons, dans la figure 18 de la planche XIII, un dessin avec l'aspect que ces éléments revêtent dans les bonnes préparations au bleu de méthylène. On remarque sur-le-champ l'épaisseur plus grande du corps des bâtonnets *o* et de ses fibres ascendante et descendante. Mais, détail plus intéressant, au niveau de la plexiforme externe on perçoit deux plans ou séries de pieds, autrement dit, deux rangées superposées de renflements inférieurs appartenant aux cellules visuelles; l'étage supérieur de ces renflements est réservé seul aux bâtonnets, l'étage inférieur, seul aux cônes (*p*). Les branchilles saillant de ces renflements sont très pâles, se colorent rarement et ne peuvent, par suite, être étudiées jusqu'à leur terminaison, comme dans les préparations au Golgi. Pourtant, quelquefois, il nous a été possible d'observer que ces appendices basilaires sont courts et se terminent en liberté au moyen d'une délicate varicosité.

VII

LA QUESTION DES ANASTOMOSES DES EXPANSIONS PROTOPLASMIQUES.

Nous avons défendu, dans plusieurs de nos travaux sur la structure des centres nerveux, et dans nos études sur la rétine, la doctrine de Golgi, relative à la terminaison libre des expansions dendritiques des corpuscules nerveux. Un grand nombre d'auteurs, des histologistes et des embryologistes, His, Forel, Kœlliker, Van Gehuchten, Retzius, V. Lenhossek, Held, L. Sala, Cl. Sala, Tartuferi, Lachi, Calleja, etc., ont fait de même.

Dans toutes les préparations, même dans celles où les branchilles nerveuses et protoplasmiques sont à ce point délicates qu'elles engendrent des plexus extrêmement touffus, réclamant les objectifs les plus puissants, cette indépendance est manifeste, pourvu que l'imprégnation y soit fine et complète.

A l'occasion de nos travaux sur la rétine nous avons essayé de mettre en lumière les erreurs que l'on peut commettre par l'emploi exclusif de la méthode d'Ehrlich; nous avons en même temps combattu la réalité objective des anastomoses de Dogiel qui, ayant

travaillé avec le bleu de méthylène, a cru voir des anastomoses, non entre les expansions dendritiques des cellules ganglionnaires seulement, mais jusqu'entre les ramifications nerveuses elles-mêmes (plexus des pieds des bipolaires, arborisations péricellulaires des fibres centrifuges) : cette assertion est, d'après nous, en opposition avec les faits de terminaisons libres, que les méthodes aussi bien de Golgi que du chlorure d'or et du bleu de méthylène, nous montrent dans les plaques motrices, les épithéliums, les glandes, les appareils de sensibilité tactile, etc. Et quant à la rétine elle-même notre étude des fibres centrifuges a prouvé d'une part que le bleu de méthylène, comme le chromate d'argent, dans certaines conditions, révèle des arborisations libres d'expansions nerveuses, et d'autre part que ce mode de terminaison est, pour le moins, la règle dans les prolongements protoplasmiques. On en reste persuadé, non seulement par l'examen impartial des préparations au bleu d'Ehrlich, mais par un regard jeté sur les dessins mêmes de Dogiel. Sur quelques-uns d'entre eux, les dendrites sont reproduits, terminés en pointe ou par une varicosité. Ainsi les préjugés de l'auteur, malgré tout leur absolutisme sur ce point, n'ont pu toujours suffire à enlever aux figures copiées sur ses préparations une grande partie de leur réalité.

Avant d'entreprendre l'explication détaillée du pourquoi des anastomoses produites, dans certains cas, par le bleu de méthylène, il nous semble nécessaire d'exposer les opinions des auteurs qui, après l'histologiste russe, ont porté leurs études sur la rétine colorée au bleu d'Ehrlich.

Kallius¹ s'exprime avec peu de décision sur cette question des anastomoses. Mais, dans beaucoup de passages de son œuvre, il penche plutôt pour l'absence de réseaux protoplasmiques.

Il commence par admettre le rôle conducteur du prolongement protoplasmique découvert par nous. Et pour l'étayer, il cite les branches ascendantes des bipolaires et les plexus protoplasmiques formés dans la couche plexiforme interne par les cellules ganglionnaires, toutes expansions qui constituent des chaînons obligatoires dans la chaîne de conduction du mouvement nerveux. Puis, traitant en général du problème des anastomoses, il affirme : « A première vue, on aperçoit des anastomoses nombreuses et bien distinctes,

1. Kallius, ouvrage cité, p. 543 et suiv.

surtout chez les grosses cellules de la couche ganglionnaire interne et lorsque les préparations sont bien colorées. Mais si on poursuit aussi loin qu'on le peut chacune des expansions formant ces anastomoses, on la voit prendre peu à peu une plus grande minceur, et finir, après être devenue variqueuse, par une extrémité libre. Une objection pourrait s'élever : la préparation aurait été fixée trop tôt, bien avant que la coloration des expansions ne fût complète. Pour l'éviter, nous avons maintes fois pris garde d'attendre le dernier moment pour opérer la fixation et, malgré cela, nous n'avons trouvé d'anastomoses que dans quelques cas. » Et plus loin : « On peut voir aussi les anastomoses entre les dendrites ascendantes des cellules bipolaires, dans les préparations de Golgi, mais nous leur accordons peu de valeur démonstrative, pour les raisons susdites. » Et dans un autre passage : « Je n'ai jamais pu, dans aucune espèce d'éléments rétiniens, rencontrer les grosses anastomoses décrites par Dogiel dans la rétine humaine. » Ces diverses citations tirées des généralités du travail de Kallius sont l'expression des fluctuations de ses pensées en présence du problème débattu. Mais, chose intéressante, cet auteur, lorsqu'il décrit chaque type cellulaire en particulier, se montre presque tout à fait réfractaire à l'admission de réseaux intercellulaires. Ainsi, quand il traite des cellules horizontales, il nie les anastomoses de la couche plexiforme externe; puis, en s'occupant des bipolaires, il déclare que ni la méthode de Golgi ni celle d'Ehrlich ne permettent d'observer des anastomoses, soit entre les dendrites, soit entre les arborisations du panache inférieur. Il formule les mêmes dénégations à l'égard des prétendus réseaux des plexus horizontaux formés dans la couche plexiforme interne, tant par les amacrines que par les ganglionnaires. C'est seulement en décrivant le panache ascendant des bipolaires pour bâtonnets qu'il affirme « avoir surpris *un cas de continuité* entre la sphérule terminale d'un bâtonnet et une branchille de bipolaire ».

Un cas de continuité! en présence des innombrables indépendances qu'on peut observer entre les facteurs d'articulation des cellules visuelles avec les bipolaires! Et puis n'y a-t-il pas quelque possibilité d'erreur? une superposition, un contact de deux branchilles terminales : cela est si facile à confondre avec une continuité! Et d'ailleurs, dans les dessins de Kallius, faits en grande partie d'après des préparations par la méthode d'Ehrlich,

toutes les expansions cellulaires se montrent indépendantes ¹.

De temps à autre, Kallius semble se lamenter du peu d'efficacité de la méthode de Golgi pour la démonstration des anastomoses puisque, par elle, on ne peut arriver à imprégner en même temps les

1. Kallius, dans ses considérations sur ma théorie des contacts, parle souvent de *préjugés*, de dogmatismes, etc., ce qui ne l'empêche point d'adopter presque en totalité mes dogmatismes. Dans l'histoire de la neurologie, ce qui est le *préjugé*, l'*affirmation a priori*, c'est la théorie des réseaux. — Au contraire, pour la doctrine des terminaisons libres et la transmission des courants nerveux au niveau des contacts, c'est seulement l'observation minutieuse et précise des faits qui a conduit beaucoup d'entre nous à l'adopter. La véhémence du polémiste, le personnalisme de l'inventeur n'ont eu aucune part chez moi pour me faire adhérer à cette doctrine. Sa découverte n'est point entièrement mienne, en effet, puisque Golgi en donna le premier la démonstration pour les expansions protoplasmiques, et que His et Forel ensuite la défendirent dans toute son étendue, embrassant en même temps les expansions nerveuses. Et de plus, son adoption ne m'a jamais commandé de ne point accepter l'existence de la continuité intercellulaire dans certains cas particuliers où les apparences (peut-être erronées) s'imposaient avec trop de force.

Si je n'étais ennemi de toute polémique, je pourrais retourner l'argument contre Kallius, avec plus de raison et de force, et l'accuser d'adopter des opinions, non d'après des *préjugés* à lui propres, mais, ce qui est plus grave, d'après des *préjugés* d'autrui. Ainsi, un esprit pointilleux pourrait soupçonner que l'histologiste de Göttingen, lorsqu'il accepte la continuité substantielle entre les cônes ou les bâtonnets, corpuscules de nature épithéliale, et les cellules bipolaires de nature nerveuse, et cela malgré qu'il n'en ait observé en tout qu'un seul cas, ne traduise point une conviction personnelle. Il pourrait croire que Kallius s'est, en cela, proposé de rendre un hommage de respect et de prouver sa discipline à son maître Merkel, sous la direction de qui il travaillait et qui vit, il y a longtemps déjà, la continuation des bâtonnets par les bipolaires.

Je trouve très naturel que l'on honore des maîtres illustres tels que Merkel et tant d'autres qui sont la gloire de l'anatomie allemande, et ceux qui le font me sont très sympathiques.

Je déplore même de n'avoir point à accomplir ce devoir sacré, car jamais je n'eus de maîtres qui, personnellement, m'aient initié à l'étude des méthodes scientifiques. Je n'ai, par suite, à satisfaire à aucune obligation de discipline intellectuelle.

Ce culte du maître devrait pourtant avoir pour limite celui de la vérité, et celui dont nous sommes tous redevables à la cause du progrès.

Les exemples de cette dévotion excessive, parfois tribut volontaire, mais souvent aussi expression de la discipline d'école, abondent dans tous les pays. Ainsi, en Italie, les élèves de Golgi possèdent, pour percevoir certains élégants réseaux de fibrilles nerveuses et certains contacts intimes entre capillaires sanguins et expansions protoplasmiques, une acuité de vue que la nature semble nous avoir refusée, ainsi qu'à bien d'autres. Et, par contre, les neurologistes italiens, ceux qui ont reçu la manne éducatrice à Pavie, nous en exceptons Tanzi, Lugaro, Falcone et quelques autres caractères indépendants, souffrent d'une hallucination dénégatoire, d'une cécité vraiment bizarre : ils ne peuvent jamais percevoir les arborisations nerveuses péricellulaires, quelque éclatantes et décisives qu'elles soient pour tout le monde.

Ce sont là des défauts difficilement guérissables, car ils ont racine, et profonde, dans deux sentiments éminemment humains : l'orgueil du maître, l'admiration du disciple.

Le devoir exige de nous tous la plus grande somme d'efforts pour l'élimination de ces enkystements scientifiques si funestes à l'éclosion des talents originaux et aux progrès du savoir. Nous ne devrions jamais oublier, que si grand soit un homme, il vaut toujours moins que la vérité, et que celle-ci, tôt ou tard, d'ordinaire pendant la durée de notre propre existence, finit toujours par l'emporter sur ceux qui, l'ayant servie dans leur jeunesse, se montrent dans l'âge mûr, ses obstacles et ennemis les plus opiniâtres. — Prof. Cajal.

éléments qui concourent à la formation des plexus, par exemple, de celui de la couche plexiforme externe.

Mais cette propriété n'est pas un défaut, c'est précisément une des meilleures qualités de la méthode : sans elle, toute analyse des connexions cellulaires serait impossible. Et du reste l'arrêt constant de l'imprégnation dans certains parages, toujours les mêmes chez tous les vertébrés, et quelles que soient les modifications de la méthode (simple, double, demi-lente, au sublimé de Cox, etc.) ne plaide-t-il pas beaucoup en faveur de l'indépendance absolue des cellules visuelles et, en général, de toutes les cellules nerveuses ?

N'a-t-on pas de même la conviction de cette indépendance lorsqu'on voit les préparations obtenues par Azoulay ¹ à l'aide de sa méthode d'imprégnation métallique sur coupes, méthode qui, permettant de suivre sous le microscope les progrès de l'imprégnation, prouve que, malgré les diversités d'origine et de durcissement, les éléments s'arrêtent toujours aux mêmes points, dans la rétine, le cervelet ou le cerveau ?

S'il existe une impossibilité matérielle, inéluctable, pour que le dépôt métallique dépasse certaines extrémités variqueuses présentées par les fibres nerveuses et les prolongements protoplasmiques de régions déterminées, cela ne signifie-t-il pas implicitement qu'en ces points est une substance de composition chimique spéciale, et que plus loin commence une autre substance de propriétés chimiques différentes ?

Parmi les auteurs qui récemment ont encore employé le bleu de méthylène, nous avons à mentionner Bouin ². Cet observateur a soumis les préparations qu'il a obtenues par cette méthode à une critique sagace et méticuleuse. Il a fait remarquer la grande difficulté de la démonstration des anastomoses des expansions dendritiques, difficulté dont la seule solution se trouve dans l'examen des préparations, à l'aide de puissants objectifs à immersion : « En examinant, dit Bouin, les dendrites avec un objectif fort, à sec, dans beaucoup de cas on constate que l'on a affaire à des fibres plus ou moins enlacées mais indépendantes, et on est loin d'observer, après un examen attentif, la multiplicité des anastomoses que Dogiel

1. Azoulay, Méthode d'imprégnations métalliques, sur coupes, *Bulletin de la société de Biologie*, 1895.

2. Bouin, Sur les connexions des dendrites des cellules ganglionnaires dans la rétine, *Bibliographie anatomique*, n° 3 (mai-juin), 1894.

figure dans ses planches. Souvent aussi on remarque des prolongements protoplasmiques qui unissent deux cellules nerveuses. — En étudiant avec un bon objectif à immersion homogène tout le parcours de ces dendrites anastomotiques, nous avons toujours rencontré un ou plusieurs points au niveau desquels la continuité substantielle n'était qu'apparente; il y avait toujours à cet endroit une juxtaposition ou une superposition de fibrilles nerveuses. » Du reste la critique des images trompeuses que l'on aperçoit à l'aide d'objectifs faibles, dans les préparations d'Ehrlich, a été fort bien faite par cet auteur. Il est grand dommage que Bouin, qui a fait preuve d'une telle sagacité dans l'interprétation des fausses anastomoses interprotoplasmiques, n'ait pas su éviter de tomber lui-même dans l'erreur. Il a pris comme fait positif l'existence des singuliers spongioblastes nerveux de Dogiel, donnant naissance, d'après ce savant, à une expansion fonctionnelle, par convergence de leurs appendices protoplasmiques. Cette erreur, le savant russe, a su s'en corriger récemment, mais tous ceux qui ont une foi aveugle en la valeur révélatrice du bleu de méthylène doivent toujours l'avoir présente à la mémoire.

Un autre histologiste, qui a fait à la rétine application de la méthode d'Ehrlich, est Renaut, de Lyon ¹. Cet auteur, ayant fixé la rétine par le picrate d'ammoniaque en présence des vapeurs d'iode, affirme avoir obtenu des préparations qui ne laissent point douter de l'existence de réseaux entre les dendrites des cellules ganglionnaires, et même entre ceux de ces dernières cellules et des cellules amacrines. Il soutient encore que le plexus basal (couche plexiforme externe) contient un autre réseau dû au concours des expansions protoplasmiques ascendantes des cellules ganglionnaires (?). Enfin il décrit, dans les plus fines ramifications protoplasmiques, des perles creuses ou vacuolisées (les varicosités décrites déjà par Dogiel et d'autres auteurs) dont le rôle serait grand pour la nutrition du protoplasma.

Pourtant, Renaut semble attribuer peu d'importance aux anastomoses, sans doute à cause du petit nombre de celles qu'il a pu rencontrer, vu qu'il déclare : « Dogiel est allé trop loin en admettant que, sur un très grand nombre de points, les cellules nerveuses for-

1. Renaut, Sur les cellules nerveuses multipolaires et la théorie du « Neurone » de Waldeyer, *Bulletin de l'Académie de Médecine de Paris*, séance du 5 mars 1895.

ment des réseaux par la continuité de leurs prolongements protoplasmiques respectifs. L'emmêlement inextricable donne, il est vrai, l'apparence d'un réseau. En y regardant de près, on voit qu'il s'agit de croisements au *contact*, d'appuis pareils à ceux que prennent sur les corps cellulaires les fibres névrogliales et les filaments unitifs du corps muqueux de Malpighi. *L'articulation se fera donc, dans l'immense majorité des cas, par des appuis adhésifs ou par de simples accollements.* »

Ces articulations ou contacts s'établiraient au niveau des portions perlées des branchilles protoplasmiques. « Cela posé, dit M. Renaut, la formation des vacuoles perlées étant contingente (puisqu'elles existent ou non sur les ramuscules de même ordre entrelacés) là où elle se produit sous l'influence de l'activité directrice de la cellule elle raccourcit et tend le ramuscule, qui devient perlé. Cette tension s'opérant ou non dans les ramuscules qui se croisent peut faire et fait même nécessairement varier l'exactitude de leurs contacts. Ainsi les neurones peuvent s'articuler ou se désarticuler. » — « Ce sont des faits, proclame M. Renaut, découlant d'observations directes, non pas des hypothèses. »

L'existence et même la production des perles, *post mortem*, est effectivement un fait, même très bien connu des auteurs, ainsi que le remarque Azoulay¹ dans une critique très judicieuse des hypothèses histologiques relatives à la communication des courants dans les centres. Mais, que je sache, personne n'a pu observer *de visu* ce mouvement d'articulation et de désarticulation des appendices protoplasmiques par l'apparition des perles. Voilà qui est l'hypothèse. L'histologiste de Lyon, nous semble-t-il, pour fuir le conjectural et s'en tenir au réel, comme il l'affirme, tombe dans l'hypothèse la plus capricieuse qui ait été donnée du fonctionnement des éléments rétinien. Même en admettant la préexistence de ces perles, comment M. Renaut sait-il que l'augmentation du volume de ces dernières, ou leur apparition en un point où elles étaient absentes, déterminent la tension des ramuscules protoplasmiques et relâchent leurs contacts? Ne pourrait-on pas aussi admettre que la paroi de la perle se distend par absorption du liquide ambiant et que cette paroi se forme aux seuls dépens du

1. L. Azoulay, Psychologie histologique et texture du système nerveux, Revue générale, *Année psychologique de MM. Beaunis et Binet*, 2^e année, Paris, 1896.

protoplasma siégeant dans la même région où s'est produite la varicosité? Cette dernière supposition est d'autant plus probable que la délicatesse de la paroi des perles, l'ampleur et la transparence de leur vacuole centrale sont absolument corrélatives de leurs volumes. Plus la perle est grosse, plus sa vacuole est volumineuse et transparente, et plus sa paroi est mince. Mais l'objection la plus grave à diriger contre l'hypothèse de Renaut, c'est que ces varicosités, en particulier les grosses et creuses, ne sont que des produits artificiels. Nous donnerons les preuves de cette assertion en traitant des altérations éprouvées par les expansions cellulaires immédiatement après la mort.

Cette théorie du contact et de la transmission des courants entre expansions protoplasmiques n'est pas nouvelle; nous l'avions émise¹, il y a déjà quelques années, à titre de conjecture rationnelle, à propos de l'existence chez les reptiles d'un plexus protoplasmique puissant, péri-médullaire, ou pie-mérien et, en apparence, sans contact aucun avec des ramifications nerveuses. Des exemples en ont été décrits par Cl. Sala² et Lawdowski³ dans la moelle des batraciens, et par mon frère P. Ramon⁴, dans certains étages du lobe optique des poissons, reptiles et batraciens. Mais, depuis, nous avons démontré que de nombreuses ramifications nerveuses terminales existaient au contraire dans ces parages, et notre théorie provisoire du contact oblique ou longitudinal entre dendrites, qui semblait devoir faire exception à la règle de la polarité dynamique, a disparu devant la réalité. Et depuis, résolument, nous admettons comme loi physiologique invariable le rôle exclusivement récepteur des expansions protoplasmiques.

Tout n'est pas, cependant, hypothèse dans le travail de Renaut. Il contient une découverte que nous croyons positive: l'existence d'une membrane, ou si on veut d'une couche corticale différenciée autour des grandes cellules nerveuses. Laissons le liquide décrit par Renaut et séparant cette enveloppe du protoplasma. C'est à notre avis un phénomène cadavérique, dû à l'endosmose du liquide ambiant; il est hors de doute que le bleu de méthylène colore très souvent, et surtout autour des cellules dont la teinte s'évanouit,

1. Cajal, La medula espinal de los reptiles y la substancia gelatinosa de Rolando, 1891.
2. Sala Pons, Estructura de la medula espinal de los batracios, Febr. 1892.
3. Lawdowsky, Vom Aufbau des Rückenmarks, *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd 38, 1891.
4. P. Ramon, El encefalo de los reptiles, 1891.

une membrane délicate, d'un bleu intense, et très nette avec les objectifs à immersion homogène. Rien n'est plus ordinaire que de l'observer jusque sur les spongioblastes lorsque la rétine a été fixée au molybdate ammonique et que les coupes ont été montées dans le baume.

Cette fine capsule péripotoplasmique a été signalée aussi par nous ¹ dans les cellules géantes du lobe électrique cérébral de la torpille (méthode de Boberi); et récemment encore, dans un grand nombre de corpuscules des centres nerveux, nous avons pu en confirmer l'existence avec la méthode de Nissl en nous servant de l'apochromatique 1,60 de Zeiss, au monobromure de naphthaline ².

Pour en finir avec cette revue critique, nous ferons quelques observations sur une assertion de Renaut, qui nous paraît inexacte, du moins dans sa généralité. Ce savant affirme que la méthode de Golgi est très inférieure à celle d'Ehrlich en ce qu'elle imprègne seulement les branches protoplasmiques épaisses, tandis que le bleu de méthylène colore les plus fines branchilles cellulaires. Ce jugement aura sans doute de quoi surprendre tous ceux qui ont eu l'occasion d'examiner une bonne préparation par le Golgi rapide ou par le Cox, des cellules pyramidales du cerveau, des cellules de la corne d'Ammon, de la moelle épinière embryonnaire, du cervelet, etc., A qui donc, ayant obtenu une imprégnation réussie de l'arborisation protoplasmique d'une cellule de Purkinje ou d'une cellule cérébrale, pourra venir le soupçon, qu'en outre des ramifications si compliquées des dendrites, laissant à peine assez d'espace pour les innombrables fibrilles nerveuses et névrogliales interstitielles, il puisse exister encore un plexus protoplasmique intermédiaire avec ou sans anastomose incolorable par le chromate d'argent?

Si M. Renaut intervertissait les rôles, et accusait le bleu de méthylène de ne pas teindre les fines expansions, il serait plus près de la vérité. Il suffit de comparer les *bonnes* préparations au Golgi avec les *bonnes* préparations à l'Ehrlich, pour se convaincre qu'en général les premières révèlent bien plus de fins ramuscules que les secondes. Sans sortir de la rétine, nous pouvons affirmer que le bleu de méthylène est incapable de colorer assez ou ne colore pas

¹ 1. Cajal, Sobre la estructura de los tubos nerviosos del lobulo cerebral electrico del Torpedo; *Revista trim. de Histol.* etc., n° 2, 1888.

² 2. Id., Estructura del protoplasma nervioso; *Revista trimestrial micrografica*, n° 1, 1896.

du tout : 1° les fines branches des pieds des cônes, chez les mammifères, oiseaux, reptiles et poissons; 2° les arborisations terminales des spongioblastes d'association et des cellules horizontales des oiseaux; 3° les collatérales de l'expansion descendante des bipolaires, parfaitement nettes par le chromate d'argent, et que nous avons toujours vues avec la plus absolue évidence chez les batraciens, reptiles et oiseaux il y a déjà longtemps, alors que Dogiel ne les a aperçues chez les oiseaux, avec le bleu de méthylène, que plus tard; 4° toute une série de spongioblastes à panache étoilé et très fin, existant chez tous les vertébrés; toute une foule de cellules ganglionnaires et de spongioblastes déplacés, à panache protoplasmique extrêmement délicat, etc.

Quiconque voudra se convaincre de la supériorité d'aptitude du chromate d'argent à révéler les fins ramuscules n'a qu'à comparer la variété extraordinaire des cellules ganglionnaires et amacri-nes, figurées dans les planches II, III, IV et V de notre grande monographie sur la rétine, avec la rareté des types reproduits par Dogiel dans ses travaux. Et remarquons bien que la plupart des cellules qui se colorent avec le bleu de méthylène correspondent à deux groupes : aux *spongioblastes*, et aux *ganglionnaires*, appelées géantes par nous, et possédant une arborisation protoplasmique ample et grossière. Kallius aussi insiste sur la pauvreté des types cellulaires colorables par le bleu de méthylène.

Néanmoins, l'affirmation de Renault, corrigée de son exagération et limitée seulement aux effets de la méthode de Golgi (appliquée comme le font beaucoup), à la rétine, a un certain fondement. Le chromate d'argent, on le sait, ne colore pas toujours d'une façon complète les cellules de la surface des pièces, où s'est justement trop fait sentir l'action du liquide durcissant. Aussi, dans la rétine, qui est à peine assez épaisse pour qu'on puisse y parler de parties centrales ou éloignées de la surface et où, par conséquent, les excès de durcissement et les dépôts irréguliers qui en résultent sont à peu près impossibles à éviter; là, en effet, le chromate d'argent est très inconstant, il n'imprègne souvent les spongioblastes, les cellules ganglionnaires, les corpuscules bipolaires ou les cellules de Müller que d'une manière partielle. Il faut donc, et de toute nécessité, travailler dans les rétines épaisses, et en tout cas multiplier un grand nombre de fois les tentatives d'imprégnation, jusqu'à obtenir des cellules complètes et imprégnées finement.

Pour donner une idée de la patience et du temps exigés, il suffira de dire que les belles imprégnations qui ont servi à notre grande monographie de la rétine nous ont fait sacrifier plus de trois cents animaux de toutes espèces et nous ont occupé pendant près de deux ans. Il est bon d'ajouter que toutes les imprégnations incomplètes et grossières ont été systématiquement rejetées. Pour ce motif, les figures qui accompagnent le mémoire dont nous parlons peuvent lutter avec les meilleures colorations obtenues par le bleu de méthylène, dans les points similaires.

Cette inconstance de la méthode de Golgi dans la rétine est seulement relative. On peut, en grande partie, l'éliminer en usant du procédé de l'*enroulement*, qui transforme la membrane rétinienne en un bloc massif; on évite par suite les durcissements excessifs des couches superficielles et les dépôts irréguliers. Par ce mode de faire on réussit presque toujours à imprégner chez le poulet, le pigeon, le chat, le chien, le mouton, etc., et d'une façon complète, tous les éléments rétiniens y compris les cellules ganglionnaires géantes qui sont les plus réfractaires à une coloration totale, lorsqu'on procède comme d'ordinaire. Nous possédons des préparations où il est possible de suivre les expansions de certains spongioblastes sur plus d'un millimètre¹.

En quoi donc consiste cette disparité des résultats fournis par les méthodes de Golgi et d'Ehrlich? Pour quelle cause le bleu de méthylène donne-t-il en certains cas des images d'anastomoses?

Quelques-unes de ces causes d'erreur, et surtout celle provenant de l'examen de dendrites avec des objectifs insuffisants, ont été relatées déjà par Kallius, Bouin et Renaut. Mais il en est encore d'autres, et sur celles-ci nous avons porté toute notre attention. Elles dépendent de l'extraordinaire altérabilité des cellules rétiniennes, et de ce que, pendant le temps nécessaire à la fixation par l'air du pigment colorant sur les prolongements protoplasmiques, ces corpuscules éprouvent des changements considérables qui

1. Le procédé de l'enroulement a été peu étudié par les auteurs qui se sont occupés de la rétine. Ainsi Kallius dit n'en avoir pas tiré bénéfice. Hosch semble l'avoir récemment appliqué (*Bau der Säugetierenzhaut nach Silberpräparaten*, *Arch. f. Ophthalmol.*, Bd XLI, Abth. III, 1895) et son manuel opératoire est résumé dans *Zeitschrift f. Wissenschaft Mikroskopie*, Bd XIII, Heft 1, 1896. Il paraît en avoir obtenu des résultats positifs, mais jusqu'à présent nous n'avons pu, pour plus ample connaissance, nous procurer le travail original.

modifient la forme et la position du dépôt colorant; ajoutons encore l'action altérante des agents fixateurs qui, s'ils le sont pour la matière tinctoriale, ne le sont point pour le protoplasma nerveux.

Les altérations les plus capitales offertes par les cellules teintes au bleu de méthylène sont au nombre de deux ;

- 1° La production de varicosités coalescentes ;
- 2° Les dépôts de couleur, soit à la périphérie des fibres, soit dans le ciment intercalé entre fibres ayant même trajet et se trouvant au contact.

A. *Altérations variqueuses des expansions nerveuses et protoplasmiques.* — Dogiel et tous les observateurs qui ont travaillé au bleu de méthylène, soit chez les vertébrés, soit chez les invertébrés, décrivent et représentent comme fortement variqueuses les expansions protoplasmiques fines à l'égal des branchilles nerveuses terminales délicates. Selon Dogiel¹ ces varicosités formées, croit-il, par une masse centrale claire et une matière chromophile accumulée surtout aux pôles, seraient des dispositions préexistantes, opinion que Bouin et Renaut semblent aussi partager. D'autres savants, au contraire, se montrent plus réservés. Ainsi Allen², dont les recherches ont pour objet le système nerveux des invertébrés, assure que les épaisissements observés dans les branchilles nerveuses sont des productions artificielles, débutant par les fibres les plus fines et se poursuivant le long des plus grosses. Cet aspect variqueux surviendrait rapidement à la suite de toute espèce d'action mécanique. V. Kölliker, dans son récent livre sur les centres nerveux, considère les varicosités des expansions protoplasmiques comme produites artificiellement, du moins pour ce qui a trait aux éléments adultes. Quant à nous, si au début nous avons admis la préexistence de ces varicosités, aujourd'hui, après mûre réflexion, nous nous voyons obligé d'adopter le jugement de Kölliker.

Telles sont les raisons qui appuient cette opinion :

- 1° L'aspect des fibres nerveuses de la rétine colorée au bleu de méthylène change à mesure que se prolonge l'exposition à l'air. Dans la figure 36, pl. XV, nous reproduisons les principales variétés de

1. Dogiel, Die Struktur der Nervenzellen der Retina, *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd XLVI, 1895.

2. Allen, Studies on the nervous system of crustacea, *The quarterly journal of microscopical science*, 1893.

varicosités des fibres de la couche du nerf optique chez le pigeon. Lorsque la coloration commence, les varicosités sont rares, petites, massives et allongées (*a*); puis elles grossissent et se ramassent : un espace clair apparaît à leur centre (*b*); enfin cet espace, ou vacuole centrale, augmente notablement de volume, doublant et triplant parfois (*b*), jusqu'à aboutir à la rupture de la couche chromophile et à la sortie du liquide transparent (*c*).

Nous représentons en *e* l'aspect que prend la matière chromatique dans les préparations fixées au picrate d'ammoniaque, aspect déjà figuré par Dogiel, Allen et d'autres. Cette décomposition de la matière chromatique en grains se voit rarement, au contraire, par fixation au molybdate.

Toutes ces altérations ne sont point l'œuvre des agents fixateurs. On les voit sur les rétines fraîches, non fixées, à l'examen avec des objectifs à immersion. Ainsi, dans la rétine du lapin ou du cobaye, il est des plus facile de reconnaître que les varicosités des tubes nerveux, comme celles des prolongements protoplasmiques, sont tout d'abord massives et uniformément colorées par le bleu de méthylène; puis elles se vacuolisent, à mesure qu'elles croissent en nombre et volume, le liquide de leur centre étant tout à fait incolore; enfin on remarque, ainsi que l'ont fait déjà Allen et Renaut, que les varicosités sont d'autant plus précoces et nombreuses que les fibres sont plus fines. Parfois, surtout si des pressions ont été exercées sur la préparation fraîche, les varicosités entrent en coalescence les unes avec les autres, et même elles se rompent, la paroi brisée donnant issue au liquide vacuolaire (pl. XIII, fig. 22).

2° Lorsqu'on étudie la rétine du pigeon ou du poulet, après fixation et imprégnation rapide au chromate d'argent, on a l'attention attirée par ce fait que, dans les portions où le mélange osmiobichromatique a pénétré tout d'abord, les fibres nerveuses manquent complètement de varicosités et que celles-ci, au contraire, deviennent vraiment énormes dans les points où le fixateur a le plus tardé à porter son action. Il en est de même des expansions protoplasmiques fines sur lesquelles les varicosités, n'existent pas, ou sont toujours moins grosses et moins abondantes qu'avec la méthode d'Ehrlich. Mais il faut excepter les varicosités des arborisations nerveuses terminales, que jamais nous n'avons vues absentes, ni par le chromate d'argent ni par le bleu de méthylène (arbori-

sation des fibres centrifuges, pieds des bipolaires, massues de Landolt).

La figure 17 de la planche XIII donne des exemplaires de plusieurs cellules bipolaires de la rétine du poulet imprégnées par la méthode de Golgi, et obtenues par le procédé de l'enroulement. La cellule *B* se trouvait dans les tours extérieurs du bloc rétinien, et fut par suite fixée immédiatement par le réactif; tandis que les cellules *A*, qui résidaient dans les tours centraux du bloc, ne furent fixées que plus tard. Or la cellule *B* est tout à fait normale, et les cellules *A* sont bien loin de l'être; elles présentent d'épaisses varicosités sur leur massue de Landolt et surtout dans l'arborisation, tant collatérale que terminale, de leur expansion descendante. C'est dire que le peu de temps écoulé entre l'enlèvement de la rétine et l'action du fixateur suffit pour produire déjà des changements importants dans les varicosités et jusque dans les fines ramifications des cellules. — J'appelle sur ce point l'attention en particulier de tous ceux qui ont décrit, dans les centres nerveux, des rétractions et des varicosités exagérées dans les cellules, comme résultats d'altérations nutritives, car les formes qu'ils rapportent et dessinent pourraient aussi s'obtenir facilement, chez n'importe quel sujet normal, en retardant simplement le moment de la fixation ou en soumettant au fixateur des pièces trop volumineuses ¹.

3° Nous avons pu récemment colorer par la méthode d'Ehrlich quelque peu modifiée les expansions protoplasmiques des cellules pyramidales du cerveau chez les mammifères et les oiseaux. Nous avons été surpris de voir, dans un certain nombre de cas, la tige et le panache terminal de ces cellules, avec le même aspect que dans les préparations de Golgi, c'est-à-dire pourvus d'épines, mais sans la moindre varicosité; tandis que dans d'autres, surtout quand le cerveau avait subi des compressions, des secousses, ou avait trop longtemps attendu d'être fixé, les branches du panache terminal semblaient de véritables fils de perles, et la tige elle-même présentait d'énormes varicosités, tout à fait inconnues dans les préparations au Golgi, où l'acide osmique fixe rapidement, avant toute altération, les zones superficielles.

1. Je ne nie pas pour cela la préexistence des varicosités offertes par les cellules nerveuses pathologiques; j'affirme seulement la nécessité qu'il y a d'écarter cette cause d'erreur en employant toujours des pièces tout à fait fraîches et coupées en petits morceaux afin que le mélange osmiobichromique puisse agir rapidement.

La comparaison du plexus d'Auerbach, dans les préparations par les deux méthodes est aussi très éloquente. Avec le Golgi, les fibres nerveuses qui traversent chaque ganglion, ou engendrent les nerfs des plexus, sont fines, dépourvues de varicosités, ou accusent tout au plus de légers renflements fusiformes. Par contre, avec l'Ehrlich, dans les mêmes régions, toutes les fibres sont extrêmement variqueuses, elles se réduisent parfois à des files de sphères creuses ou pleines, unies par des ponts incolores et presque invisibles. De semblables confrontations, avec toujours les mêmes résultats, peuvent être effectuées dans tous les points où les deux méthodes peuvent trouver emploi.

La production des varicosités et des vacuoles commence, nous l'avons dit, par les expansions protoplasmiques les plus fines, se poursuit dans les fibres nerveuses délicates et leurs arborisations et se transmet ensuite aux épais cylindres-axes; elle n'atteint les expansions protoplasmiques relativement grosses qu'en dernier lieu. — Le corps cellulaire et les origines des grands appendices paraissent rester constamment indemnes de cette altération¹.

Lorsqu'il s'agit de filaments protoplasmiques parallèles et en contact ou d'expansions se croisant à angle aigu, les altérations cadavériques des points les plus voisins de ces filaments se traduisent par des varicosités ordinaires ou, pour mieux dire, par des masses colorées allongées, dans l'intérieur desquelles il est impossible de discerner les limites des filaments composants. La matière cyanophyle a une tendance à occuper une place de plus en plus grande, à mesure qu'elle s'altère, aussi n'est-il pas étrange que là même où il n'y a pas réellement contact, mais simple voisinage, les intumescences variqueuses adhèrent entre elles par une sorte de coalescence, ce qui donne l'apparence de la continuité substantielle entre expansions de provenance diverse. Et si de telles coalescences ne se voient point entre les fibres nerveuses épaisses, comme celles du nerf optique dans la rétine, par exemple, cela tient à ce que, sur ces fibres, les varicosités ont un volume relativement moindre et se

1. On pourrait expliquer ce fait en supposant l'existence autour des expansions d'une membrane élastique d'autant plus mince et extensible que les expansions elles-mêmes sont plus fines. Dans les grosses expansions, la membrane plus résistante s'opposerait à la réunion ou à la coagulation irrégulière de la matière cyanophyle. Ce phénomène pourrait au contraire survenir dans les expansions délicates par suite de la minceur de leur membrane enveloppante. — Quoi qu'il en soit il n'y a point encore d'explication satisfaisante du phénomène de la vacuolisation.

trouvent, en outre, séparées par des faisceaux de fibres névrogliques.

Ces adhérences n'expliqueraient qu'un nombre relativement petit d'anastomoses s'il était démontré que les expansions protoplasmiques se croisent toujours à angle aigu ou droit. Mais rien n'est moins commun que de voir aussi des contacts longitudinaux, d'où des semblants d'anastomoses entre filaments protoplasmiques émanés de cellules ganglionnaires voisines ou entre des prolongements protoplasmiques et des fibrilles terminales de spongioblastes. Dans le magma granuleux de couleur bleue, qui résulte de la fusion des masses cyanophiles des fibres soudées, il est tout à fait impossible, même avec l'apochromatique 1,40 de Zeiss, de définir les limites de chacun des composants. Heureusement l'apparition d'une fissure incolore ou d'une maille allongée, et plus loin la séparation des fibres adossées, qui, d'ordinaire, ont une direction opposée, enlèvent tout doute, et nous évitent de tomber dans l'erreur.

Les exemples d'accolement longitudinal fourmillent chez les mammifères, au niveau des plans de ramification des cellules ganglionnaires, et chez les oiseaux dans le second étage de la couche plexiforme interne où les spongioblastes mitraux ou de Dogiel répandent leurs très longues ramifications variqueuses.

Des anastomoses apparentes se trouvent reproduites dans la planche XIII, fig. 19, 20, 21, 24. En *A*, fig. 19, une expansion protoplasmique paraissait s'arrêter par suite de son anastomose avec une autre de direction perpendiculaire à celle de la première. L'objectif 1,40 permit de résoudre cette anastomose en une fusion de varicosités de ces expansions; il démontrait aussi la coloration incomplète du trajet ultérieur de l'une des dites fibres (fig. 20.) — Dans la même figure 19, en *B*, l'union apparente se transformait, sous le fort grossissement, en soudure longitudinale de masses cyanophyles appartenant à des filaments accolés, mais se séparant plus loin. Dans la figure 24, où sont dessinés quelques prolongements des cellules de Dogiel, chez le pigeon, nous trouvons un exemple typique de fusions multiples longitudinales, par soudure de varicosités. La fibre *a*, très fine et venant dans une direction presque perpendiculaire à deux grosses expansions, se ramifie, et ses branches s'adossent aux grosses expansions, mais en suivant un trajet distinct; car, tandis que les unes remontent vers le tronc protoplasmique, les

autres se portent dans le sens de la ramification. La matière chromophile se fusionnait totalement en *c* et *d*, et l'illusion d'une anastomose était complète.

Dans le cas cité plus haut d'anastomose apparente entre certains spongioblastes et l'arborisation des fibres centrifuges, la soudure des matières cyanophyles est si parfaite (peut-être à cause du gonflement excessif des varicosités de l'arborisation nerveuse terminale) que les plus forts apochromatiques ne peuvent en venir à bout. L'erreur est d'autant plus facile que la portion enveloppée du spongioblaste et la ramification nerveuse enveloppante sont seules colorées. Ce phénomène nous pousse à appeler l'attention sur une autre grave cause d'erreur dans la méthode d'Ehrlich : *Souvent, et surtout lorsque la coloration commence à pâlir, dans le corps cellulaire, le pigment tinctorial diffuse et passe dans les éléments voisins, sans en excepter le ciment unitif; il se produit là des imprégnations partielles qui peuvent donner lieu aux anastomoses les plus étranges* (fig. 24.)

Dépôt de couleur autour des fibres. — L'interprétation peut encore se trouver faussée par l'épaississement acquis, dans certains cas, aussi bien par les expansions protoplasmiques que par les fibres nerveuses. Cet épaississement est produit par des sortes de croûtes colorées, dépendant soit de l'extériorisation totale de la matière cyanophile, soit de déplacements de couleur artificiellement provoqués par les agents fixateurs. Lorsque ce phénomène a lieu, on voit, avec un objectif à immersion homogène, que les fibres nerveuses coupées transversalement ont un axe clair, incolore, finement granuleux, et tout autour une croûte plus ou moins épaisse de bleu de méthylène. Cet encroûtement de couleur se distingue encore mieux sur les expansions protoplasmiques coupées transversalement (pl. XV, fig. 47). Mais sur les branchilles plus fines et variqueuses, il n'est guère facile de le reconnaître, à cause de son extrême minceur dans les points intermédiaires aux varicosités.

L'effet de ces changements dans la place de la couleur est important à considérer. Grâce à l'encroûtement périphérique, capable aussi de soudure, comme les varicosités, grâce à l'augmentation subséquente de diamètre des expansions, quelques prolongements protoplasmiques de grande ou moyenne épaisseur qui marchent proches l'une de l'autre, ou se touchent, semblent anastomosés.

Toutes ces apparences et beaucoup d'autres encore, que pour abrégé nous ne dirons pas, prouvent que :

Les expansions nerveuses et surtout protoplasmiques sont extraordinairement vulnérables. Quelques minutes après avoir été mises à découvert, et bien avant le début d'action du bleu de méthylène, ces expansions sont le siège de phénomènes de coagulation irrégulière, de dissociation de substances protéiques pouvant donner lieu aux erreurs les plus grossières lorsqu'il s'agit d'expansions en contact. Ces altérations ne se montrent presque jamais dans les bonnes imprégnations par le chromate d'argent, parce qu'au préalable les tissus sont soumis au grand pouvoir fixateur du mélange osmiobichromatique, d'où absence de grosses varicosités et de coalescences (comme l'a fait remarquer W. Krause, ce réactif fixe parfaitement, même la forme des cônes et des bâtonnets).

Telle est la raison pour laquelle la méthode de Golgi, dans les bonnes préparations, ne donne jamais ou presque jamais d'apparence d'anastomose. Ses dépôts étant très fins, et non granuleux comme ceux du bleu de méthylène, voilà pourquoi les expansions imprégnées sont plus fines, plus lisses et plus régulièrement cylindriques.

En réalité, la question des anastomoses ne peut être résolue par la seule étude de la rétine. Pour trancher le différend, il faut considérer l'ensemble des observations que nous possédons sur la morphologie et les connexions de tous les éléments nerveux. On arrive alors à cette conclusion, que si, dans quelques cas, dans certains corpuscules rétiniens, il pouvait exister des anastomoses, on devrait réputer ce fait comme exceptionnel et n'infirmant en rien la nombreuse série de raisons qui nous forcent à admettre dans les centres nerveux la présence de terminaisons libres.

Ces raisons, les voici :

1. — Les corpuscules nerveux embryonnaires, d'après les recherches de His, Lenhossek et les nôtres, possèdent dans les premières phases de leur développement des expansions à terminaison libre ¹.

1. Renaut, dans son travail précité, semble accepter l'existence d'anastomoses, par analogie avec ce qui se passe dans les éléments du corps de Malpighi cutané, mais seulement entre les cellules nerveuses de même origine ou entre ceux que cet auteur appelle *groupes isogéniques*. Mais, pour la validité de cette interprétation, il faudrait que les cellules nerveuses, pendant leur phase germinale, se segmentassent incomplètement et qu'il subsistât entre les neuroblastes de même origine des ponts de communication. Aucune méthode n'a permis de confirmer pareille chose, à His, à Lenhossek, à Retzius et à nous-même, quoique nous soyons tous parvenus à imprégner dans leurs phases les plus précoces les neuroblastes de la moelle épinière.

2. — Dans la moelle embryonnaire et adulte, dans le cervelet, le cerveau, la corne d'Ammon, le corps strié, le bulbe rachidien, le grand sympathique, la rétine, etc., la méthode de Golgi, et la méthode de Cox montrent la liberté absolue des arborisations nerveuses et protoplasmiques. Et la preuve qu'au delà du point où cesse l'imprégnation il ne doit point exister de fibrilles incolores disposées en réseau, c'est que les expansions se terminent toujours dans les mêmes parages et toujours avec la même forme. Rappelons, pour exemples, les ramuscules secondaires protoplasmiques des cellules de Purkinje, dont la brièveté et le mode de terminaison sont toujours et absolument les mêmes; les arborisations digitiformes des grains du cervelet toujours identiques, le panache périphérique des cellules mitrales du bulbe olfactif, etc.

3. — Quand, comme S. Meyer¹, on colore au bleu de méthylène les cellules centrales, on voit toujours les expansions protoplasmiques complètement libres.

4. — Le bleu de méthylène, appliqué par Retzius à la moelle épinière des poissons, fournit aussi des images où les expansions protoplasmiques sont indépendantes, comme par le chromate d'argent.

5. — Dans la rétine, la méthode d'Ehrlich, d'après les observations de Kallius, Bouin et Renaut, permet de voir que l'immense majorité des dendrites se terminent librement. Les apparences d'anastomoses, relativement rares, peuvent s'expliquer soit par des altérations *post mortem* des fibres, soit par des erreurs d'examen.

6. — La doctrine des neurones donne une explication satisfaisante d'un fait bien connu par les anatomo-pathologistes; nous voulons parler de la dégénération des fibres nerveuses lorsqu'on les sépare de leur cellule d'origine. Au contraire, la théorie des réseaux intercellulaires rend impossible toute interprétation rationnelle des résultats de la méthode de Gudden et de celles des dégénéra-

1. S. Meyer, Die subcutane Methylenblauinjektion, ein Mittel zur Darstellung der Elemente des Centralnervensystems, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XLVI, 1895. — Nous avons récemment imprégné par le bleu de méthylène les cellules cérébrales des oiseaux, les cellules de Purkinje, etc. Quand l'intensité de coloration est suffisante, les prolongements protoplasmiques se montrent sous le même aspect que dans les préparations au Golgi. Ce que, entre autres, ce procédé a confirmé absolument, c'est l'existence des épines collatérales, niées par Kölliker et Meyer, qui les attribuent à des dépôts irréguliers de chromate d'argent.

secondaires. Et la difficulté va si loin, avec cette théorie, que le pathologiste, tout en l'admettant, est obligé de n'en pas tenir compte et de décomposer le système nerveux en unités dynamiques, c'est-à-dire en territoires cellulaires correspondants aux fibres ou cellules auxquelles se limitent les dégénération ou atrophies causées par la section ou l'arrachement des tubes nerveux.

7. — Les investigations faites par Retzius et V. Lenhossek chez les invertébrés prouvent que les deux méthodes de Golgi et d'Ehrlich montrent, d'une façon concordante, la ramification libre dans la substance punctiforme de Leydig, des arborisations nerveuses terminales. Ce mode de terminaison a reçu confirmation de la part d'Allen et Bethe, qui ont aussi employé le bleu de méthylène.

8. — Même si, dans quelques cas, on démontrait l'existence de ponts protoplasmiques intercellulaires, cela n'altérerait pas profondément notre conception de la morphologie et du fonctionnement des cellules nerveuses. Au point de vue anatomique, il n'y aurait qu'à considérer ces ponts comme des fusions secondaires, survenues à l'époque adulte ou à des périodes relativement tardives; au point de vue physiologique le rôle dynamique des dendrites n'éprouverait aucune modification essentielle; car, fusionnées ou non, ces dernières auront pour mission de recueillir les courants, par leur contact avec les arborisations nerveuses, et de les conduire au corps de la cellule. Ainsi, par exemple, si nous admettons que les expansions protoplasmiques des cellules ganglionnaires de la rétine possèdent une conduction cellulipète (et il est nécessaire de l'admettre), pour transmettre aux centres le mouvement engendré dans les cellules visuelles, si nous admettons cela, la présence d'anastomoses entre dendrites devient rien moins qu'une disposition superflue.

9. — Enfin, et c'est là un argument de pur bon sens, s'il y a continuité substantielle entre les ramifications du cylindre-axe et les expansions protoplasmiques, pourquoi les cellules, en couvrant d'énormes étendues avec leurs ramifications, multiplient-elles d'une façon si extraordinaire leurs contacts mutuels? quel pourrait être le sens de ces plexus, immenses sièges de contact, des zones plexiformes de la rétine?

Puisqu'il est démontré que ce luxe de ramifications ne vise point à la nutrition des cellules, il devient impossible de comprendre la présence et la concentration de ces plexus en des régions déterminées. Un seul ou plusieurs ponts protoplasmiques de communica-

tion intercellulaire directe aurait assuré mieux encore la conduction des courants, avec économie de protoplasma, et sans cet étalage inutile de formes compliquées.

Bien entendu, nous n'accordons pas une bien grande force à cet argument, quelque peu entaché de téléologie; car si, en réalité, ces anastomoses étaient établies d'une façon irrécusable et à l'état vivant, aucune *raison a priori* ne pourrait prévaloir. Mais tant qu'on ne produira pas de preuves décisives du fait, nous croyons qu'il est licite d'appeler, à l'appui de la théorie de l'indépendance cellulaire, tous les arguments et inductions suggérés par l'étude de l'anatomie et de la physiologie des cellules nerveuses.

Madrid, le 15 juillet 1896.

(Traduit sur le manuscrit espagnol, par le D^r. L. AZOULAY.)

Explication des planches XII à XV.

PLANCHE XII

Fig. 1. — Coupe de la rétine du chat nouveau-né. — Méthode de Golgi, imprégnation double, enroulement. — *a*, cellule épithéliale avec deux noyaux à la file; *a*₂, cellule épithéliale avec deux noyaux côte à côte; *b*, cellule épithéliale avec noyau périphérique; *c*, cellules épithéliales communes, dont le noyau git dans les régions moyennes de l'épaisseur de la rétine; *d*, cône embryonnaire, à la phase unipolaire; *e*, bâtonnet dans la même phase; *f*, bâtonnet dont le corps est situé profondément; *g*, cône à la phase bi-unipolaire; *h*, cellule amacrine; *i*, cellule ganglionnaire; *j*, amacrine déplacée; *k*, cône embryonnaire avec un corps voisin de la couche plexiforme externe; *k*₂, bâtonnet de caractères analogues; *l*, cellule horizontale embryonnaire; *m*, bi-unipolaires embryonnaires?

Fig. 2. — Rétine du chat de 4 jours, même méthode de coloration. — *a*, corps du bâtonnet; *b*, corps du cône; *c*, cellule horizontale externe; *e*, son cylindre-axe fin.

Fig. 3. — Cellule horizontale très embryonnaire; elle ne montrait pas encore d'orientation dans le plan horizontal et était munie d'une grosse expansion dirigée vers la périphérie.

Fig. 4. — Une cellule horizontale embryonnaire externe. — Chat de 2 jours.

Fig. 5. — Cellule horizontale interne pourvue d'un cylindre-axe terminé par un cône de croissance. — Chat de 4 jours.

Fig. 6. — Une cellule horizontale externe munie d'un cylindre-axe fin. — Chat de 2 jours.

Fig. 7. — Cellule horizontale externe à cylindre-axe plus épais. — Chat de 2 jours.

Fig. 8. — Autre exemplaire de cellule horizontale, plus avancé. — Chat de 4 jours, vue à plat ou très obliquement.

Fig. 9. — Grosse cellule horizontale interne, pourvue d'un épais cylindre-axe et d'expansions protoplasmiques ascendantes et descendantes. — Chat de 4 jours.

Dans toutes ces figures, sauf la figure 8, les cellules sont vues de champ, c'est-à-dire sur des coupes perpendiculaires à la rétine. Elles sont aussi disposées de façon que les expansions qui, dans les dessins, se portent vers le haut, pénétraient entre les grains externes, sur les préparations mêmes.

Fig. 10. — Cylindre-axe et arborisation nerveuse terminale d'une cellule horizontale interne. — Chat de 8 jours. — La coupe, qui est un peu oblique, montre presque à plat cette arborisation.

Fig. 11. — Cellule horizontale interne ou grande du chat de 8 jours. On y voit le cylindre-axe qui est si long qu'on ne peut facilement le suivre jusqu'à sa terminaison. Les expansions protoplasmiques ascendantes se sont raccourcies et régularisées.

Fig. 12. — Cellule qui était située dans la couche des spongioblastes ou amacrines, et qui pourrait être un spongioblaste d'association. — *a*, ses expansions protoplasmiques; *b*, expansion ressemblant à un cylindre-axe.

Fig. 13. Cellules bipolaires de la rétine du chat de 8 jours. — *a*, bipolaire pour bâtonnets; *b*, bipolaire pour cônes.

PLANCHE XIII

Fig. 14. — Coupe un peu oblique de la rétine du moineau. — On a réuni dans cette figure des spongioblastes d'association et diverses cellules trouvées chez les passereaux. — *a*, amacrines d'association à tige courte; *b*, amacrines d'association à tige longue; *c*, point d'émergence de l'expansion fonctionnelle; *c*, son arborisation terminale aplatie; la coupe étant oblique, cette arborisation se voit presque de face; *g*, amacrine à panache fin, serré et variqueux; *h*, arborisation terminale des fibres nerveuses nées des cellules horizontales; *i*, cellule horizontale aplatie d'où proviennent peut-être les fibres nerveuses précédentes; *j*, amacrines déplacées; *l*, amacrine bi-unistratifiée à longs ramuscules; *m*, amacrine tristratifiée, à ramuscules plus courts et variqueux, *n*, grande cellule amacrine dont les expansions d'abord épaisses, deviennent très fines, comme des cylindres-axes.

Fig. 15. — Deux arborisations nerveuses de spongioblastes d'association du verdier. — Objectif, 1, 40 Zeiss. Vue à plat.

Fig. 16. — Cylindre-axe et arborisation terminale d'un spongioblaste d'association chez le pigeon. — Coupe un peu oblique. — Objectif E, Zeiss.

Fig. 17. — Cellules bi-unipolaires du poulet. — *a*, cellules altérées, par retard dans la fixation; *b*, cellule normale ou presque, fixée vivante, son siège étant à la surface de la pièce (procédé de l'enroulement).

Fig. 18. — Cônes et bâtonnets du pigeon, colorés au bleu de méthylène, et fixées au molybdate d'ammoniaque. — *o*, bâtonnet; *n*, fibre et corps du cône; *p*, pied du cône; *q*, pied du bâtonnet; *m*, limitante externe; *l*, bâtonnets et cônes proprements dits, semblant avoir même morphologie.

Fig. 19. — Deux cellules ganglionnaires de la rétine du pigeon. — Coloration au bleu de méthylène, fixation au molybdate d'ammoniaque; Object. C de Zeiss. — *a*, corps cellulaire; *b*, cylindre-axe; *c*, ramuscules variqueux semblant se terminer librement. *A* et *B*, régions où il semble exister des unions substantielles.

Fig. 20. — Le point *A* de la figure 19, examiné avec l'objectif à immersion homogène 1,40 de Zeiss.

L'union apparente se résout en superposition avec coalescence de la matière cyanophile.

Fig. 21. — Le point *B* de la même figure 19, étudié avec l'apochromatique 1,40. L'union se résout en un croisement très oblique.

Fig. 22. — Ramuscule protoplasmique terminal variqueux examiné avec l'apochromatique 1,60 de Zeiss, à immersion de monobromure de naphthaline.

Fig. 23. — *b*, expansion protoplasmique des spongioblastes nerveux de Dogiel, située dans le second étage de la couche plexiforme interne (rétine de pigeon); *a*, une autre expansion plus ténue, émanée d'un autre corpuscule probablement de même espèce; *c* et *d*, varicosités fusionnées donnant l'impression d'anastomose; *e*, fentes révélatrices de l'accolement.

PLANCHE XIV

Fig. 24. — Corps d'un spongioblaste, de forme mitraie, duquel sembleraient procéder, par diffusion de la couleur, diverses expansions ascendantes — coloration au bleu de méthylène.

Fig. 25. — Fibres centrifuges de la rétine du pigeon. — Méthode d'Ehrlich-Dogiel. Les arborisations nerveuses centrifuges étaient seules imprégnées; *a*, arborisation pauvre en ramuscules; *b*, arborisations plus complexes, en forme de nids; *c*, fibre longue ascendante.

Fig. 26. — Rétine de pigeon, même méthode. Les fibres centrifuges se sont colorées en bleu foncé, les cellules amacrines enveloppées, en bleu pâle; *d*, cellule nerveuse de Dogiel; *e*, amacrine enveloppée, isolément imprégnée; *a*₂, amacrines enveloppées de l'arborisation nerveuse terminale; *h*, fibre ascendante pour les spongioblastes les plus haut placés; *f*, tronc de la fibre centrifuge; *g*, fibre centrifuge bifurquée.

Fig. 27. — Rétine du verdier. — Méthode de Golgi. — *i*, arborisation

terminale de fibres centrifuges, pauvre en branchilles; *j*, arborisation péricellulaire; *k*, arborisation terminale plus ample; *s*, cellules spéciales de la couche des cellules bi-unipolaires; *l*, expansion pour la couche plexiforme externe; *u*, prolongements descendants ramifiés.

Fig. 28. — Fibres centrifuges de la rétine du pigeon, examinée à plat. — Méthode d'Ehrlich-Bethe. — *a*, spongioblastes qui, par la simultanéité de leur coloration avec celle des fibres centrifuges, connexionnées avec eux, donnent l'impression d'une anastomose compliquée. — *b*, arborisations isolées des fibres centrifuges, examinées avec l'obj. 1,30 de Zeiss et l'ocul. 4. On voit que, pendant leur trajet horizontal, ces fibres sont très variqueuses, et que la plupart des ramifications terminales ont leurs extrémités libres, avec un épaississement.

Quelques-unes des fibres, comme *c*, se bifurquent avant de fournir l'arborisation terminale.

Fig. 29, 30, 32 et 33. — On y a représenté des fibres centrifuges de la rétine du pigeon, vues de champ, sur des coupes perpendiculaires avec l'objectif, 1,40, de 2 millimètres de foyer, de Zeiss et l'oculaire 8.

On voit avec une merveilleuse netteté les branchilles se terminer librement, et presque toutes les anastomoses apparentes se résoudre en simples superpositions; *n*, spongioblaste enveloppé; *p*, fibres ascendantes courtes ou basilaires de l'arborisation; *q*, fibres ascendantes longues; *r*, fibre ascendante longue terminée par une bifurcation à la limite de la couche des cellules bi-unipolaires.

Fig. 31. — Cellules amacrines ou spongioblastes enveloppés. — Rétine du pigeon. — Elles se colorent faiblement par le bleu de méthylène; on voit pourtant des expansions protoplasmiques grossières et courtes, *m*, et une longue expansion horizontale, *l*. En *o* une de ces cellules montrait une vacuole avec soulèvement de la membrane. Le même aspect est visible sur d'autres cellules (*a*, de la fig. 28).

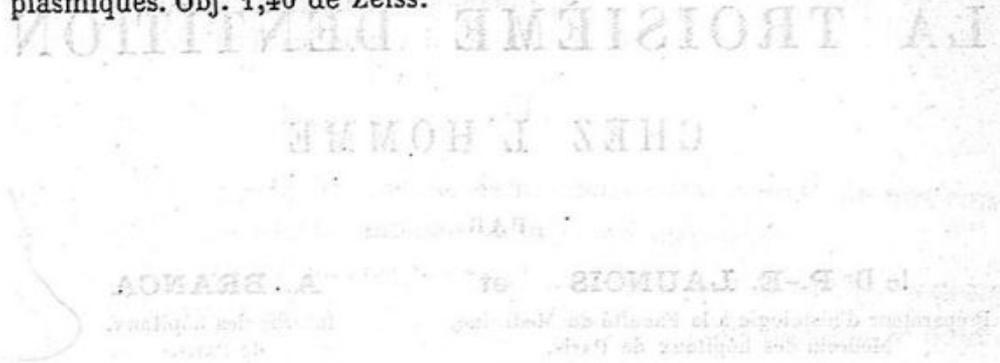
PLANCHE XV

Fig. 34. — Fibres centrifuges de la rétine du poulet, vues à plat, avec l'apochromatique 1,40 de Zeiss, coloration d'Ehrlich-Bethe; *a*, arborisation en massue, avec de courts appendices terminaux; *b*, arborisation plus compliquée, avec bifurcation de la fibre; *c*, petite arborisation péricellulaire; *d*, arborisation plus étendue et ressemblant à celles des pigeons; *e*, arborisation en massue, avec fines fibrilles divergentes.

Fig. 35. — Coupe transversale de la rétine du poulet. — Coloration au bleu de méthylène, fixation par le procédé de Bethe. — *a*, arborisation d'une fibre centrifuge; *b*, arborisation terminale, isolée; *c*, cellules semi-lunaires du premier étage, caractérisées par leurs longues et fines expansions; *d*, cellule ganglionnaire logeant dans la partie inférieure de la couche plexiforme interne (transition vers les cellules de Dogiel); *f*, autre fibre centrifuge dont l'arborisation donne un ramuscule éloigné du spongioblaste enveloppé; *e*, cylindre-axe et arborisation aplatie terminale d'un spongioblaste d'association.

Fig. 36. — Divers aspects des fibres nerveuses de la rétine colorées au bleu de méthylène et fixées au molybdate. — Obj. 1,40 de Zeiss; ocul. compensateur 8. — *a*, fibre peu altérée, à varicosités fusiformes et pleines; *b, c*, formation des varicosités arrondies et de la vacuole qui, en *c*, s'est ouverte à l'extérieur; *d*, fibre à varicosités longues et creuses; *e*, fibre à grains chromatiques dans ses varicosités, dues à la fixation par le picrate d'ammoniaque; *f*, varicosités avec vacuoles multiples.

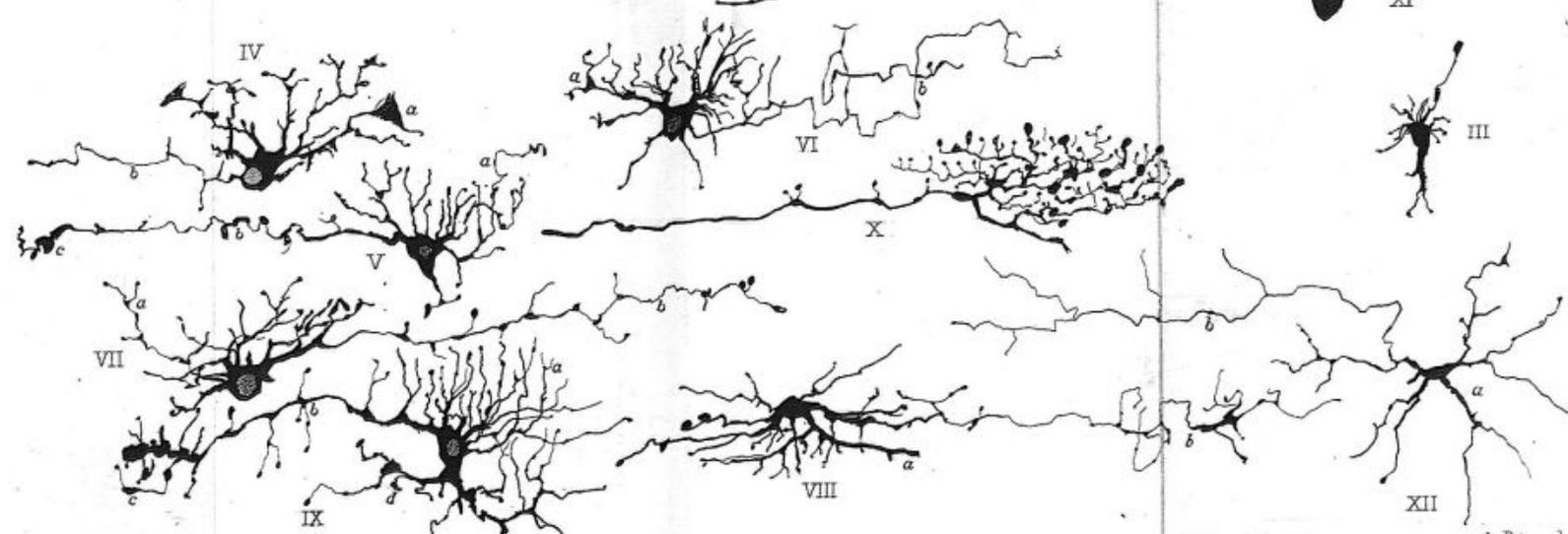
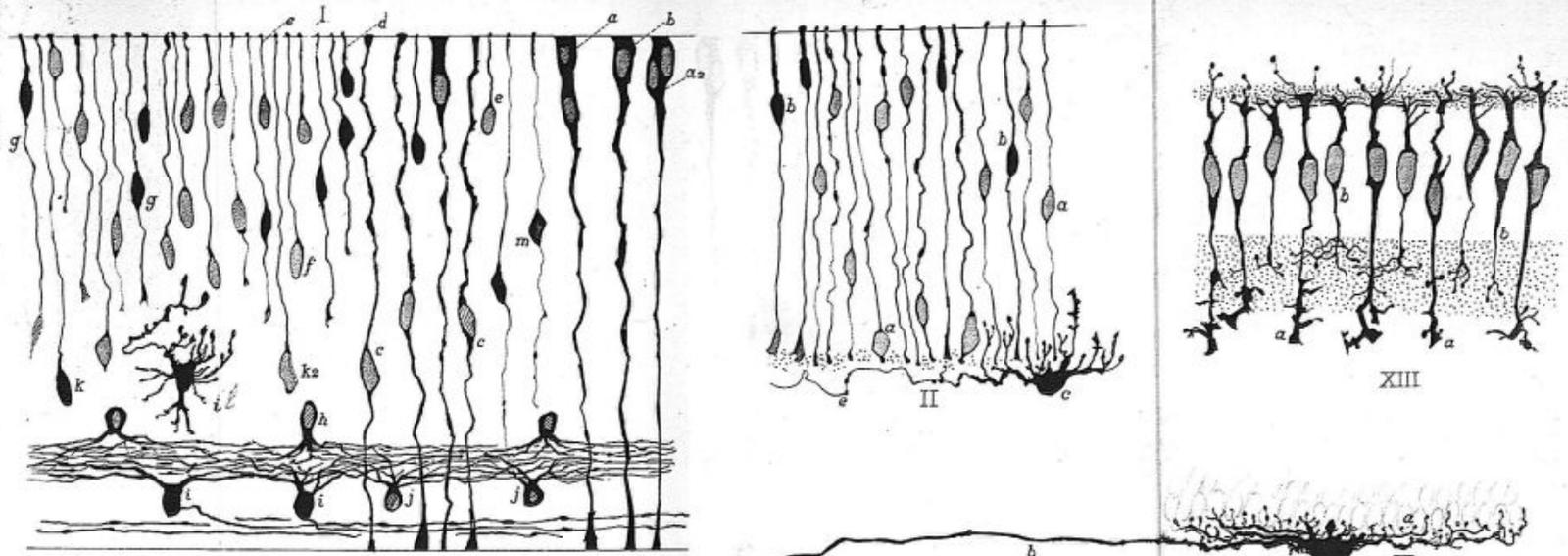
Fig. 37. — Cellule nerveuse ganglionnaire du pigeon, dans laquelle le bleu formait comme un encroûtement autour des expansions protoplasmiques. Obj. 1,40 de Zeiss.



Les fibres de la rétine sont colorées au bleu de méthylène et fixées au molybdate. On observe divers aspects de ces fibres, notamment des varicosités fusiformes, des varicosités arrondies avec vacuoles, et des fibres à grains chromatiques. Ces observations sont illustrées par les figures 36 et 37.

La cellule nerveuse ganglionnaire du pigeon est également étudiée, montrant comment le bleu de méthylène forme un encroûtement autour des expansions protoplasmiques.

En résumé, ces études histologiques mettent en évidence la structure complexe des fibres nerveuses de la rétine et la réaction des cellules ganglionnaires à la coloration par le bleu de méthylène.



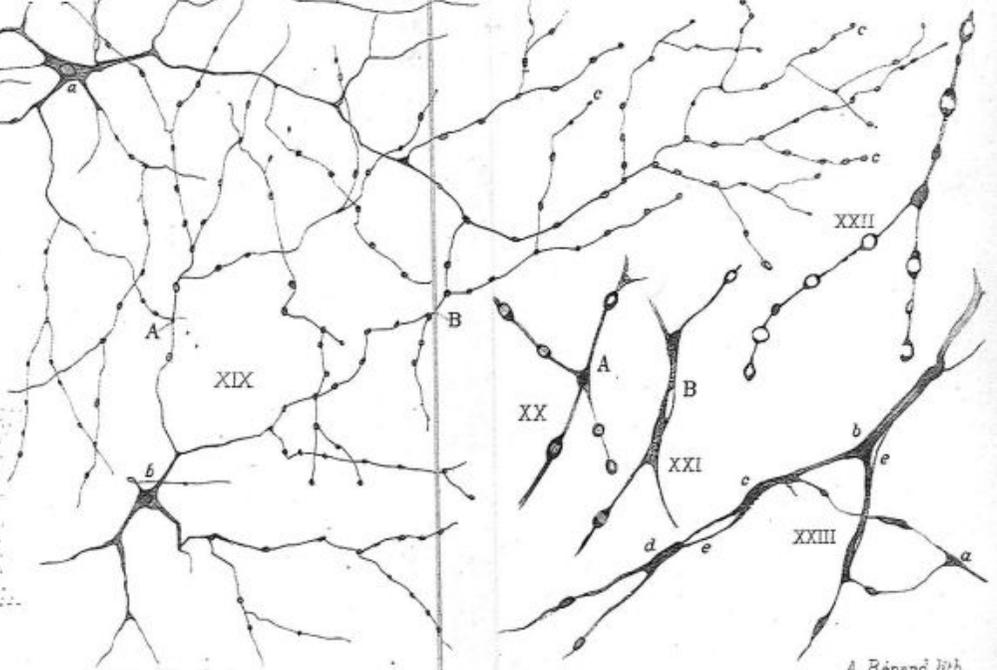
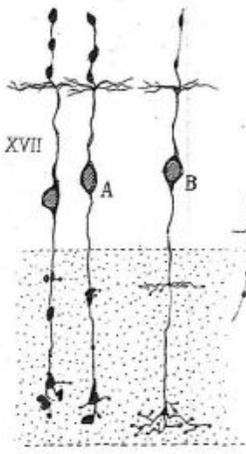
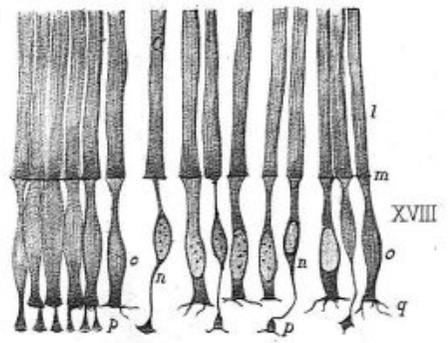
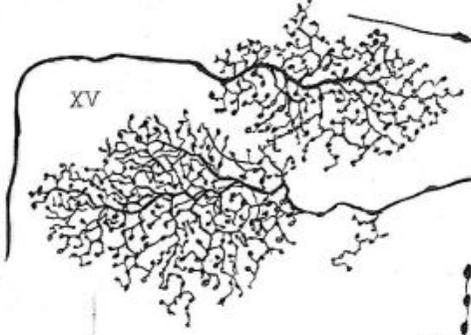
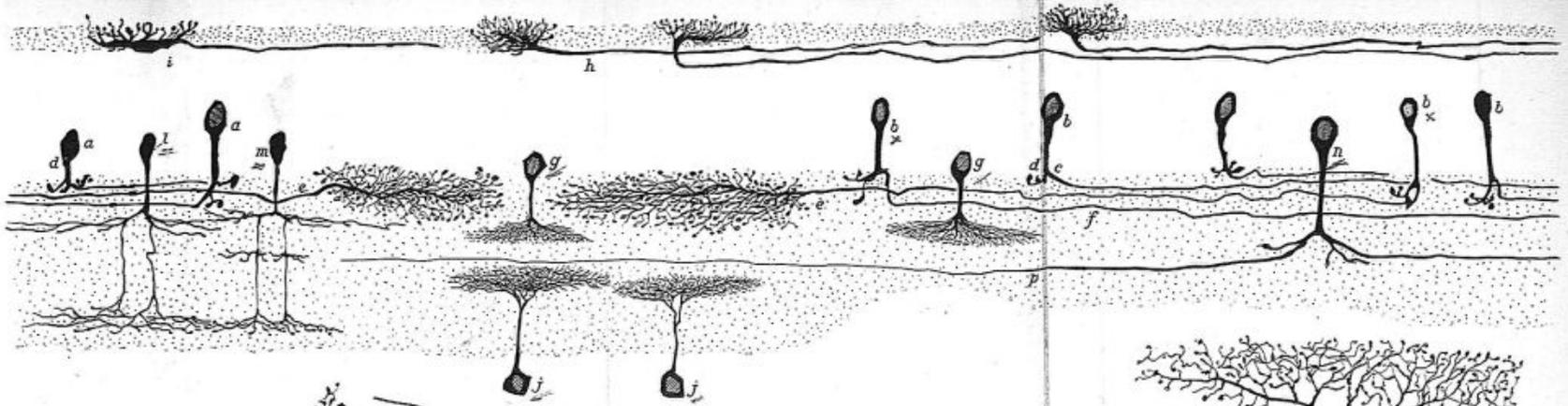
S. Ramon Cajal del.

Imp. Edouard Bry, Paris.

A. Bénard lith

RÉTINE

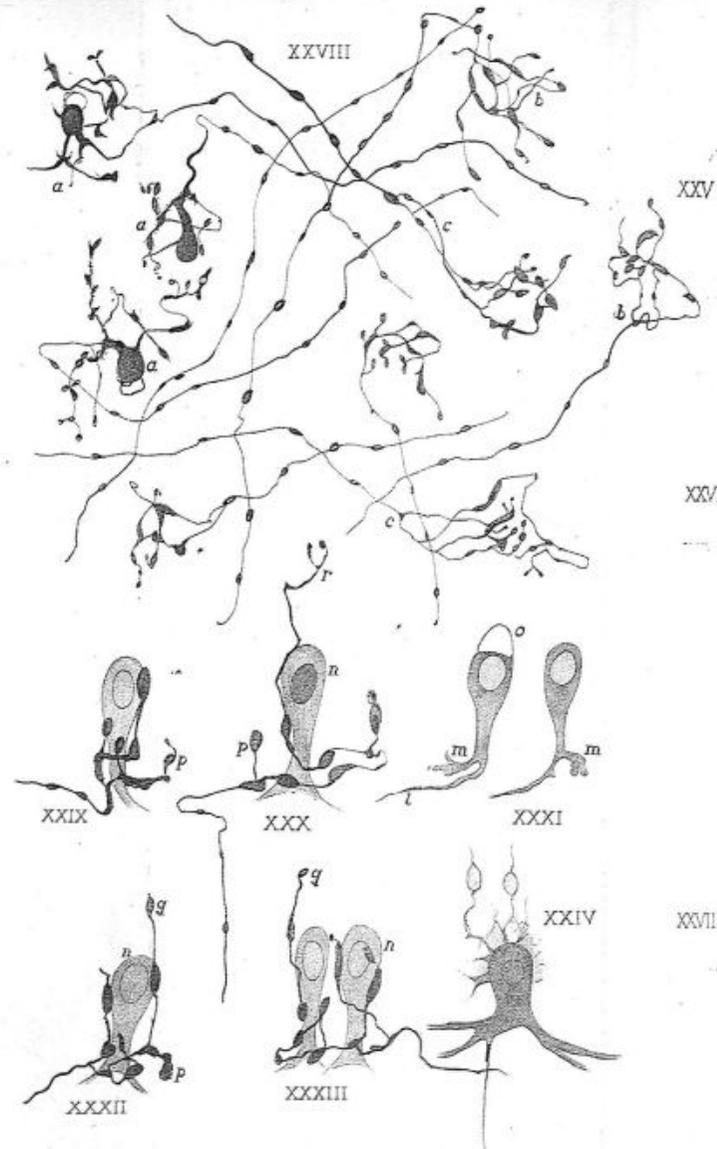
Felix Alcan Éditeur



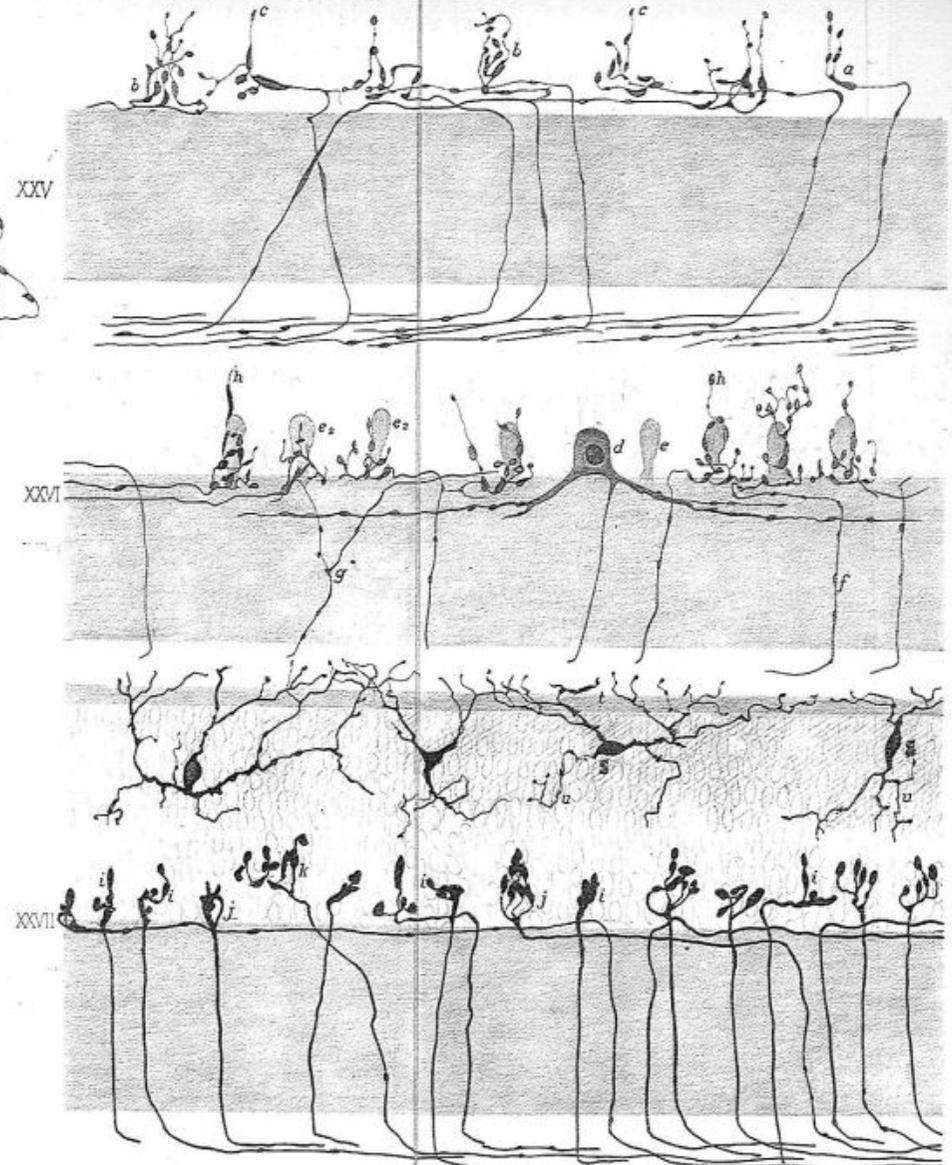
S. Ramon Cajal del

Imp Edouard Bry, Paris
RETINE
Félix Alcan, Editeur

A. Bénard lith.



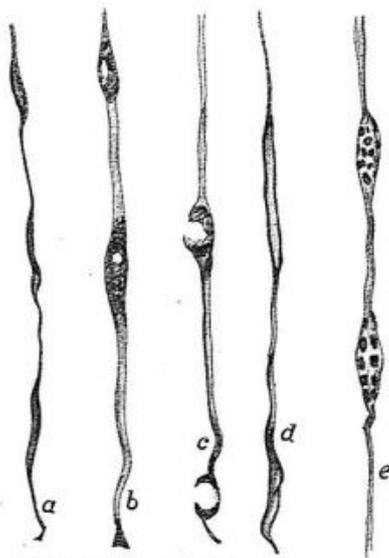
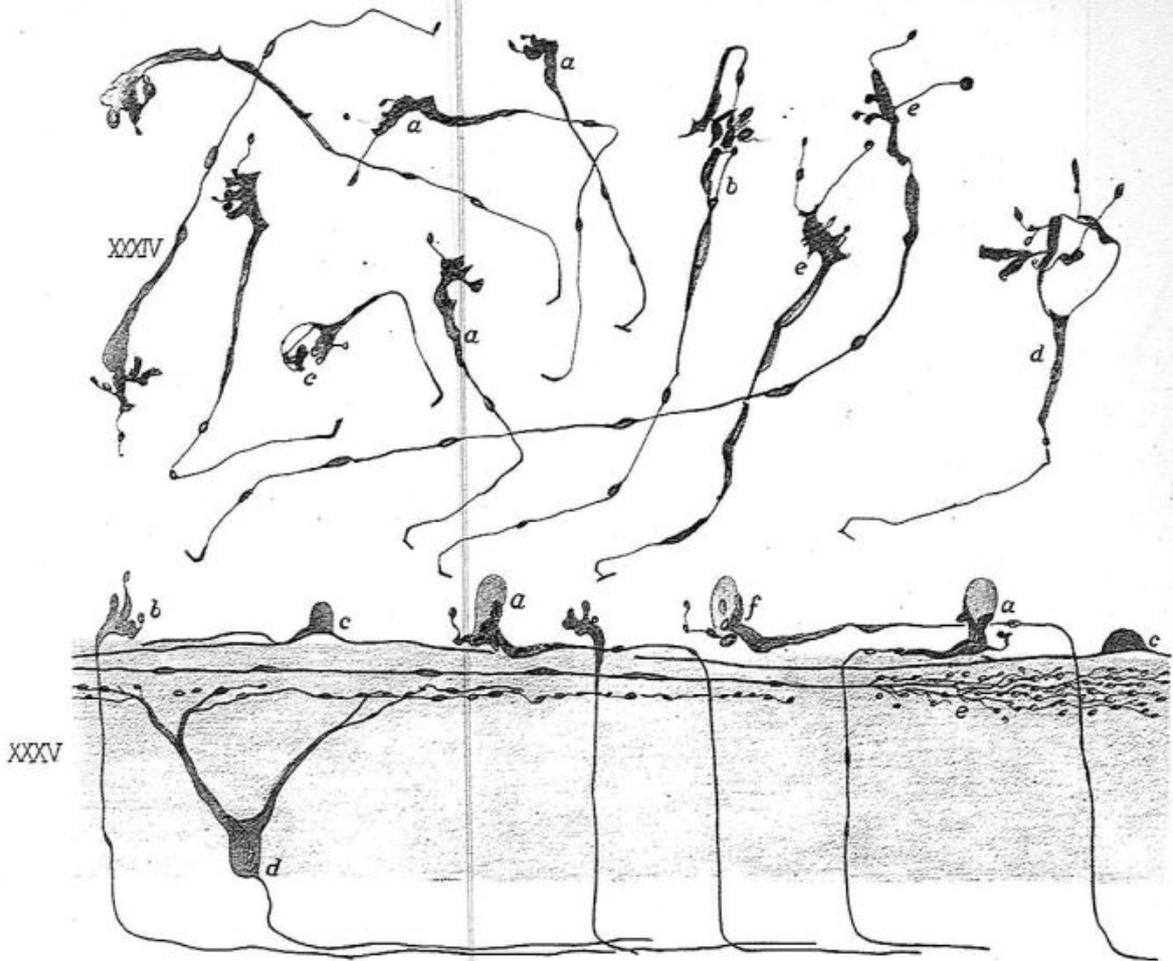
S. Ramon Cajal del.



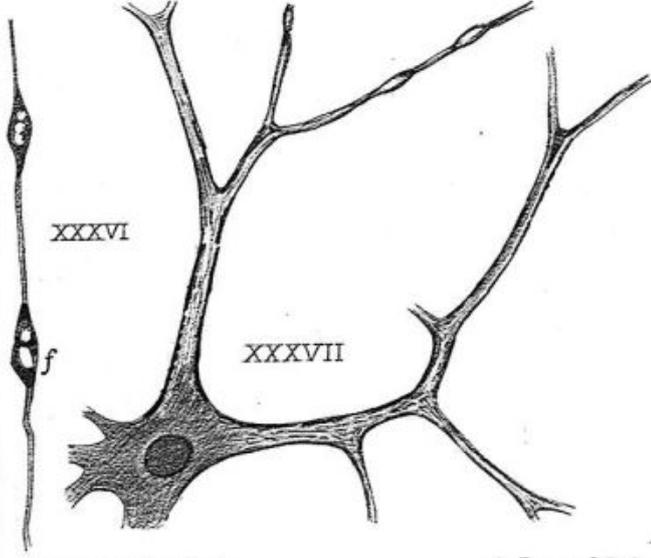
Imp. Edouard Bry, Paris.

A. Bénard lith.

RÉTINE
Félix Alcan Éditeur



S. Ramon Cajal del



Imp. Edouard Bry, Paris.

A Bénard lith

RÉTINE

Félix Alcan Editeur