

FACULDADE DE MEDICINA E ODONTOLOGIA
DE
SÃO PAULO
BIBLIOTECA

EX-LIBRIS



UNIVERSIDADE
1934

COLLEGIO
1554



UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE MEDICINA

Nº 7667

DEDALUS - Acervo - FM



10700059709

294238



UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE EDUCAÇÃO
DE SÃO CARLOS
Salvador Praticante 2
Disciplina 1 N. de aulas 5

611.018

Handwritten signature in cursive script, possibly reading "John D. [unclear]".

TRAITÉ
D'HISTOLOGIE PRATIQUE

Lyon. — Imprimerie A. REY, 4, rue Gentil, — 14553.

Y. J. 23

TRAITÉ



D'HISTOLOGIE PRATIQUE

PAR

J RENAUT

DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
PROFESSEUR D'ANATOMIE GÉNÉRALE A LA FACULTÉ DE MÉDECINE
MÉDECIN DE L'HOTEL-DIEU DE LYON

TOME SECOND

DEUXIÈME FASCICULE

L'ECTODERME NEURAL — L'ENTODERME — LES REINS
LES GLANDES GÉNITALES — LA RATE

Avec 394 Figures intercalées dans le texte.

PARIS

RUEFF ET C^{IE}, ÉDITEURS

106, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 106

—
1899

Tous droits réservés.

MH

12-2-1952
"Miguel Pereira"
doação

611.018
R291t

DEUXIÈME DIVISION

L'ECTODERME NEURAL

Origine ectodermique, premier développement et histogénèse des éléments nerveux.

Chez les métazoaires, l'ectoderme jouit de la propriété d'édifier, au cours de ses différenciations multiples, des cellules particulières qu'on appelle les cellules *neuro-épithéliales*. Ce sont des éléments chez lesquels l'une des propriétés cardinales communes aux cellules, la « sensibilité », prend rapidement le pas et domine les autres. La flexion morphologique corrélative à cette spécialisation fonctionnelle transforme la cellule ectodermique de revêtement en une cellule ectodermique neurale, dont le pôle superficiel est désormais disposé non plus pour former une partie du revêtement tégumentaire, mais pour recevoir avec élection des excitations du dehors. D'autre part, sur le pôle d'implantation, il se développe un dispositif propre à projeter au loin le mouvement particulier suscité dans le corps cellulaire par l'excitation périphérique (fig. 603). Ce mouvement, dont l'essence même nous est inconnue, a reçu le nom d'*onde nerveuse* ou de *neuro-cyme* (FOREL). La modification intérieure qui le suscite au sein de la

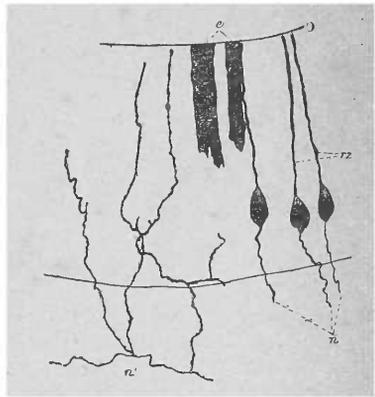


FIG. 603. — Cellules olfactives et terminaisons nerveuses sensibles du trijumeau dans le neuro-épithélium olfactif. — Méthode rapide de GOLGI. (G. RETZIUS, figure empruntée à DÉJERINE)

n, fibres nerveuses olfactives répondant chacune au prolongement central d'une cellule neuro-épithéliale; — *n'*, fibres nerveuses du trijumeau ramifiées dans le neuro-épithélium olfactif; — *c*, partie externe de deux cellules de soutien imprégnées en noir par le chromate d'argent; — *o*, surface libre du neuro-épithélium olfactif.

cellule neurale à la suite de la réception, par celle-ci, de l'excitation venue du dehors, constitue ce qu'on appelle une *impression nerveuse*.

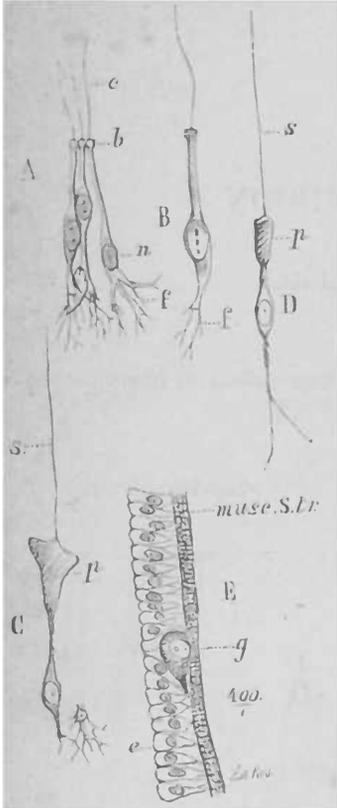


FIG. 604. — Neuro-épithéliums et cellules myo-épithéliales de l'*Aurelia aurita* (d'après SCHÆFER).

A, B, épithélium de la fosse nerveuse supérieure; — c, cil; — b, plateau; — n, noyau; — f, filaments protoplasmiques rameux.

C, D, cellules de la plaque pigmentaire de la portion interne du lithocyste; — s, soie ou bâtonnet; — p, région pigmentée.

E, coupe de l'ectoderme couvrant la face inférieure de l'ombrelle de la *Chrysaora hyoscella*; — e, ectoderme; — *Musc. str.*, une cellule myo-épithéliale striée extérieure à la membrane vitrée; — g, cellule neuro-épithéliale du type ganglionnaire.

(3) A.-W. HUBRECHT, The peripheral nervous System in Palæo and Schizomertini, etc. (*Quart. Journ. of microscop. science*, t. XX, 1880).

Un point très important à spécifier, bien qu'il ne soit pas à proprement parler du domaine de l'anatomie générale, c'est que les impressions successives de même ordre éprouvées par une cellule ectodermique devenue neurale laissent en cette dernière comme une empreinte de leur passage, plus ou moins durable et permanente (telle que celle dont la persistance des sensations rétinienne peut fournir un exemple). Nous verrons cette propriété se développer dans les cellules nerveuses proprement dites. Elle deviendra l'origine de ce qu'on appelle la mémoire : c'est-à-dire la facile reproduction d'un acte antérieur et nombre de fois réitéré, sous l'influence d'excitations insuffisantes en apparence ou incomplètes.

Neuro-épithéliums. — Tout le système nerveux sortant de certains groupes de cellules neuro-épithéliales originaires développées au sein de l'ectoderme tégumentaire primitif, il faut d'abord se faire une idée exacte de ce que sont les neuro-épithéliums chez les animaux très inférieurs, tels que les Anémones de mer, les Méduses et les Némertines.

A ce point de vue, les recherches des frères HERTWIG (1), de SCHÆFER (2) et de HUBRECHT (3), bien qu'anciennes

(1) O. und R. HERTWIG, *Das Nervensystem und d. Sinnesorgane d. Medusen*, Leipzig, 1878. — Die Actionen Anat. und Histologie mit besond. Berücksichtigung d. Nervenmuskelsystem untersucht. (*Jenaische Zeit.*, t. XIII, 1879).

(2) E.-A. SCHÆFER, Observations on the nervous System of *Aurelia aurita* (*Philosophical transactions*, t. CLIX, p. 563, 1878).

déjà, sont extrêmement instructives. Chez les Actinies, à côté des cellules myo-épithéliales que nous connaissons déjà, on trouve disséminées dans l'épaisseur de l'ectoderme les cellules neuro-épithéliales sous forme de cellules étroites, dont le noyau fait ventre sur le trajet du corps protoplasmique allongé (fig. 604). Au-dessus du noyau, ce corps protoplasmique s'étire en un long cylindre, surmonté sur la ligne de revêtement par un plateau épais, discoïde, projetant une longue soie bien différente des cils ordinaires. C'est le *segment périphérique*, porteur d'un *cil sensoriel*. Au-dessous du noyau, le protoplasma, au lieu de se terminer en pointe ou par un plateau basal, s'arborise en un riche chevelu de prolongements ramifiés. C'est le *segment central* de la cellule neuro-épithéliale. Ses ramifications se répandent tangentiellement de façon à s'entre-croiser avec celles des autres cellules neuro-épithéliales dans la profondeur de l'ectoderme. Elles viennent aussi au contact des cellules myo-épithéliales, mais sans se continuer avec elles. Il ne s'agit dans les deux cas que d'appuis plus ou moins adhésifs. Je ferai remarquer que c'est là aussi le mode général de mise en relation des cellules épithéliales de l'ectoderme tégumentaire, par leurs filaments unitifs au sein de l'ectoderme malpighien des vertébrés supérieurs.

Avec un tel dispositif, on peut déjà comprendre comment : — 1° une impression reçue par une ou plusieurs cellules neuro-épithéliales pourra être l'origine d'une série d'ondes nerveuses passant, au niveau des contacts adhésifs, dans tout le système pour y être généralisée et former un ensemble résultant de la somme des impressions partielles ; — 2° comment, de là, par l'intermédiaire de certaines cellules neuro-épithéliales plus spécialement en rapport avec les cellules myo-épithéliales, la mise en jeu de celles-ci pourra être sollicitée. Car elles aussi sont impressionnables, « neuro-musculaires » pour parler le langage de KLEINENBERG. Le centre neural pour ainsi dire schématique aura été créé et sera devenu l'instrument de la réception des *incitations extérieures*, de leur transformation en *impressions sensibles*, et de leur projection sur les éléments contractiles sous forme d'onde nerveuse *excito-motrice*. Sans cette dernière, la colonie cellulaire constituant l'animal entier ne pourrait pas réagir à l'encontre des actions extérieures des divers ordres ; elle demeurerait inerte à la façon des corps inorganiques au sein du monde extérieur.

A ce stade du développement encore infiniment réduit, les différenciations de l'ectoderme suffisent donc aux spécialisations de la sensibilité, de la sensorialité (cellules neuro-épithéliales), et du mouvement (cellules myo-épithéliales). Le neuro-épithélium et le myo-épithélium sont entremêlés et agissent l'un sur l'autre dans l'ectoderme, en constituant tout le système nerveux et tout le système moteur de l'orga-

nisme. Dans les intervalles des cellules différenciées dans le sens

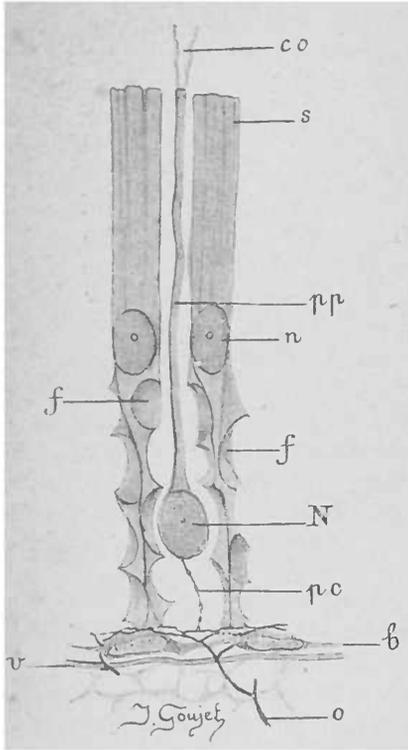


FIG. 605. — Éléments du neuro-épithélium olfactif du Cochon d'Inde, pris dans une coupe mince faite après fixation par le bichromate d'ammoniaque, puis partiellement dissociée sur le diapason, colorée à l'éosine hématoxylique puis lavée et fixée plus fortement par une goutte de solution d'acide osmique à 1 p. 100. — Conservation dans la glycérine additionnée d'une faible quantité du réactif colorant.

Les éléments constitutifs du neuro-épithélium ont conservé leur situation respective. Les fibres nerveuses se distinguent dans la préparation comme de petits fils brillants.

N, noyau de la cellule olfactive; — pp, son prolongement périphérique; — co, ses cils olfactifs; — pc, son prolongement central qui se perd dans l'intrication nerveuse à direction tangentielle formée surtout par l'épanouissement des fibres nerveuses périphériques; — o, fibre nerveuse périphérique, venant probablement du trijumeau; — s, segment supranucléaire, cannelé en long, des cellules de soutien; — n, leur noyau; — f, fossettes de leur segment infranucléaire, logeant les noyaux des cellules sensorielles; — b, cellules basales; — v, vitrée du neuro-épithélium.

neuro-épithélial et myo-épithélial, les cellules épithéliales ordinaires subsistent. Leurs plans côtés se creusent de loges pour recevoir et protéger les ventres des cellules neuro-épithéliales occupés par les noyaux, ou de gouttières pour laisser passer les segments périphériques ou les segments centraux et leurs arborisations, lesquels marchent dans les lignes du ciment interstitiel. Ces cellules épithéliales non différenciées et servant de soutiens et d'appuis à celles devenues neurales, constituent un élément essentiel des neuro-épithéliums et qu'on retrouvera constamment en eux : c'est la *formation épithéliale de soutien* ou *fulcrum* (fig. 505).

Un neuro-épithélium se composera donc essentiellement : 1° de l'ensemble des cellules ectodermiques devenues neurales, réceptives par un de leurs pôles, développant l'impression nerveuse par leur masse centrale, la projetant transformée sur leurs congénères ou sur des éléments contractiles par leur arborisation périphérique; 2° des cellules de soutien, intermédiaires aux cellules ectodermiques devenues neurales.

Séparation des neuro-épithéliums sensitifs et des neuro-épithéliums sensoriels. — Chez les Méduses, on voit apparaître des aires neuro-

épithéliales particulières, les taches pigmentaires (ocelles?) et les lithocystes (otocystes?) disposées côte à côte dans les organes marginaux et occupant le bord de l'ombrelle au-dessus des pseudo-tentacules. Elles sont recouvertes d'un repli particulier du tégument qu'on appelle le « casque ». Les cellules neuro-épithéliales probablement visuelles présentent, à leur pôle libre, un élargissement pigmenté, sorte de plateau portant une longue soie ou bâtonnet rigide. Les cellules probablement auditives ne sont pas pigmentées, et leur pôle libre porte des soies courbées en crochet. Au pourtour de chacun de ces foyers, l'ectoderme tégumentaire s'est transformé en neuro-épithélium ordinaire dans sa totalité et son épaisseur a augmenté. De plus, il s'est disposé en fossettes (fossettes nerveuses supérieure et inférieure) tendant déjà à se séparer de la surface tégumentaire générale. Enfin, les arborisations périphériques des cellules neuro-épithéliales de la fossette nerveuse supérieure viennent s'entrelacer avec celles des cellules neuro-épithéliales de la partie supérieure du lithocyste (organe auditif). Ces faits sont très importants. Ils montrent que les impressions spéciales, sensorielles, peuvent être projetées sur les expansions des cellules neurales ordinaires, et les impressionner à leur tour après avoir été modifiées au passage par la cellule sensorielle. Ils font voir aussi qu'à l'origine, les centres différenciés au sein de l'ectoderme sous la forme neuro-épithéliale, sont exclusivement sensitifs (SCHÆFER).

Origine neuro-épithéliale des cellules neurales interstitielles. —

O. et R. HERTWIG (1) ont également constaté, chez les Méduses, une complication remarquable des neuro-épithéliums. Au niveau d'un double anneau résultant de l'épaississement de l'ectoderme, situé sur le point d'insertion du « velum », on voit des cellules neuro-épithéliales ordinaires occuper l'assise superficielle du revêtement épithélial, avec leur segment périphérique, dont le plateau atteint la surface libre et dont les cils sensoriels se projettent aussi librement. Plus profondément, entre les corps de ces cellules, prennent place des cellules tout à fait semblables, mais ne possédant plus de prolongement périphérique atteignant la surface libre. Elles émettent par leur segment central une arborisation qui s'intrique avec celles des cellules neuro-épithéliales ordinaires, et d'autre part avec celles émises par une troisième espèce de cellules, occupant la profondeur de l'assise ectodermique et projetant leurs prolongements en divers sens à la façon des cellules nerveuses ganglionnaires que chacun connaît. Dans l'épaisseur d'un tel neuro-épithélium, il s'est donc dégagé une formation de cellules neurales interstitielles ayant perdu toute relation

(1) O. et R. HERTWIG, *Das Nerven-System u. d. Sinnes-Organen d. Medusen*, Leipzig, 1878.

avec la surface libre du revêtement épithélial qui leur a donné naissance. Celles-ci ne sont pourtant que de simples modifications des cellules neuro-épithéliales types, car entre elles et ces dernières on trouve une série d'intermédiaires. Dans le neuro-épithélium du névraxe embryonnaire des vertébrés, les choses ne se passeront pas d'abord autrement.

Ectoderme neural des vertébrés. — Chez les vertébrés, l'ectoderme tégumentaire ne cesse pas de se modeler par points ou par

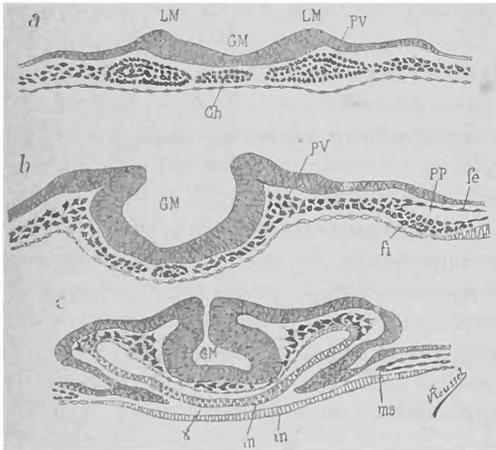


FIG. 606. — Trois coupes transversales successives d'un embryon de Poulet de la 23^e heure. (D'après MATHIAS DUVAL, empruntée à DÉJÉRINE.)

a, coupe de la partie postérieure de l'embryon; — b, coupe un peu en arrière de la fosse cardiaque; — c, coupe au niveau de la fosse cardiaque.

PV, vertèbres primitives; — G M, gouttière médullaire; — LM, LM, lames médullaires; — p p, fente pleuro-péritonéale; — fe, lame fibro-cutanée; — fi, lame fibro-intestinale; — x, fovea cardiaca; — ms, double lame mésodermique qui s'étendra plus tard dans la fosse cardiaque; — in, in, lames entodermiques.

places en neuro-épithéliums. Les organes des sens supérieurs ont pour portion essentielle un neuro-épithélium constitué de la façon fondamentale la plus simple, c'est-à-dire par des cellules neuro-épithéliales sensorielles (gustatives — olfactives — auditives), et par des cellules de soutien traversant toute l'épaisseur du neuro-épithélium en lui conservant sa signification épithéliale proprement dite. Ce sont là les NEURO-ÉPITHÉLIUMS TÉGUMENTAIRES.

Mais en outre, selon l'axe de l'embryon, un peu obliquement à sa ligne primitive, au des-

sus de la corde dorsale, on voit commencer à se différencier de l'extrémité céphalique à l'extrémité caudale, une large bandelette de l'ectoderme qui va prendre rapidement les caractères d'un neuro-épithélium continu. C'est la *plaque médullaire* (fig. 606, a), origine du NEURO-ÉPITHÉLIUM CÉRÉBRO-SPINAL, c'est-à-dire du système nerveux central d'où bourgeonneront ensuite une série de formations neurales ou centres nerveux périphériques, et aux dépens duquel se développera également le neuro-épithélium rétinien.

La plaque médullaire apparaît peu après que les feuillet, primordiaux se sont différenciés. Chez les Lepidosteus, où l'ectoderme est dès le début formé de deux assises de cellules, c'est aux dépens de l'assise profonde, répondant à la couche génératrice, que se développe

cette plaque sous forme d'une bandelette de hautes cellules cylindriques ou fusiformes, à la surface de laquelle, du côté dorsal, le feuillet épidermique se poursuit sans y prendre aucune part. Le premier rudiment du névraxe se comporte donc, en ce sens, comme une formation de l'ectoderme modelé.

Le neuro-épithélium de la plaque médullaire continue du reste à végéter exactement comme le rudiment d'un poil ou d'une glande sudoripare, c'est-à-dire de la couche génératrice de l'ectoderme vers les parties subjacentes. Il en résulte bientôt une gouttière, dont les bords se relèvent lentement sur la face dorsale de l'embryon, en marchant à la rencontre l'un de l'autre pour se rejoindre enfin plus tard. C'est le stade de la *gouttière médullaire* (fig. 606, b). Après la clôture de celle-ci par le rapprochement et la soudure de ses bords, l'ectoderme neural constituera un tube (1) qui ensuite s'isolera de l'ectoderme tégumentaire pour donner naissance au *névraxe épi-*

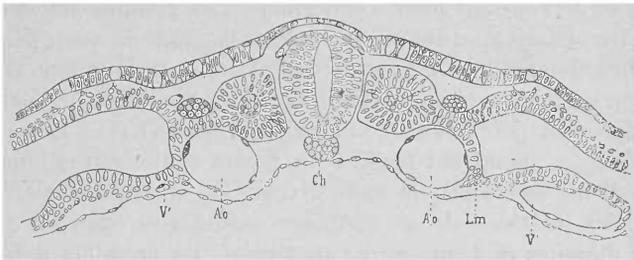


FIG. 607. — Coupe transversale d'un embryon de Poulet âgé de quarante-huit heures. (Préparation de L. VIALLETON.)

Ch, corde dorsale ; -- Ao, Ao, les aortes. On voit que dans leur portion interne et inférieure, elles se réduisent à leur paroi endothéliale née de la différenciation pariétale des germes vasculaires, absolument dégagée de toute connexion avec le mésoderme.

Celui-ci les a déjà doublées sur le côté supéro-externe, et pousse un prolongement en forme de coin, la lame mésentérique Lm, pour les contourner par-dessous ; — VV, vaisseaux sanguins.

thélial, désormais interstitiel (fig. 607). Cette clôture s'effectue chez tous les vertébrés d'avant en arrière, de la future extrémité céphalique au blastopore terminant la ligne primitive.

Au-dessous de la gouttière médullaire, dès le début, se forme la corde dorsale. La gouttière médullaire, en avant, se poursuit au delà de la corde, se creuse profondément pour dessiner la première ébauche de l'encéphale, se relève, et donne ensuite insertion au repli amnio-

(1) Chez les cyclostomes et les poissons osseux, la plaque médullaire, au lieu de se transformer en un tube creux, donne naissance à un cordon cellulaire plein. C'est-à-dire que ses moitiés, droite et gauche, s'appliquent l'une contre l'autre en rejoignant leurs surfaces libres. Plus tard, quand le névraxe plein s'est détaché de l'ectoderme tégumentaire, sa cavité se développe de nouveau. Chez les Lepidosteus, le névraxe se développe initialement sous forme d'un bourgeon plein, tout comme le modèle ectodermique des phanères.

tique. Aux deux pôles de la corde se trouvent donc : 1° en arrière, le blastopore qui fait communiquer entre eux le sillon médullaire, la cavité de la corde et l'intestin primitif; 2° en avant, la dépression répondant au renflement encéphalique futur.

Si l'on pratique une coupe transversale dans la région caudale de l'embryon de poulet à la 52^e heure à partir du début de l'incubation, perpendiculairement à la direction du névraxe encore disposé en gouttière, mais dont les lèvres arrivent déjà à se toucher, on peut se rendre compte du mode général de fermeture du tube médullaire et de sa séparation de l'ectoderme diffus chez les vertébrés supérieurs. A droite et à gauche de la gouttière médullaire, l'ectoderme cutané est formé de deux couches de cellules, l'une profonde, répondant à la couche génératrice (cellules prismatiques), l'autre superficielle, rudiment de l'épiderme corné. Cette stratification commence sur le bourrelet même du sillon médullaire, sorte de genou au niveau duquel l'ectoderme se refléchit pour s'invaginer. Les cellules ectodermiques de ce bourrelet s'allongent considérablement dans le sens de la hauteur, normalement à leur base d'implantation sur la mince vitrée qui les supporte et qui n'est que la continuation de la vitrée de l'ectoderme non différencié (*membrana prima* de HENSEN) (1). Les cellules, ainsi allongées, montrent bientôt un noyau également allongé, puis étiré en forme de biscuit, et enfin divisé. La stratification est bornée aux parties latérales de la gouttière médullaire, parties qui vont devenir dorsales et demeureront sensibles. La première différenciation s'effectue donc ici encore sur le type sensitif. Sur leur face libre, répondant à la lumière du canal médullaire futur, les cellules ectodermiques présentent une *ligne de cuticulisation* déjà nette dessinant une courbe continue. Cette ligne de cuticulisation répond à la limitante de l'épendyme futur qui, ultérieurement, portera les cils vibratiles bien connus depuis qu'ils ont été signalés par HANNOVER.

Au niveau du point de réflexion de l'ectoderme, de chaque côté, la ligne vitrée s'infléchit à angle aigu et s'accôle à elle-même, formant une sorte de coin analogue au pli poplité d'un genou ployé. J'appellerai ce coin *coin de section* (fig. 608), parce qu'il paraît jouer un rôle prépondérant dans le processus de séparation du névraxe et de l'ectoderme. En effet, au fur et à mesure que la gouttière médullaire tend à se fermer, le pli de la vitrée s'accuse de plus en plus et, marchant de la profondeur vers la surface libre, il pénètre l'ectoderme stratifié

(1) BALFOUR (*Philosophical transactions*, 1876), a trouvé cette formation très distincte chez les élamobranches (embryon du *Pristiurus*). Elle se colore chez ces animaux en rouge par le carmin et en pourpre violet par l'hématoxyline, à la façon conséquemment de certaines membranes vitrées, ou basales des auteurs. Il est donc improbable qu'elle soit, malgré la réserve de BALFOUR à ce sujet, un produit artificiel dû à l'action des réactifs coagulants.

du bourrelet. Les cellules épithéliales sont de la sorte rejetées à droite et à gauche du pli cunéiforme. Celles qui sont au-dessus du coin, et qui doivent appartenir à l'ectoderme diffus, se redressent; celles qui sont au-dessous s'infléchissent de plus en plus du côté ventral. Il arrive donc qu'au moment où les deux coins de section, ou plis des vitrées droite et gauche, se rejoignent et se fondent pour se dédoubler ensuite et s'écarter l'un de l'autre, ils emportent avec eux des cellules implantées à peu près normalement à leur surface. La clôture du névraxe épithélial est ainsi effectuée, et, devenu un tube, il n'a plus

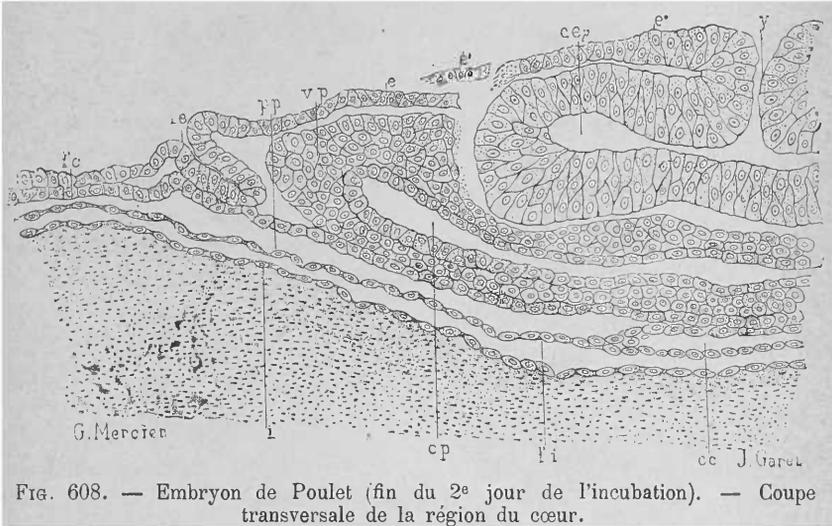


FIG. 608. — Embryon de Poulet (fin du 2^e jour de l'incubation). — Coupe transversale de la région du cœur.

e e', ectoderme tégumentaire; — *i*, invagination ectodermique adventice; — *e'''* ectoderme du gnou de la gouttière médullaire, dont la cavité (cavité du névraxe épithélial) *cep* communique encore avec l'extérieur en *y*; — *vp*, vertèbre primitive; — *cp*, cavité pharyngienne; — *cc*, cavité cardiaque; — *i*, entoderme; — *fc*, lamelle fibro-cutanée; — *fi*, lamelle fibro-intestinale; — *pp*, cavité pleuro-péritonéale.

avec l'ectoderme général qui passe au-dessus de lui comme une voûte, que des rapports de pure contiguïté.

Dès que le tube myélocéphalique est fermé, son renflement encéphalique montre une tendance rapide à la division en trois ampoules secondaires, marquées au début par trois renflements séparés par des étranglements relatifs. Ainsi se dessinent le *cerveau antérieur*, *moyen* et *postérieur*. Au même moment, la fermeture de la gouttière médullaire transforme, au pôle aboral, le blastopore en un canal qui fait communiquer entre eux, sur un même point, le névraxe tubulaire, la cavité de la corde et l'intestin primitif. C'est le *canal neurentérique* (BALFOUR) sur l'évolution ultérieure duquel je n'ai pas à insister ici.

Le névraxe épithélial est alors différencié sous la forme embryon-

naire; il va passer de cette forme à la forme fœtale en subissant une série de dédoublements.

Névraxe épithélial. — Après la fermeture de la gouttière médullaire, le névraxe constitue un tube entièrement épithélial entouré d'une vitrée mince et dont les parois sont formées de cellules stratifiées dans la partie répondant plus tard à la moelle épinière, dont je m'occupe ici exclusivement parce que j'expose l'histogenèse et non pas le développement des centres nerveux quant à la forme des parties. La

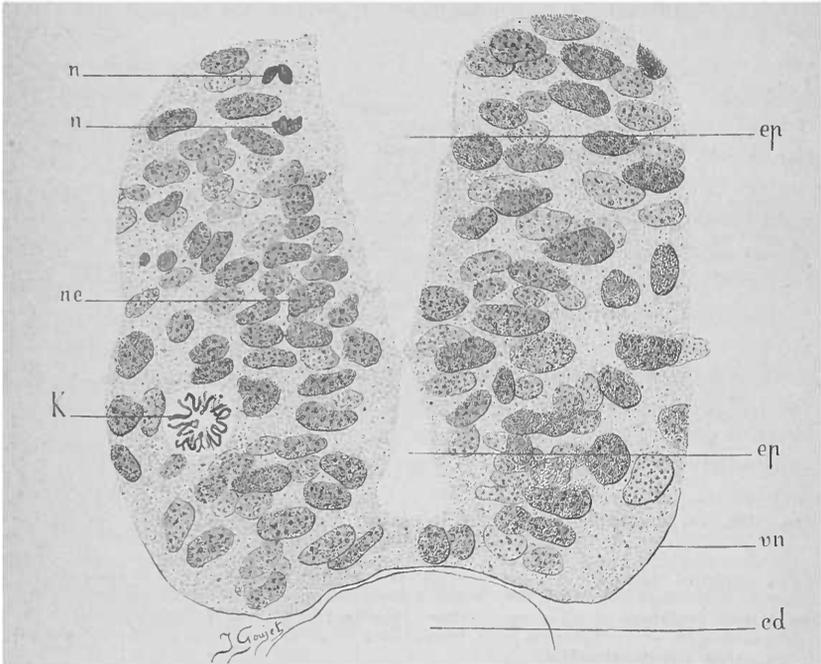


FIG. 609. — Coupe transversale du névraxe d'une larve de Triton. — Fixation par la liqueur de Kleinenberg; coupes en série; coloration au carmin boracique; conservation dans le baume au xylol. — (Ocul. 4, obj. 8 de Leitz. — Chambre claire.)

ep, *ep*, canal central; — *vn*, vitrée du névraxe; — *cd*, corde dorsale; — *ne*, noyaux des chaînes de prolifération du neuro-épithélium; — *n*, *n*, deux noyaux tout jeunes, issus d'une figure mitotique de *juxtaposition* dans la ligne de l'épendyme; — *K*, une couronne équatoriale montrant que les noyaux profonds se divisent tout comme les superficiels par mitose. Il s'agit encore ici d'une figure de *juxtaposition*. (Préparation de L. VIALLETON.)

stratification de l'épithélium neural ne se fait pas partout de la même façon. L'épithélium est stratifié à droite et à gauche d'une manière prépondérante, et formé de cellules cylindriques allongées et superposées toutes au contact par leurs plans côtés. En haut, au niveau du point de fermeture de la gouttière, la paroi du tube consiste en une ou deux rangées de cellules disposées tangentiellement, formant une

sorte de commissure de cellules plates entre les deux parties droite et gauche. En bas, au pôle ventral du névraxe confinant à la corde, cette paroi est également mince, mais formée de cellules implantées debout. Sur une coupe transversale, le tube médullaire figure par suite un O allongé dont les pleins latéraux représenteraient les parties le plus largement stratifiées. Le mouvement de prolifération sur les côtés s'accuse par le grand nombre de figures de division qu'on y rencontre, tandis qu'elles sont extrêmement rares sur la voûte et le plancher ventral du névraxe. Ce sont des figures mitosiques dont les unes sont de juxtaposition (la plaque équatoriale étant parallèle à l'axe de la cellule), et les autres des figures de superposition (la plaque équatoriale étant perpendiculaire à la hauteur de la cellule). C'est dans la ligne de cellules confinant à la lumière du tube médullaire que les divisions cellulaires sont le plus nombreuses et qu'on observe tout d'abord les figures de superposition. Cette ligne, qui deviendra plus tard la *ligne épendymaire*, et non pas celle qui repose sur la *membrana prima*,

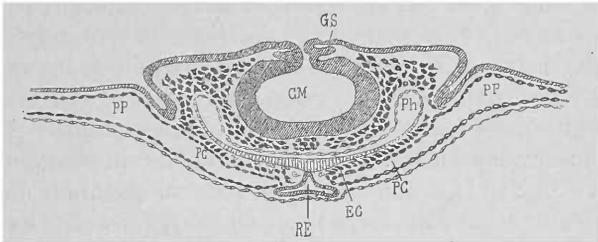


FIG. 610. — Coupe transversale d'un embryon de Poulet de la 26^e heure passant au niveau de la fosse cardiaque. (D'après MATHIAS DUVAL, figure empruntée à DÉJÉRINE.)

CM, canal neural presque fermé à son pôle dorsal; — GS, ébauche du ganglion spinal; — EC, premier rudiment des cellules du tube endothélial du cœur; — PC, portion péricardique de la cavité pleuro-péritonéale; — Ph, pharynx; — pp, cavité pleuro-péritonéale; — RE, pochette ectodermique de la face inférieure de la tête.

joue donc ici le rôle de couche génératrice. C'est elle qui est l'organe de la stratification des parois du névraxe de l'*épendyme à la périphérie*: ceci est particulier au névraxe et le distingue des autres formations de l'ectoderme modelé. Toutefois, comme je l'ai indiqué (t. II, p. 185), on trouve d'autres figures de division situées profondément dans l'épaisseur des parois épithéliales du tube neural. Elles répondent très probablement (fig. 609) à la prolifération des cellules qui, de neurales indifférentes qu'elles étaient encore, vont donner naissance aux cellules plus différenciées qui évolueront sous forme de cellules nerveuses (*neuroblastes* de His), dans le cas que j'ai figuré.

Bourgeonnement des premiers centres nerveux périphériques. — C'est au stade épithélial qu'apparaît, au pôle dorsal encore ouvert (fig. 610) du névraxe, une excroissance particulière en forme de bourre-

let longitudinal, plus marquée au niveau des segments musculaires primordiaux que dans leurs intervalles. Sur les coupes transversales de l'embryon, la section de ce bourrelet se montre avec l'apparence d'un éventail de cellules stratifiées, s'évaginant sur le point faible du tube médullaire au pôle dorsal et résultant d'une intense reprise des divisions indirectes à ce niveau. C'est la *crête neurale* de MILNES MARSHALL (1) déjà signalée un peu auparavant avec les mêmes caractères par BALFOUR (2) chez les élasmobranches (*Pristiurus*). La crête neurale n'est autre chose que le rudiment des ganglions des racines postérieures ou sensitives des paires rachidiennes. Le premier bourgeonnement du névraxe, alors qu'il est encore constitué par un épithélium vrai, aboutit donc à une formation sensitive.

Bientôt la crête neurale de MILNES MARSHALL, qui régnait comme une excroissance en forme de tige tout le long du névraxe, coiffant le pôle dorsal de ce dernier comme d'un chapeau (voy. fig. 607), tend à droite et à gauche à bourgeonner sur ses côtés. Lorsque le mésoderme se segmente en somites, on voit ces bourgeonnements latéraux devenir prédominants au milieu de chaque protovertèbre et descendre de plus en plus le long de la moelle à la façon d'un lambrequin. MAURICE BEDOT (3) a en outre, constaté chez le *Triton taeniatus* (3^e au 8^e jour), que le bourgeonnement tout entier est formé par des cellules. Au fur et à mesure du développement, la portion pendante du bourgeon se renfle en masse (fig. 611) et constitue l'ébauche du ganglion de la racine postérieure du même côté. Le pédicule du bourgeon s'étire au contraire, sans jamais cesser d'être en continuité avec le pôle dorsal du névraxe ainsi que le croyaient BALFOUR, MARSHALL et SAGEMEHL (4). Il est formé non par des fibres nerveuses, comme le soutenait HENSEN (5), mais des cellules épithéliales, allongées en forme de fuseaux et reliées entre elles par leurs parties étirées, de façon à se poursuivre avec la masse cellulaire de la moelle sans aucune discontinuité. Le ganglion sensitif de chaque paire nerveuse rachidienne n'est donc, en réalité, qu'une partie du névraxe épithélial séparée du reste : notion d'une

(1) MILNES MARSHALL, On the early stages of development of the nerves in birds (*Journal of anatomy and Physiology*, Planche XX, p. 491, 1887).

(2) BALFOUR, *The development of Elasmobranch fishes* même recueil, même vol., p. 422, pl. XVI, et *Phil. transact.*, vol. 166, p. 175, 1875, communic. préalable.

(3) M. BEDOT, Recherches sur le développement des nerfs spinaux (*Recueil zoologique suisse*, t. I, n° 2, p. 162-196, pl. IX, février 1884; travail du laboratoire de Fol).

(4) SAGEMEHL, Untersuch. über die Entwicklung der Spinalnerven 1882 (Lamproie, Brochet, R. temporaria, Poulet, Chien).

(5) HENSEN, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens (*Zeitsch. für Anat. und Entwickl.*, 1873).

importance considérable, parce qu'elle rattache les centres nerveux dits *périphériques* à l'ectoderme neural.

En effet, comme l'a le premier indiqué BALFOUR (1), les ganglions du grand sympathique prennent leur origine dans les ganglions spinaux qui sont eux-mêmes des bourgeonnements du pôle dorsal du névraxe épithélial. ONODI (2) a démontré que, chez les poissons, les

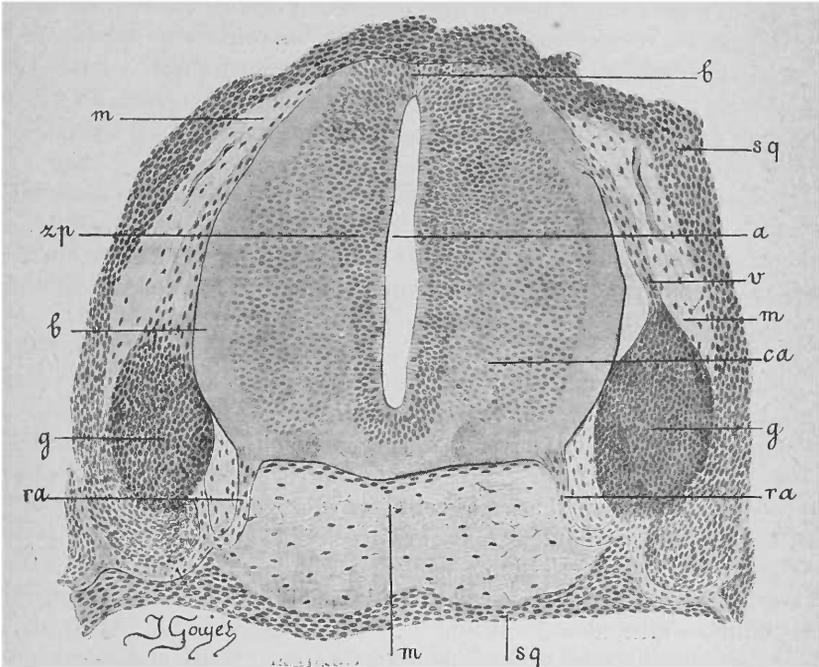


Fig. 611. — Coupe transversale de la moelle d'un embryon de Brebis de 12 millimètres (région dorsale). — Fixation par le liquide de Müller; coloration au carmin aluné et à l'éosine. — (Ocul. 1, obj. 2 de Véric, chambre claire.)

mm, tissu muqueux périneuraxial formant une masse pleine, déjà parcourue par des vaisseaux longeant les racines postérieures; — *xp*, zone de prolifération épendymaire (chaînes de prolifération) partant de l'épendyme qui borde le canal central *a*; — *ca*, cornes antérieures; — *b*, cône épendymaire postérieur; — *v*, chemins de la substance blanche déjà parcourus par les fibres nerveuses en cours de végétation; — *ra*, *ra*, racines antérieures des nerfs spinaux; — *g*, *g*, ganglions des paires rachidiennes, reliés au névraxe par la racine postérieure *v*, déjà vascularisée; — *sq*, *sq*, tissu fibreux embryonnaire du centrum vertébral et des arcs vertébraux.

ganglions des nerfs rachidiens se mettent à proliférer par leur extrémité ventrale. Il en résulte un petit renflement qui se sépare du ganglion spinal et constitue le rudiment d'un ganglion sympathique. Tout

(1) BALFOUR, *A Treatise of comparative embryology*, t. II, p. 369.

(2) ONODI, Ueber die Entwicklung des sympath. Nervensystems (*Arch. f. mikroskopische Anatomie*, 1886).

d'abord, les ganglions sympathiques sont indépendants les uns des autres. Mais leur neuro-épithélium bourgeonne à son tour, fournit des excroissances qui se rejoignent et se fusionnent pour former le cordon sympathique. C'est aux dépens de ce cordon que se développent ensuite les divers plexus avec leurs ganglions. Il est inutile d'aller plus loin et d'aborder la question de l'origine des ganglions des nerfs crâniens. Ce que je viens de dire montre bien comment l'ectoderme neural, une fois séparé de l'ectoderme tégumentaire et disposé sous forme de névraxe épithélial, végète par une série de bourgeonnements qui, en fin de compte, parsèment l'organisme, interstitiellement, d'une série de formations neurales — centres nerveux périphériques — tous d'origine ectodermique.

Dédoublement de la formation neurale et de la formation de soutien.

— L'ectoderme neural du névraxe va maintenant subir une série de différenciations et de dédoublements qui vont le faire passer de l'état d'ébauche embryonnaire, purement épithéliale, à l'état fœtal où l'on pourra reconnaître et localiser ses formations définitives.

A. *Chaines de prolifération.* — Dans le névraxe épithélial stratifié, tel que celui d'un embryon de la cinquante-deuxième heure, si l'on suit la préparation du pôle ventral, où la stratification est nulle, aux parties latérales où elle arrive à son maximum, on voit que les cellules, pour se diviser et former des rangées superposées, subissent des modifications remarquables. Ces cellules s'allongent considérablement dans le sens de leur hauteur entre la vitrée et la surface libre de l'épithélium; leur noyau s'allonge également, puis s'étire en forme de biscuit et un peu plus loin paraît divisé. Dans l'intervalle des noyaux, les cellules s'étranglent, s'étirent et forment deux corps cellulaires dont l'un est limité par la ligne de cuticulisation, l'autre repose sur la vitrée, tous deux reliés par une traînée de protoplasma mince comme un fil. Plus loin encore, on voit, entre la vitrée et la ligne de cuticulisation, des traînées ou chaînes radiales moniliformes constituées par trois, quatre noyaux allongés dans le sens de la hauteur et reliés par des filaments protoplasmiques qui les rattachent comme une série de perles, avec cette différence qu'en atteignant le noyau, le fil protoplasmique semble s'étaler sur le pôle, siège du contact, à la façon d'un vernis. *Tous ces éléments se touchent alors*, prennent l'impression les uns des autres. Aussi, quand on vient à les observer dissociés, on reconnaît que chaque *chaîne radiale moniliforme* offre, sur un ou deux de ses côtés, l'empreinte sur ses noyaux des noyaux de la chaîne voisine. Au niveau des noyaux, on ne voit point de corps protoplasmique distinct; le protoplasma ne se reconnaît que dans leurs intervalles, sous forme d'une mince lame ou d'un filament délié.

Sur des embryons plus âgés, dont le névraxe a été fixé par l'acide osmique en solution à 1 pour 100, l'on reconnaît, après coloration par la

glycérine hématoxylique faible, que les chaînes radiales moniliformes tendent peu à peu (fig. 612) à se séparer les unes des autres (1). Au lieu de se terminer, comme précédemment, sur la vitrée et la limitante interne par une extrémité cylindrique (HENSEN), elles s'y attachent par une expansion protoplasmique étroite, ou même par un mince filament. Les intervalles existant entre les points où les noyaux (parties les plus saillantes de la chaîne), se touchent entre eux, sont alors remplis par une substance claire, sans structure, transparente et formant une sorte de ciment semi-liquide dont les réactions histochimiques sont identiques à celles des ciments interépithéliaux ordinaires. Dans cette substance (2), on voit filer les expansions grêles du protoplasma qui réunit les noyaux pour former les chaînes de prolifération. Celles-ci sont devenues un peu plus libres les unes par rapport aux autres, ne présentant plus de crêtes d'empreinte. Leur constitution devient également plus complexe (3).

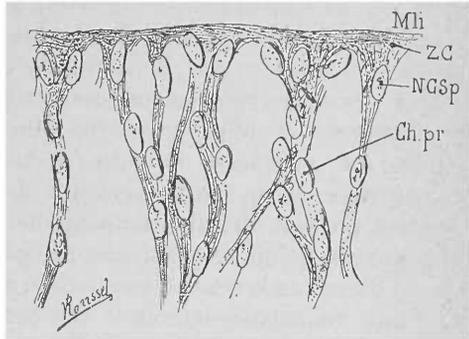


FIG. 612. — Névraxe d'un embryon humain de six semaines, coupe longitudinale. (W. His, figure empruntée à DÉJÉRINE.)

Ch. pr., chaînes de prolifération; — *Mi*, limitante interne bordant le canal; — *N sp*, noyau des cellules épendymaires et de soutien (spongioblastes de His); — *Zc*, zone des colonnes de His, répondant à l'insertion des cellules radiales groupées en chaînes de prolifération sur la limitante interne.

(1) Phénomène surtout bien net dans le 4^e ventricule de l'Ammocète et sur le genou de la vésicule optique (embryon de Mouton de 3 centimètres, fœtus humain de deux mois et demi: fixation par les vapeurs osmiques, glycérine hématoxylique très faible).

(2) Le picrocarminate d'ammoniaque et l'hématoxyline laissent ce ciment absolument incolore; l'éosine en solution forte le teint faiblement en rose. Ce sont là des réactions tout à fait analogues à celles du ciment interstitiel du corps de Malpighi. J'ajouterai que le nitrate d'argent ne se réduit pas davantage à son niveau que sur le ciment interstitiel du corps de Malpighi.

(3) Pour étudier les chaînes de prolifération, il convient de fixer le névraxe dans sa forme, ou plutôt de fixer l'embryon entier s'il s'agit de celui de Brebis (entre 12 et 30 millimètres) par le liquide de Müller ou le bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100. On fait ensuite des coupes transversales ou longitudinales, sans avoir fait passer l'embryon par la gomme et l'alcool, ce qui rendrait les tissus cassants. On dissocie soigneusement ces coupes (convenablement lavées à l'eau distillée), soit avec des aiguilles, soit par l'agitation dans le picrocarminate sur les branches d'un diapason actionné par un courant interrompu. On colore au picrocarminate, ou, ce qui est de beaucoup préférable, à l'éosine hématoxylique faible. On monte dans la glycérine ou dans la résine Dammar.

La portion du névraxe embryonnaire renfermée dans le prolongement caudal est

Immédiatement au-dessous de la ligne de cuticulisation ou limitante de l'épendyme, qui borde le canal central (embryon de Brebis de 25 millimètres. — vésicules cérébrales de l'embryon de Lapin), on voit une disposition épithéliale particulière, commençant par une bande d'apparence striée renfermant des noyaux qui ne sont pas tous placés à la même hauteur, et dont un grand nombre montrent des figures de division indirecte soit de juxtaposition, soit de superposition. Au-dessous, on ne distingue sous un faible grossissement que des noyaux vivement colorés, stratifiés comme dans la couche des grains d'une rétine. De distance en distance, on voit filer dans cette zone de grains des fibres radiales minces, qui partent de la zone striée pour la traverser et aller rejoindre plus ou moins distinctement la vitrée. Au voisinage de cette dernière, sur les côtés latéraux du névraxe et sa partie ventrale de chaque côté, on distingue d'autres fibres à direction tangentielle formant une assise d'autant plus épaisse qu'on se rapproche du pôle ventral de chaque moitié. Quand il s'agit de la coupe d'une portion du cerveau (par exemple répondant aux ventricules latéraux) des bandes tangentielles semblables divisent les grains en une série d'assises. Dans la portion dorsale de chaque moitié du névraxe, au contraire, ces fibres tangentielles manquent; de la limitante épendymaire à la limitante vitrée, il n'y a que des grains superposés et vaguement rangés en séries dessinées par les fibres radiales.

Si l'on dissocie convenablement un tel névraxe, on reconnaît qu'il est formé par des chaînes de prolifération dont chacune prend son origine dans une cellule de la ligne épendymaire. Celle-ci se termine sous la limitante du canal de l'épendyme soit par un petit corps cellulaire prismatique renfermant le noyau, soit par une extrémité périphérique étirée en bâtonnet, le noyau étant situé plus ou moins loin et formant un ventre sur le trajet du corps protoplasmique ainsi allongé. C'est de la juxtaposition dans la ligne épendymaire de tous ces segments périphériques des cellules neuro-épithéliales, que résulte l'aspect strié de cette ligne elle-même. Pour réaliser un revêtement continu, les cellules se sont comportées comme des fuseaux dont les ventres (répondant ici à la saillie des noyaux), doivent être disposés à diverses hauteurs pour permettre le contact des fuseaux entre eux.

Au-dessous des noyaux commence le segment périphérique de

très instructive; car elle n'effectue que des différenciations très lentes et très ménagées. Cette portion est destinée en effet à s'arrêter court dans son développement. Les vaisseaux sanguins ne l'abordent que tardivement, et on les voit pénétrer dans des régions où déjà les chaînes de prolifération et même des cellules nerveuses embryonnaires se sont déjà différenciées. On peut donc bien là se rendre compte que les mouvements de prolifération et de différenciation des éléments cellulaires du névraxe sont indépendants de la présence des vaisseaux.

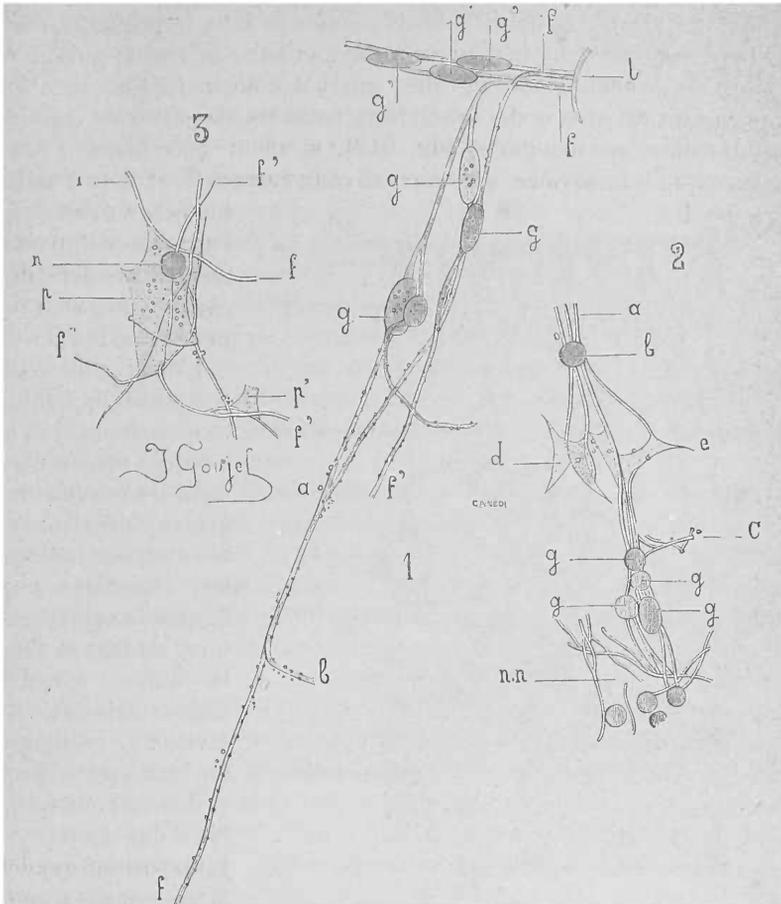


FIG. 613. — Éléments du névraxe (*filum terminale*) de la queue de l'embryon de Vache de 37 millimètres de long, isolés par dissociation après fixation par les vapeurs osmiques dans la chambre humide. — Coloration à l'éosine hématoxylique.

1. — Éléments des chaînes radiales de prolifération dissociées avec des aiguilles; — *l*, limitante interne de l'épendyme; — *ff*, une longue fibre radiale dont le noyau ou « grain » n'est plus dans la ligne épendymaire, mais bien reporté plus bas; — *f'f'*, une autre fibre radiale: ces fibres radiales *ff*, *f'f'*, se branchent et s'arquent sur leur trajet; — *g*, *g*, leurs noyaux ou grains; — *g'g'g'*, noyaux ou grains des chaînes de prolifération partant de la ligne épendymaire et qui n'ont pas été dissociés.

2. — Éléments des chaînes arquées de prolifération du même névraxe; — *a*, trois fibres concourant vers un seul grain *b*, puis divergeant au delà pour se rassembler derechef et diverger de nouveau sur d'autres grains plus profonds *gggg*. — *C*, point de concours en treillis des fibres des chaînes arquées et des grains, dirigés taugentiellement; — *d*, membranules minces reliant les fibres des chaînes arquées et grains de givre; — *n.n*, embrouillement marginal des fibres, s'opérant dans le sens taugentiel pour former les chemins de la substance blanche (voile de His).

3. — Une cellule déjà différenciée complètement dans le sens de l'évolution névroglie prise dans le même névraxe; — *n*, noyau; — *p*, protoplasma de la jeune cellule névroglie; — *if*, fibre névroglie marginale; — *f'f'*, fibre névroglie taugentielle, faisant corps avec la lame protoplasmique à son passage sur celle-ci; — *p'*, lame mince de protoplasma occupant les angles de bifurcation des fibres névroglieques.

chaque cellule neuro-épithéliale. Il s'enfonce dans la profondeur du névraxe en présentant de nouveaux noyaux sur son trajet; puis il se divise, ses branches portent elles aussi des noyaux. En outre, les branches de division et de subdivision émanées des diverses cellules épendymaires se rejoignent (fig. 613), accolent leur filament protoplasmique à la surface de leurs noyaux respectifs, et il en résulte

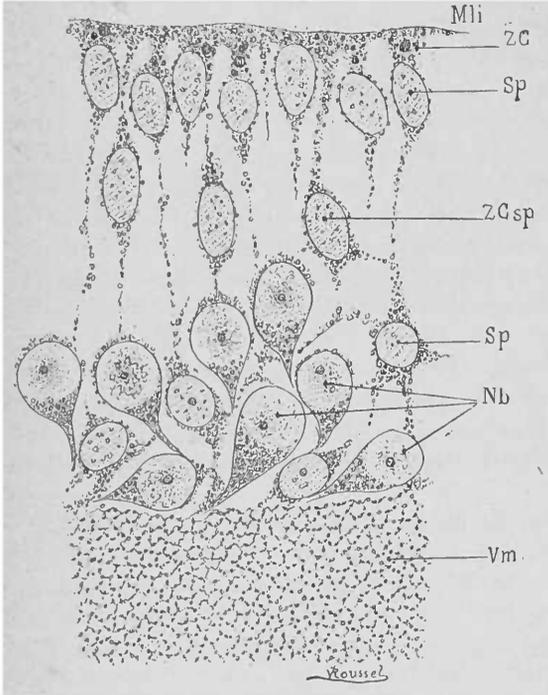


FIG. 614. — Section frontale de la moelle épinière du têtard. (W. His, figure empruntée à DÉJÉRINE).

Mli, limitante interne; — zc, zone des colonnes de His; — sp, sp, cellules des chaînes radiales de prolifération, maintenant arquée dans la zone ZCsp (ou « zone des corps spongioblastiques » de His); — Nb, neuroblastes; — Vm, voile marginal de His (chemin de la substance blanche).

qu'elles prennent l'apparence d'un rês. Ce sont dès lors des chaînes arquées de prolifération (1).

L'origine de cette complication tient à ce que, comme je l'ai montré, non seulement les noyaux des grains proviennent des divisions indirectes, répondant aux figures de superposition, contenues dans la ligne épendymaire, mais aussi de divisions indirectes qui leur sont propres et donnant tout aussi bien des figures de juxtaposition que des figures de superposition. Les nouvelles cellules ainsi produites se comportent comme les cellules du corps de Malpighi liées entre elles par

les « longs filaments ». Elles ne se séparent pas et restent réunies par des fils protoplasmiques délicats. Ces fils, dans les séries voisines

(1) Avant le neuvième jour à partir du début du développement chez le Lapin, et avant le quinzième jour chez le Mouton, le névraxe embryonnaire est exclusivement formé de cellules, d'abord pressées les unes contre les autres, puis disposées en chaînes radiales et enfin arquées. Au moment où, chez ces embryons, les vaisseaux pénètrent le neuro-épithélium, on voit les chaînes arquées se déployer au voisinage des bourgeons vasculaires, dont la présence semble singulièrement activer l'évolution des éléments neuro-épithéliaux.

les unes des autres, s'accolent, s'emmêlent, forment des appuis adhésifs. Il en résulte une apparence de réseau (fig. 614) dont, comme aussi dans l'ectoderme malpighien, les corps cellulaires, représentés ici par les grains, occupent les points nodaux.

B. *Formation de soutien, fibres radiales.* — Les fibres radiales émanent aussi de la croissance de certaines cellules épendymaires, mais elles se comportent tout différemment. Elles répondent à des cellules du névraxe épithélial qui, au lieu de se multiplier par division indirecte, s'allongent entre la limitante épendymaire et la vitrée du névraxe (voy. fig. 613, 1). Les cellules de cette espèce se multiplient au fur et à mesure que le névraxe épithélial croît en étendue, et elles subissent en même temps des modifications qui leur sont propres. Elles répondent à l'*épithélium de soutien* du neuro-épithélium. Elles ont la signification de pièces de charpente et non plus celle d'éléments actifs du système nerveux.

Quand on isole les fibres radiales par dissociation, on les voit se dégager sous forme de longs filaments déjà brillants et relativement rigides, marchant droit de la limitante de l'épendyme à la vitrée du névraxe. On peut même observer l'implantation de certaines fibres sur cette vitrée, soit par un pied légèrement élargi en forme de cône, soit par une série de pieds résultant de la bifurcation de la fibre en plusieurs filaments au-dessous de son noyau, qui est placé sur le trajet du corps cellulaire, mais pas toujours à la même hauteur. Il prend en effet place soit dans la ligne épendymaire, soit à diverses hauteurs au-dessous. Quand il est placé dans la ligne épendymaire, la fibre radiale apparaît nettement comme une cellule de l'épendyme prolongée en longue fibre par son pied. C'est ce que HANNOVER avait d'abord désigné sous le nom même de « fibre radiale ». Au-dessus et au-dessous du canal de l'épendyme, au pôle de fermeture et au pôle ventral où j'ai déjà dit que l'épithélium neural ne donne pas de chaînes de prolifération, toutes les cellules épendymaires prennent la forme de fibres radiales, plus courtes et plus épaisses dans la région qui répondra à la commissure antérieure.

En traversant la couche des grains, les fibres radiales envoient latéralement une série de fibres ou d'expansions membraneuses fines qui s'imbriquent avec les prolongements arqués des chaînes de prolifération et constituent avec celles-ci le rêts inextricable dont j'ai déjà parlé plus haut. Ce rêts concourt à enfermer chacun des grains, représentant chacun aussi une cellule neuro-épithéliale embryonnaire, dans une véritable cage de filaments entre-croisés. Mais initialement les cellules de soutien sont indivises et rectilignes, s'étendant de la limitante épendymaire à la vitrée pour s'y insérer par un pied élargi. Ce pied devient ensuite multifide sur quelques cellules d'abord, puis sur la grande majorité, sauf aux régions des commis-

sures (1). Le pied se subdivise, exactement à la façon de celui des fibres de Müller de la rétine, au niveau des points où vont prendre place des formations de substance blanche (2). Il est probable que, là aussi, ces pieds rétablissent la continuité du revêtement épithélial sur la vitrée.

En étudiant les fibres radiales à l'aide de la méthode de GOLGI, RETZIUS, puis RAMON Y CAJAL et SALA Y PONS (3) ont vu en outre que certaines fibres radiales perdent leurs connexions avec la ligne épendymaire. Leur prolongement périphérique, au lieu de s'étendre du noyau à la limitante de l'épendyme, ne la rejoint plus, émet une série de prolongements filiformes et devient semblable au corps d'une grosse « cellule araignée » de la névroglie. Leur pôle d'implantation continue au contraire à se comporter comme le pied d'une fibre radiale. Il gagne la vitrée du névraxe après s'être ou non divisé pour s'implanter en prenant rang à côté des pieds issus de fibres radiales ayant leur origine dans la ligne épendymaire. C'est de ce fait que RAMON Y CAJAL conclut que les cellules de la névroglie ne sont autre chose que des cellules de soutien transformées, résultant du déplacement interstitiel et de l'évolution (*desarrollo*) des cellules du fulcrum radial (fig. 615).

Il est incontestable que le système radial de soutien, très régulier au début de la formation du névraxe, subit une série de morcellements, de dislocations et de déplacements, surtout dans les parties du système nerveux où les assises ganglionnaires se multiplient et donnent, à la partie du névraxe où elles se développent, une épaisseur considérable. Les énormes cellules épineuses, toujours d'ailleurs en petit nombre, que met en évidence la méthode de Golgi et que communément on rapporte à la névroglie, me semblent bien en effet n'être autre chose que des restes du fulcrum radial, dont on peut retrouver les traces en une multitude de points des centres nerveux et qui subsiste à peu près entier dans la moelle d'une Grenouille adulte.

C. *Névroglie et chemins de la substance blanche.* — Mais outre les fibres radiales et leurs dérivés, le névraxe embryonnaire renferme des cellules beaucoup plus nombreuses et beaucoup plus petites, qu'on peut bien mettre en évidence par la dissociation soit dans le névraxe, soit dans le « filum terminale » d'un embryon de brebis de

(1) LENHOSSEK, Der feinere bau der Nervensystems im Lichte neuester Forschungen (*Forsch d. Medicin*, Bd. X, 1892).

(2) G. RETZIUS, Zur Kenntniss der Ependymzellen der Centralorgane (*Verhandl. des biol. Vereins in Stockholm*, 1891).

(3) SALA Y PONS, *Estudios de Histologia comparada. La neuroglia de los vertebrados* (thèse de Madrid, juin 1894), a résumé dans ce travail les travaux et les idées de l'école de GOLGI et de RAMON Y CAJAL, sur les fibres radiales et leurs relations avec la névroglie.

12 à 35 millimètres (voy. fig. 613, 3). Elles affectent le plus ordinairement une direction tangentielle, concentrique à la courbe du névraxe,

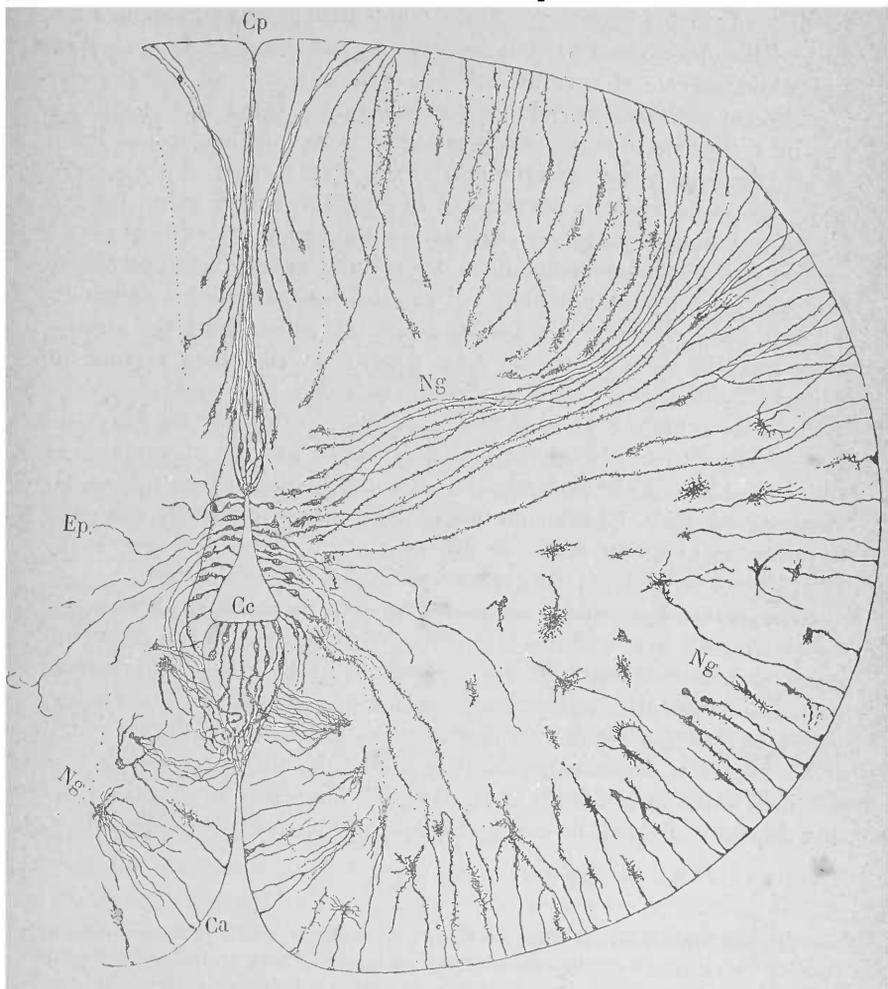


FIG. 615. — Coupe transversale de la moelle d'un embryon humain de 15 centimètres (région cervicale). — (G. RETZIUS, figure empruntée à DÉJERINE; chromate d'argent).

Cc, cône épendymaire antérieur; — Cp, cône épendymaire postérieur; — Ep, cellules épendymaires; — Ng, cellules du fulcrum radial (le pointillé indique les limites des cornes antérieures); — Ca, Sillon antérieur, au fond duquel est le cône épendymaire antérieur.

et ont dès le début les caractères des éléments de la névroglie (1). Ce

(1) Il est facile de se rendre compte de la différence existant entre les grosses cellules épineuses, que les histologistes étudiant exclusivement les centres nerveux par la méthode de Golgi rapportent seules à la névroglie, et les véritables cellules

sont des cellules formées par une masse de protoplasma mince et stellaire, dont les prolongements s'étendent au loin et dont les faces émettent des fibres de toute longueur, ou plutôt donnent au passage un appui à ces fibres. Elles deviennent surtout nombreuses sur la marge de la moelle, à la partie latérale et surtout antérieure de chacune de ses moitiés. C'est là que se développera la substance blanche. Or, à une époque où l'on ne voit encore aucune cellule ganglionnaire commencer à se différencier dans les cornes antérieures, et où, d'autre part, il n'y a entre la partie postérieure du névraxe et le ganglion spinal qu'un tractus formé de cellules, dans ces régions les épines latérales des fibres de soutien et les prolongements mous des cellules névrogliales dessinent déjà une disposition tangentielle. Il en est de même dans les parois du névraxe cérébral, entre les assises de grains répondant à des formations ganglionnaires futures. Aux dépens de certaines parties du névraxe épithélial se sont donc différenciées déjà trois espèces de formations de soutien : 1° le *fulcrum radial*, formé par les fibres de HANNOVER ; 2° le *fulcrum tangentiel*, formé par les chemins de la substance blanche ; 3° la formation interstitielle de soutien, *névroglie proprement dite*. Le fulcrum tangentiel ne prend d'ailleurs son plein développement qu'au stade de différenciation de cellules nerveuses aux dépens de certains des grains des chaînes de prolifération.

Dégagement des cellules nerveuses au sein du neuro-épithélium. —

Jusqu'ici, nous avons affaire à un neuro-épithélium à la fois embryonnaire et très compliqué, où les chaînes de prolifération représentent les cellules neurales, reliées dans tous les sens par des filaments ténus, restes du protoplasma des cellules germinales, et où un fulcrum radial très complet et la première ébauche d'un fulcrum tangentiel se sont dessinés entre la limitante et la vitrée de l'épithélium primitif. C'est aux dépens seulement de certains grains des chaînes de prolifération,

névrogliales ordinaires. Il suffit de comparer, sous un même grossissement, ces cellules avec celles, véritablement névrogliales, que le bleu de méthylène Bx fait apparaître *colorées en rose* dans la couche des fibres optiques de la rétine du Chien ou du Chat. Il faut pour cela employer la méthode d'imprégnation directe par le bleu dissous dans la solution physiologique de sel marin, et non plus celle des injections vasculaires du bleu ; car avec ces dernières il n'y a de coloré que les cellules nerveuses, de tous les ordres d'ailleurs. Le réseau des cellules de la névroglie, formé de cellules stellaires très délicates et toutes petites, n'a au reste pas du tout la même distribution que les grosses cellules épineuses, toujours en très petit nombre, que dessine en silhouette le chromate d'argent. Ces dernières sont en effet très probablement des fibres radiales modifiées.

Pour voir, après l'emploi du bleu direct, les cellules nerveuses et tous leurs prolongements en *bleu* et la névroglie en *rose*, il faut fixer avec la solution aqueuse concentrée de bichlorure de mercure, virer au chlorure de platine et examiner ensuite dans la glycérine.

répondant aux « neuroblastes » de His (fig. 616), que se développeront les *cellules nerveuses proprement dites*.

His a démontré que ces cellules, pour devenir nerveuses, commencent par pousser un prolongement unique et indivis, répondant au *filament de Deiters* ou *cylindre-axe primitif* des cellules ganglionnaires adultes. Ensuite, la masse protoplasmique se développe autour du noyau au lieu de former un mince vernis à sa surface, comme dans le *grain* des chaînes de prolifération. Très secondairement ce protoplasma pousse des branches arborisées comme celles d'un arbre et qui végètent de la même façon. Ce sont les *prolongements protoplasmiques*. Ils s'engagent dans la masse du névraxe et s'arborisent, en croissant peu à peu et en se ramifiant d'une façon de plus en plus compliquée. Cette croissance *secondaire* des filaments protoplasmiques a été constatée, depuis His, par tous les auteurs qui ont étudié la question par la méthode de GOLGI. Elle est, de plus, absolument indépendante du système de filaments protoplasmiques qui réunissait les grains entre eux dans les chaînes de prolifération.

Les cylindres d'axe primitifs des cellules de la corne antérieure fœtale de la moelle — lesquelles sont motrices — se rassemblent et sortent du névraxe pour venir s'accoler au germe du ganglion spinal et ensuite végéter plus loin vers les masses musculaires (fig. 617). Ceux d'un grand nombre d'autres cellules restent dans le névraxe pour y former les commissures (antérieure et postérieure), et les connectifs entre les divers étages du système nerveux central (cordons). Ils s'engagent dans les chemins de la substance blanche, qui leur servent de formation de soutien et les groupent en fascicules. Je n'ai pas à m'occuper ici en détail de la topographie, ni de la chronologie de ces étapes du développement, car je me place ici au point de vue exclusif de l'histogénèse (1).

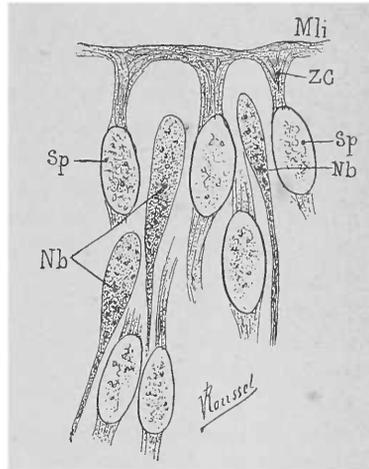


FIG. 616. — Différenciation des neuroblastes au sein du neuro-épithélium de l'embryon humain. (His, figure empruntée à DÉJÉRINE.)

Mli, limitante interne; — Nb, neuroblastes; — Sp, spongioblastes de His (éléments de l'épithélium de soutien); — Zc, zone des colonnes de His, répondant aux faisceaux formés par les fibres des chaînes de prolifération à leur insertion sur la limitante interne de l'épendyme.

(1) Voici toutefois à ce sujet quelques détails intéressants plus spécialement l'anatomie générale :

1° FORMATIONS RADICULAIRES. — Ce sont elles qui apparaissent les premières sous

Chacun trouvera d'ailleurs à ce sujet des indications précises dans les ouvrages classiques d'embryologie.

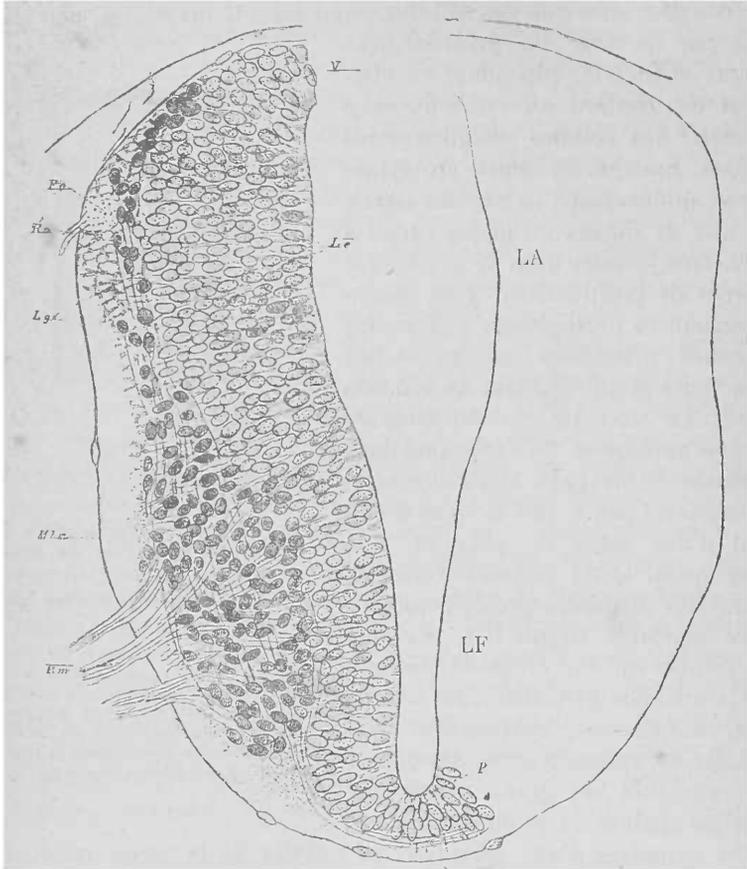


FIG. 617. — Coupe transversale de la moelle d'un embryon humain mesurant 6,9 millimètres (4^e semaine environ; d'après HIS, figure empruntée à DÉJERINE).

V, voûte; — LA, lame alaire; — LF, lame fondamentale; — Le, lame épendymaire avec ses chaînes de prolifération; — P, plancher; — Lge, lame grise externe; — Rm, racine motrice; — Rs, racine sensitive; — Fo, faisceau postérieur; — Mlm, membrane limitante doublée déjà de cellules conjonctives.

forme de *racines antérieures* des nerfs spinaux et des zones radiculaires qui les entourent. Chez le *Triton taeniatus*, elles se différencient dans la dernière heure du huitième jour (MAURICE BEDOR) sous forme d'un tractus formé de fibrilles noyées dans une substance granuleuse. Chez l'embryon de dix jours, le ganglion de la paire rachidienne s'est réuni à la moelle par des fibres semblables, et aussi par des fibres à la racine antérieure qui, après s'être unie à l'expansion fibreuse du ganglion, végète vers la périphérie à l'état de nerf rachidien complètement formé. On voit ainsi que le développement des nerfs périphériques précède celui de toutes les autres fibres blanches du névraxe.

Chez les mammifères où l'évolution est hâtive (Lapin par ex.), les zones radicu-

Tous les grains des chaînes de prolifération ne se transforment pas en des cellules ganglionnaires à gros corps cellulaire émettant un cylindre-axe se projetant au loin, et développant ensuite une arborisation de prolongements protoplasmiques. Certains grains conserveront leur apparence de noyau recouvert d'un mince vernis protoplasmique, tout en émettant un cylindre-axe par un de leurs pôles et une fine arborisation protoplasmique par le pôle opposé (grains de la circonvolution godronnée de l'hippocampe par exemple). D'autres développeront une série de prolongements rectilignes ou deviendront bipolaires, etc. Il en est enfin qui conserveront longtemps, sinon toujours, leur disposition première de grains reliés par des filaments arqués. Mais tous donneront la réaction biochimique des cellules nerveuses vis-à-vis du bleu de méthylène injecté sur le vivant par voie vasculaire. On peut donc dire que dès leur origine, c'est-à-dire dès que le dédoublement qui différencie la formation de soutien s'est opérée, ils ont pris la signification essentielle de cellules nerveuses. Par contre, le bleu de méthylène

lares et les racines antérieures et postérieures apparaissent simultanément le onzième jour. La formation radiculaire répondant aux cordons nerveux périphériques est dès lors constituée, et le névraxe est entouré de quatre calottes de substance blanche dont les extrémités ne se rejoignent pas, et où les racines sensibles et motrices des nerfs prennent leur origine.

2° FORMATIONS COMMISSURALES. — Au moment où les racines antérieures font leur apparition chez le Triton, il n'existe entre les deux cornes antérieures embryonnaires de chaque côté aucune communication par des fibres. Les fibres commissurales constituent donc des formations postérieures aux formations radiculaires, bien que chez le Lapin la commissure antérieure apparaisse le onzième jour en même temps que ces dernières. Chez l'Homme, cette bande de fibres, qui contourne l'extrémité ventrale du canal de l'épendyme, n'apparaît d'ailleurs que tardivement, après la quatrième semaine à partir du début du développement (KÖLLIKER).

Le développement de la commissure postérieure est encore plus tardif; il est lié à l'atrophie progressive de la partie postérieure ou dorsale du canal épendymaire. Chez l'embryon de Mouton de trois à quatre semaines, ce canal a cessé d'affecter sur les coupes transversales une configuration arrondie ou lozangique. Il ressemble à une boutonnière d'habit dont la fente étroite et longue répond à la partie moyenne et dorsale du névraxe, siège d'une active prolifération de la substance grise, et dont l'œillet arrondi répond à l'extrémité ventrale du canal. En prenant place, la formation neuro-névroglique aplatit de plus en plus le canal de l'épendyme, le réduit à une fente linéaire. Enfin sa lumière est effacée du côté dorsal dans les 4/5 environ de son étendue et, en arrière de la portion du canal épendymaire située derrière la commissure antérieure et disposée en œillet, la commissure postérieure arrive à se former: les fibres passant comme un pont sur la fissure épendymaire effacée. Mais c'est là une formation tout à fait secondaire, spéciale aux vertébrés supérieurs puisqu'elle manque absolument chez les cyclostomes, et dont l'évolution appelle en résumé de nouvelles recherches.

3° FORMATIONS FASCICULAIRES: CONNECTIFS. — La substance blanche des faisceaux ou cordons postérieurs et antéro-latéraux, qui fait communiquer suivant la direction longitudinale les différents étages du névraxe, apparaît en dernier lieu, après les zones radiculaires et les commissures, certainement du moins après la commissure antérieure. Les fibres des cordons, reliant des tranches successives du

injecté sur le vivant ne se fixe sur aucune des cellules épithéliales n'ayant pas évolué dans le sens neural (cellules de soutien, névroglie, cellules visuelles de la rétine). D'un autre côté, il ne s'agit pas là de cellules épithéliales ordinaires : le chromate d'argent, dans la méthode de Golgi, les colore avec élection.

Si maintenant on veut se rendre compte de la signification des filaments protoplasmiques qui relient les grains dans les chaînes de prolifération, par rapport à la cellule nerveuse issue plus tard d'un grain, il faut examiner les couches de grains chez les animaux qui, vivant longtemps fixés dans l'état larvaire, achèvent le développement histologique de leurs formations provisoires. Les Ammocètes, larves des Lamproies, sont dans ce cas en ce qui concerne le neuro-épithélium du névraxe. Toute la substance grise de leur moelle est formée exclusivement de grains ; ce n'est que dans le ventricule rhomboïdal qu'on voit des cellules ganglionnaires, très grosses mais en petit nombre. La transformation des larves en animaux parfaits peut durer des années, durant lesquelles les grains du névraxe fonctionnent nécessairement comme des cellules nerveuses, bien que, par les méthodes ordinaires, on n'en voie pas partir de cylindre d'axe, ni de prolongements protoplasmiques. En revanche, on voit aisément que les grains sont reliés en chaînes arquées de prolifération, non plus par des fils protoplasmiques mous, mais par des fibres très fines, brillantes, très

myélocéphale, c'est-à-dire des ganglions superposés, sont donc comparables aux *connectifs* de la chaîne ganglionnaire des invertébrés. Chez l'Homme, à un mois et demi (PIERRET, *Archiv. de Physiol.*, p. 534, 1873), les premiers connectifs se différencient, de chaque côté du pôle dorsal du névraxe, sous la forme des *cordons cunéiformes* ou *de Goll* ; ultérieurement se développent les cordons antéro-latéraux. Tous ces cordons paraissent, sur les coupes perpendiculaires à la direction du névraxe, formés de fibres coupées en travers et disposées en séries élégantes. Dans les coupes longitudinales, ils se montrent constitués par des faisceaux de fibres parallèles pendant du moins un long parcours. En prenant place dans les intervalles des zones radiculaires de substance blanche, les fibres des cordons rendent continu tout autour de la moelle le manteau de substance blanche extérieure à la substance grise. Le développement des cordons antéro-latéraux d'une part, l'achèvement des masses ganglionnaires en arrière des points d'insertion des zones radiculaires de l'autre, étranglent légèrement, dans chaque moitié latérale de la moelle, la substance grise en son milieu. Cette substance se trouve par suite divisée en cornes, antérieures et postérieures.

Le névraxe, ainsi transformé, possède alors toutes ses formations définitives : canal central, cornes grises, zones radiculaires, commissures et cordons blancs longitudinaux jouant le rôle de connectifs et enveloppant, comme d'une écorce, la colonne centrale de substance grise. Le centre myélocéphalique est désormais complet ; dans chaque classe et dans chaque espèce même d'animaux vertébrés, il a pris le type définitif qu'il doit conserver, en développant simplement, par une évolution progressive, ces formations rudimentaires mais déjà distinctes pour les faire parvenir à l'état adulte. De cette manière, *le névraxe épithélial ou EMBRYONNAIRE est devenu un NÉVRAXE FÉTAL complètement différencié.*

élastiques, se colorant en jaune vif après fixation par les bichromates et en rouge par l'éosine, exactement comme les fibres de soutien et celles de la névroglie. Ce sont là les filaments protoplasmiques des chaînes de prolifération qui ont achevé d'évoluer. Ils l'ont fait non pas en développant les propriétés du protoplasma actif, mais en réduisant celui-ci à l'état de formation ne jouant plus qu'un rôle de soutien tout mécanique. Les filaments des chaînes arquées, ainsi transformés par l'évolution, présentent à leurs points de croisement des grains bipolaires, tripolaires ou multipolaires par rapport à leur mode de concours sur leurs pôles ou à leur surface. Ils font corps du reste avec la surface des grains comme les filaments d'union des cellules du réseau de Malpighi font corps avec la surface des cellules malpighiennes. Mais on trouve, entre les grains et les cellules nerveuses ganglionnaires reconnaissables de prime abord, une série d'intermédiaires. Ce sont des grains plus gros que les autres et à la surface desquels les fibres des chaînes arquées prennent seulement un appui tangentiel; puis des corps cellulaires présentant autour du noyau un protoplasma distinct et granuleux. Les fibres des chaînes arquées forment à la surface du protoplasma des sortes de cages. Il en est de même sur les cellules ganglionnaires tout à fait développées (voy. fig. 618), émettant des prolongements protoplasmiques puissants et un cylindre d'axe reconnaissables ici au premier coup d'œil, car ces cellules sont de dimensions colossales et souvent visibles à la loupe ou même à l'œil nu. Il résulte de là que *le réseau qui unissait primitivement toutes les individualités cellulaires d'un même système de chaînes de prolifération, se réduit secondairement en une pure formation de soutien*, vestige de la première poussée du développement neuro-épithélial. La neurilité définitive des éléments du névraxe se développe secondairement, par la poussée du prolongement cylindraxile et celle ensuite des prolongements protoplasmiques de chaque cellule. L'un et l'autre de ces deux systèmes de prolongements n'ont désormais plus rien à voir avec les rêts primitif des filaments protoplasmiques des chaînes de prolifération.

Épithélium épendymaire. — C'est quand ce dédoublement est achevé, qu'au pourtour du canal central du névraxe ou des ventricules qui représentent ce canal dans l'encéphale, il s'opère une dernière différenciation. Dans la ligne épendymaire, sous la limitante, les cellules immédiatement subjacentes continuent à se multiplier, mais exclusivement par des figures de juxtaposition. Elles se développent ensuite comme des cellules épithéliales et forment l'*épithélium de l'épendyme* dans les centres nerveux, et la couche des *cellules visuelles* dans la portion évaginée du névraxe répondant au feuillet rétinien de la vésicule optique.

De l'ectoderme de la gouttière médullaire sort ainsi le neuro-

épithélium du névraxe tout entier, avec son *épendyme* dont les éléments ont la valeur morphologique de cellules sensorielles ou du moins peuvent l'acquérir (cellules visuelles de la rétine), ses *cellules nerveuses* des divers ordres, et ses *formations de soutien* (fibres radiales, névroglie, ancien réseau d'union des chaînes de prolifération). Tout ceci peut s'effectuer sans l'intervention des vaisseaux san-

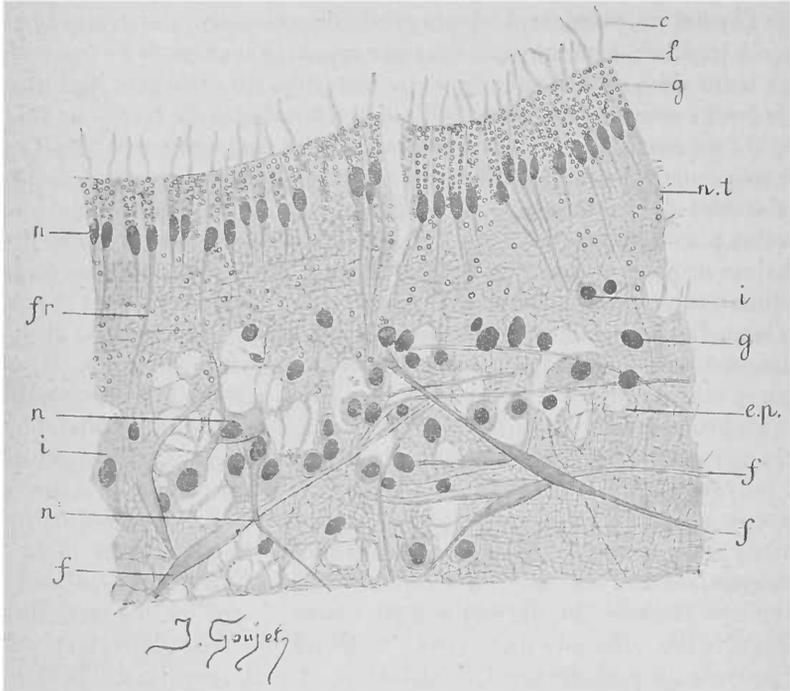


FIG. 618. — Ependyme et ganglion sous-épendymaire (partie inférieure du noyau latéral) du sinus rhomboïdal du *Petromyzon marinus*. — Fixation par le liquide de Müller pendant plusieurs mois; coupes à main levée par le travers du névraxe; éosine hématoxylique. — (Ocul. 1, obj. 7 de Véric, tube levé, chambre claire.)

n, cellules épendymaires; — *c*, leurs cils; — *l*, limitante interne de l'épendyme; — *g*, grains indicateurs; — *fr*, pied des cellules épendymaires étiré en fibre radiale de HANNOVER; — *nl*, faisceau transversal de la névroglie de REISSNER; — *n, n'*, cellules nerveuses ganglionnaires, multipolaires et complètement développées; — *i, i'*, cellules intermédiaires (neuroblastes de Hs); — *n'*, prolongement de Deiters d'une cellule multipolaire; — *f, f'*, fibres nerveuses — *g'*, grains répondant à des éléments du névraxe non différenciés.

Ce point du névraxe est absolument dépourvu de vaisseaux sanguins.

guins (fig. 618). Car chez les cyclostomes, la moelle tout entière, jusqu'à son union avec la partie encéphalique du névraxe, s'édifie et poursuit ses différenciations et tout son développement jusqu'à l'état adulte, sans qu'aucun vaisseau sanguin ait franchi la vitrée du névraxe (1).

(1) Ce fait a été signalé pour la première fois par REISSNER (*Müller's Archiv.*,

On ne trouve même jamais dans l'épaisseur de ce dernier aucune cellule lymphatique immigrée du mésoderme. Mais ce mode de développement en dehors de l'influence prochaine de la nutrition par le sang ne suffit plus, dès qu'il s'agit du haut développement de la partie encéphalique du névraxe. Chez aucun vertébré adulte, on ne trouve celle-ci dépourvue de vaisseaux. Chez tous, sauf les cyclostomes, le neuro-épithélium de la moelle est, à un moment donné, pénétré puis parcouru et vascularisé par des bourgeons émanés du réseau vasculaire enveloppant primitif. Le neuro-épithélium du névraxe cesse dès lors d'avoir la signification rigoureuse d'un épithélium au point de vue morphologique; il devient ce que j'ai appelé un para-épithélium.

Pénétration secondaire des vaisseaux sanguins dans le neuro-épithélium du névraxe. — Le névraxe épithélial de tous les vertébrés est à l'origine entouré par une mince bande de substance conjonctive semi-liquide et ne renfermant pas de cellules. Puis les cellules mésodermiques pénètrent rapidement dans cette substance, principalement sur les côtés latéraux du tube neural, et elles y développent des réseaux de cellules conjonctives jeunes. Dans ce tissu muqueux (voy fig. 614, p. 619), on voit bientôt apparaître des vaisseaux, qui s'ordonnent en mailles enveloppantes élégantes sur la face externe de la vitrée neuraxiale : c'est la pie-mère primordiale. Les choses restent dans cet état chez les cyclostomes sur toute l'étendue de la moelle, et, entre la pie-mère primordiale et le squelette, il se développe un tissu fibro-hyalin de soutènement. Chez les vertébrés supérieurs, la cavité arachnoïdienne ou séreuse neurale, n'apparaît que très secondairement. Au quatrième jour de l'incubation chez le Poulet, chez l'embryon humain vers la sixième semaine, le réseau vasculaire enveloppant est formé, et on en voit partir des bourgeons abordant le névraxe pour s'y distribuer. La pénétration s'opère d'abord au niveau de la zone radiculaire antérieure, là où marchent, dans un chemin de la substance blanche facile à aborder, le cylindre-axe des cellules ganglionnaires apparues en premier lieu (cellules motrices des cornes antérieures). Mais il faut remarquer que ce n'est pas la différenciation de ces premières cellules ganglionnaires qui est liée au phénomène de la pénétration des vaisseaux sanguins; c'est leur rapide croissance ultérieure. En effet, chez le Triton (*T. taeniatus*), le bourgeon de la racine antérieure, représentant l'ensemble des cylindres d'axe déjà formés par les cellules de

p. 547, 1860). — Pour en faire saisir toute l'importance, je ferai remarquer que j'ai mesuré, sur la grande Lamproie de rivière (*Petromyzon marinus*), des moelles dépassant en longueur 80 centimètres en arrière du point du cerveau postérieur abordé par les vaisseaux. C'est même ce fait qui m'a ouvert les yeux sur la signification purement épithéliale des cellules nerveuses et de celles de la névroglie (*Rech. sur les centres nerveux amyéliniques*, Arch. de Physiol., 1881).

la corne antérieure, apparaît au dixième jour, auparavant qu'aucun vaisseau sanguin n'ait pénétré (1). Peu après que les vaisseaux sont entrés, ces cellules nerveuses prennent rapidement un grand développement. En revanche, dans les parties postérieures de la moelle où les vaisseaux ne pénètrent d'abord pas, le neuro-épithélium reste longtemps formé par des chaînes de prolifération. De même, chez les cyclostomes, les ganglions du sinus rhomboïdal abordés par des vaisseaux renferment seuls des cellules nerveuses colossales. Ceux qui n'ont pas encore de vaisseaux restent presque exclusivement formés de grains. Nous concluons donc que, dans le névraxe, *les vaisseaux sont introduits pour activer la marche et l'intensité des phénomènes évolutifs et trophiques.*

Mécanisme de la pénétration. — C'est encore chez les cyclostomes qu'il faut l'étudier, parce qu'il y a des intermédiaires entre les points où le neuro-épithélium encéphalique est tout à fait vasculaire, et celui où il se continue avec la moelle et ne l'est plus du tout. De plus, la pénétration est ici très lente et on peut en suivre les étapes. Elle s'effectue ordinairement par les points d'émergence d'un des nerfs craniens (2). On voit, tout autour de la racine nerveuse, des bourgeons vasculaires partis du réseau enveloppant qui viennent buter contre la vitrée du névraxe. En pénétrant, ils refoulent cette vitrée et l'entraînent sur un certain parcours. Une fois dans le névraxe, ils marchent droit vers la couche sous-épendymaire qui renferme une série d'îlots formés de grains répondant à des ganglions incomplètement développés. Ils pénètrent même dans la rangée des cellules épithéliales de l'épendyme, formée de hautes cellules prismatiques séparées les unes des autres par de larges espaces occupés par le ciment. Certains y forment des boucles terminales saillantes vers la cavité du névraxe : ces bourgeons vasculaires se coiffent alors d'une couche de cellules épendymaires, aplaties par le fait même de leur croissance (fig. 619). Dans ces parties vascularisées de l'épendyme, on constate qu'il s'est développé çà et là de grosses cellules ganglionnaires, prenant rang entre les cellules épithéliales de celui-ci. Dans l'épaisseur du névraxe, dans les masses ganglionnaires, chaque fusée d'accroissement forme un petit nombre de capillaires et les diverses fusées paraissent indépendantes. Ce caractère d'indépendance se conserve, ainsi que l'a démontré DURET, dans l'encéphale des animaux supérieurs

(1) MAURICE BEDOT, fig. 4 du mémoire cité : *Triton de dix jours.*

(2) Fixation par le bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100 pendant plusieurs mois afin d'obtenir un durcissement suffisant pour faire des coupes à main levée sans achever le durcissement. Coloration des coupes passant par le point d'émergence du nerf, à l'aide de la purpurine ou de l'hémathéine et de l'éosine. Conservation dans la glycérine ou dans la résine Dammar.

où le sang est amené par des « artères terminales », c'est-à-dire dont les capillaires ne forment pas de réseau communiquant avec ceux des artères voisines.

On voit donc que le névraxe épithélial peut être pénétré par les vaisseaux dans toutes ses parties, et que, là où cette pénétration a lieu,

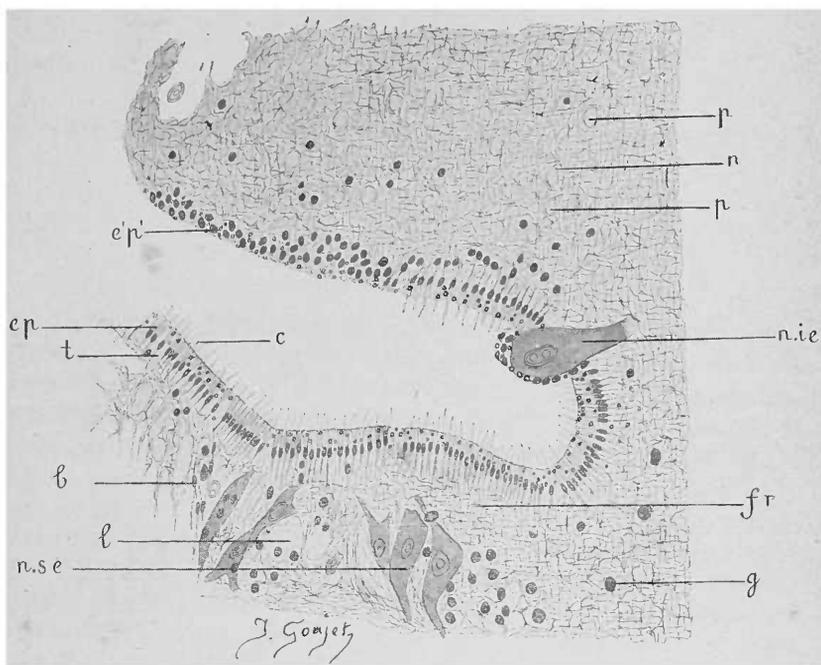


Fig. 619. — Ependyme et ganglion sous-épendymaire (entre le vague et l'acoustique) du plancher du ventricule rhomboïdal du *Petromyzon marinus*. — Durcissement du névraxe dans le liquide de Müller pendant plusieurs mois; coupes à main levée par le travers du névraxe; coloration à l'éosine hématoxylique. — (Ocul. 1, obj. 6 de Véric, chambre claire.)

ep, cellules épendymaires de la calotte du ganglion; — *c*, leurs cils vibratiles; — *éd*, rangée épendymaire de la voûte du ventricule rhomboïdal: l'ordonnance épithéliale et les cils disparaissent en majeure partie; — *t*, espaces occupés par le ciment semi-liquide entre les plans-côtés des cellules épendymaires; — *fr*, pieds de ces cellules étirés en fibres radiales; — *b*, cellules radiales ayant reporté leur noyau au-dessous et à distance de la ligne épendymaire.

n.se, cellules nerveuses ganglionnaires des noyaux sous-épendymaires; — *nie*, cellules nerveuses unipolaires développées dans la ligne épendymaire (cellules intra-épendymaires); — *n*, névroglie spongieuse; — *pp*, points poreux de la névroglie; — *g*, grains non encore différenciés de la masse neuro-névroglie; — *l*, cage formée par celle-ci aux cellules nerveuses, qui ont tombé dans la manipulation.

l'évolution des cellules neurales vers le type supérieur est singulièrement activée: puisque là où les vaisseaux sanguins pénètrent la rangée épithéliale par excellence du neuro-épithélium, c'est-à-dire celle des cellules épendymaires, on y voit prendre place des cellules ganglionnaires (développées immédiatement au-dessous d'elles, il est vrai, et

seulement amenées par la croissance dans leurs intervalles). Nous verrons, à propos des organes des sens, les neuro-épithéliums demeurés tégumentaires se vasculariser de la même façon, alors que leur épaisseur s'accroît et que leur fonctionnalité se développe au delà des limites compatibles avec la nutrition à distance par le sang.

CHAPITRE IX

LE NEURONE -- LES CELLULES ET LES FIBRES NERVEUSES DANS LE NÉVRAXE NÉVROGLIE

A la fin du développement, le système nerveux des vertébrés renferme des cellules demeurées épithéliales, en très petit nombre par rapport à celles qui sont devenues nerveuses ou qui ont évolué dans le sens névroglie. Les cellules nerveuses diffèrent entre elles par la forme générale, par la taille, par le degré de complication histologique et enfin par le mode de vivre. De prime abord, elles ne rappellent en rien les cellules neuro-épithéliales primitives. Avec celles-ci, cependant, elles jouissent seules, dans l'organisme, de la propriété singulière d'être aptes à recevoir, par l'un de leurs pôles, des *incitations* qui deviennent en elles l'origine d'*impressions*. L'impression reçue est elle-même susceptible d'engendrer un mouvement intérieur réactionnel que les cellules nerveuses peuvent transmettre par leur pôle opposé, souvent à une grande distance à l'aide de prolongements plus ou moins étendus, sous forme d'*excitation*. Si l'excitation suscitée ainsi dans une cellule nerveuse vient à agir sur le pôle périphérique ou récepteur d'une autre cellule nerveuse, celle-ci la recueille sous forme d'une incitation nouvelle produisant sur elle-même une impression seconde. Puis elle la projette par son pôle opposé de nouveau sous forme d'excitation. Ainsi de suite : Chaque passage de cellule à cellule modifiant plus ou moins l'impression reçue, l'excitation transmise, et leur imprimant le plus souvent une modalité nouvelle.

Si les choses se bornent là — c'est-à-dire à une propagation du mouvement nerveux (suscité par l'incitation originelle d'ordre physique) à un plus ou moins grand nombre de cellules nerveuses, il en résultera pour cette série de cellules une impression collective d'*ordre sensitif*. Si, maintenant, une quelconque de ces cellules est au contraire mise en relation, par son pôle de projection de l'influx nerveux, non plus avec une autre cellule nerveuse, mais bien avec une cellule musculaire, l'excitation transmise agira sur celle-ci pour la faire contrac-

ter. La cellule nerveuse, en relation avec une autre cellule nerveuse par son pôle réceptif, et mise en rapport par son pôle de projection avec une cellule musculaire, devient de la sorte une cellule nerveuse *motrice*.

Le mouvement sensitif est donc essentiellement intérieur et renfermé dans la portion du système nerveux qui en est le siège. L'action motrice se traduit au contraire par des phénomènes extérieurs au système nerveux, c'est-à-dire par la mise en jeu d'une des parties musculaires de l'organisme. Le mouvement sensitif, comme l'action motrice, peut d'ailleurs s'accompagner ou non d'un phénomène de représentation mentale qui, lorsqu'il se produit, rend l'un et l'autre ce qu'on appelle « conscients ». Le siège de cette représentation réside dans des groupes de cellules nerveuses reliés avec les groupes sensitifs ou sensitivo-moteurs, constituant un vaste développement de foyers ganglionnaires dont l'ensemble est l'écorce cérébrale ou manteau cérébral. Si le rattachement des groupes sensitifs ou sensitivo-moteurs avec l'écorce cérébrale n'existe pas ou est momentanément interrompu, la sensation subsiste ; mais elle demeure à l'état d'impression sensitive inconsciente et, en tant que mouvements, elle ne suscite que des réflexes.

§ 1. — CELLULES NERVEUSES EN GÉNÉRAL. — NEURONES.

La constitution histologique des cellules nerveuses ne peut être étudiée avec fruit que si l'on s'adresse à des éléments de grande taille et complètement développés, tels qu'on les trouve dans les centres nerveux amyéliniques des vertébrés inférieurs.

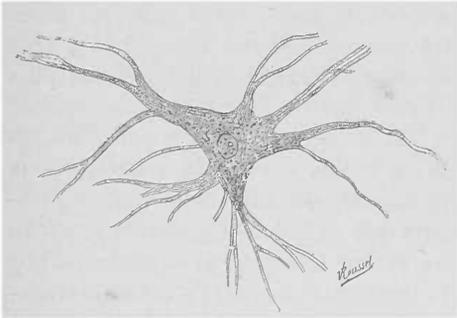


FIG. 620. — Cellule multipolaire des cornes antérieures de la moelle d'un enfant de quatre mois, d'après VIGNAL (empruntée à DÉJÉRINE).

Le protoplasma du corps cellulaire et de ses prolongements a subi la différenciation fibrillaire.

Rien n'est en effet plus variable que la configuration générale et la taille de ces cellules, soit dans le névraxe, soit dans les ganglions nerveux périphériques. Certaines sont très volumineuses et munies d'un grand nombre de prolongements partant d'un corps cellulaire bien développé (fig. 620), comme les cellules des cornes antérieures de la moelle épinière (*cellules multipolaires*). D'autres, comme celles des ganglions rachidiens adultes, ont un corps globuleux d'où, en apparence, il ne part qu'un

seul prolongement (*cellules unipolaires*). D'autres enfin, de prime abord, ressemblent aux cellules des chaînes de prolifération du névraxe embryonnaire ; et certaines d'entre elles, observées par les méthodes ordinaires, paraissent n'émettre que deux ou un seul prolongement, ou même point du tout : ce sont les *grains* du système nerveux central. Toutes ces cellules qui, en présence de l'oxygène, se teignent vivement par le bleu de méthylène Bx injecté dans le système vasculaire sur un animal vivant, sont toutefois également des cellules nerveuses et présentent au fond une organisation identique ; mais il faut une analyse histologique soignée et faite par des méthodes convergentes pour mettre cette équivalence en lumière.

Cellules nerveuses bipolaires de la moelle des Cyclostomes. — Quand on a fixé simplement, par le liquide de Müller, la moelle épinière d'une Lamproie de rivière ou d'une Lamproie de Planer et qu'on pratique des coupes longitudinales passant par l'axe des « grandes fibres de J. MÜLLER », ou bien quand on isole celles-ci par une dissociation soignée, on met en évidence les cellules nerveuses les mieux développées qu'on puisse imaginer, bien que leur constitution soit tout à fait simple et en quelque sorte schématique. Ce sont des cellules bipolaires (fig. 621) dont les deux pôles concourent à former les « fibres de J. Müller » en s'étirant très longuement au-dessus et au-dessous du corps cellulaire. Celui-ci est fusiforme et renferme un noyau quelquefois plus voisin de sa surface que de son centre et limité par une membrane nette. Le suc nucléaire est très abondant ; le réseau chromatique du noyau, sur lequel on distingue un ou deux nucléoles volumineux, ne se colore pas du tout par la purpurine et très faiblement en bleu de lin par l'hématoxyline ou l'hématéine. Au contraire, le carmin teint le filament nucléaire très énergiquement. Je ferai remarquer dès maintenant que *ce sont là les caractères histochimiques des noyaux de toutes les cellules nerveuses ganglionnaires*, lesquels ne fixent pas toutes les matières colorantes ayant une affinité élective pour la chromatine. Le noyau des cellules nerveuses se comporte, à ce point de vue, comme celui des éléments cellulaires au sein desquels la nutrition est peu active (MAYZEL). De fait, il s'agit ici d'éléments entretenus par les autres et dont la nutritivité propre est devenue presque absolument larvée.

Au voisinage du noyau, l'on peut ou non constater l'existence d'une certaine quantité de protoplasma granuleux (*spongioplasma*). En dehors de là, tout le corps cellulaire fusiforme consiste dans un empelottement de fibrilles réfringentes, éparpillées dans tous les sens et dans tous les plans, ou bien se groupant çà et là par pinceaux pour marcher de concert, s'éparpiller de nouveau et, en fin de compte, s'ordonner vers la surface du corps cellulaire en une écorce fibrillaire formée d'une série de petites baguettes sensiblement parallèles entre elles, puis passant ensuite dans les deux prolongements antérieur et

postérieur de la cellule, lesquels vont s'arboriser à de grandes distances dans la moelle. Ces prolongements sont, eux aussi, formés de fibrilles ou faisceaux de fibrilles parallèles, ayant pris naissance dans l'empatement fibrillaire du corps de la cellule. Entre les principaux

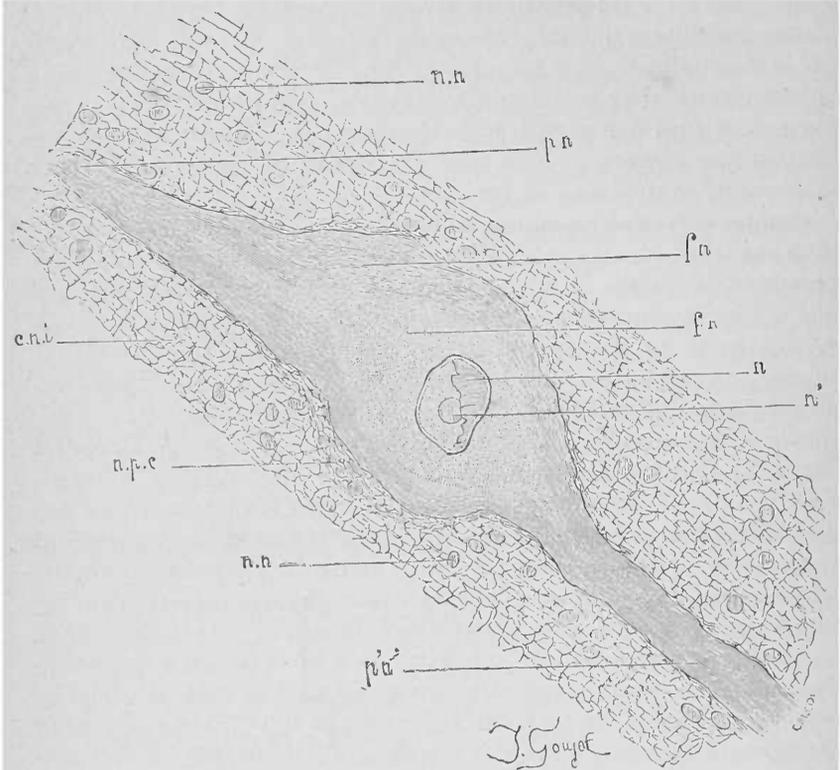


FIG. 621. — Cellule nerveuse bipolaire de la moelle épinière du *Petromyzon marinus*. — Fixation lente (pendant un an) par le bichromate d'ammoniaque à 1 pour 200; coupes à main levée sans durcissement ni inclusion. — Coloration par la purpurine. — Conservation dans la glycérine. — (Oc. 1, obj. 7 de Véric, chambre claire.)

n, noyau; — *n'* nucléole; *fn*, — *fn*, fibrilles nerveuses du globe cellulaire coupées les unes en long et les autres en travers: ces dernières forment une intrication autour du noyau et donnent sur la coupe l'apparence de grains; — *pn*, prolongement protoplasmique de la bipolaire: on voit entre ses fibrilles constitutives des traînées claires répondant au protoplasma nutritif de la cellule; — *m'a*, prolongement grêle, cylindraxile de la cellule, formé de fibrilles nerveuses parallèles et toutes au contact; — *nn*, *nn*, noyaux de la névroglie; — *npc*, noyaux du panier de névroglie formant la cage névroglie péricellulaire.

groupes de fibrilles, se poursuit le protoplasma granuleux sous forme de traînées irrégulières. Entre les fibrilles, la constitution du protoplasma est toute différente.

Il s'agit d'un protoplasma transparent et hyalin (*hyaloplasma*), ressemblant beaucoup au protoplasma intercontractile des cellules

musculaires lisses et striées. Mais il en diffère essentiellement en ce que, dans les intervalles des fibrilles et faisceaux de fibrilles, il réduit en noir le nitrate d'argent tout comme un ciment interépithélial. On le démontre facilement en dissociant une coupe épaisse et fraîche de la moelle du *Pétromyzone* dans une solution de nitrate d'argent à 1 pour 100. Les cellules bipolaires sont striées de traits noirs longitudinaux, parallèles entre eux, séparant des groupes de fibrilles superficielles (fig. 622). Cette imprégnation se poursuit sur leurs deux prolongements antérieur et postérieur; elle existe du reste sur tous les cylindres d'axe, soit des centres, soit des nerfs périphériques. En effet, quand ils ont été cassés en travers et rompus net, leur coupe optique est divisée en petits champs limités par les traits noirs répondant aux bandes de protoplasma interfibrillaire au niveau desquelles le nitrate d'argent s'est réduit. Aucune méthode actuellement connue ne permet de mettre en liberté les fibrilles des cellules nerveuses et de leurs prolongements en dissolvant le protoplasma hyalin qui les unit et les sépare. Pour bien observer la structure fibrillaire du protoplasma, il faut, chez les cyclostomes, avoir recours à une fixation très ménagée et très lente par les bichromates, ou à la fixation par le mélange osmio-picrique. Les cellules vivantes observées dans leur propre plasma ou dans la solution physiologique de sel marin à 7 pour 1000, paraissent absolument homogènes, corps et prolongements, avec un éclat gras et une légère teinte rosée. Mais il ne faudrait pas croire,

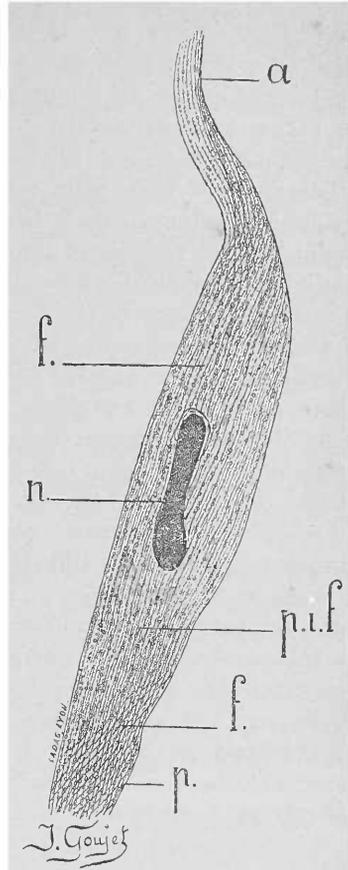


FIG. 622. — Une cellule bipolaire de la moelle de la grande Lamproie (*Petromyzon marinus*) obtenue par dissociation dans une solution de nitrate d'argent à 1 pour 100. — Conservation dans la glycérine. — (Ocul 2, obj. 9 à immers. homogène de Nachet. L'objectif est mis au point à la surface de la cellule).

ff, fibrilles nerveuses parallèles entre elles et laissées incolores par le réactif (elles se croisent aux deux extrémités du corps cellulaire dont les prolongements ont été tordus sur leur axe dans les manœuvres de dissociation); — *pif*, lignes du protoplasma interfibrillaire, sur lequel le sel d'argent s'est réduit en noir comme sur un ciment intercellulaire; — *n*, noyau; — *a*, prolongement grêle, axile de la bipolaire; — *p*, son prolongement réceptif plus épais.

avec LAWDOWSKY, que la fibrillation est ici une simple apparence due à des granulations protoplasmiques rangées en série.

La fibrillation du protoplasma et des prolongements des cellules nerveuses, observée pour la première fois par REMAK (1), sur les cellules ganglionnaires de l'Écrevisse fluviatile, constitue une disposition générale dont MAX SCHULTZE (2) a fourni la démonstration sur les cellules ganglionnaires de la moelle, de l'écorce du cervelet et du cerveau, chez la Torpille et une série d'autres animaux où elle est particulièrement évidente, bien que moins nette que chez les cyclostomes. Chez ces derniers vertébrés dont les cellules nerveuses sont si volumineuses que certaines sont visibles à l'œil nu, aucune n'échappe à la fibrillation si l'on se place dans les conditions que je viens d'indiquer. Mais pour voir les fibrilles, il est nécessaire d'avoir recours à des réactifs qui, changeant légèrement leur coloration et leur indice de réfraction, les rendent différents de ceux du protoplasma interfibrillaire. Normalement, elles sont noyées dans ce protoplasma hyalin et y restent invisibles, parce que leur indice de réfraction est exactement le même que celui de l'hyaloplasma.

Ce dernier, comme on le verra un peu plus loin, est constitué par une substance apte à laisser diffuser les cristoïdes très rapidement, à les emmagasiner et à s'en gonfler, exactement à la façon du protoplasma hyalin intercontractile des cellules musculaires à contraction brusque. C'est la voie même de la nutrition et le lieu des échanges au sein des cellules nerveuses. Il est probable au contraire que les fibrilles exercent une activité purement fonctionnelle, tout comme les fibrilles élémentaires de la substance contractile des muscles striés.

Constituée de cette façon, la cellule nerveuse est très délicate et vulnérable. Il suffit de changements légers survenus dans la composition de son plasma pour la faire vacuoler. En présence de l'eau, du picrocarminate, même de la solution d'acide osmique à 1 pour 100 dans l'eau, elle émet des gouttes sarcodiques et se déforme. Saisie net au contraire par les vapeurs osmiques dans la chambre humide, elle est fixée dans sa forme comme un corps réfringent à la façon du verre légèrement enfumé. Cette faible coloration noire, comme lavée d'encre de Chine, répond à la réduction de l'osmium sur la graisse phosphorée de constitution du protoplasma. Comme, d'autre part, cette teinte est diffuse, on en doit conclure que la graisse de composition n'est pas localisée sur les fibrilles ou sur le plasma hyalin, mais bien répandue uniformément à l'état soluble dans le *plasma imbitif* qui pénètre l'élément tout entier, plasma sur lequel je reviendrai dans un instant. Au contraire, le nucléole est absolument noir et renferme une réserve de graisse phosphorée.

(1) REMAK, Neurologische Erläuterungen (*Arch. de J. Müller*, p. 469, 1844).

(2) MAX SCHULTZE, *Observat. de Structura cellularum fibrarumque nervearum* (*Bonner Universitäts-Program.*, Aug. 1868).

Constitution de la cellule nerveuse d'après Max Schultze. — Je viens de décrire la cellule nerveuse la plus simple qu'on puisse rencontrer dans le système nerveux des vertébrés : cellule bipolaire recevant l'incitation par l'un de ses prolongements, la modifiant au passage au niveau de son corps cellulaire et projetant le mouvement nerveux, ainsi influencé par son action propre, le long de son autre prolongement partant du pôle opposé. MAX SCHULTZE admit qu'une pareille cellule est départie en deux zones : L'une profonde, périnucléaire, occupée par le protoplasma granuleux ; l'autre superficielle, ayant été le siège et l'objet des différenciations fibrillaires. De plus, il admit aussi que toutes ces fibrilles marginales ne font que passer à travers les cellules nerveuses. Ces dernières joueraient donc par rapport aux fibrilles le rôle de corps cellulaires nodaux, préposés à leur nutrition ou au renforcement de leur activité fonctionnelle. MAX SCHULTZE avait néanmoins remarqué qu'en abordant la cellule nerveuse, certaines fibrilles s'engagent profondément dans le protoplasma au sein duquel leur mode de se comporter demeure inconnu. Une observation déjà ancienne de P LANGERHANS permet d'aller plus loin. Chez les cyclostomes, toute cellule nerveuse bipolaire, soit du névraxe, soit des ganglions périphériques, montre l'un de ses deux prolongements, le cylindre-axe, plus grêle que l'autre (voy. fig. 624). Selon le sens de la marche de l'influx nerveux en de telles cellules, il y a donc ou réduction, ou augmentation du nombre des fibrilles nerveuses protoplasmiques au niveau du corps cellulaire. Il se perd ou il se gagne des fibrilles au niveau de la portion de chaque cellule nerveuse répondant à son corps, qui renferme le noyau.

Signification morphologique des fibrilles protoplasmiques des cellules nerveuses. — La conception de SCHULTZE avait pris naissance à une époque où l'on tendait encore à considérer les *fibres nerveuses* comme pouvant constituer, dans un grand nombre de cas, des éléments indépendants, ayant une existence propre et individuelle. On sait au contraire actuellement que toute fibre nerveuse n'est autre chose qu'un prolongement particulier d'une cellule nerveuse, ou, pour mieux dire, autre chose qu'un faisceau de ces prolongements particuliers des cellules nerveuses que je définirai plus loin sous le nom de « cylindres d'axe primitifs ». On doit également admettre que, sauf des cas tout à fait exceptionnels, les cellules nerveuses constituent au sein du système nerveux des individualités indépendantes comprenant à la fois le corps cellulaire et tous les prolongements issus de celui-ci.

Il faut donc considérer les fibrilles protoplasmiques comme des différenciations particulières du protoplasma des cellules ganglionnaires, exactement comparables aux filaments développés par la périphérie des cellules ectodermiques du type malpighien, bien qu'exerçant un rôle fonctionnel absolument différent. En faisant remarquer que la

fibrillation se montre d'abord exclusivement à la surface des cellules nerveuses, pour ne gagner que le cas échéant et toujours secondairement la profondeur du corps cellulaire, MAX SCHULTZE avait fait une observation des plus exactes. Nous verrons d'autre part que les fibres névrogliales, qui ressemblent à tant de points de vue aux fibrilles protoplasmiques des cellules nerveuses et des prolongements nerveux, sont, elles aussi, des formations secondaires et marginales de l'élément cellulaire qui leur a donné naissance. Enfin, un certain nombre de cellules nerveuses véritables, catégorisées jusqu'à ces derniers temps sous le nom de « grains », développent parfois sur l'une des faces seulement de leur corps cellulaire très réduit, et comme tangentielle-ment, d'immenses faisceaux fibrillaires. Les fibrilles protoplasmiques des cellules ganglionnaires, les fibres de la névroglie, les faisceaux fibrillaires des grains nerveux dont je viens de parler, présentent également ce caractère commun d'être de *toute longueur* : c'est-à-dire de consister en des fils qui ne se divisent pas sur leur trajet, exactement comme les filaments unitifs des cellules du corps de Malpighi. Leur signification morphologique est donc fondamentalement la même, bien qu'il s'agisse de formations tout à fait différentes quant au fonctionnement.

Ce point d'anatomie générale, que je traite ici sommairement en le dégageant d'emblée et pour ainsi dire *a priori*, devait être établi tout d'abord à cause de sa grande importance théorique et de la lumière qu'il jette sur les formations ectodermiques d'ordre neural, comparées à celles déjà connues et d'ordre purement tégumentaire. Il sera d'ailleurs mis hors de conteste par l'analyse histologique, chemin faisant dans chaque cas particulier. La portée en est la suivante : à savoir que, tout aussi bien dans le système nerveux que dans les épithéliums de revêtement, les cellules ectodermiques sont aptes à différencier, sur leur marge, des fibres qui croissent ensuite et se projettent à de grandes distances, de façon à établir entre elles des relations nombreuses et s'opérant par un mode identique au fond. En revanche, elles paraissent incapables d'édifier en dehors d'elles des formations indépendantes, comparables aux faisceaux conjonctifs et aux fibres élastiques. En tenant compte de l'évolutivité spéciale des cellules ectodermiques et de l'étendue possible de leurs flexions morphologiques, on pouvait même prévoir l'impossibilité absolue de l'indépendance des cellules ganglionnaires avec les fibres nerveuses.

Cellules nerveuses multipolaires. Prolongement de Deiters. — Sur une coupe transversale de la moelle amyélinique d'un cyclostome (1),

(1) Fixation par le liquide de Müller pendant plusieurs mois. Coupes transversales à main levée. Coloration à l'éosine hématoxylique ou à l'hématéine et l'éosine. Alcool à 90°, éosiné Essence de girofles, essence de bergamote, résine Dammar.

on reconnaît que les cellules bipolaires si simples que je viens de décrire occupent toute la région des cordons, mais qu'à droite et à gauche du canal de l'épendyme on en trouve d'autres très différentes et qui possèdent un grand nombre de prolongements ramifiés comme les branches d'un arbre. Ce sont les *cellules multipolaires*. On peut aussi reconnaître que certaines d'entre elles, qui se présentent dans la coupe d'une manière favorable, émettent un prolongement qui reste indivis, puis sort du névraxe pour aller former l'une des fibres nerveuses dépourvues de myéline d'une racine antérieure. Les prolongements arborisés comme les branches d'un arbre sont les *prolongements protoplasmiques* de la cellule ganglionnaire ou *dendrites* de His. Le prolongement unique et indivis est le *prolongement de Deiters*; il a la signification d'un cylindre-axe ou portion essentielle d'une fibre nerveuse. C'est lui qui projette au loin l'onde nerveuse élaborée au sein de la cellule, laquelle cellule est ici motrice et va se mettre, par son prolongement cylindre-axe, en relation avec une cellule musculaire pour l'exciter, dès qu'elle agit, à la contraction soit du mode brusque, soit du mode lent.

Considérons maintenant une rétine du Lapin ou du Cobaye colorée sur le vivant par l'injection intra-veineuse de bleu de méthylène Bx, et étalée à plat dans la solution physiologique de sel marin à 7 pour 1000 sur la lame de verre, la limitante interne tournée en haut. Immédiatement au-dessous de la limitante, on peut observer des pinceaux formés par la réunion des fibres nerveuses optiques, minces comme des fils et teintes en bleu pur. De distance en distance, on voit se détacher l'une de ces fibres minces. Elle suit un trajet plus ou moins direct ou compliqué, souvent même récurrent. Puis, après s'être effilée de façon à devenir presque imperceptible tant elle est grêle, elle se renfle lentement en un petit cône, lequel prend naissance sur le corps ou plus rarement sur un prolongement membraniforme déjà ramifié d'une immense cellule nerveuse ganglionnaire (fig. 623) munie d'une quantité de prolongements rameux, qui s'arborescent et se subdivisent en divers sens à la façon des branches de l'arbre le plus touffu qu'on puisse imaginer. Ces prolongements sont, eux aussi, teints en bleu, de même que le corps de la cellule. Ils se dichotomisent en devenant de plus en plus fins et en pénétrant dans l'intérieur de la couche moléculaire de la rétine. On les y voit se mêler à des prolongements semblables émanés d'autres cellules nerveuses sans qu'on puisse savoir si, et où ils finissent d'exister au sein de la membrane. Le corps de la cellule renferme un noyau moins coloré que les prolongements.

Il s'agit ici d'une cellule nerveuse d'ordre sensitif, d'une cellule sensorielle du ganglion optique de la rétine. Ses prolongements protoplasmiques se distinguent d'emblée de son filament cylindre-axe, parce qu'ils se subdivisent un grand nombre de fois sans s'anastomoser

entre eux. Le cylindre d'axe est ici au contraire absolument indivis. Il prend naissance par un petit prolongement conique du corps cellulaire : le *cône d'émergence*, qui s'effile considérablement d'abord, puis se poursuit sous forme d'une fibre unique, laquelle passe directe-

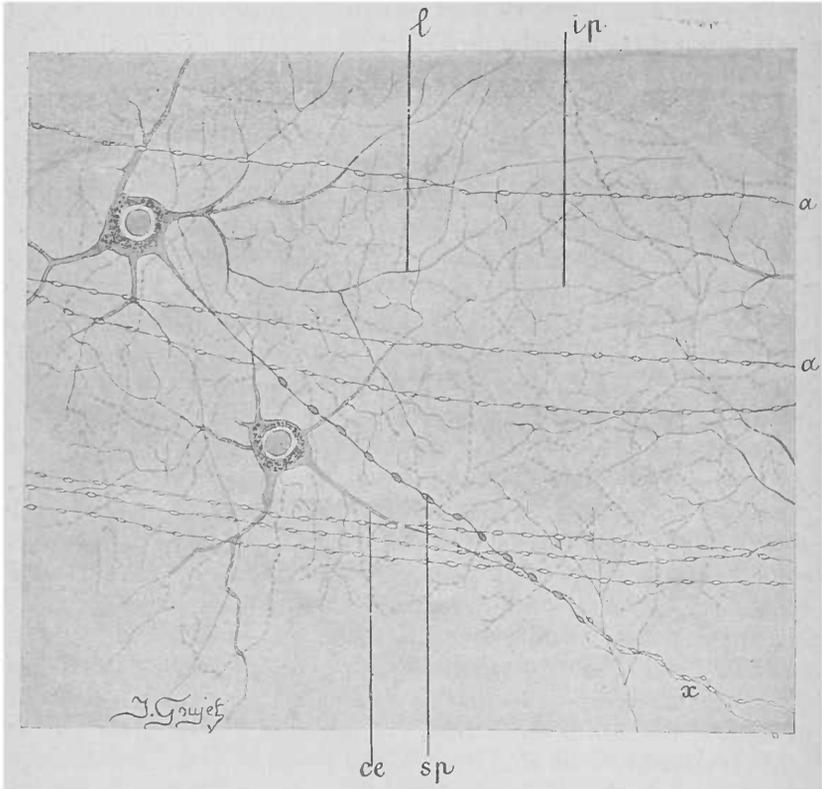


FIG. 623. — Cellules nerveuses multipolaires (du type de Deiters) du ganglion optique de la rétine du Lapin. Injection au bleu de méthylène par voie artérielle sur l'animal vivant. Fixation au sublimé. Conservation dans la glycérine neutre. Dessin fait aussitôt après la fixation. — (Ocul. 1, obj. 6, de Leitz, chambre claire.)

Les deux cellules multipolaires envoient leur cylindre d'axe dans une travée de fibres optiques : en α , les deux filaments de Deiters s'enroulent l'un autour de l'autre sur un certain parcours ; — ce , cône d'émergence ; — sp , segment perlé du filament de Deiters ; — l , prolongements protoplasmiques lisses s'arborisant dans un plan plus externe, au sein de l'intrication perlée d'un des étages du plexus cérébral où un certain nombre d'entre eux deviennent perlés.

ment dans les fibres optiques pour former l'un des éléments fibrillaires d'un quelconque des tubes nerveux de ce nerf. Si maintenant on fixe la préparation par une goutte de solution aqueuse concentrée de sublimé, on a rendu persistante une disposition dont la découverte, due à DEITERS, a complètement changé les idées qui régnaient précédemment quant aux rapports des fibres nerveuses avec les cellules

ganglionnaires. DEITERS (1) établit le premier, en effet (1865), que le cylindre-axe des nerfs n'est rien autre chose qu'un prolongement particulier de la cellule nerveuse ou, pour mieux dire, un faisceau de fibres formé par de tels prolongements réunis.

Or, si l'on suit jusqu'aux muscles le prolongement cylindre-axe d'une cellule multipolaire des cornes antérieures de la moelle, on le verra se diviser et se subdiviser, et par exemple dans les muscles striés, se terminer par une arborisation délicate au sein de la substance granuleuse d'une plaque motrice. Si de même, on suit le filament cylindre-axe d'une cellule d'ordre sensitif telle qu'une cellule multipolaire du ganglion optique de la rétine, on le verra, lui aussi, s'arboriser vers sa terminaison, dans certains points particuliers de la substance grise du cerveau. Il en résulte qu'on doit considérer la cellule nerveuse, ses prolongements protoplasmiques, le filament de la fibre nerveuse répondant à son prolongement de Deiters et l'arborisation ultime de celui-ci, comme les diverses parties d'un tout répondant à un seul et même élément cellulaire nerveux. Telle est, en effet, la conception vraiment magistrale substituée par DEITERS à la notion de *cellules nerveuses* et de *fibres nerveuses* ayant une existence distincte et indépendante. A l'élément nerveux considéré ainsi dans sa totalité, son indépendance et son individualité histologique, WALDEYER a donné le nom de *neurone*, qui a le mérite de le désigner d'un seul mot.

Constitution histologique des grandes cellules multipolaires ou du type de Deiters. — Le noyau des grandes cellules multipolaires soit des cornes antérieures de la moelle des vertébrés, soit au ganglion optique de leur rétine (que nous prenons ici pour types de la description parce qu'elles émettent un cylindre-axe passant de suite dans une fibre nerveuse), offre exactement la même constitution que celui des cellules bipolaires de la moelle et des ganglions périphériques, et que celui des cellules dites unipolaires de ces mêmes ganglions. Il ne se colore pas du tout par la purpurine et très faiblement par l'hématoxiline ou l'hématéine. Il est entouré d'une masse plus ou moins considérable de protoplasma granuleux. Le corps protoplasmique affecte des configurations extrêmement variables, mais il est toujours de structure fibrillaire comme l'avait affirmé MAX-SCHULTZE. On peut s'en convaincre en fixant convenablement les cellules nerveuses par le mélange osmio-picrique, ou, comme l'a bien démontré DOGIEL pour les cellules de la rétine colorée par le bleu de méthylène direct, en faisant agir après le bleu un mélange de solution d'acide osmique et de solution de picrate d'ammoniaque. Ce sont, dans ces conditions, les fibrilles qui restent colorées en bleu. On les voit passer du corps cellu-

(1) DEITERS, *Untersuchungen über Gehirn u. Rückenmark des Menschen u. d. Säugethiere*, Braunschweig, 1865.

laire dans les prolongements protoplasmiques où elles sont distribuées d'une façon plus ou moins uniforme; ou bien elles se groupent en minces fascicules dont les uns occupent une position marginale par rapport au prolongement, tandis que d'autres filent dans son axe. Chez les vertébrés supérieurs (mammifères et oiseaux), la fibrillation est le plus ordinairement fasciculée. Elle est au contraire uniforme chez les ver-

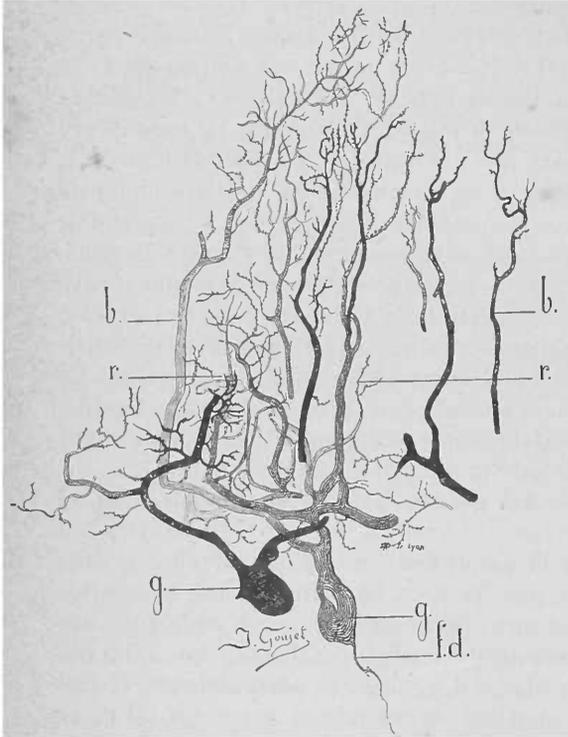


FIG. 624. — Cellules de Purkinje du cervelet de l'Homme imprégnées par la méthode de GOLGI. — (Ocul. 1, obj. 3 de Véricik, chambre claire.)

gg, globe cellulaire; — *fd*, filament de Deiters; — *ob*, branches de l'arborisation protoplasmique; — *rr*, rameaux de cette arborisation se poursuivant par des ramuscules entourés d'une gaine de givre de Boll qui leur donne une apparence granuleuse.

prolongements protoplasmiques deviennent plus grêles, la fibrillation devient moins distincte. Il faut à ce point de vue (et à d'autres comme nous le verrons plus loin) distinguer divers ordres de prolongements (fig. 624). Ceux qui émanent du corps cellulaire, et qui sont tous assez volumineux et souvent rubanés ou même membraniformes, seront appelés *branches* de l'arborisation protoplasmique. Les branches se subdivisent en *rameaux* qui donnent eux-mêmes une série de ra-

tébrés inférieurs (ganoïdes, cyclostomes): les fibrilles courant parallèlement les unes aux autres de façon à dessiner une striation longitudinale à peu près régulière du prolongement. Quand les prolongements sont mal tendus, la fibrillation devient onduleuse. Enfin, les fibrilles ou groupes de fibrilles, au niveau des divisions et subdivisions des prolongements, soit se groupent en faisceaux divergeant en Y pour s'engager dans chaque branche de division, soit passent d'une branche de division à l'autre, en formant de la sorte des chiasmas aux points de bifurcation. Dans les intervalles des fibrilles règne le protoplasma interfibrillaire.

Au fur et à mesure qu'en s'arborisant, les

muscules, exactement comme un arbre très touffu. La fibrillation peut être, d'ordinaire, nettement suivie sur les branches et les rameaux. Sur les ramuscules, qui sont eux-mêmes de divers ordres, on ne peut plus la suivre. Les ramuscules apparaissent comme des fils d'une extrême ténuité et irréductibles en fibrilles, bien que ce soit là probablement une apparence puisqu'eux-mêmes se divisent et se subdivisent à l'infini.

Sur le cône d'émergence du prolongement de Deiters, on voit d'abord s'engager un pinceau de fibrilles, issu de l'embrouillement fibrillaire du corps de la cellule nerveuse. Puis, quand le cône s'effile, il cesse d'avoir une apparence fibrillaire et se poursuit (par exemple dans les cellules du ganglion optique de la rétine des mammifères) par le filament d'une excessive ténuité dont j'ai déjà parlé, lequel prend un peu plus loin un diamètre un peu supérieur pour le garder ensuite constant jusqu'à son engagement dans une fibre nerveuse proprement dite. Jusqu'au point précis où s'opère cet engagement, le prolongement de Deiters représente ce que j'ai appelé le *filament axile primitif*, et non point un cylindre-axe ayant la même signification que celui des fibres nerveuses que chacun connaît.

Distinction fondamentale entre le filament axile primitif et le cylindre-axe des fibres nerveuses. — Dans la rétine des mammifères dont les cellules nerveuses ont été colorées sur le vivant et par injection intra-vasculaire au bleu de méthylène, on voit, aux extrémités de l'épanouissement des fibres nerveuses optiques, sur la marge de la rétine, les prolongements de Deiters issus chacun d'une cellule ganglionnaire distincte se grouper en cylindres-axes proprement dits, c'est-à-dire occupant plus loin l'axe d'une fibre à myéline du nerf optique. Ils ne le font pas d'emblée. Ils se rapprochent, s'éloignent tour à tour en une fasciculation d'abord plexiforme, dont les traits échangent une série de fois des filaments de Deiters. Un *cylindre-axe proprement dit*, celui individualisant une fibre nerveuse, ne peut donc être dans ce cas considéré que comme un faisceau de filaments de Deiters ou *filaments axiles primitifs* dont chacun répond à une cellule ganglionnaire prise en particulier. Le cylindre-axe proprement dit rassemble donc sur un même chemin des filaments axiles commandés chacun par une cellule différente, et marchant simplement de conserve (voy. fig. 622, *x*) avant de s'éparpiller derechef pour prendre chacun leur terminaison particulière. Tel serait un câble téléphonique groupant des fils émanant de postes divers, et se rendant à d'autres postes ou bien à un poste unique selon les cas et les besoins du fonctionnement, par un chemin commun et en utilisant les mêmes moyens de conduction et d'isolement durant un certain parcours.

En d'autres termes, de son origine à sa terminaison, un *filament axile primitif* est commandé par un *seul neurone* : celui qui lui a

donné naissance. Un *cylindre-axe* de fibre nerveuse réunit provisoirement les filaments axiles de *plusieurs neurones*, sauf quand il est formé par le filament axile d'une cellule nerveuse ganglionnaire unique, ce qui, du reste, arrive dans nombre de cas. Quel que soit son volume, qui d'ailleurs peut être considérable, c'est sous le nom de filament axile ou de *cylindre-axe primitif* qu'il convient de le désigner alors.

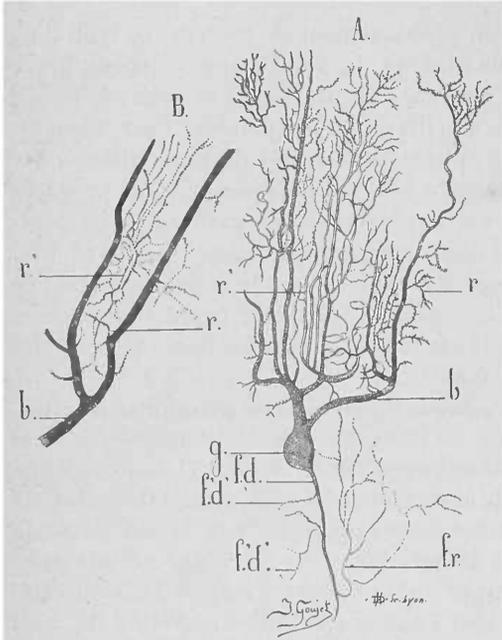


FIG. 625. — Cellules de Purkinje du cervelet de l'Homme (méthode de GOLGI et préparation originale de GOLGI). Projecté à la chambre claire sous l'ocul. 1 et l'obj. 2 de Véricq, étude des détails sous l'obj. 7 de Véricq.

A, cellule de Purkinje imprégnée dans son ensemble; — *g*, corps de la cellule ganglionnaire; — *b*, branches protoplasmiques; — *r, r'* rameaux terminés par des ramuscules granuleux, entourés d'une gaine de givre de Boll dont les grains dessinent à leur surface une multitude de petits bourgeons; — *fd*, filament de Deiters; — *fd', fd'*, ses collatérales ordinaires; — *fr*, collatérale récurrente fournissant dans la substance moléculaire une arborisation terminale.

B, branches *b*; — *r*, rameaux; — *r'*, ramuscules de cette même cellule dessinée sous un plus fort grossissement.

se détachent un certain nombre de fins ramuscules eux-mêmes divisés et subdivisés plus loin, sans d'ailleurs que cela lui fasse perdre son indi-

Collatérales du filament axile primitif. —

Le filament axile primitif des cellules nerveuses du ganglion optique de la rétine, que j'ai pris à dessein pour type, répond exactement à la conception de DEITERS. Il ne se subdivise jamais sur son trajet, et n'émet aucun ramuscule latéral chemin faisant, jusqu'à son passage dans le cylindre d'axe de la fibre nerveuse du nerf optique à laquelle il est destiné. Mais ce n'est pas le cas le plus général. En 1880, GOLGI (1) inventa la méthode d'imprégnation des cellules nerveuses par le chromate d'argent qui porte son nom, et fit en outre une découverte de premier ordre à l'aide de cette méthode. Il fit voir en effet que du filament axile primitif, tout aussi bien que des prolongements protoplasmiques,

(1) GOLGI, *Studi istologici sul midollo spinale* (3^e Congrès italien de Psychiatrie, septembre 1880).

vidualité (fig. 625). Après avoir émis sur son trajet ces *collatérales*, qui prennent toujours naissance à angle droit ou très obtus à une certaine distance de son point d'issue du cône d'émergence, il passe en effet finalement dans le cylindre-axe d'une fibre nerveuse soit pourvue de myéline, soit amyélinique. Le fait démontré par DEITERS demeure donc intact. Mais celui démontré par GOLGI a de son côté une grande portée. On sait en effet que c'est par le filament axile primitif que les cellules nerveuses ganglionnaires projettent au loin l'onde nerveuse suscitée ou modifiée par elles au passage. Telle qu'elle est et parcourant le filament axile primitif, cette onde peut donc distribuer latéralement, chemin faisant, des *incitations dérivées* sur d'autres éléments nerveux en prenant la voie des collatérales : et ceci tout en marchant droit à son but, qui est la terminaison lointaine ou *pôle d'application* majeur du filament axile primitif. C'est probablement pour satisfaire à cette fonction, qui au fond consiste à répandre sur une certaine étendue et à transmettre à un grand nombre de cellules nerveuses l'indication du mode de mise en jeu et comme le signal de l'activité de quelques-unes d'entre elles, que la plupart des grandes cellules multipolaires de l'écorce cérébrale et de l'écorce cérébelleuse émettent des filaments axiles primitifs munis de collatérales nombreuses, s'étendant au loin dans les directions les plus diverses et branchées un grand nombre de fois, sur leur trajet ou au voisinage de leur terminaison apparente.

Principaux types histologiques de cellules multipolaires. — A l'aide de l'imprégnation faite soit par la méthode du chromate d'argent, soit par celle du bleu de méthylène, on peut se rendre compte de la forme générale des cellules multipolaires. La première de ces deux méthodes est surtout avantageuse parce qu'elle colore les cellules nerveuses et leurs prolongements en noir de bistre uniforme, et n'imprègne que quelques-unes d'entre elles au milieu des autres. Leur configuration saute alors aux yeux. Leurs variétés de forme sont innombrables dans les différentes formations ganglionnaires du système nerveux central et ne peuvent être indiquées que dans une étude de celui-ci faite à un point de vue systématique et descriptif. Toutefois, je décrirai ici quelques-unes d'entre elles, parce qu'elles sont utiles à connaître au point de vue de l'anatomie générale, c'est-à-dire de la conception générale aussi de la cellule nerveuse envisagée en tant qu'élément anatomique et agent fonctionnel.

Considérons d'abord une cellule motrice des cornes antérieures de la moelle de l'Homme, du Chien, etc. Les prolongements protoplasmiques partent dans une série de directions sur tout le pourtour du corps cellulaire. Le filament axile primitif se dégage lui-même du corps de la cellule d'une façon quelconque ; on le reconnaît seulement au milieu des autres parce qu'il reste indivis au lieu de se brancher

un grand nombre de fois. Si au contraire nous observons une des grosses cellules multipolaires de la rétine (fig. 626), nous reconnaitrons que, sauf un petit nombre partant du même côté que le filament axile primitif, en majorité les prolongements protoplasmiques montent dans la couche moléculaire pour s'y arboriser et concourir à y former, en s'entrelaçant avec d'autres prolongements nerveux, le

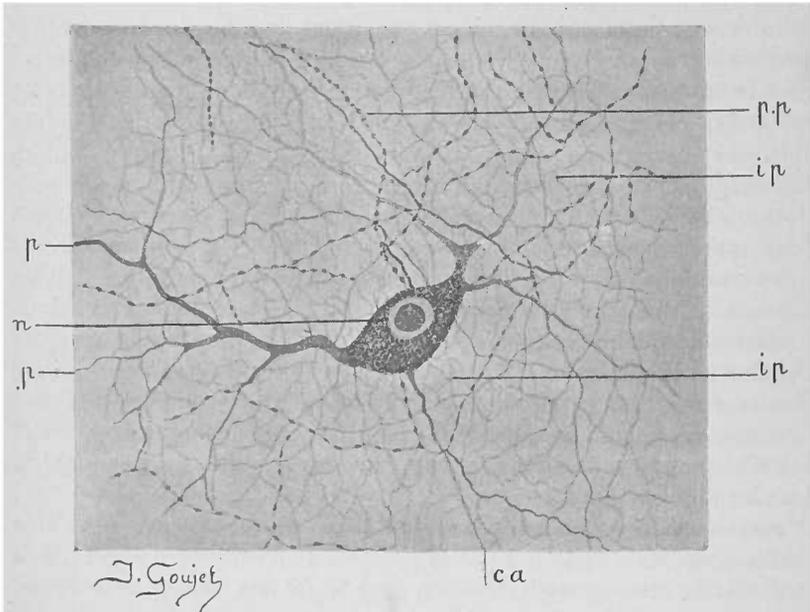


FIG. 626. — Cellule nerveuse multipolaire du type de Deiters prise dans la rétine colorée sur le vivant par l'injection (chaude, à 39°) de bleu de méthylène dans l'aorte du Lapin. Fixation au sublimé. Conservation dans la glycérine. — (Ocul. 1, obj. 8 de Leitz, chambre claire.)

n, noyau de la cellule nerveuse; — ca, son prolongement cylindraxile ou de Deiters; — pp, prolongements protoplasmiques lisses; prolongements protoplasmiques perlés compris dans un plan plus externe que les lisses; — ip, ip, intrication perlée avec une multitude de croisements par appuis adhésifs comprise dans le plexus cérébral de la rétine.

plexus cérébral de RANVIER. Les prolongements protoplasmiques et le filament de Deiters se projettent donc déjà sensiblement en deux sens opposés, esquissant par rapport au corps cellulaire une double polarité comparable à celle que nous avons vue exister dans les cellules bipolaires des cyclostomes qui nous ont servi de type initial.

Cette double polarité s'accuse d'une façon tout à fait remarquable dans les énormes cellules multipolaires situées sur les limites de la couche moléculaire et de la couche des grains de l'écorce du cervelet de l'Homme et des mammifères. Ces cellules sont connues sous le nom de *cellules de Purkinje*, et leur configuration générale rappelle

d'une manière frappante celle de certaines plantes bulbeuses, dont la tige émet des rameaux aériens nombreux et compliqués et enfonce, en sens inverse, dans le sol une longue racine munie de radicelles collatérales, terminée par un chevelu de radicelles. Le corps protoplasmique de chaque cellule de Purkinje est, en effet, globuleux ou cordiforme. Il émet deux ou trois branches protoplasmiques d'où naissent des rameaux ascendants nombreux, puis des ramuscules divisés et subdivisés à l'infini. Toute cette végétation protoplasmique monte dans la substance moléculaire, vers la surface de la circonv

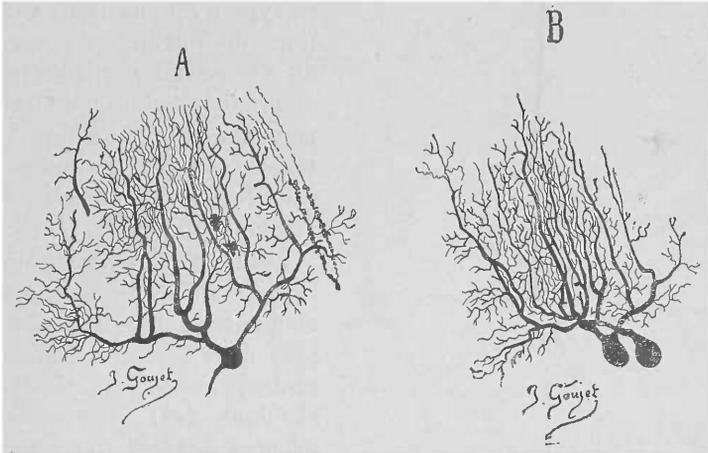


FIG. 627. — Cellules de Purkinje du cervelet de l'homme imprégnées par la méthode du chromate d'argent (procédé lent de GOLGI). — (Ocul. 1, obj. 0 de Véric, chambre claire.)

A, cellule de Purkinje à arborisation protoplasmique étalée très largement en espalier et à développement considérable; — B, deux cellules intriquant l'une avec l'autre leurs arborisations protoplasmiques beaucoup plus réduites.

lution revêtue par la pie-mère. Elle s'étale en espalier, perpendiculairement à l'axe du pli cérébelleux comme l'a bien indiqué STIEDA (1), occupant exclusivement la couche moléculaire au-dessus du corps de la cellule qui l'émet. Celui-ci, par contre, projette en sens inverse (c'est-à-dire vers la couche des grains) un fin cylindre d'axe qui va gagner les fibres nerveuses formant l'axe du pli cérébelleux, en détachant des collatérales à angle droit ou obtus sur son trajet. Ces collatérales, après s'être plusieurs fois branchées, donnent des filaments récurrents très grêles qui rentrent dans la substance moléculaire pour venir s'entrelacer avec les prolongements nerveux que renferme celle-ci, et se terminer quelquefois par un petit bouquet de branches courtes

(1) STIEDA, Zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Cerebellum (*Arch. f. Anat. u. Physiologie*, p. 407, 1894).

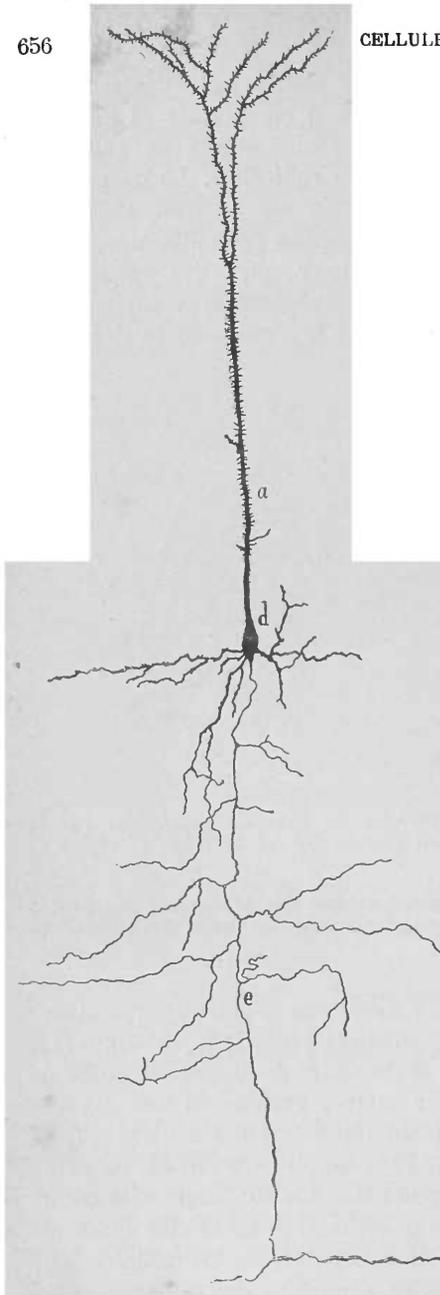


FIG. 628 — Cellule pyramidale géante du cortex cérébral d'une Souris d'un mois; méthode rapide de GOLGI. (D'après RAMON Y CAJAL; figure empruntée à DÉJERINE.)

a, prolongements protoplasmiques ascendants; — *d*, prolongements protoplasmiques basilaires; — *e*, le filament axile et ses collatérales.

portant des renflements en bouton. Ici donc, le sens de la végétation cylindraxile et celui de la végétation protoplasmique sont absolument divergents et même opposés cap pour cap, — tout comme l'est dans une plante la végétation des branches aériennes et celle des racines. Comme ce type n'est pas limité aux cellules de Purkinje du cervelet, mais se retrouve ailleurs (grains de la circonvolution godronnée, par exemple), je désignerai de telles cellules ganglionnaires sous le nom de *cellules arboresciformes* (fig. 627).

Les *cellules pyramidales* de l'écorce grise du cerveau des mammifères marquent un pas de plus dans la spécialisation des prolongements protoplasmiques et dans leur disposition en groupes de végétation réguliers. Elles ont la forme d'un cône très allongé dont le sommet, dirigé vers la surface de la circonvolution, émet une puissante et riche arborisation protoplasmique, tandis qu'il en part une autre de sa circonférence de base. Du centre de la base part le filament axile primitif, qui gagne les fibres blanches sous-corticales après avoir donné des collatérales nombreuses, se branchant et se distribuant dans l'écorce elle-même (fig. 628).

Enfin, les *cellules mitrales* du bulbe olfactif fournissent l'exemple d'un prolongement protoplas-

mique véritablement spécialisé, différant de tous les autres et végétant en sens inverse du filament axile primitif pour se terminer brusquement, au sein des glomérules olfactifs, en une arborisation spéciale disposée en corbeille ou en ombelle, dont les branches s'entrelacent avec une arborisation semblable, laquelle termine les fibres nerveuses olfactives. Un tel prolongement protoplasmique est tout aussi bien

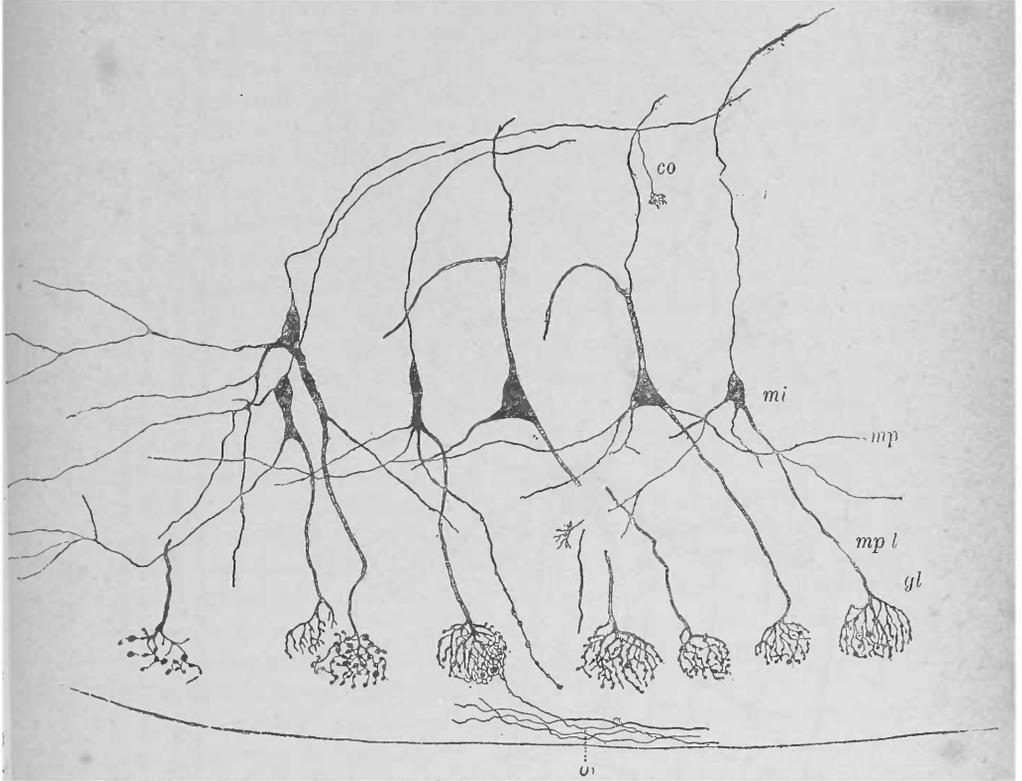


FIG. 629. — Cellules mitrales, glomérules olfactifs et terminaisons centrales du nerf olfactif. Partie inférieure d'une coupe sagittale du bulbe olfactif d'un Lapin âgé de 2 jours. Méthode rapide de GOLGI. (D'après G. RETZIUS; figure empruntée à DÉJERINE.)

mi, cellules mitrales; — *af*, filaments axiles des cellules mitrales; — *co*, collatérale d'un d'entre eux terminée par une arborisation courte; — *mp*, prolongements protoplasmiques, à direction tangentielle, des cellules mitrales; — *mp l*, prolongement protoplasmique réceptif des cellules mitrales allant s'arboriser dans les glomérules olfactifs; — *gl*, glomérule olfactif; — *o*, fibres nerveuses olfactives, s'arborisant également dans les glomérules.

différencié que n'importe quel filament de Deiters, et sa constitution semble imposer d'emblée à l'observateur la notion d'un rôle fonctionnel particulier exercé par lui (fig. 629).

En regard de cette différenciation élevée et manifestement fonctionnelle de l'un des prolongements protoplasmiques, il convient de placer

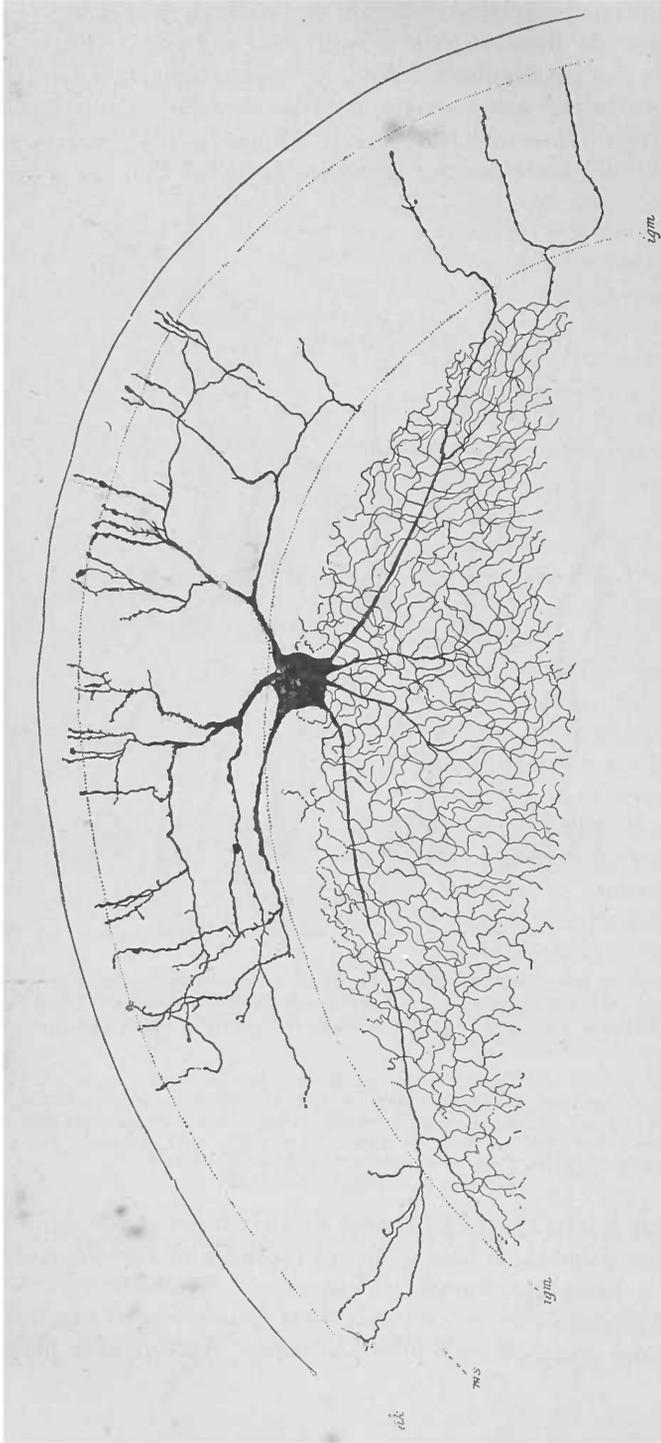


FIG. 630. — Cellule de GORGI à cylindre-axe court d'une circonvolution cérébelleuse du jeune Chat de 15 jours (coupe perpendiculaire à la direction du pli; méthode rapide de GORGI. (D'après G. RETZIUS; figure empruntée à DÉJÉRINE.)

o k, zone granuleuse embryonnaire; — *m.s.*, zone moléculaire; — *i.g.m.*, ligne des cellules de Purkinje qui n'ont pas été dessinées. Le cylindre d'axe court de la cellule de GORGI se ramifie dans la zone des grains par une multitude de ramifications *cy*.

une série de flexions morphologiques s'accusant dans un sens inverse, c'est-à-dire par des modifications du filament axile primitif. Le premier exemple nous est fourni par les cellules multipolaires découvertes par GOLGI et décrites par lui sous le nom de « cellules du second type ». Ce sont les *cellules à cylindre-axe court*. Les plus caractéristiques existent en petit nombre dans la partie superficielle de la zone des grains de l'écorce du cervelet. Le corps cellulaire émet une série de prolongements protoplasmiques qui en majorité montent pour se brancher dans la couche moléculaire. Le filament axile primitif se branche lui-même dès sa naissance; puis il se divise et se subdivise en d'innombrables ramuscules dessinant, au sein de la couche des grains, des mailles curvilignes dans lesquelles GOLGI avait cru voir un réseau anastomotique d'où naîtraient les cylindres d'axe sensitifs, mais qui, en réalité, ne se fermentaient pas et s'épuiseraient entre les grains. De fait, sur les préparations obtenues par la méthode du chromate d'argent (fig. 629), on ne peut reconnaître ou, pour mieux dire, supposer qu'une telle arborisation répond à un filament de Deiters, sinon par la ténuité, la régularité et le caractère constamment lisse des prolongements divisés et subdivisés, comparés à ceux manifestement protoplasmiques montant dans la couche moléculaire. La même observation doit être faite quant aux cellules que RAMON Y CAJAL décrit sous le nom de « cellules spéciales de la zone moléculaire » dans l'écorce cérébrale (1). Les unes, occupant l'étage superficiel des circonvolutions et dirigées dans le plan horizontal, sont des cellules bipolaires de petite taille. Leurs tiges polaires fournissent d'abord un certain nombre de prolongements protoplasmiques se détachant à angle droit ou presque droit; « puis elles se coudent pour se rapprocher de la surface du cerveau et se décomposer en deux, trois ou plusieurs filaments très longs, variqueux, ayant l'apparence de fibres nerveuses ». Ce seraient là des cellules à filaments de Deiters multiples : des *cellules polyaxiles* (fig. 630). D'autres cellules, également polyaxiles, mais pourvues de prolongements protoplasmiques branchés leur donnant une configuration étoilée, occupent de préférence l'étage inférieur de la couche moléculaire et posséderaient, dit RAMON Y CAJAL, deux, trois prolongements de DEITERS ou même davantage.

Ces faits sont très intéressants. Toutefois, je considère l'existence des cellules polyaxiles (cellules du type de CAJAL des auteurs) comme n'étant pas absolument démontrée. Comme je le ferai voir un peu plus loin, il n'y a actuellement qu'une seule méthode permettant de reconnaître à coup sûr comme tel un filament axile primitif à son origine : c'est celle du bleu de méthylène injecté par voie artérielle ou

(1) RAMON Y CAJAL, *Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux chez l'homme et les vertébrés* (édition française, p. 47, 1895).

veineuse sur l'animal vivant. Entre le cône d'émergence et le point où le filament axile prend son diamètre définitif, on voit en effet alors le *segment perlé* caractéristique sur le trajet du prolongement (voy. fig. 623, *sp*). Or, il est incontestable, dans la rétine des mammifères par exemple, que les filaments axiles primitifs composant les travées du nerf optique sont beaucoup moins nombreux que les grandes cellules ganglionnaires pour une aire donnée. Nombre de celles ne confinant pas directement à la couche des fibres optiques, bien que manifestement multipolaires et colorées intensément par le bleu dans toute leur étendue, n'émettent aucun prolongement ayant le caractère cylindraxile. Il y a donc des cellules nerveuses vivant et fonctionnant sans prolongement cylindraxile différencié, rentrant dans le

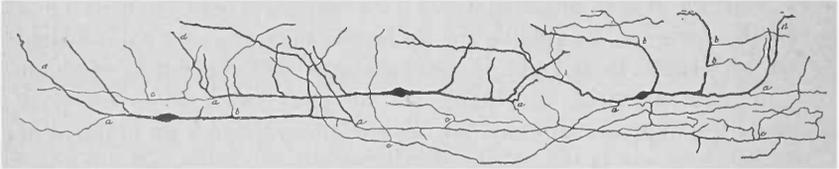


FIG. 631. — Trois cellules de CAJAL, prises dans une coupe longitudinale de la couche moléculaire de l'écorce cérébrale d'un Lapin âgé de 8 jours. (D'après RAMON Y CAJAL; figure empruntée à DÉJÉRINE). — Méthode rapide de GOLGI.

a a a, cylindres d'axe « polaires » ou principaux se portant en deux directions opposites; — *b*, cylindre-axe surnuméraire partant de diverses branches protoplasmiques; — *c*, ramifications cylindraxiles.

cadre de ce que RAMON Y CAJAL appelle *cellules amacrines* ou dépourvues de cylindre-axe, tout comme le sont les grains sans cylindre d'axe découverts dans la rétine par DOGIEL et qui ont reçu ce nom de CAJAL.

La notion de la différenciation morphologique *contingente* des prolongements des cellules nerveuses, soit en filaments axiles, soit en prolongements protoplasmiques à destination et à configuration définies (par exemple dans les cellules mitrales du bulbe olfactif), prend toute sa valeur quand on cherche à dégager la signification générale, le mode de nutrition et les connexions de ces mêmes prolongements au sein du système nerveux.

Signification, mode de nutrition et connexions des prolongements des cellules nerveuses. — Dans le névraxe en voie de développement, toutes les cellules nerveuses commencent par être chacune un grain des chaînes de prolifération : c'est-à-dire un noyau entouré d'un mince vernis protoplasmique de la surface duquel partent tangentiellement les filaments unitifs primordiaux. Une telle cellule commence à se différencier en développant du protoplasma granuleux distinct autour du noyau; et cette masse ne tarde pas à devenir indépendante des filaments unitifs, lesquels lui forment ultérieurement une petite

cage et se différencient à l'état de filaments névrogliaux. Elle constitue dans cet état ce que j'appellerai une *cellule intermédiaire*, qui n'est plus un grain et qui n'est pas encore une cellule nerveuse. A ce stade, prolongé chez l'Homme jusqu'à la fin du deuxième mois, comme l'a fait remarquer HIS, le névraxe est dépourvu de toute formation répondant à un conducteur nerveux : c'est un système nerveux sans nerfs. Dans les cornes antérieures de la moelle, on voit bientôt les cellules intermédiaires qui répondront aux grandes cellules motrices pousser un prolongement qui sort du névraxe pour participer à la formation de la racine antérieure. La cellule est alors unipolaire, son prolongement unique répondant au filament axile. C'est secondairement (HIS) que se développent les prolongements protoplasmiques. Il est évident qu'ici la cellule, devenue mûre pour la neurilité effective, pousse son premier prolongement vers les éléments musculaires, qui doivent recevoir l'excitation qu'elle est apte à susciter en elle-même et à projeter au loin. Le filament axile primitif est donc un prolongement essentiellement fonctionnel, le long duquel s'établit (dans ce cas du moins) la voie du *mouvement nerveux cellulifuge*. Il est en outre indispensable au fonctionnement de la cellule ganglionnaire. C'est pourquoi, depuis sa découverte par DEITERS, chacun l'appelle « prolongement nerveux » tout aussi bien que prolongement cylindraxile.

Quelle est maintenant la signification des prolongements dits « protoplasmiques » ? Cette question a été l'objet de grandes controverses. DEITERS les considère comme des organes de la cellule en rapport avec les phénomènes de sa vie propre, attribuant toute la neurilité au seul cylindre-axe. GOLGI conteste également leur nature nerveuse. Il dit qu'ils « ne constituent en aucune manière, ni directement, ni indirectement, le point d'origine des fibres nerveuses. Par contre, ils affectent des rapports étroits avec les cellules du tissu conjonctif (névroglie) et avec les vaisseaux sanguins. Leur rôle fonctionnel doit donc être recherché dans le domaine de la nutrition du tissu nerveux; c'est-à-dire qu'ils forment vraisemblablement la voie par laquelle s'effectue la propagation du plasma nutritif des vaisseaux sanguins et des cellules conjonctives (névrogliales) aux cellules ganglionnaires (1) ». Cette opinion a d'abord été adoptée par la majorité des histologistes, mais je ne la considère pas comme exacte. En effet, en ce qui concerne les rapports des prolongements protoplasmiques avec les vaisseaux sanguins, on peut faire observer d'emblée que, tant dans la moelle épinière des cyclostomes que dans la rétine d'un grand nombre de vertébrés où il ne pénètre pas un seul vaisseau, on rencontre néanmoins une infinité de cellules nerveuses multipolaires à prolon-

(1) GOLGI, citation de DOGIEL, *in* Zur Frage über den Bau der Nervenzellen, etc. (*Arch. f. mikroskopische Anatomie*, Bd. XLI, p. 64, 1893).

gements protoplasmiques magnifiquement développés. D'autre part, il n'existe dans la rétine vascularisée, renfermant des cellules multipolaires de même ordre et de même type que celles des rétines non vasculaires, aucune ordonnance des prolongements protoplasmiques par rapport aux vaisseaux. Mais cela ne démontre pas que ces prolongements ne puisent pas le plasma nutritif de la cellule et de son filament axile dans les espaces interorganiques, comme le font à l'égard d'une plante ses racines dans le sol. Pour résoudre cette question, j'ai eu recours encore ici aux injections vasculaires de bleu de méthylène faites sur l'animal vivant.

Capsule des cellules nerveuses. — *Distribution du bleu de méthylène à leurs prolongements.* — Sur la rétine des mammifères colorée au bleu de méthylène et observée dans la solution physiologique de sel marin, on voit, au bout de peu d'instant, la capsule (fig. 632) que j'ai décrite en 1895 (1) apparaître sur un certain nombre de cellules ganglionnaires émettant leur filament axile primitif qui passe ensuite dans les fibres optiques.

Cette capsule est très élastique et absolument régulière comme une bulle de verre soufflé. Les prolongements protoplasmiques la traversent, ainsi que le cône d'émergence du cylindre d'axe, en la trouant net ou en l'entraînant sur un court trajet. Il est facile de l'isoler, avec le corps cellulaire qu'elle enclôt (2), puis de con-

(1) J. RENAULT, Sur les cellules nerveuses multipolaires et la théorie du « Neurone » de Waldeyer (*Bull. de l'Acad. de méd.*, séance du 5 mars 1895).

(2) Dans la rétine, où le système de soutien, formé par les fibres de Müller, est extrêmement développé, les cellules nerveuses sont placées dans des sortes de loges fournies par des expansions membraniformes de celles-ci. DOGIEL a montré que de telles loges sont aussi bien fournies, par des cellules épithéliales, aux grosses cellules ganglionnaires qu'aux grains et aux corps des cellules visuelles. On pourrait donc croire que la capsule que je viens de décrire n'est autre chose que la loge fournie par les fibres de Müller. Il n'en est rien; car le bleu de méthylène injecté sur le vivant ne met pas en évidence les cellules de soutien; d'autre part, la capsule n'envoie dans la rétine aucun prolongement membraniforme et peut être isolée comme une sphère absolument lisse en dehors et appendue à la cellule ganglionnaire. Pour le démontrer, il suffit de fixer au bichlorure une préparation de rétine de Lapin ou de Cobaye où les capsules sont bien développées, puis de la monter dans la glycérine neutre additionnée de 1 gramme pour 20 de solution concentrée de chlorure de platine. La coloration bleue vire au violet rose partout où elle s'est produite, et la préparation devient translucide comme une lame de gélatine ramollie par l'eau. On voit alors les capsules tourner comme des ampoules sur tout le pourtour des corps cellulaires. Elles sont teintées faiblement en violet rosé. Si alors on disloque la préparation par des mouvements légers de la lamelle, on la brise en une série de points et l'on peut, soit dégager ainsi des cellules ganglionnaires au niveau de leur corps avec leur capsule qui s'isole nettement de la substance moléculaire, soit rompre une ou plusieurs capsules. On voit celles-ci se comporter comme un ballon élastique crevé, et leurs parois membraneuses se replier en divers sens comme des étoffes, toujours dans le sens de la cavité. De la surface libre, lisse et polie, il ne part aucune

stater alors que sa surface extérieure est continue et lisse comme sa surface interne, et qu'elle ne se poursuit avec rien dans la rétine. Elle

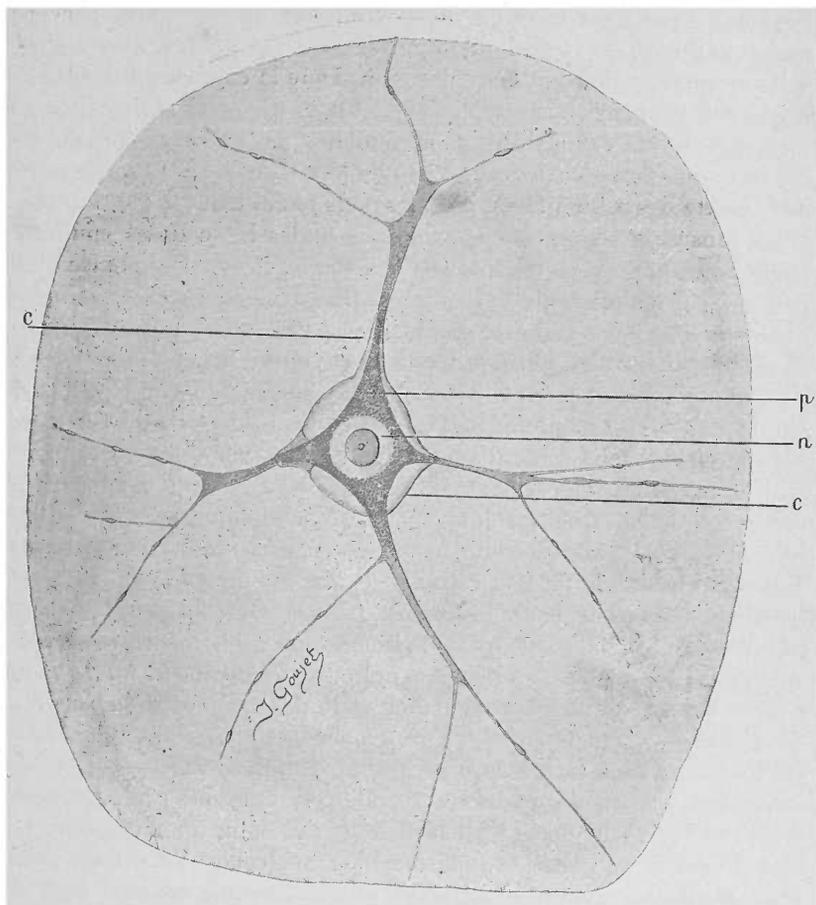


FIG. 632. — Une cellule multipolaire dépourvue de cylindre-axe (*amacrine*) de l'étage externe du ganglion optique de la rétine du Lapin. Injection sur le vivant et par l'aorte du bleu de méthylène. Fixation par le picrate d'ammoniaque dans la chambre humide saturée de vapeurs d'iode; conservation dans le picrate affaibli. (Chambre claire, projection sous l'ocul. 1 et l'obj. 9 de Leitz; figure réduite à la gravure.)

n, noyau entouré d'une zone de protoplasma clair; — p, protoplasma différencié, fixant le bleu de méthylène; — c, capsule; — c', un de ses prolongements sur l'origine des branches protoplasmiques, qui presque toutes sont tendues.

expansion. Les capsules sont donc disposées dans les loges fournies par les fibres de Müller comme des perles dans leur écrin (voy. au sujet des loges fournies aux grosses cellules ganglionnaires de la rétine, le travail de DOGIEL, *Neuroglia der Retina des Menschen* (*Arch. f. mikroskopische Anatomie*, Bd. XLI, p. 612, 1893).

La capsule des cellules nerveuses n'a pas davantage de rapports avec le prétendu « espace lymphatique péricellulaire » décrit autrefois par OBERSTEINER (Ueber

a donc son individualité propre ; c'est un organe annexe et absolument nouveau de la cellule ganglionnaire. Je n'ai pu en constater jusqu'ici l'existence que dans la rétine, peut-être parce que ce centre nerveux membraniforme est le seul qu'on puisse observer vivant, avec ses cellules et leurs prolongements colorés ainsi que la capsule par le bleu de méthylène ayant agi durant la vie. Mais je considère son existence comme probable autour des cellules ganglionnaires des autres parties du nerf, à cause du rôle important qu'elle joue dans la nutrition de celles de la rétine des mammifères, chez lesquels je l'ai trouvée constante.

La capsule y existe au pourtour de toutes les cellules multipolaires ; mais elle ne se déploie pas également, et en conséquence n'est pas également apparente dans toutes. Elle devient, en effet, visible et distincte du corps cellulaire, uniquement parce qu'elle puise en dehors le plasma interstitiel, qui développe sa cavité au fur et à mesure qu'il s'y accumule en éloignant sa paroi de la surface du corps cellulaire sur lequel elle se moule à l'état de vacuité. Elle se distend d'abord régulièrement, puis cesse d'augmenter de volume. Son contenu consiste en un liquide légèrement coloré en violet amarante, tandis que le corps cellulaire et ses prolongements sont teints en bleu pur. Cette coloration amarante est celle même du bleu de méthylène répandu diffusément dans le plasma rétinien. Il arrive en effet (surtout après injection par l'aorte chez le Lapin), qu'on a sous les yeux d'abord une rétine d'un bleu amarante accusé, mais ne montrant encore aucune cellule nerveuse ni aucun cylindre-axe colorés. Au bout de peu de temps, on voit apparaître çà et là des corps cellulaires, puis des cylindres d'axe, et enfin des prolongements protoplasmiques teints faiblement en bleu pur. Peu à peu, le bleu violacé diffus s'efface ; en même temps la teinte des corps cellulaires, puis des prolongements monte et arrive lentement au bleu foncé, et enfin au bleu noir. La capsule est alors gorgée de plasma bleu-amarante. La cellule puise donc le plasma interstitiel ambiant, elle l'accumule tel quel dans sa capsule (fig. 632) ; puis elle l'absorbe d'abord au niveau de son corps cellulaire et l'envoie de là dans ses prolongements. Si l'on fixe maintenant le bleu par le bichlorure de mercure, on peut observer de nombreuses cellules ganglionnaires dont la coloration est incomplète. Le corps cellulaire est seul coloré, ou bien il l'est avec ses prolongements jusqu'à une certaine distance seulement. En revanche, on ne voit pas de prolongements protoplasmiques colorés convergeant vers un corps

einige Lymphbraume im Gehirn, *Wiener Akad. Sitzungsberichte*, vol. LX). On sait aujourd'hui que cet espace est entièrement artificiel et dû à la rétraction des cellules nerveuses ayant vacuolé et émis autour d'elles une couronne de gouttes sarcoïdiques, qui en prenant place dessinent l'espace précité et rendent le corps de la cellule irrégulièrement stellaire.

cellulaire incolore. La marche de la nutrition n'est donc pas, ici, cellulipète comme le supposait GOLGI : elle est cellulifuge. C'est dire que les matériaux de la nutrition sont distribués par la cellule dans

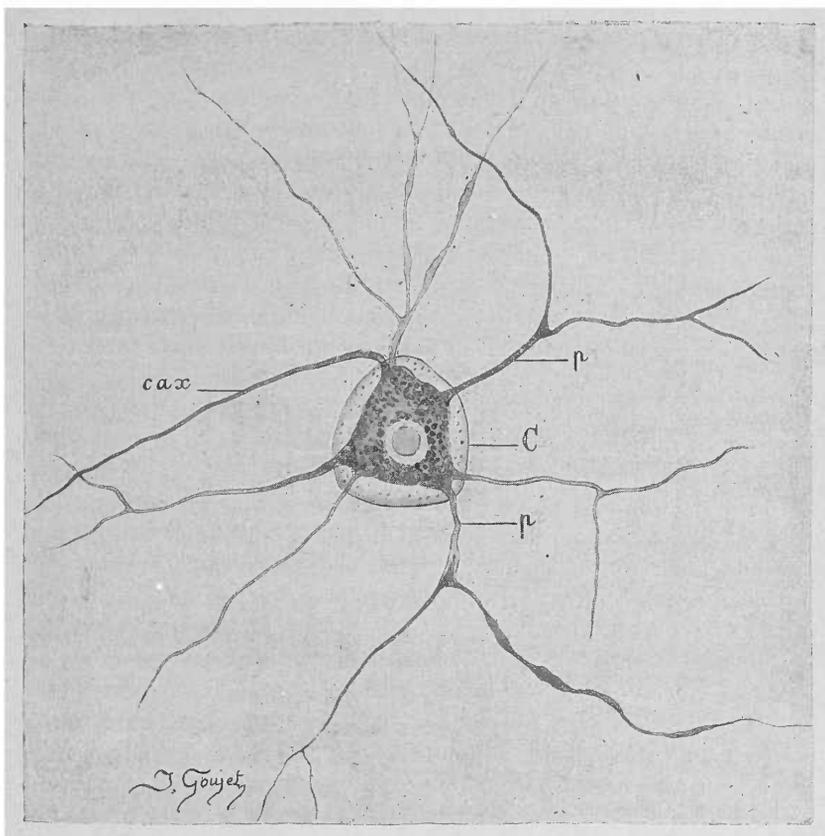


FIG. 633. — Une des grandes cellules multipolaires du ganglion optique de la rétine du Lapin. Injection artérielle au bleu de méthylène sur le vivant. Fixation par la solution aqueuse saturée de sublimé; conservation dans la glycérine neutre. — (Ocul. 1, obj. 9 de Leitz, chambre claire.)

c, capsule de la cellule, fixée à l'état de déploiement. Elle est arrondie comme une bulle de verre et il ne s'en dégage aucune expansion membraneuse. Un petit nombre de granulations de bleu ont été précipitées au sein du liquide qui la distend. Le noyau est entouré d'une zone de protoplasma clair; — *pp*, prolongements protoplasmiques; — *cax*, prolongement de Deiters ou cylindraxile de la cellule. (Il n'a pas été dessiné plus loin, mais il entrait dans une travée de fibres du nerf optique.)

ses prolongements protoplasmiques. Par conséquent, la cellule loin d'être nourrie par ceux-ci, préside au contraire à leur nutrition régulière (1).

(1) Quand une préparation de rétine de Lapin, par exemple, très fortement colorée par le bleu de méthylène et montrant bien les capsules des cellules ganglionnaires,

En revanche, la marche de l'imprégnation par le bleu de méthylène montre que le seul prolongement d'une cellule ganglionnaire dont la nutrition soit jusqu'à un certain point indépendante de celle de la cellule est le filament axile primitif. On voit en effet des rétines où tout d'abord il n'y a de colorées en bleu que les fibres du nerf optique. Ce n'est que longtemps après qu'on voit les corps cellulaires se colorer un à un, puis en dernier lieu leurs prolongements protoplasmiques. Ce fait ne démontre pas du tout que le processus d'absorption des matériaux assimilables marche du cylindre-axe au corps cellulaire, soit en sens inverse de l'influx nerveux ; mais bien que les filaments axiles, à une certaine distance de la cellule, deviennent aptes à se nourrir pour leur propre compte tout le long de leur trajet, souvent extrêmement étendu : Il devient d'autre part évident que la marche de la nutrition, dans une cellule nerveuse, est indépendante du sens du mouvement nerveux qui la parcourt.

De tout ceci, il résulte qu'on n'est pas fondé à considérer les prolongements protoplasmiques des cellules nerveuses comme les agents de l'extraction du plasma nutritif ambiant ni comme les voies de propagation de celui-ci vers le corps cellulaire. Mais CAJAL et VAN GEHUCHTEN ont formulé une tout autre hypothèse, *celle de la nature nerveuse* de ces prolongements. Tout aussi bien que les prolongements cylindraxiles, les prolongements protoplasmiques seraient, dans cette conception, des *conducteurs nerveux* : la différence entre le filament axile et les prolongements protoplasmiques, consistant en ce que le premier conduit au loin l'onde nerveuse projetée par la cellule (*neurocyme cellulifuge*), tandis que les seconds recueilleraient et propageraient, de leurs extrémités au corps cellulaire, l'incitation périphérique susceptible d'impressionner ce dernier et de mettre son action nerveuse propre en jeu (*neurocyme cellulipète*).

C'est dire, en d'autres termes, que les prolongements protoplasmiques représentent le pôle récepteur de la cellule neurale à leurs extrémités, plus ou moins multipliées selon le besoin de recueillir ou non simultanément des incitations multiples. Le prolongement cylindraxile représente le pôle de projection de l'onde nerveuse reçue, renforcée, atténuée ou changée dans son mode par le corps cellulaire chez lequel elle a suscité une impression, origine de l'excitation projetée.

est fixée net par l'alcool fort saturé de sublimé, le bleu précipite souvent en petits cristaux. La capsule est conservée déployée, et on la voit remplie de ces cristaux bleus. Elle renferme donc bien une réserve de substance nutritive, alors même que la cellule et ses prolongements en sont déjà chargés. Le bleu est en effet une substance assimilable à la cellule nerveuse, et il est légitime de supposer que les autres substances faisant avec elle des échanges se comportent de la même façon ou du moins d'une manière très analogue.

Cette manière de voir est infiniment plus plausible que l'hypothèse première de GOLGI. Elle rend compte en outre d'une série de faits tant physiologiques qu'histologiques. A ce dernier point de vue, elle permet de comprendre et le motif de l'orientation inverse des végétations protoplasmique et cylindraxile que nous venons de signaler dans des cellules telles que celles de Purkinje, et celui de la différenciation du filament protoplasmique particulier, muni d'une ombelle de ramuscles terminaux, des cellules mitrales du bulbe olfactif.

De plus, RAMON Y CAJAL ayant remarqué que là où les cellules ganglionnaires déploient leur arborisation de prolongements protoplasmiques, il y a toujours, intriquées avec les ramuscles de ces prolongements, des arborisations cylindraxiles nues ou provenant de la résolution en ramuscles également arborisés de collatérales de cylindres d'axe, il en a conclu que, dans une région donnée du système nerveux, les terminaisons cylindraxiles de cellules ganglionnaires plus ou moins éloignées viennent « s'articuler » par contact avec les prolongements protoplasmiques d'une ou de plusieurs cellules nerveuses de la région considérée. Quand la cellule située au loin vient à fonctionner, elle projette sur ses terminaisons cylindraxiles une excitation. Celle-ci est recueillie sous forme d'incitation par les prolongements protoplasmiques de la cellule ou des cellules nerveuses articulées avec les terminaisons cylindraxiles excitatrices ; puis elle est conduite par ces mêmes prolongements au corps de cette ou de ces cellules et l'impressionne. Chaque cellule ainsi impressionnée entre en jeu à son tour si l'impression reçue par elle est suffisante. Elle projette une excitation à distance par la voie de son prolongement de Deiters. L'arborisation terminale de celui-ci peut aller impressionner d'autres cellules dont les prolongements protoplasmiques sont articulés avec ses ramuscles terminaux ; ou bien elle va exciter à la contraction une cellule musculaire lisse ou striée. Cette conception de RAMON Y CAJAL, remarquable par son élégante simplicité, est la pierre angulaire de la théorie actuelle du neurone.

Le Neurone. — J'ai déjà dit que, par ce mot, WALDEYER désigne un élément cellulaire nerveux pris dans sa totalité. Le corps cellulaire, les prolongements protoplasmiques, le prolongement de Deiters continué par le filament axile primitif et enfin l'arborisation terminale de ce dernier, constituent un seul et même neurone. En ce qui concerne la cellule nerveuse ganglionnaire, c'est du reste ce qu'on savait déjà depuis DEITERS.

Dans le neurone, les prolongements protoplasmiques ou dendrites répondent au *pôle réceptif* de la cellule neurale. Ils sont la voie de l'onde nerveuse cellulipète. Le prolongement de Deiters ou nerveux répond au *pôle de projection* du mouvement nerveux issu de l'action propre de cette même cellule. Il est la voie de l'onde nerveuse cellu-

lifuge. Une cellule sensorielle de l'épithélium olfactif est, dans cette manière d'entendre les choses, aussi bien un neurone que la cellule ganglionnaire la plus compliquée des centres, pyramidale de l'écorce du lobule paracentral ou cellule de Purkinje du cervelet. Le pôle

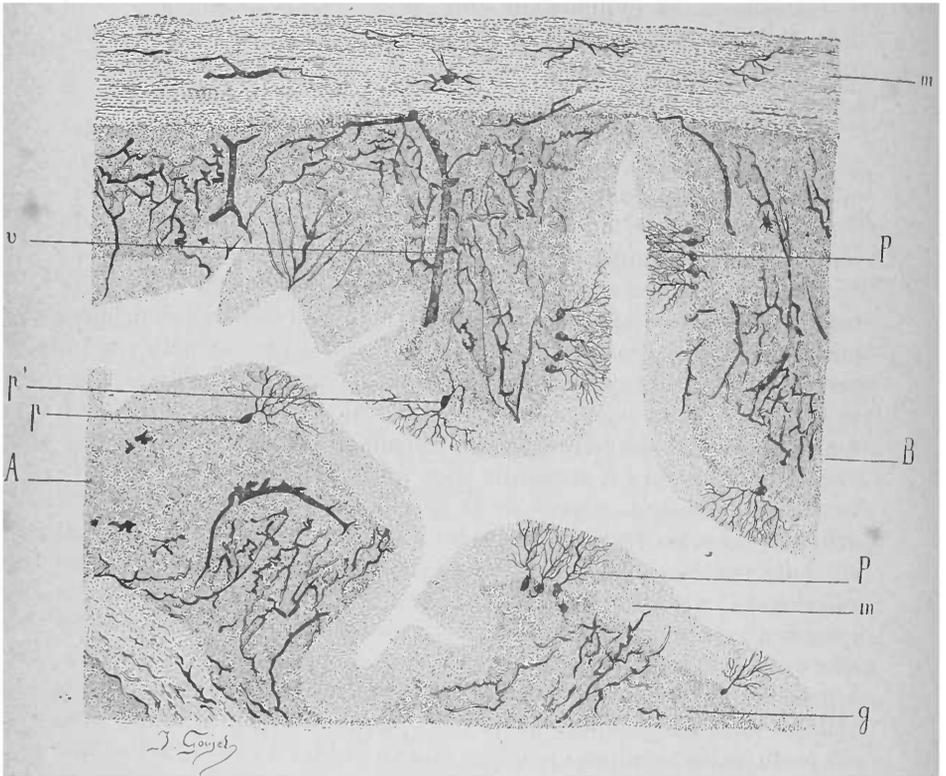


FIG. 634. — Coupe transversale de l'écorce de deux plis voisins A et B de l'arbre de vie du cervelet de l'Homme séparés par le sillon occupé par la-pie-mère (qui a été enlevée). Elle montre l'étalement en espalier des prolongements protoplasmiques des cellules de Purkinje et aussi leur mode de groupement. Elle est copiée d'après nature sur une préparation originale de GOLGI et donne une idée exacte des images fournies par sa méthode. — (Ocul. 1, obj. 0 de Véric, chambre claire: Les détails ont été étudiés sous l'obj. 2 de Véric.)

m, couche moléculaire; — *g*, couche granuleuse; — *m'*, substance blanche formant l'axe de chaque pli cérébelleux; — *pp*, cellules de Purkinje imprégnées par groupes ou isolément — *p'*, une d'elles avec son cylindre d'axe muni de collatérales; — *v*, imprégnation massive des vaisseaux sanguins.

réceptif y est représenté par le segment périphérique de la cellule sensorielle surmonté des cils olfactifs. Le segment central, continu avec une fibre du nerf olfactif dont il représente l'origine, répond au pôle de projection, au filament de Deiters; et il va s'articuler dans les glomérules du bulbe olfactif avec l'ombelle terminale du filament

protoplasmique réceptif d'une cellule mitrale, auquel il propage l'onde nerveuse sensorielle.

Enfin CAJAL pose en principe absolu que : 1° le filament axile se termine toujours par des extrémités libres après avoir ou non fourni une arborisation préterminale; 2° les prolongements protoplasmiques (dendrites) se terminent également toujours par des extrémités libres. Un neurone ne peut se mettre en continuité organique avec un autre neurone. Le neurone est une cellule nerveuse dont tous les prolongements, y compris celui qui joue le rôle de cylindre d'axe, se terminent toujours librement après s'être plus ou moins arborisés. Jamais les branches de cette arborisation ne confluent pour former des mailles closes, ni entre elles dans un même neurone, ni avec celles émanées d'un autre neurone. — Le neurone est ainsi engagé dans l'organisme comme le sont les arbres et les animaux dans la nature, lesquels ont entre eux des rapports de voisinage ou de contact, parfois même étroits, mais en demeurant des individus isolés. Les prolongements d'un neurone peuvent toucher une autre cellule (musculaire, glandulaire, etc.) ou ses prolongements, le corps d'un autre neurone ou ses prolongements : c'est « l'articulation » de CAJAL. Mais il ne saurait y avoir entre eux fusion ni continuité de substance, même opérées secondairement. Telle est l'affirmation dogmatique qui ressort de l'examen des éléments nerveux fait à l'aide d'une méthode unique (fig. 633), celle de l'imprégnation par le chromate d'argent (1).

(1) La réduction du chromate d'argent sur les corps cellulaires des neurones des divers ordres et sur leurs prolongements se fait d'une manière massive. Elle donne naissance à un précipité d'un brun noir, opaque et ne laissant apercevoir, sur l'élément distingué au milieu des autres, aucun détail de structure utilisable en histologie analytique. Mais cette méthode, imaginée par GOLGI, est positivement admirable au point de vue des résultats topographiques qu'elle fournit. Elle détache en silhouette, sur des préparations où aucun autre détail n'est marqué, les cellules nerveuses et leurs expansions, soit une à une, soit par petits groupes. L'orientation des prolongements protoplasmiques récepteurs, la marche des filaments axiles primitifs, leurs ramilles collatérales, enfin, l'intrication des expansions des divers ordres les unes avec les autres, là où l'imprégnation a réussi, sautent aux yeux d'emblée. Etant donné un neurone, la méthode de GOLGI permet aisément de déterminer où vont ses prolongements récepteurs, où va son filament axile primitif. C'est avec son puissant appui que GOLGI, puis ses élèves MONDINO, FUSARI, TARTUFERI et ensuite CAJAL et son école, G. RETZIUS et enfin KÖLLIKER, sont arrivés à débrouiller, d'une manière satisfaisante et extraordinaire comparativement à ce qu'on savait auparavant, ce que j'appellerai la *systematique* du système nerveux central et périphérique. Mon admiration pour cette méthode, et pour les travaux réellement révélateurs qu'elle a suscités, ne saurait donc être mise un instant en doute.

Cependant si l'on se place au point de vue de l'histologie analytique, on est rapidement amené à reconnaître que tous les problèmes pendants ne sont pas tranchés. La méthode de GOLGI, comparable à ce point de vue à celle de l'imprégnation par le nitrate d'argent, pourrait conduire aisément à des interprétations erronées. En premier lieu, elle est absolument insuffisante pour trancher la question de la terminaison

Relations des neurones entre eux. — Cette question, tranchée comme on vient de le voir catégoriquement par RAMON Y CAJAL, dont V. LENHOSSEK, G. RETZIUS et enfin KÖLLIKER ont adopté la manière de voir sans aucune réserve, a donné lieu à un grand nombre de controverses et ne me semble pas complètement résolue. MAX SCHULTZE, KÖLLIKER et SCHWALBE, puis plus récemment HIS et FOREL, ont constamment soutenu que les prolongements protoplasmiques des cellules nerveuses ne s'anastomosent jamais, ni entre eux dans une même cellule, ni avec ceux d'autres cellules ganglionnaires. Tout au contraire WEIGERT, ARNDT, BESSER, en ce qui concerne les cellules de l'écorce cérébrale, admirent que les prolongements protoplasmiques de ces cellules s'anastomosent les uns avec les autres et de cellule à cellule. GERLACH soutint qu'après s'être divisés et subdivisés en filaments très ténus, ils forment un réseau feutré d'une délicatesse extraordinaire destiné à établir une *continuité de substance* entre les divers éléments du système nerveux.

Schéma de Gerlach : réseau protoplasmique unitif. — De plus,

des prolongements protoplasmiques au sein de la névroglie dans le système nerveux central. Quand on opère, comme l'a fait CAJAL dans sa belle étude sur le cervelet, sur des centres nerveux en voie de développement, on voit il est vrai les différents stades de la poussée des prolongements protoplasmiques, leur croissance, et pendant toute la durée de celle-ci, on constate aisément que les dendrites se terminent par des bourgeons libres. C'est ce que les travaux de HIS, puis de VIGNAL, avaient précédemment mis hors de doute. Mais quand on arrive à étudier, avec la même méthode, des cellules nerveuses adultes, ce n'est plus par des renflements en bouton ou spatulés, manifestement indicateurs d'une végétation terminée par des extrémités libres, qu'on voit finir les rameaux protoplasmiques des cellules nerveuses; et ceci non pas seulement dans le cervelet, mais dans la moelle, l'écorce cérébrale, etc. On est forcé de constater, même sur les préparations originales de GOLGI que j'ai en ma possession, aussi bien que sur celles faites dans mon laboratoire, par sa méthode modifiée par CAJAL, que, dans l'immense majorité des cas, *les prolongements finissent net par une cassure*: ou plutôt, par une interruption brusque de l'imprégnation en travers du filament. Ceci, aussi bien dans les points où les cellules sont libres de toute connexion, que là où elles intriquent leurs prolongements avec ceux d'autres cellules ou avec des arborisations d'apparence cylindraxile, de façon à constituer l'embrouillement (ou *neuropilème* de HIS), considéré par cet auteur et aujourd'hui par toute l'école comme le lieu des articulations par contact. On peut affirmer hardiment que, s'il s'agit de petites cellules multipolaires, le chromate d'argent imprègne assez régulièrement les *branches* et les *rameaux* de deuxième, troisième ou même de quatrième ordre, mais ordinairement pas les *ramuscules* extrêmement ténus de l'arborisation protoplasmique.

Sur les cellules de Purkinje et les cellules pyramidales de l'écorce cérébrale, qui répondent à des neurones de grande taille et richement arborisés, quand on arrive aux ramuscules on voit que ces derniers ne se présentent plus comme des filaments lisses, mais bien comme des fils couverts d'une sorte de givre granuleux. La plupart des histologistes qui se sont servis de la méthode du chromate d'argent ont fait cette remarque. Mais ils ont attribué à de petits bourgeons latéraux les grains accompagnant le filament ramusculaire, lequel est seul imprégné en bistre clair, de plus en plus faiblement au fur et à mesure qu'on s'éloigne des rameaux non givreux. Puis

ce réseau, que GERLACH supposait formé dans la moelle épinière par le concours des prolongements protoplasmiques des grandes cellules motrices des cornes antérieures et de ceux des cellules des cornes postérieures, donnait (pensait-il) naissance aux filaments axiles des fibres nerveuses sensibles, c'est-à-dire des racines postérieures. Au contraire, les cylindres d'axe des fibres nerveuses motrices, c'est-à-dire des racines antérieures, étaient formés par les filaments axiles émanés directement des cellules des cornes antérieures. L'arc diastaltique (réflexe sensitivo-moteur) se faisait alors par l'intermédiaire du réseau : c'est-à-dire de façon à impressionner toutes les cellules de l'étage correspondant à la paire nerveuse.

Schéma de Golgi : réseau cylindraxile unitif. — GOLGI, voyant

l'imprégnation cesse net. J'ai montré, dès 1891¹, que même avec la simple coloration par le violet de gentiane, après durcissement très prolongé dans le bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100, le domaine des ramuscules givreux apparaît infiniment plus étendu qu'il ne l'est sur les meilleures préparations faites avec la méthode de GOLGI. Les petits grains ne sont du reste nullement des bourgeons du filament, mais bien des grains du *givre de BOLL*, substance dont je parlerai plus loin et dont la signification est névroglie. Le givre de BOLL forme une gaine spéciale à tous les ramuscules protoplasmiques d'origine dendritique arrivés à un certain degré de ténuité. A partir de là, l'imprégnation par le chromate d'argent devient faible, puis cesse d'exister. Ceci revient à dire que le givre constitue vraisemblablement un obstacle franchissable à partir d'un certain point à la diffusion du nitrate d'argent dans la pièce fixée par les bichromates. On ne sait donc en réalité où finissent les prolongements protoplasmiques là où il y a des gaines givreuses au pourtour des ramuscules.

De plus, la cause qui détermine l'imprégnation de certaines cellules, et pas des autres, dans la méthode de GOLGI, est certainement le chimisme respectif et très variable de ces cellules, déterminé par la nutrition qui, comme je l'ai montré plus haut, marche du corps cellulaire à la périphérie le long des prolongements protoplasmiques. Or, comme on va le voir, ce mouvement cesse d'exister, tout aussi bien avec l'imprégnation par le bleu de méthylène que par celle opérée au moyen du nitrate d'argent, le plus souvent avant que le ramuscule protoplasmique ou cylindraxile soit devenu invisible ou dessine un dispositif terminal. Comme aussi, contrairement à la méthode de GOLGI qui ne permet de déterminer aucun fin détail histologique, celle du bleu de méthylène suivie de la fixation par le picrate d'ammoniaque ne noie aucune structure et permet même d'opérer des colorations électives, c'est elle qui doit être choisie pour nous renseigner sur le dispositif terminal et les relations des prolongements des cellules nerveuses. Cette étude va nous conduire à certaines conclusions ne cadrant nullement avec celles de la théorie dite du neurone telle qu'elle est formulée actuellement, et montrer aussi que certaines assertions de CAJAL et de son école sont beaucoup trop catégoriques. Nous avons toutefois la conviction que les faits observés par nous et résultant d'une analyse minutieuse et faite par des méthodes convergentes, ne font qu'éclairer la question d'un jour nouveau sans rien ébranler d'important dans la conception moderne de la cellule neurale considérée dans son ensemble, c'est-à-dire comme élément anatomique indépendant²

¹ J. RENAULT, *Note sur quelques points particuliers de la structure de l'écorce grise du cervelet des jeunes mammifères* (1^{er} Congrès de médecine mentale, Lyon, séance du 7 août 1891).

² J. RENAULT, *Contribution à l'étude de la constitution, de l'articulation et de la conjugaison des neurones* (Conférence faite le 2 août 1895, au 3^e Congrès des médecins aliénistes et neurologistes, session de Bordeaux).

au contraire l'arborisation protoplasmique de toutes les cellules nerveuses imprégnées par sa méthode se terminer librement sans anastomoses, et ayant en outre découvert les cellules décrites plus haut sous le nom de « cellules à cylindre-axe court », distingua soigneusement ces cellules des autres. Il admit que leurs filaments axiles primitifs, après s'être prodigieusement arborisés, contribuent, avec les collatérales des filaments axiles des cellules du type de Deiters, à former des réseaux nerveux anastomotiques très compliqués, au sein desquels prendraient naissance les cylindres d'axe des fibres douées de sensibilité. Dans ce nouveau schéma, les cellules du type de Deiters, ou à filament axile long, seraient motrices. Les cellules à cylindre-axe court, subdivisé et formant un réseau avec les collatérales de celui des cellules motrices, seraient sensibles. L'arc diastaltique serait donc constitué ici, non plus par le concours des prolongements protoplasmiques des cellules motrices et des sensibles, mais bien par celui de dérivations du cylindre-axe des premières, et de l'arborisation cylindraxile tout entière des secondes.

Schéma de Dogiel : union protoplasmique, par groupes, des cellules nerveuses isotypiques. — DOGIEL (1) a abordé à son tour le problème des connexions des cellules nerveuses entre elles. Il les a étudiées dans la rétine imprégnée par le bleu de méthylène direct. C'est en effet dans la rétine qu'on peut le mieux observer les cellules nerveuses. Car non seulement cette membrane en renferme un grand nombre; mais en outre, lorsqu'on a réussi à les bien imprégner, on les voit étalées avec tous leurs prolongements dans les divers étages du centre nerveux qui est mince et transparent, et où aucune manipulation n'est venue altérer l'intégrité de leurs relations. DOGIEL a découvert ainsi des faits très importants. Il a d'abord fait voir que les corps cellulaires connus sous le nom de « spongioblastes » ou « grains unipolaires », « cellules basales », etc., sont des cellules nerveuses ganglionnaires au même titre que celles du type de Deiters. En second lieu, il a mis en évidence des cellules nerveuses d'où il ne semble se dégager aucun filament axile primitif, et que CAJAL a nommées depuis cellules « amacrines ». Je reviendrai sur ces neurones d'un type particulier.

En outre, DOGIEL a décrit dans le centre nerveux rétinien trois groupes de cellules ganglionnaires : les premières répondant au type de Deiters, les secondes aux cellules du type de Golgi ou à cylindre-axe court, et les troisièmes réalisant précisément le type sans cylindre d'axe distinct ou amacrine. Cela posé, il admet que les cellules d'un même groupe communiquent entre elles par un réseau issu

(1) A. S. DOGIEL, Zur frage über den Bau der Nervenzellen und über das Verhältniss ihres Axencylinder (Nerven) Forsätzes zu den Protoplasmaforsätzen (Dendriten) (*Arch. f. mikroskop. Anat.*, Bd. XLI, p. 62, 1893).

du concours de leurs prolongements protoplasmiques ; que, de plus, les cellules du type de Golgi communiquent également entre elles par un réseau issu du concours de leurs cylindres d'axe immédiatement ramifiés à l'infini.

Enfin, il affirme que les filaments axiles des fibres nerveuses peuvent naître de trois façons : 1° directement par un cône d'émergence issu, soit du corps de la cellule ganglionnaire, soit d'un de ses prolongements ; 2° du réseau nerveux formé par le concours des filaments axiles des cellules nerveuses à cylindre-axe court ; 3° du concours d'une série de prolongements protoplasmiques émanés d'une, et plus rarement de deux cellules ganglionnaires amacrine.

On voit donc que la conception de DOGIEL constitue un retour partiel à l'une et à l'autre des deux précédentes. Elle reproduit celle de GERLACH, limitée ici toutefois à la communication (par voie du concours des prolongements protoplasmiques), de cellules nerveuses du même type et répondant à une même assise du centre nerveux (cellules isotypiques). Elle reproduit celle de GOLGI, en posant en fait qu'un cylindre d'axe peut prendre son origine dans un réseau résultant du concours de divisions et de subdivisions de plusieurs filaments axiles primitifs, émanés chacun d'une cellule nerveuse différente.

Quant à la formation d'un prolongement cylindre-axe par le concours de prolongements protoplasmiques primitivement séparés, elle ne constituerait pas une disposition identique avec celle admise par Gerlach comme étant l'origine des fibres nerveuses sensibles. Morphologiquement en effet, le pinceau de prolongements convergeant pour former un cylindre-axe, équivaut simplement à un cône d'émergence de filament de Deiters dont les faisceaux fibrillaires ne se seraient pas de suite réunis.

Les théories de GERLACH et de GOLGI ne sont pas admises aujourd'hui. Des recherches récentes ont montré que les fibres sensibles des paires rachidiennes et des nerfs crâniens sensibles représentent l'ensemble des filaments axiles des cellules nerveuses de leurs ganglions extra-rachidiens. Par aucune méthode, je n'ai pu voir non plus, jusqu'à présent, des cylindres d'axe naître soit d'un faisceau de prolongements issus d'une ou de deux cellules ganglionnaires, soit d'un réseau formé par les anastomoses de cylindres d'axe courts. Mais la question de la terminaison des prolongements protoplasmiques n'est pas encore tranchée, du moins pour les cellules nerveuses renfermées dans le névraxe.

En dehors du névraxe et si l'on admet la notion du neurone avec la double polarité des prolongements nerveux, on peut en revanche constater que, dans à peu près tous les cas, l'arborisation répondant théoriquement au système des filaments nerveux réceptifs (dendrites), se termine par des extrémités libres ou pour mieux dire non dispo-

sées en un réseau communicant. Une cellule sensitive des ganglions rachidiens envoie à la périphérie ce qu'on appelle le *nerf sensitif*, et dans la moelle la *racine sensitive*. Or, il est clair que le mouvement nerveux marche de la périphérie à la cellule pour lui apporter l'incitation. D'autre part, l'impression éprouvée par cette cellule suscite un mouvement cellulifuge dirigé du ganglion rachidien vers la moelle. Dans un tel neurone donc, ce qui représentera le « dendrite » ou arborisation protoplasmique d'une cellule ganglionnaire du type de Deiters, ce sera le nerf sensitif et ses arborisations terminales. Ce qui représentera le cylindre-axe, ce sera la fibre radulaire marchant vers la moelle. Cela posé, on sait que d'une façon générale les bouquets fibrillaires intra-épithéliaux, les ménisques et les disques tactiles, etc., se terminent par de petites tiges délicates et libres. Ou plutôt, ce qui comme on va bientôt le voir est très important, ces extrémités sont *prises et fixées* soit dans des lignes étroites de ciment, soit dans des interlignes de cellules spéciales (par exemple, cavités tactiles des corpuscules du tact). D'autre part, la cellule ganglionnaire est fixée en place dans sa capsule. Le filament sensitif paraît donc libre seulement dans les images fournies par la méthode du chromate d'argent, qui suppriment tout dessin de structure, sauf le dispositif nerveux. En réalité, le fil nerveux est maintenu à son point d'émergence de la cellule ganglionnaire et à son point de terminaison dans les tissus périphériques. Voyons maintenant ce que nous montre à ce point de vue l'analyse histologique pour le système nerveux central.

Tension des prolongements protoplasmiques au sein de la substance moléculaire. — Imprégnées par le chromate d'argent et sur les préparations les mieux faites des centres nerveux adultes, les cellules multipolaires adultes montrent toujours une arborisation protoplasmique dont les ramuscules cessent net comme ceux d'un arbre légèrement émondé. (On ne voit de disposition en bouton, en spatule ou régulièrement arrondie, que lorsqu'il s'agit de cellules en voie de croissance). Sous un très fort grossissement, le fin ramuscule semble finir par une cassure en travers (fig. 635). Sur ces données, on peut bien affirmer qu'avec le chromate d'argent on obtient des figures d'imprégnation où, sans aucune exception, les ramuscules des prolongements protoplasmiques cessent de se poursuivre et finissent net. En revanche, on ne peut conclure qu'ils finissent tous par des extrémités libres : puisque toutes apparaissent comme tranchées par le travers, sauf dans un dendrite foetal non arrivé encore au terme de sa végétation secondaire (1).

(1) Ces observations ont été faites non seulement sur les préparations obtenues couramment dans mon laboratoire par les divers modes d'imprégnation au chromate d'argent, mais aussi sur des préparations originales et de premier ordre de GOLGI lui-même, que ce savant a eu l'obligeance de m'adresser pour servir de terme de

On peut faire une autre observation : c'est que les cellules et leurs prolongements se rétractent souvent en zigzag et qu'il se forme des brisures sur leur trajet. Aussi, comme l'a remarqué DÉJERINE (1), « les prolongements des cellules ganglionnaires, colorées par la méthode de GOLGI, ne sont-ils pas droits comme après l'emploi d'autres méthodes, mais forment une ligne brisée ». C'est dire qu'ils se comportent comme des filaments élastiques d'abord tendus, puis *qui se sont rompus* sous l'influence des réactifs et sont revenus ensuite sur eux-mêmes.

L'imprégnation par le bleu de méthylène, faite *par injection vasculaire du bleu* sur le vivant, ne laisse aucun doute à cet égard. Tout d'abord, l'étendue et la complication des dendrites y apparaît beaucoup plus grande. La cellule ganglionnaire avec son arborisation en branches, rameaux et ramuscules protoplasmiques innombrables et d'une délicatesse infinie, se montre alors (par exemple dans la rétine (2), où l'on peut l'observer dans tout son développement et à plat), véritablement comme un arbre touffu comparativement à une autre imprégnée par le

chromate d'argent, et dont l'arborisation semble émondée. Après fixation, soit par le picrate d'ammoniaque, soit par le bichlorure de

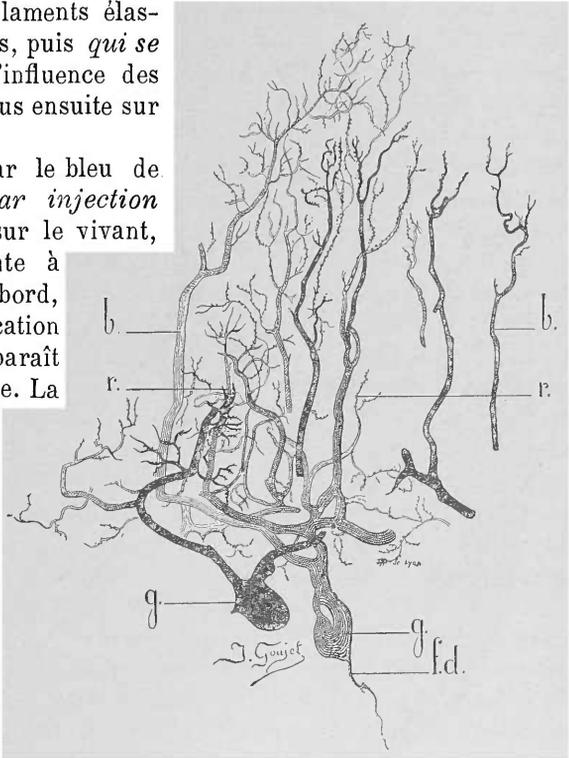


FIG. 635. — Cellules de Purkinje du cervelet de l'Homme imprégnées par la méthode de GOLGI. — (Ocul. 1, obj. 3 de Véricq, chambre claire.)

g, g, globe cellulaire ; -- *f.d.*, filament de Deiters ; — *b, b*, branches de l'arborisation protoplasmique ; — *r, r*, rameaux de cette arborisation, se poursuivant par des ramuscules entourés d'une gaine de givre de Boll qui leur donne une apparence granuleuse.

comparaison ou plutôt de modèles, car elles sont toutes d'une grande beauté et absolument démonstratives.

(1) DÉJERINE, *Anatomie des centres nerveux*, t. I, p. 51.

(2) Rétine du Lapin, du Cobaye.

mercure, on peut en outre constater : 1° d'une part, qu'il n'est pas possible de retrouver les groupes ou colonies de cellules nerveuses sotypiques de DOGIEL, unies en réseau par l'extrémité de leurs pro-

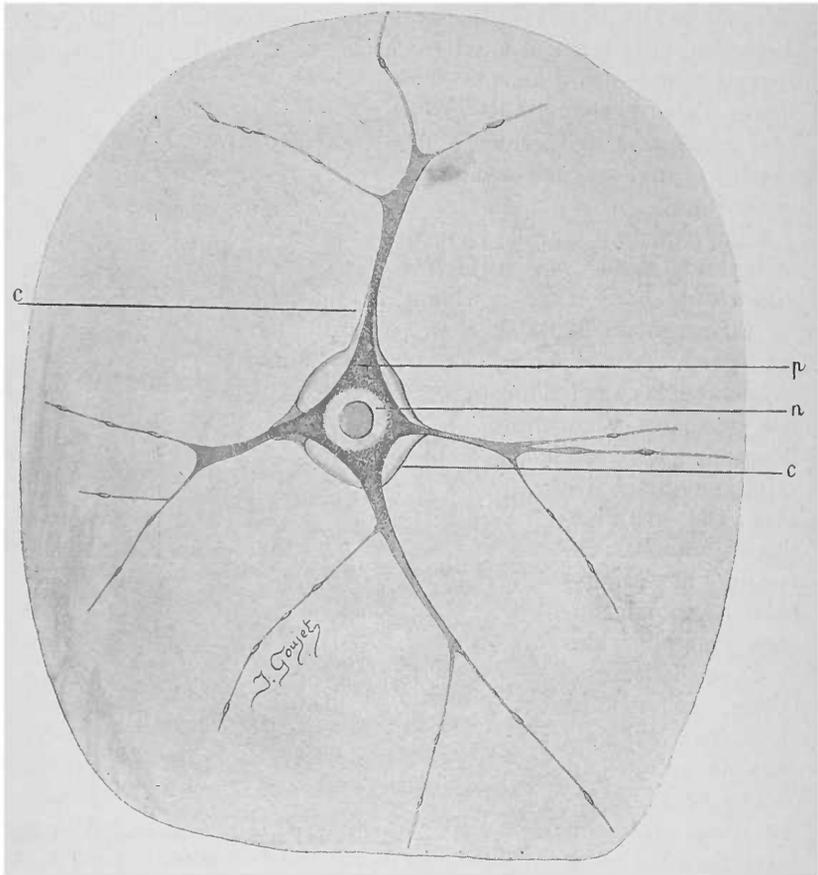


FIG. 636. — Une cellule multipolaire dépourvue de cylindre-axe (*amacrine*) de l'étage externe du ganglion optique de la rétine du Lapin. Injection sur le vivant et par l'aorte du bleu de méthylène. Fixation par le picrate d'ammoniaque dans la chambre humide saturée de vapeurs d'iode; conservation dans le picrate affaibli. (Chambre claire, projection sous l'ocul. 1 et l'obj. 9 de Leitz; figure réduite à la gravure.)

n, noyau entouré d'une zone de protoplasma clair; — *p*, protoplasma différencié, fixant le bleu de méthylène; — *c*, capsule; — *c'*, un de ses prolongements sur l'origine des branches protoplasmiques, qui presque toutes sont tendues.

longements; 2° d'autre part, qu'on ne peut mettre en évidence de terminaisons libres. On voit, il est vrai, à partir d'un certain point, le fil protoplasmique cesser d'être coloré, et cela sur les préparations

les plus intensément imprégnées et les mieux fixées. Mais on voit aussi ce fil se poursuivre au delà et s'engager à l'état incolore dans la substance spongieuse. Il faut conclure de ceci que nous ne savons pas exactement comment se terminent, dans la substance moléculaire des centres, les prolongements protoplasmiques des cellules ganglionnaires.

Mais il est en revanche un fait qu'on peut affirmer : c'est que, là où la cellule nerveuse et ses prolongements se présentent à l'état d'étalement parfait, en majorité *les prolongements protoplasmiques sont tendus* (fig. 636). Qui dit tension dit aussi que ces filaments tiennent à quelque chose à leur extrémité, puisqu'ils tiennent d'autre part au corps de la cellule ganglionnaire, maintenu par sa capsule et la loge correspondante fournie par les cellules de soutien. Vers cette extrémité noyée dans la substance spongieuse, ils perdent la réaction nerveuse vis-à-vis du bleu de méthylène. Ce réactif par excellence du filament nerveux ne les colore plus. Finissent-ils ainsi en s'arborisant dans la névroglie, ou s'attachent-ils aux grains du givre de Boll par des extrémités libres ? Il faudrait trouver une nouvelle méthode pour trancher cette question. En tout cas ils adhèrent ; ils sont tendus sur leur trajet, même quand ils décrivent des courbes. On en a la preuve en fixant brusquement une rétine, imprégnée par le bleu, à l'aide d'une solution saturée de sublimé dans l'alcool absolu. Un certain nombre de prolongements, soit droits, soit décrivant des courbes, se rétractent fortement et se rompent, mais sont fixés colorés en bleu. Ils reviennent sur eux-mêmes en se tordant en vrilles, à la façon de fils élastiques rompus et brusquement détendus.

Les prolongements protoplasmiques des cellules ganglionnaires ne sont donc pas libres dans les centres nerveux comme les arborisations d'une plante dans l'air. Ils ne sont pas capables de s'allonger, de changer de direction, d'aller chercher des contacts et des articulations variables en vertu d'orientations autonomes. Tendus entre leurs insertions à la cellule et à la substance intercellulaire, ils ne peuvent éprouver que des modifications de cette tension.

Plasma inhibitif et dispositif perlé. — Les prolongements protoplasmiques des cellules multipolaires se divisent et se subdivisent comme les ramifications d'une plante (c'est-à-dire suivant ce qu'on appelle en botanique une dichotomie fausse). Aux points de bifurcation en Y des grosses branches, sur les préparations faites par les méthodes ordinaires de façon à bien montrer le dispositif fibrillaire, on reconnaît que l'hyaloplasma forme non seulement comme un vernis à la surface des prolongements, mais que souvent il se tend sous forme d'une petite palmure entre les deux branches de bifurcation. Ce protoplasma interfibrillaire noie donc les fibrilles et limite les prolongements nerveux. Ceux-ci sont réguliers comme des fils de diamètre

constant, ou progressivement atténués lorsqu'ils ont été bien fixés par les méthodes ordinaires (1).

L'étude des cellules ganglionnaires imprégnées au bleu de méthylène sur l'animal vivant nous a déjà servi à étudier la marche des sucs nutritifs le long des prolongements protoplasmiques. Elle permet en outre de reconnaître que les divers *plasmas imbibitifs*, c'est-à-dire capables de diffuser le long des prolongements nerveux pendant la vie, gonflent irrégulièrement le protoplasma hyalin qui sert de voie à leur progression. C'est ainsi qu'au niveau du corps cellulaire on ne voit plus dans ce cas la fibrillation, mais une sorte de réseau nouveau formé par l'expansion du protoplasma hyalin sur divers points, qu'il développe avec une apparence de gouttes, de volume, de configuration et de situation variables. Mais, de fait, il ne s'agit pas ici de gouttes libres d'un liquide. Si l'on comprime légèrement la lamelle recouvrant une rétine dont les grosses cellules ganglionnaires sont montées dans la solution physiologique de sel marin, et qui bien que colorées par le bleu sont parfaitement vivantes, on ne voit pas se déplacer ces sortes de gouttes. Elles répondent à des vacuoles formées par le gonflement discontinu du protoplasma hyalin, et constituent momentanément une variation structurale légère et contingente. Aux points de bifurcation en Y des branches et des rameaux de l'arborisation, ces gonflements du protoplasma hyalin occupent assez régulièrement la petite membranelle, comparable à une expansion interdigitale de doigts palmés, dont j'ai parlé plus haut.

Un nombre plus ou moins considérable de prolongements protoplasmiques sont colorés de cette façon, soit dans toute, soit dans la majeure partie de leur étendue. Ce sont les *prolongements protoplasmiques lisses*. D'autres, sur la rétine vivante qu'on vient d'enlever, et de placer dans la solution physiologique entre + 37 degrés et + 39 degrés, puis qu'on examine sur la platine chauffante dans ces mêmes limites, présentent une apparence tout à fait différente : ce sont les *prolongements protoplasmiques perlés* (2).

Les prolongements perlés se distinguent des autres, de prime abord, par la succession de petites boules bleues, d'une régularité admirable, qu'ils enfilent pour ainsi dire à la façon des grains d'un collier (fig. 637). Chaque perle répond à un renflement de filament protoplasmique, qui se gonfle à ce niveau et se gorge de plasma coloré à la façon d'une éponge qui se développe dans l'eau. Il y a donc là une variation morphologique définie. Sur le trajet du prolongement, on voit les grains perlés se succéder comme une suite de petites boules bleues, dont les

(1) Par exemple, par le mélange osmiopicroïque (acide picrique en sol. concentrée, IV vol., solution aqueuse osmique à 1 pour 100. I vol.).

(2) J. RENAULT, Sur les cellules nerveuses multipolaires et la théorie du « Neurone » de Waldeyer (*Bulletin de l'Académie de médecine*, séance du 5 mars 1895).

unes sont axiales et d'autres un peu excentriques, ou même tangentielles au fil nerveux qui les réunit, mais qui toujours font corps avec lui et ne s'en séparent jamais. Quand on laisse la préparation se déco-

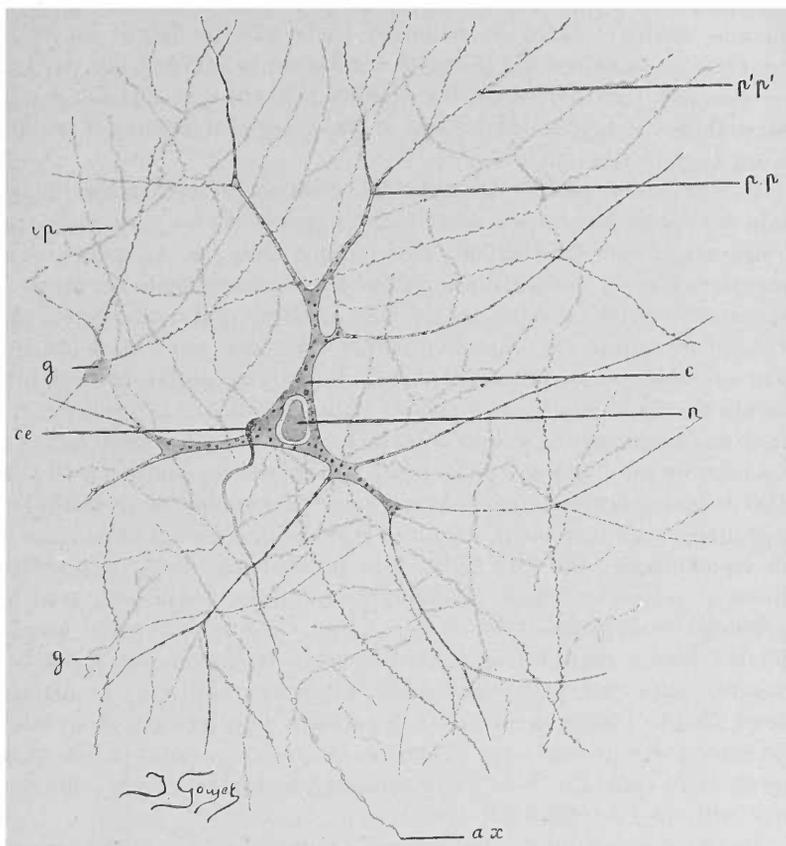


FIG. 637. — Grande cellule nerveuse multipolaire du ganglion optique du Lapin. Injection de bleu de méthylène sur le vivant (voie artérielle); fixation par le picrate d'ammoniaque; conservation dans la glycérine saturée de picrate d'ammoniaque, puis de bleu de méthylène et ensuite filtrée. — (Ocul. 1, obj. 6 de Leitz, chambre claire).

n, noyau; — *c*, corps protoplasmique de la multipolaire; — *ce*, cône d'émergence du filament axile d'axe; — *ax*, filament axile entièrement constitué, faisant suite au segment perlé; — *pp*, prolongements protoplasmiques principaux, sètés de gouttes de bleu de méthylène tout comme le corps de la cellule; — *p'p'*, ramuscules perlés; — *ip*, intrication perlée occupant un plan plus externe; — *gg*, grains (cellules amacrines), à grands prolongements rectilignes

Sur la plupart des points, le dispositif perlé se montre sous forme de petits bourgeons faisant saillie à la surface des prolongements ou des fils nerveux.

lorer lentement (1), à la place de chaque perle on trouve, non pas une

(1) Fixation de la rétine du Lapin par le picrate d'ammoniaque; conservation dans la glycérine neutre.

vacuole vide, mais un nœud du prolongement où la substance même de celui-ci est devenue claire et opaline, avec quelques grains de bleu çà et là demeurés au centre, et une zone périphérique plus foncée répondant à la couche superficielle de protoplasma hyalin. Il n'y a aucune analogie entre le dispositif perlé que je décris ici et les *varicosités* signalées sur le trajet des filaments nerveux fins par tous les auteurs. Les varicosités des auteurs tiennent à ce que des gouttes sarcodiques se sont produites sur le trajet des prolongements, et elles n'ont aucune régularité.

La disposition perlée, dans une arborisation protoplasmique de cellule nerveuse, existe sur certains prolongements ou parties de prolongements, non sur d'autres. Elle indique qu'il y a, au moins, deux manières d'être, deux attitudes dans les prolongements nerveux. Je la considère comme répondant à une *attitude d'activité*. Si en effet l'on tue la cellule nerveuse de diverses manières, par l'acide osmique par exemple, on ne retrouve plus la disposition perlée sur les filaments où elle existait tout d'abord. Pour bien suivre le phénomène, il faut faire agir, sur la rétine colorée au bleu et vivant encore dans la solution de sel marin à 7 pour 1000, une goutte de solution à 10 pour 100 de molybdate d'ammoniaque. Ce réactif rend le bleu de méthylène insoluble, mais lentement, en tuant aussi les éléments anatomiques de la même façon. On voit d'abord la teinte bleue des prolongements lisses et perlés se foncer magnifiquement. Puis, peu à peu, tous les prolongements perlés redeviennent lisses. Cela arrive parce que les boules bleues réalisant le dispositif perlé réduisent peu à peu leur volume, puis que, progressivement, elles rentrent dans le filament sous l'œil de l'observateur qui a la patience de suivre leur mouvement de retrait. L'état lisse, que prennent les prolongements perlés avant de mourir, constitue donc aussi probablement que possible, pour eux, une attitude d'inertie fonctionnelle (1).

Dans les formations ganglionnaires rétinienne, les prolongements protoplasmiques perlés deviennent surtout nombreux dans la portion moyenne du plexus cérébral de RANVIER, là où un grand nombre d'arborisations nerveuses se mêlent et s'intriquent en formant ce que j'appellerai plus loin des appuis adhésifs entre filaments nerveux issus de neurones différents. Dans le plexus basal (fig. 637), presque tous les filaments forment une intrication, un « neuropilème » (His) perlé d'une

(1) Si, au contraire, la cellule ganglionnaire est tuée et fixée si instantanément qu'elle ne puisse du tout réagir, comme c'est le cas avec la solution concentrée de bichlorure de mercure dans l'eau distillée, l'attitude perlée est saisie; car le réactif précipite à la fois d'emblée le bleu à l'état insoluble et frappe net les éléments anatomiques demort. Ils n'ont pas, avant de mourir, le temps de réagir pour distribuer autrement le bleu dans leur protoplasma; et l'on peut dès lors étudier à loisir la distribution des renflements perlés tout le long du fil nerveux coloré par le bleu de méthylène.

délicatesse admirable, et à mailles si étroites que, sous un grossissement déjà fort, on croirait aisément à l'existence d'un réseau nerveux sur ce point. Enfin, les extrémités des nerfs sensitifs engagés dans l'épiderme et répendant comme on le sait aujourd'hui à des ramuscules

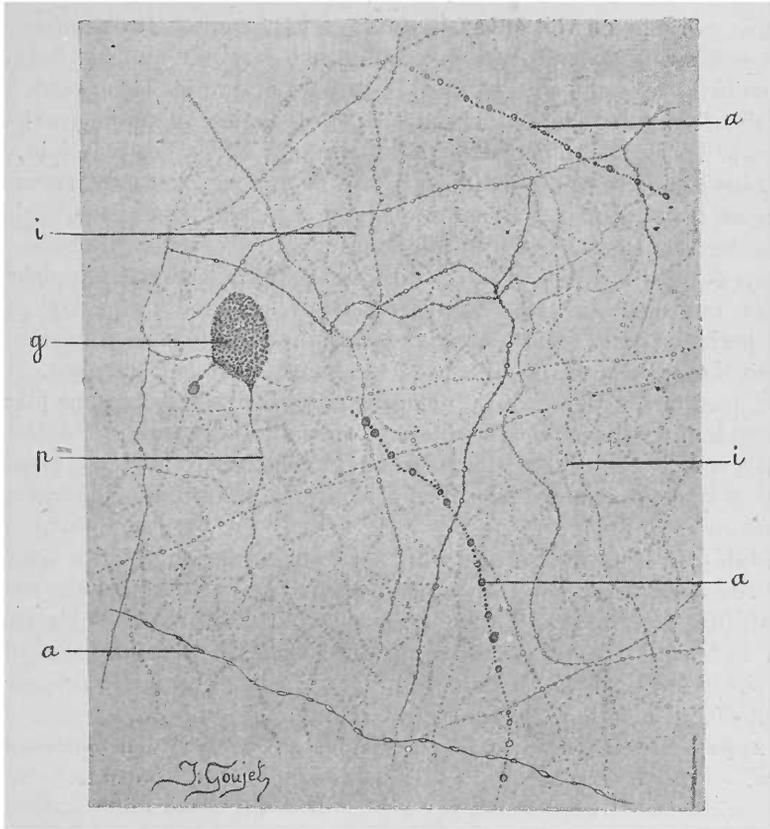


FIG. 638. — Intrication plexiforme perlée de l'étage interne du plexus basal de la rétine du Cochon d'Inde. Injection de bleu de méthylène sur le vivant par le cœur; fixation par le picrate d'ammoniaque en présence des vapeurs d'iode; conservation dans la glycérine. — (Ocul. 1, obj. 5 de Leitz, tube levé, chambre claire.)

g, l'une des cellules ganglionnaires de la formation horizontale; — *p*, un de ses prolongements perlé et inlavis, passant dans un autre plan; — *a, a, a*, rameaux nerveux perlés de façons diverses; — *i, i*, intrication plexiforme de ramuscules présentant les uns avec les autres des appuis adhésifs.

réceptifs des neurones sensitifs périphériques, apparaissent toujours perlés quand on les met en évidence, sur le vivant, par le bleu de méthylène en injection vasculaire.

Segment perlé des filaments axiles primitifs. — Sur les cellules ganglionnaires du type de Deiters (voy. fig. 637), le cône d'émergence du

filament axile prend naissance par un relèvement du corps de la cellule. Plus rarement il naît d'un prolongement ayant déjà donné des branches protoplasmiques, comme l'ont vu DOGIEL et CAJAL. Sous l'influence du bleu de méthylène, il se colore en bleu pur. Il s'atténue ensuite en un filament d'une minceur progressive et qui devient rapidement extrême. Puis, en règle, on voit apparaître une série plus ou moins nombreuse de perles rondes sur le trajet de cette même partie du filament dont la ténuité est telle que c'est à peine si l'on peut suivre le fil bleu entre les perles, lesquelles sont ordinairement plus distantes les unes des autres que le long des prolongements protoplasmiques. Un peu plus loin, le filament axile se renfle, redevient lisse et uniformément cylindrique sur un trajet le plus souvent assez long. Au delà, il ne présente plus que des renflements irréguliers, discontinus : des perles fusiformes. — Dans les fibres nerveuses à myéline des cordons nerveux périphériques, imprégnées au bleu de méthylène sur le vivant, on ne voit pas de perles. Au niveau des étranglements annulaires, le bleu pénètre ; mais il teint uniformément le cylindre-axe, qui est ici fasciculé.

Le *segment perlé* du prolongement cylindre-axe, prenant place entre le fil atténué qui fait suite au cône d'émergence et le filament axile déjà devenu robuste et entièrement constitué, réalise une disposition typique et nouvelle de ce prolongement fonctionnel. Dans sa portion perlée, le prolongement nerveux n'est jamais sinueux ni ondulé par le retrait, même s'il dessine une courbe. Il reste *tendu* entre les perles et dans son ensemble. C'est là, à mon avis, une zone d'attitude active, de tout point remarquable : celle très probablement où se tend le prolongement de manière variable et commandée par le mode même de sa fonction, qui est de transmettre, et pas toujours d'une façon identique, le mouvement cellulifuge au loin.

Appuis adhésifs des prolongements nerveux dans le neuropilème de *His*. — Sur une rétine de Cobaye ou de Lapin, dont les cellules ganglionnaires sont imprégnées par le bleu de méthylène et qu'on examine dans la solution physiologique, on peut constater qu'un nombre considérable de prolongements se croisent au contact entre eux, tandis que d'autres passent et repassent en s'entrelaçant sans se toucher. Si, dans ces conditions et en continuant l'observation, on déplace légèrement la rétine étalée, on constate qu'en ce mouvement il se fait des plis de la membrane, mais que rien ne change dans l'intrication des prolongements nerveux. Les prolongements au contact entre eux ne se séparent jamais. *Leur contact est absolument adhésif* toutes les fois qu'il existe. De plus, sur certains croisements au contact entre des prolongements issus de cellules nerveuses différentes, on peut voir de minces membranes analogues à celles existant entre les branches de division en Y des grands prolongements protoplasmiques. Elles sont formées par du protoplasma hyalin noyant jus-

qu'à un certain point les deux prolongements, croisés au contact adhésif.

D'autres prolongements issus de cellules différentes, au lieu de se croiser en contractant adhérence sur leur point de contact, deviennent parallèles entre eux et adhésifs pendant un certain parcours. Puis ils se séparent et divergent pour aller former plus loin d'autres appuis adhésifs. Tant qu'ils sont accolés, on ne peut les distinguer l'un de l'autre dans nombre de cas. Ils

sont enfermés dans une seule et même gaine de givre de Boll et englobés par un plasma imbibitif commun, ce qui fait qu'ils apparaissent de prime abord (fig. 639) comme un filament nerveux unique (1).

Les appuis adhésifs sont innombrables et de disposition variée. Si l'on suit un prolongement qui marche droit comme un fil de toute longueur, on lui en voit contracter une série sur son chemin, et avec des filaments nerveux issus de neurones différents. Ils se produisent toujours en plus grand nombre dans ce que j'ai désigné sous le nom « d'intrications perlées » (voy. fig. 623 et 626) : c'est-à-dire que les prolongements en contact in-

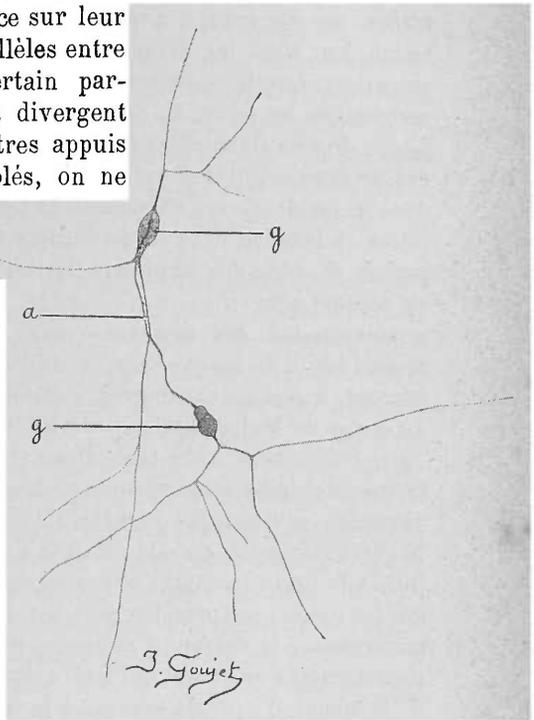


FIG. 639. — Deux grains nerveux ou spongioblastes à prolongements rectilignes de la rétine du Lapin. Bleu de méthylène injecté sur le vivant par l'aorte; fixation au sublimé; alcool à 90 degrés centés. saturé de sublimé; essence de girofles et baume au xylol. (Projection à la chambre claire avec l'ocul. 2, obj. 5 de Nachet.)

gg, grains dont les prolongements se dégagent tangentiellement en divers sens; — en *a*, il semblait y avoir un seul prolongement unissant les deux neurones. Au bout de cinq à six jours, sous l'influence de la dessiccation progressive du baume, la séparation a eu lieu. Il y avait là contact par appui adhésif.

(1) Quand on a fixé la préparation par l'alcool fort saturé de sublimé, puis qu'on l'a montée dans le baume du Canada ou la résine Dammar, on peut souvent constater cette séparation de deux prolongements devenus adhésifs par accolement parallèle. Au bout de deux ou trois jours, les effets de rétraction sous l'influence de l'alcool au sublimé s'accusant et le bleu pâlisant un peu, on voit qu'il s'agissait de deux filaments accolés et non pas d'un seul. Le plasma imbibitif filait dans une seule et unique gaine de givre de Boll, et teignait les deux prolongements en bloc. Ils subsistaient, pendant tout leur parcours parallèle, évidemment le même mouvement de diffusion des plasmas nutritifs, et, sur ce point, ils étaient unis et solidaires entre eux.

time sont en majeure partie formés de fils perlés. Il existe une intrication perlée, étroite au point de donner l'illusion fréquente de mailles fermées, dans la portion moyenne du plexus cérébral de la rétine. On en trouve une autre dans la portion moyenne du plexus basal. Là, tous les filaments paraissent perlés sous un faible grossissement, tant le nombre des filaments perlés prédomine. Il en est de même dans les sortes de cages ou corbeilles de filaments disposés sous forme de rêts (corbeilles terminales de KÖLLIKER), entourant le corps des grosses cellules ganglionnaires à la surface de la capsule et que, dans la rétine, CAJAL rapporte à la terminaison périphérique des bipolaires en relation avec les bâtonnets. En réalité, dans toute intrication perlée, il entre des filaments lisses et d'autres perlés qui se croisent au contact adhésif.

Articulation des neurones entre eux. — Pour contracter leurs appuis adhésifs, les prolongements issus des cellules nerveuses se comportent, à peu de chose près, comme les filaments unitifs des cellules du corps de Malpighi et comme les fibres de la névroglie ainsi qu'on va le voir bientôt. Les trois éléments cellulaires précités ont du reste la même origine blastodermique. La cellule de l'ectoderme, qu'elle soit nerveuse, névroglie ou malpighienne, a une évolutivité toute spéciale. En vertu de celle-ci, elle est apte à différencier, sur sa périphérie, des fibres de toute longueur qui, après s'être dégagées du corps cellulaire qui les émet, vont prendre plus loin des appuis adhésifs sur leurs congénères ou à la surface d'autres corps cellulaires, soit identiques, soit de même origine que celui qui leur a donné naissance. En ce sens, la perte de la réaction neurale tant pour le chromate d'argent que pour le bleu de méthylène, et l'engagement consécutif de l'extrême filament ramusculaire des prolongements protoplasmiques dans l'inextricable rêts de la névroglie pour y prendre insertion et appui pour la tension de ces prolongements, constituent des faits qui jusqu'à présent n'ont absolument rien d'extraordinaire. Bien au contraire, ces faits sont conformes à ce qu'on sait des aptitudes évolutives fondamentales possédées par toutes les cellules issues de l'ectoderme primitif.

Ce sont les appuis adhésifs interceptés par les prolongements issus de neurones divers qui constituent le seul dispositif anatomiquement saisissable de ce qu'on a appelé « l'articulation des neurones entre eux ». Car les prolongements nerveux sont, comme on vient de le voir, tendus à leurs deux extrémités. D'autre part, les plissements, l'extension, la torsion d'un centre nerveux apte à réaliser l'expérience et tel que la rétine, ne modifient jamais leur position respective. Enfin, sur la platine chauffante, entre 38 et 40 degrés, c'est-à-dire dans les meilleures conditions pour mettre en activité les mouvements amiboïdes (1)

(1) J. RENAULT, *Bulletin de l'Acad. de Méd.*, 5 mars 1895. L'expérience a été

et aussi les mouvements vacuolaires du protoplasma tels que ceux qu'on observe dans les cellules glandulaires, on ne voit ni bouger les prolongements protoplasmiques, ni se modifier leur dispositif perlé s'ils en possèdent un. De même pour les cylindres d'axe. Les prolongements nerveux ne pouvant changer de position, sont donc incapables de « s'articuler » ou de « se désarticuler » entre eux sinon en rendant leurs appuis adhésifs plus ou moins intimes, c'est-à-dire en faisant varier leur tension, soit séparément, soit simultanément. J'ai supposé en conséquence qu'à l'occasion du fonctionnement, cette tension varie et que, dans la variation, l'*intrication perlée* et les *appuis adhésifs* jouent le rôle principal (voy. fig. 637).

Nous avons vu que l'état perlé répond, selon toute probabilité, sinon à l'attitude active, du moins à celle d'un mode spécial du fonctionnement des prolongements nerveux. Seule sa variation peut aussi faire varier les contacts, les rendre plus ou moins étroits, tendre les prolongements pour les adapter, si l'on peut ainsi parler, à l'unisson ou aux harmoniques de l'onde nerveuse excitatrice, fournie par le neurone inducteur au neurone induit. La disposition perlée répondrait, dans cette conception, à la mise en jeu d'un véritable mécanisme d'accommodation des neurones récepteurs aux neurocymes émanant des neurones incitateurs. Selon que la tension sera rendue convenable ou non par le mouvement moléculaire formateur, figurateur ou réducteur des perles le long des ramuscules récepteurs du dendrite, le mouvement nerveux passera ou ne passera pas d'une cellule nerveuse à l'autre. Selon que le segment grêle qui fait suite au cône d'émergence du filament axile primitif se perlera ou non convenablement, le neurocyme sera ou non projeté, ou bien projeté avec une intensité et une efficacité variables, par la cellule nerveuse le long de son cylindre-axe. C'est là une hypothèse, il est vrai ; mais elle a du moins le mérite de reposer sur un dispositif anatomique saisissable, et non sur de simples vues de l'esprit (1).

faite sur la rétine du Lapin, colorée par le bleu de méthylène injecté par voie vasculaire sur le vivant. La rétine était observée dans la solution physiologique.

(1) Quand, en 1895, j'ai découvert, puis décrit le dispositif perlé, j'ai d'autre part constaté qu'on l'observe à des degrés et avec des formes variables sur les ramifications nerveuses des dendrites que chacun considère actuellement comme réceptives des incitations nerveuses capables d'actionner les cellules ganglionnaires. Puis, remarquant que lorsqu'on tue une cellule ganglionnaire à prolongements perlés en fixant progressivement son protoplasma, j'ai conclu que l'état perlé répond à une attitude active de la cellule et émis l'hypothèse que les perles, en se développant, tendent les prolongements et rendent efficaces leurs appuis adhésifs en rendant leurs contacts plus intimes avec les fibres nerveuses inductrices.

Par *attitude active*, j'ai du reste voulu entendre une variation morphologique répondant à la mise en jeu d'un processus d'ordre vital, sans prétendre décider *a priori* si l'onde nerveuse passe dans l'état perlé ou inversement. Je ne considère pas

La méthode du chromate d'argent, insuffisante pour déterminer la façon réelle dont finissent les prolongements protoplasmiques des cellules nerveuses et celle dont ils forment les appuis adhésifs dans les intrications perlées, est de toute valeur au contraire pour spécifier le genre de prolongements qui entrent au contact dans cette même intrication. Elle montre, à n'en pas douter, que là où s'arborisent des prolongements protoplasmiques s'arborisent aussi toujours des filaments axiles. Les premiers sont donc *récepteurs* et les seconds *incitateurs*. Un neurone projette son mouvement nerveux propre sur son cylindre d'axe, qui incite les prolongements protoplasmiques récepteurs d'un ou plusieurs neurones et ainsi de suite. Nous avons vu que, dans tous les centres nerveux du névraxe, y compris la rétine, il existe des cellules n'émettant aucun cylindre-axe, mais seulement des prolongements tous du type protoplasmique, se divisant comme tels et pour cette raison faciles à distinguer des filaments axiles courts. Ce sont les cellules amacrines. Or, les prolongements de celles-ci contractent une multitude de croisements et d'appuis adhésifs, soit avec des cellules unipolaires ou bipolaires (dans la rétine par exemple), soit avec des cellules ganglionnaires émettant un cylindre-axe, ou du type de Deiters. Dans l'étage supérieur du ganglion optique, nombre de ces cellules ne le cèdent ni pour la taille, ni pour la richesse de leur arborisation

actuellement la question comme tranchée ; elle ne peut l'être que par l'expérimentation faite dans des conditions de déterminisme que je n'ai pu encore établir suffisamment. Je fais ici cette remarque parce que J. DEMOOR, dans son intéressante étude sur « la plasticité des neurones cérébraux » (*Trav. du labor. de l'Institut Solvay, fasc. I, 1896*), a conclu que l'état perlé répond non pas à l'attitude du neurone qui permet à l'onde nerveuse de passer, mais à l'état inverse. C'est pourquoi il combat mon opinion et déclare que l'état perlé répond à l'attitude d'inactivité fonctionnelle. Les recherches récentes de M^{lle} STÉFANOWSKA (*même recueil, 1897*) militent dans le même sens. Pour elle, l'attitude active, celle du fonctionnement et du passage de l'onde nerveuse, est marquée par la présence, sur les ramifications protoplasmiques, des bourgeons ou *appendices piriformes*. Ceux-ci s'effacent et l'état perlé apparaît quand les neurones, par fatigue ou autrement, sont devenus inexcitables. L'état perlé serait donc une attitude de repos.

Je reviendrai un peu plus loin sur ce sujet. Présentement, je ferai seulement remarquer que la variation perlée est le seul état de changement qu'on ait pu saisir et mettre en rapport avec les variations de l'activité fonctionnelle du neurone. Quel que soit donc le sens, fonctionnel ou inverse, imprimé par cette variation à la cellule nerveuse, au point de vue histologique ma première remarque subsiste : à savoir que : *là où l'on trouve une intrication perlée, on peut localiser le champ de l'articulation des neurones entre eux*. Le sens, positif ou négatif, importe peu à l'historien ou à l'anatomo-pathologiste en dehors de cette constatation. Celle-ci permet en effet de passer de la forme à la fonction dans le sens le plus général. Des recherches ultérieures détermineront du reste si la variation perlée rend les prolongements dendritiques des neurones aptes à recevoir le choc nerveux ou, au contraire, inaptes à le recevoir. Cette question intéressante recevra sa solution, puisque désormais le problème est posé, et il l'a été précisément par la découverte du dispositif perlé.

protoplasmique, aux cellules-ganglionnaires les plus typiques et à cylindre d'axe passant directement dans les fibres nerveuses. Quel est anatomiquement leur signification ?

Signification morphologique et rôle probable des cellules nerveuses amacrines. — Dans une cellule ganglionnaire du type de Deiters, le filament axile primitif représente une expansion du neurone destinée à le prolonger en ligne directe (si l'on fait abstraction des quelques dérivations collatérales) jusqu'à une certaine distance ; puis à y projeter l'excitation, suscitée par l'action du corps cellulaire considéré, sur une autre cellule nerveuse ou sur plusieurs, ou bien sur une ou plusieurs cellules musculaires. Dans une cellule à cylindre d'axe court (du type de Golgi), même signification du cylindre d'axe, sauf que ses arborisations rapidement produites le mettent en relation avec un grand nombre de neurones peu éloignés de celui auquel lui-même appartient. Une cellule amacrine tient, elle aussi, dans ses relations une série de neurones par la multitude d'appuis adhésifs contractés par ses prolongements protoplasmiques. Sa signification morphologique semble donc être celle d'une cellule nerveuse *interstitielle*. De fait, les amacrines habitent les régions moyennes des formations ganglionnaires. Fonctionnellement, on peut les considérer comme simplement parcourues par une multitude d'ondes nerveuses émanées de diverses sources, qu'elles transforment faiblement ou pas du tout, et qui diffusent dans tout leur parcours de façon à impressionner simultanément une foule de cellules ganglionnaires suivant un mode unifié. Certaines amacrines de grande taille et richement multipolaires sont également conjuguées à des cellules ganglionnaires et continues avec elles, comme on le verra dans un instant.

Il faut enfin signaler des cellules amacrines géantes (fig. 640) qui se développent, chez les cyclostomes, immédiatement au-dessous de l'épithélium épendymaire du sinus rhomboïdal (4^e ventricule). Leur arborisation protoplasmique s'enfonce dans l'épaisseur du névraxe ; tandis que leur corps arrondi s'engage entre les cellules épendymaires hautes et cylindriques, fait relief dans la cavité du ventricule et n'en est séparé que par la limitante de l'épendyme couverte de cils : si bien qu'il est aisé de la dégager partiellement et de la voir flotter dans cette cavité. Il n'y a point là de cylindre-axe du tout. Chez les très jeunes Ammocètes (1), ces cellules sont en voie de croissance et leurs prolongements se terminent librement par des pointes effilées. Ils ne paraissent pas tendus et se recourbent légèrement au voisinage de leur terminaison,

(1) Fixation par les vapeurs osmiques. Les corps des cellules nerveuses et leurs prolongements, renfermant de la graisse, se teignent en noir. La névroglie n'en renferme pas et reste incolore. On peut donc là suivre les prolongements, interstitiellement, aussi bien que dans une bonne préparation faite par la méthode de Golgi.

en s'entre-croisant avec les prolongements des cellules nerveuses ordinaires. A de telles cellules nerveuses, ne possédant que des prolongements récepteurs et un corps cellulaire engagé dans la portion demeurée pour jamais épithéliale du névraxe qui donne uniquement naissance aux fibres de soutien de celui-ci, il est impossible d'attribuer jusqu'ici

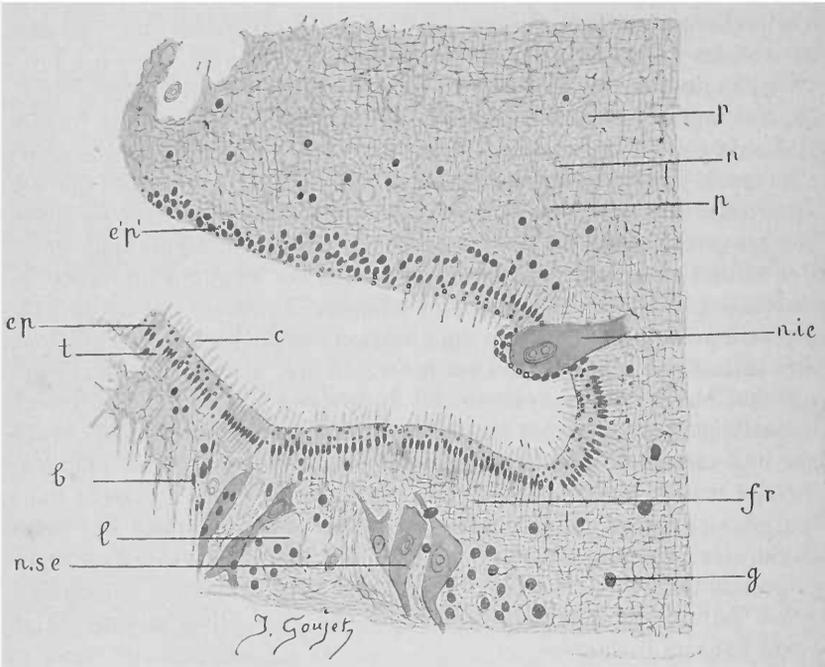


FIG. 640. — Ependyme et ganglion sous-épendymaire (entre le vague et l'acoustique) du plancher du ventricule rhomboïdal du *Petromyzon marinus*. — Durcissement du névraxe dans le liquide de Müller pendant plusieurs mois; coupes à main levée par le travers du névraxe; coloration à l'éosine hématoxylique. — (Ocul. 1, obj. 6 de Véricq, chambre claire.)

ep, cellules épendymaires de la calotte du ganglion; — *c*, leurs cils vibratiles; — *e'p'*, rangée épendymaire de la voûte du ventricule rhomboïdal : l'ordonnance épithéliale et les cils disparaissent en majeure partie; — *t*, espaces occupés par le ciment semi-liquide entre les plans-côtés des cellules épendymaires; — *fr*, pieds de ces cellules étirés en fibres radiales; — *b*, cellules radiales ayant reporté leur noyau au-dessous et à distance de la ligne épendymaire. *n.se*, cellules nerveuses ganglionnaires des noyaux sous-épendymaires; — *n.ie*, cellules nerveuses unipolaires développées dans la ligne épendymaire (cellules intra-épendymaires); — *n*, névroglie spongieuse; — *pp*, points poreux de la névroglie; — *g*, grains non encore différenciés de la masse neuro-névroglie; — *l*, cage formée par celle-ci aux cellules nerveuses, qui sont tombées dans la manipulation.

un rôle fonctionnel déterminé. Ce rôle existe toutefois et est même de toute importance, puisque les amacrines intra- et sous-épendymaires se développent sur un pas égal et avec un volume parfois supérieur à celui des cellules ganglionnaires contemporaines émettant un cylindre-axe.

Conjugaison des cellules nerveuses entre elles. — Gamoneurones. — Existe-t-il, en dehors de l'articulation des neurones entre eux par appuis adhésifs des unions de neurones entre eux, soit un à un, soit par le mécanisme de réseaux communicants ?

Les unions de neurone à neurone existent en réalité, mais elles sont rares ou du moins difficiles à mettre en lumière avec une évidence absolue. J'ai pu, néanmoins, en trouver deux formes principales dans la rétine par la méthode du bleu de méthylène..

A. *Neurones jumeaux.* — Deux grandes cellules ganglionnaires émettent chacune des prolongements protoplasmiques nombreux : elles sont accolées l'une à l'autre et se tiennent par une expansion membraniforme. Une seule de ces cellules émet un cylindre d'axe ; l'autre est une amacrine.

B. *Neurones couplés.* — Deux cellules ganglionnaires appartenant à un même étage de la rétine sont placées à une petite distance l'une de l'autre. Elles émettent un grand nombre de prolongements protoplasmiques. Parmi ceux-ci, il en est un qui joue le rôle de branche d'union, laquelle, lorsqu'elle existe, se distingue d'ailleurs facilement au milieu des autres. Dans tous les cas que j'ai observés complètement, une seule encore de ces cellules émettait un filament axile primitif ; l'autre était une grande cellule amacrine.

Ces faits paraissent de prime abord incompatibles avec la théorie actuelle du neurone, probablement parce que celle-ci a été déduite exclusivement de l'interprétation de figurations incomplètes de cellules nerveuses obtenues par la méthode du chromate d'argent et de l'application de données purement spéculatives à la solution d'un problème d'histologie analytique. Ce qui me confirme dans cette manière de voir, c'est que RAMON Y CAJAL a lui-même publié récemment une figure que je considère comme très exacte, car elle reproduit ce que j'appelle des neurones couplés, dans un mémoire consacré entre autres choses à la réfutation des assertions de DOGIEL (1). En somme, les neurones jumeaux et les neurones couplés constituent dans les centres nerveux une disposition exceptionnelle. Ils m'ont paru tout d'abord répondre à des cellules nerveuses nées d'une même cellule germinale ou neuroblaste de His, et qui, par la suite du développement, ne se sont pas séparées. Il peut se faire aussi que la jonction se soit faite secondairement, toujours pendant la période de croissance. Certains neurones jumeaux m'ont paru, en particulier, résulter de l'accolement, au sein d'un même hyaloplasma, de minces prolongements membraniformes. Quoi qu'il en soit du caractère primitif ou secondaire de la conjugaison en question, elle me semble prendre naissance là où il faut sommer les actions

(1) RAMON Y CAJAL, La rétine des vertébrés (*La cellule*, t. IX, 1^{er} fasc., pl. VII, fig. 9, 1893)

nerveuses sur un seul et même cylindre d'axe et les y amener par *conduction*. Ce seraient là, en somme, de petites batteries de cellules, comparables aux piles électriques réunies deux à deux : la cellule amacrine du couple renforçant celle qui possède un filament axile.

Dans la majorité des cas, au contraire, et conformément à la conception actuelle du neurone, c'est par *influence* ou par *décharge au contact*, c'est-à-dire par le mécanisme des appuis adhésifs et de leur accommodation au passage de l'onde par la variation de l'état perlé, que se ferait la propagation du mouvement nerveux de neurone à neurone.

§ 2. — GRAINS NERVEUX. — SPONGIOBLASTES

Dans un grand nombre de formations ganglionnaires du névraxe adulte, on trouve, à côté des cellules nerveuses des divers types déjà décrits, ou au contraire occupant certaines assises spéciales des centres, des corps cellulaires ressemblant beaucoup aux grains des chaînes radiales ou arquées du névraxe embryonnaire. Tels sont ceux qui occupent la couche dite des grains de l'écorce du cervelet chez les mammifères et chez l'Homme, ou ceux qui forment celle des grains dits unipolaires, celle des grains bipolaires de la rétine chez tous les vertébrés, enfin « le stratum granulosum » de la circonvolution goudronnée (fig. 641). On a d'abord beaucoup discuté sur la nature de ces cellules particulières, désignées autrefois par CH. ROBIN sous le nom collectif de *myélocytes* lequel ne signifie rien, puis dans la rétine en particulier par HIS sous celui de *spongioblastes* : terme indiquant que cet histologiste les rattachait au neurosponge, c'est-à-dire à une formation purement névroglie.

J'ai au contraire considéré, il y a déjà nombre d'années, les corps cellulaires connus sous le nom de grains comme des cellules nerveuses fondamentalement identiques à toutes les autres, mais dont le développement est resté incomplet. Entre les grains tout à fait semblables à ceux des chaînes de prolifération du névraxe embryonnaire et les cellules ganglionnaires reconnaissables à leur prolongement de Deiters, on trouve en effet, notamment dans les centres amyéliniques des vertébrés inférieurs, une série de formes de passage du grain proprement dit à ces cellules. C'est là ce que j'ai appelé les « cellules intermédiaires » (1). Ma manière de voir a été confirmée depuis par les recherches de GOLGI, de TARTUFERI, de RAMON Y CAJAL et de DOGIEL, pour ne citer que les principaux auteurs qui se sont occupés de la

(1) J. RENAULT, Recherches sur les centres nerveux amyéliniques. I, la névroglie et l'épendyme (*Arch. de Physiologie*, 2^e série, t. IX, p. 634, 1882).

question. GOLGI a d'abord démontré que les grains du « stratum granulosum » de la circonvolution godronnée émettent une riche arborisation protoplasmique par l'un de leurs pôles ; puis par le pôle opposé un prolongement de Deiters, de façon à réaliser la configuration générale d'une cellule de Purkinje minuscule. DOGIEL a de son côté fait voir qu'à l'égard du bleu de méthylène, les grains dits « unipolaires » de la rétine (prétendus spongioblastes de HIS), se comportent comme

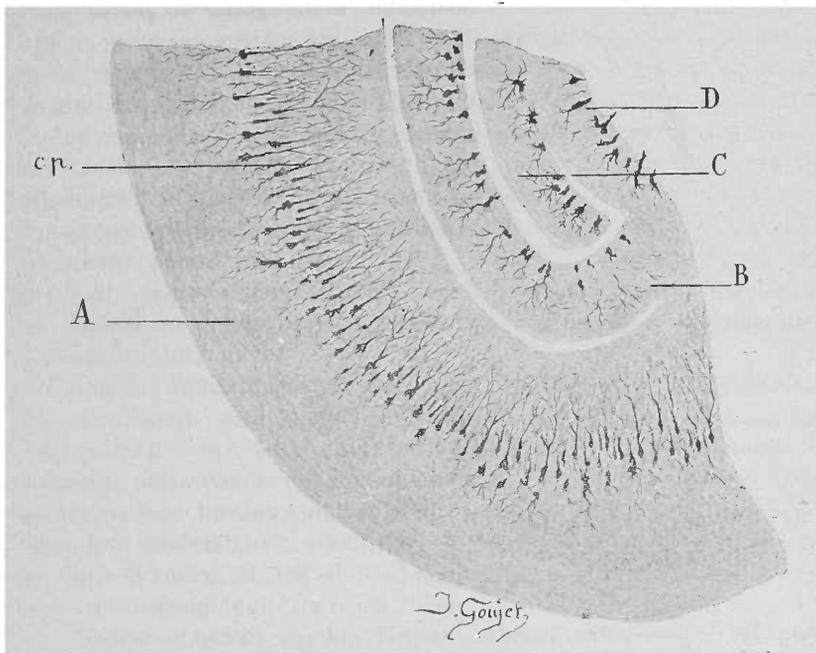


FIG. 641. — Coupe vertico-transversale de la corne d'Ammon du Lapin. Méthode de GOLGI (faible grossissement).

A, région hippocampique de la corne d'Ammon; — B, circonvolution godronnée; — C, hile de la circonvolution godronnée; — D, région godronnée de la corne d'Ammon au point où elle pénètre dans le hile de la circonvolution godronnée.

cp, grandes cellules pyramidales de la circonvolution de la corne d'Ammon. Leurs prolongements protoplasmiques sont en regard des prolongements protoplasmiques des grains de la circonvolution godronnée. Le hile de la circonvolution godronnée renferme de grandes cellules du type de Deiters.

Trois types majeurs de cellules ganglionnaires sont mis ici en évidence.

des cellules nerveuses et présentent un plus ou moins grand nombre de prolongements. Enfin, j'ai fait remarquer que le bleu de méthylène ne colore avec élection, quand on l'a fait agir sur le vivant par injection vasculaire, que les cellules nerveuses exclusivement à tous les autres éléments cellulaires de l'organisme. Or, dans ces conditions, certains grains sont vivement colorés par le bleu ainsi que leurs prolongements, tout comme les cellules ganglionnaires les plus légitimes.

Il en faut conclure qu'ils répondent à des cellules nerveuses particulières : les *grains nerveux*. D'autres ne sont pas colorés par le bleu non plus que leurs prolongements. Ceux-ci, là où on les peut bien observer (par exemple dans les centres amyéliniques des cyclostomes), offrent les caractères des fibres de la névroglie. On a donc ici affaire à des *grains névroglieques*.

Constitution histologique de grains nerveux. — Dans les centres nerveux, ce qui caractérise histologiquement un grain, c'est qu'autour du noyau il n'existe pas de masse distincte de protoplasma dessinant ce qu'on appelle un « corps protoplasmique ». Le noyau forme en apparence la totalité du corps cellulaire. En réalité, il est recouvert

d'un mince vernis de protoplasma hyalin, exactement comme le noyau d'une cellule

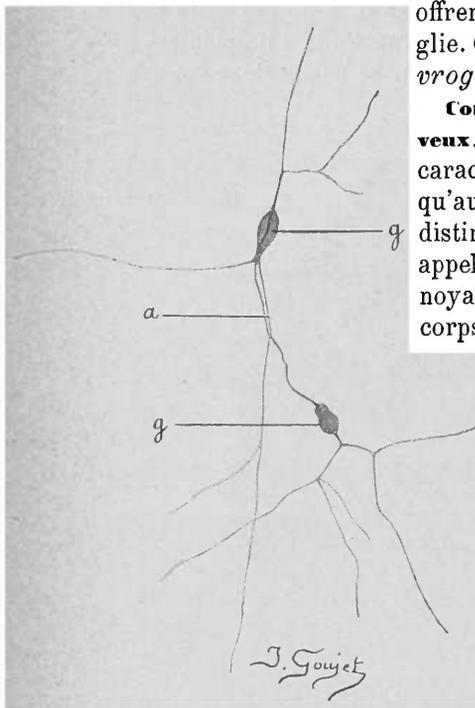
sensorielle de l'épithélium olfactif ou celui d'une cellule visuelle de la rétine (fig. 642). Après fixation par l'acide osmique et coloration du noyau par le carmin, on voit que ce vernis se continue à la surface des prolongements émis par le grain. Il s'agit en effet ici d'un hyaloplasma, au sein duquel aucune méthode actuelle ne peut déceler de fibrillation comparable à celle présentée par le corps cellulaire des cellules nerveuses ordinaires. Cet hyaloplasma est parcouru par le plasma imbibitif et constitue une voie très active de la nutrition. Sous l'influence du bleu de méthylène, il se teint énergiquement et de même que le noyau. Mais il apparaît alors un nouveau détail de structure : la capsule, du moins dans chacune des variétés de grains nerveux que j'ai rencontrées dans la rétine — centre

Fig. 642. — Deux grains nerveux ou spongioblastes à prolongements rectilignes de la rétine du Lapin. Bleu de méthylène injecté sur le vivant par l'aorte; fixation au sublimé; alcool à 90 degrés centés. saturé de sublimé; essence de girofles et baume au xylol. (Projection à la chambre claire avec l'ocul. 2, obj. 5 de Nachet.)

gg, grains dont les prolongements se dégagent tangentiellement en divers sens; — en a, il semblait y avoir un seul prolongement unissant les deux neurones. Au bout de cinq à six jours, sous l'influence de la dessiccation progressive du baume, la séparation a eu lieu. Il y avait là simple contact par appui adhésif.

qui du reste les contient à peu près toutes.

Capsule des grains. — Le corps cellulaire des grains nerveux, réduit à son noyau recouvert d'un mince vernis de protoplasma



hyalin, est toujours de petite taille et présente une configuration ovoïde. Un autre caractère majeur, c'est que les prolongements partent toujours tangentiellement de cet ovoïde, le corps étant plus ou moins rejeté sur un côté, même dans les grains qu'on a l'habitude de désigner sous le nom de grains bipolaires. Ces grains sont très nombreux à côté des grosses cellules nerveuses multipolaires du ganglion du nerf optique dans la rétine, et l'on peut les étudier facilement. Ils répondent à des cellules dites « amacrines ». Les prolongements partent en sens inverse d'une des faces du corps cellulaire légèrement excentrique ; puis, à une distance courte ou longue, ils se résolvent en une arborisation de minces filaments qui filent au loin *et qui sont toujours exactement tendus*. Sur la face opposée, on voit se soulever la capsule, ou plutôt une demi-capsule comparable à un verre de montre posé sur une sphère comme une calotte. Elle fait corps avec le protoplasma du grain sur le point de raccordement avec les prolongements. C'est donc bien là une formation du neurone figuré par le grain, contenue avec le corps de ce dernier dans la petite loge fournie aux grains par les expansions membraneuses bien connues des fibres de soutien (1).

Là où j'ai pu les étudier, les grains multipolaires, unipolaires ou à longs prolongements rectilignes se sont toujours montrés avec les mêmes caractères, et munis d'une petite capsule disposée comme je viens de le dire, toutes les fois que le bleu de méthylène les a colorés après injection intra-vasculaire opérée sur le vivant. Quant à la configuration générale, elle peut au contraire varier suivant les points du système nerveux central ou de la rétine. Je n'indiquerai ici que les types principaux.

Grains projetant un filament axile primitif. — Dans le « stratum granulosum » de la circonvolution godronnée de l'Homme, du Chien, du Lapin, etc., les grains ont exactement, comme je l'ai dit plus haut, la constitution d'une cellule de Purkinje en ce qui regarde l'arborisation protoplasmique très riche et touffue sur un pôle du grain, et le filament axile primitif émis par le pôle opposé. Les ramuscules de l'arborisation protoplasmique s'engagent dans une gaine de givre de Boll après un certain trajet ; de ce chef ils paraissent granuleux. Il s'agit donc de véritables cellules nerveuses dont le corps cellulaire ne s'est pas développé, mais en dehors de là reproduisant entièrement le type *arboriforme* (voy. fig. 641).

Il en est même des grains décrits par GOLGI, puis plus complète-

(1) J. RENAULT, Contrib. à l'étude de la constitution, de l'articulation et de la conjugaison des neurones (*Congrès des méd. aliénistes et neurologistes*, Bordeaux, 1895, séance du 2 août).

ment étudiés par CAJAL (1) dans la couche granuleuse de l'écorce du cervelet. Le chromate d'argent montre que, par leur pôle profond, ils émettent une très courte arborisation protoplasmique. Du pôle superficiel se dégage un long filament indivis équivalent à un cylindre-axe, lequel monte droit dans la couche moléculaire, puis s'y divise en deux branches. Celles-ci filent dans l'axe du pli cérébelleux (ou lamelle cérébelleuse), en contractant une série d'appuis sur les ramuscules des arborisations protoplasmiques des cellules de Purkinje. Comme, ainsi que l'a fait voir STIÉDA (2), ces arborisations s'étalent à la façon d'espaliers *en travers* du pli cérébelleux, il en résulte que les branches de division en T d'un même grain peuvent s'articuler, tout le long du pli, par le mécanisme des appuis adhésifs avec une multitude de cellules de Purkinje. De plus, les divisions en T des filaments axiles des grains s'opérant à diverses hauteurs dans la couche moléculaire, il s'ensuit qu'une seule et même cellule de Purkinje peut être mise en relation avec une multitude de grains cérébelleux, dont les fibres parallèles touchent chacune un point différent de son arborisation protoplasmique. Latéralement sur les limites de chaque pli cérébelleux, les fibres nerveuses parallèles résultant de la division en T du filament axile des grains se poursuivent, en demeurant toujours indivises, jusqu'au voisinage de la substance blanche, qu'elles touchent presque. Mais en réalité elles prennent fin dans la substance moléculaire, en s'y attachant par une sorte d'épaississement terminal.

Une disposition tout à fait analogue existe au sein du plexus basal de la rétine des mammifères. Parmi les nombreuses cellules disposées en ordre régulier au sein de ce plexus et rapportées par les auteurs à des éléments de soutien (cellules basales ou du « fulcrum tangentiel »), il en est un certain nombre qu'imprègne le bleu de méthylène injecté sur le vivant. Ce sont donc là des cellules nerveuses et, en réalité, des grains bipolaires particuliers (3). Leur corps cellulaire a la

(1) CAJAL, *Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux chez l'Homme et les vertébrés* (édition française, p. 33, 1895).

(2) STIÉDA, *Zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Cerebellum* (*Arch. f. Anatomie u. Physiologie*, p. 407, 1894).

(3) Pour mettre en évidence le réseau de mailles fermées sur nombre de points, intercepté par les grands cylindres-axes horizontaux des grains piriformes du plexus basal de la rétine, il convient de fixer les préparations faites au bleu de méthylène (par injection aortique sur le vivant) à l'aide de la solution concentrée de picrate d'ammoniaque dans la chambre humide, en présence des vapeurs d'iode. Pour cela, on dispose la préparation sur une échelle de Malassez; on dépose à sa surface une goutte de solution saturée de picrate d'ammoniaque. Sur l'échelon au-dessus d'elle, on place une autre lame porte-objet sur laquelle on a déposé une série de grosses gouttes de solution iodée de Gram. On recouvre d'une cloche. Au bout de quelques jours, la préparation est devenue d'un bistre clair, avec des taches présentant un éclat doré,

forme d'une poire dont l'origine du cylindre d'axe primitif représente la queue. A la suite de ce cône d'émergence absolument typique, le

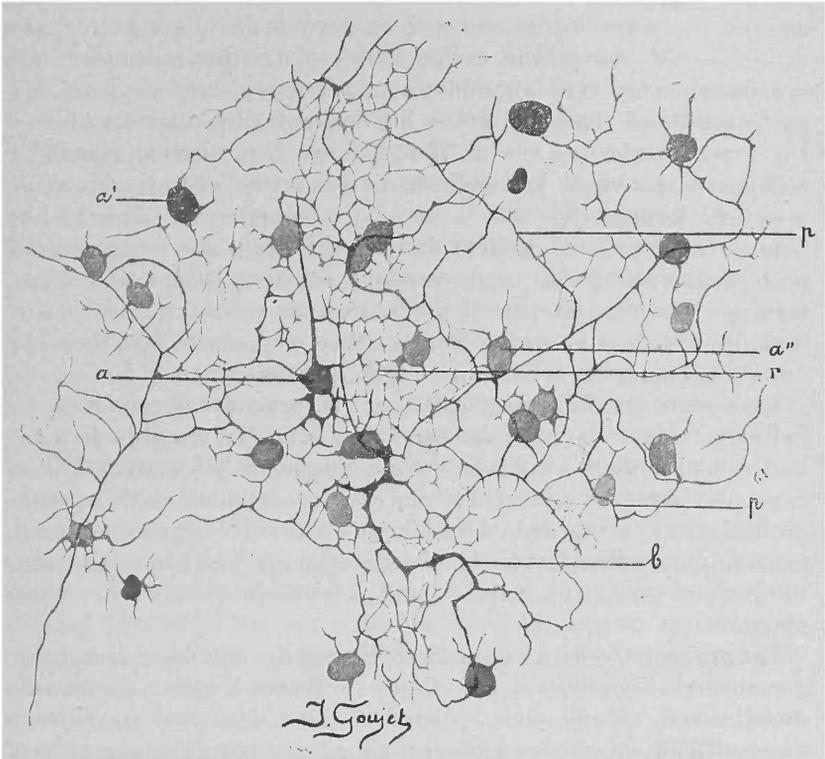


FIG. 643. — Assise la plus externe, doublant le plan des cellules visuelles de la rétine du Cochon d'Inde et montrant les petites cellules horizontales improprement appelées basales. Injection de bleu de méthylène sur le vivant, par le cœur. Fixation par le picrate d'ammoniaque dans la chambre humide en présence des vapeurs d'iode pendant 48 heures. Conservation dans la glycérine saturée de picrate d'ammoniaque, puis de bleu de méthylène. (Project. à la chambre claire sous l'ocul. 2 et l'obj. 7 de Nacet). La photogravure a fortement réduit le dessin original.

a, cellule émettant un long cylindre-axe horizontal qui cesse d'être imprégné au niveau de son segment perlé; — *a'*, cellule dont on ne voit pas partir de cylindre-axe; — *a''* cellule émettant un cylindre-axe court par un de ces côtés : ce cylindre-axe, qui monte droit sur un bref trajet, se divise en branches d'abord grêles, puis dont certaines deviennent épaisses et épineuses et aussi curvilignes (cylindre-axe horizontal). Des épines partent des fibrilles d'une énorme délicatesse entrant dans la constitution d'un réts général présentant sur nombre de points des concours par appuis adhésifs, mais aussi en *r* des *mailles fermées*; — *b*, branches courbes des cylindres d'axe horizontaux; — *p, p*, branches perlées.

Dans l'intrication rétiforme s'emmêlent des branches perlées et d'autres qui ne le sont pas. Certaines branches sont perlées dans une portion de leur parcours et lisses dans d'autres. — A gauche de l'observateur, un filament nerveux venu du plexus cérébral vient s'arboriser et concourir à la formation du réts étendu sous les pieds des cellules visuelles.

répondant aux points où l'imprégnation a bien réussi. Les cellules nerveuses sont colorées en bistre foncé ainsi que leurs prolongements, poursuivis bien au delà de ce

filament axile, d'une délicatesse infinie, s'arborise dans le plan du plexus basal en de grandes branches rubanées, massives, épineuses sur leurs bords, s'entre-croisant tangentiellement et formant d'immenses et larges mailles un peu au-dessous des pieds des cellules visuelles. De ces rubans cylindraxiles plats (qui répondent aux grands cylindres-axes horizontaux de la couche plexiforme de CAJAL), partent des prolongements grêles interceptant des mailles curvilignes. Un grand nombre de ces mailles, qui par leur énorme délicatesse échappent totalement à la méthode du chromate d'argent, sont manifestement fermées (fig. 643 — *r*). Du pôle opposé à l'émission du filament axile primitif, partent dans chaque grain des prolongements protoplasmiques perlés, qui s'étalent horizontalement eux aussi, mais ne se rejoignent pas. Il y a donc là un réseau, ou pour mieux dire, des éléments de réseau, faisant communiquer par voie de continuité organique, des cellules nerveuses différentes.

Ce réseau est d'ailleurs établi par le concours *secondaire* des cylindres d'axe. Vers l'« ora serrata », là où il n'y a plus de fonction cono-bacillaire à diffuser, il n'y a plus de mailles fermées. Celles-ci me paraissent donc constituer une disposition fonctionnelle acquise : probablement en vue de la diffusion en surface des impressions lumineuses, que d'autre part les bipolaires répondant aux bâtonnets transmettent par points aux cellules multipolaires du ganglion des fibres optiques.

Les grains nerveux à expansion cylindraxile ont donc morphologiquement la signification de cellules nerveuses à action personnelle probablement réduite, mais la distribuant, d'emblée pour ainsi dire, à une multitude de cellules nerveuses ganglionnaires d'une même région parfois très étendue. C'est ainsi que chacun des grains du cervelet influence du même coup toutes les cellules de Purkinje d'un même pli cérébelleux. Dans le plexus basal rétinien, une diffusion du même ordre peut s'opérer. Mais en outre, en se mettant en relation les uns avec les autres par la continuité secondairement acquise de leurs subdivisions cylindraxiles, tous les grains nerveux du même ordre ou seulement certains groupes d'entre eux arriveront à s'influencer les uns les autres et à *sommer leur action de diffusion sous une forme homogène*. La théorie tout à fait exclusive du neurone n'admet pas ces faits. En revanche, chacun saisira leur portée physiologique considérable.

Les grains qui, en particulier dans la rétine, constituent les cellules bipolaires destinées soit aux bâtonnets, soit aux cônes, constituent

qu'on voit avec le chromate d'argent. On monte dans la glycérine salée saturée de bleu de méthylène et de picrate, puis filtrée. (Ces préparations sont persistantes pendant deux ans environ).

des intermédiaires entre les formes de grains nerveux précédentes et celles que je vais décrire maintenant. Il est évident, en effet, que celui de leurs pôles qui confine à l'épithélium sensoriel émet une arborisation formée de filaments réceptifs; et que le prolongement du pôle opposé donne naissance à une arborisation distribuant le mouvement cellulifuge. Ce dernier prolongement a donc la signification fonctionnelle d'un cylindre d'axe, bien qu'il ne soit pas reconnaissable comme tel de par ses caractères histologiques.

Grains nerveux n'émettant pas de cylindres d'axe : grains amagrines. — Ces grains nerveux sont extrêmement nombreux dans les centres. Ils y sont, d'ordinaire, disposés soit tangentiellement, soit dans le sens radial : avec leurs prolongements *tous tendus* dans l'enchevêtrement des filaments protoplasmiques des cellules ganglionnaires ordinaires. Ce sont ceux-là que j'ai pris, dans la rétine, pour type de ma description histologique des grains et de leur capsule. Un grand nombre d'entre eux sont bipolaires et font communiquer, par les contacts adhésifs de leurs expansions qui sont toutes du type protoplasmique, les cellules nerveuses entre elles dans une même assise ou dans des assises superposées d'une même formation ganglionnaire. D'autres, bien que de plus petite taille que les bipolaires, sont multipolaires et se rapprochent des cellules ganglionnaires en ce que celui de leurs pôles qui émet des prolongements les projette souvent à l'origine sous forme de branches épaisses ou rubanées, le plus souvent curvilignes, semblables aux branches protoplasmiques des cellules nerveuses ordinaires. Je n'ai jamais vu les prolongements de ces grains ni former des réseaux sur les limites de leurs territoires d'extension comme le dit DOGIEL, ni se rassembler pour constituer un filament axile primitif. Ils sont tous tendus comme des cordes, se divisent et se subdivisent sans cesser d'être tendus, et s'engagent en fin de compte dans la substance moléculaire après avoir perdu la propriété de fixer le bleu de méthylène.

La forme la plus remarquable, et aussi la plus instructive de grains nerveux que je connaisse répond à ce que j'ai appelé les « spongioblastes à prolongements rectilignes » de la rétine. Dans la portion moyenne et surtout externe du plexus cérébral, au milieu ou dans la région de ce plexus confinant à la couche dite granuleuse interne, on voit des grains colorés énergiquement par le bleu de méthylène injecté sur le vivant. Ils ont une capsule en calotte très nette recouvrant l'un des pôles du corps cellulaire ovoïde. Ils émettent sur le pôle opposé, tangentiellement, d'immenses prolongements rectilignes qui filent droit en divers sens dans le plan de la membrane, en se branchant à angle droit, aigu ou obtus pour pousser des rameaux et des ramuscules qui sont également tendus exactement, et dont on ne voit pas la fin. L'imprégnation par le bleu, qui se fait par des sortes de taches ou

de flaques, forme des îlots très étendus, mais qu'ils dépassent. Ils filent comme des fibres de toute longueur, en effectuant des croisements au contact entre eux, ou des accollements parallèles étroits qui rendent

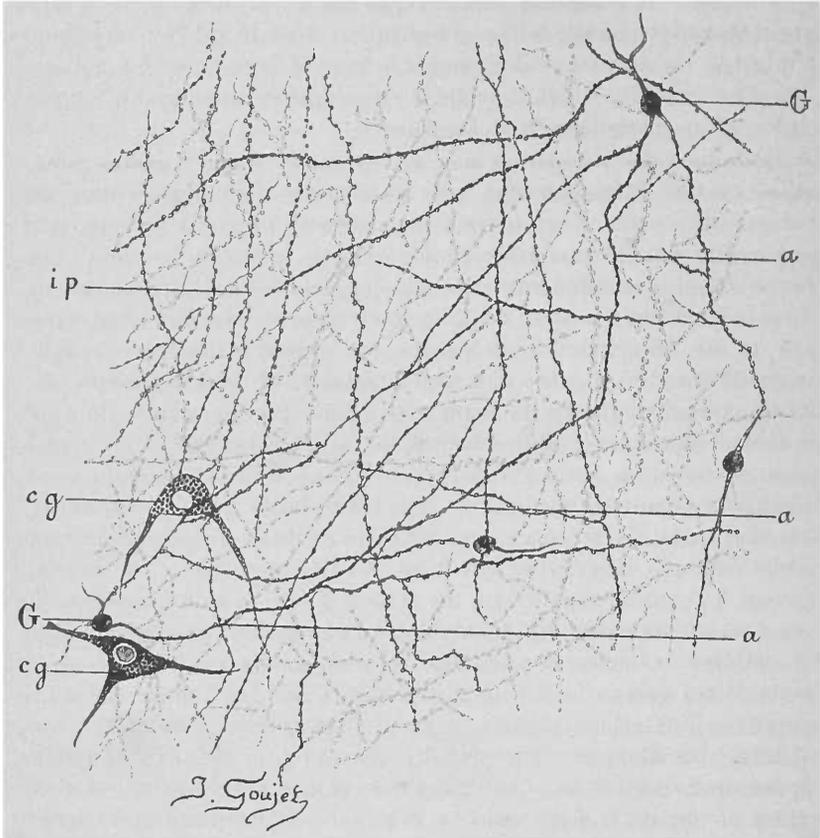


FIG. 644. — Grands grains nerveux à prolongements rectilignes de la partie externe du plexus cérébral de la rétine du Lapin. — Bleu de méthylène injecté sur le vivant (voie artérielle). Fixation par le sublimé. Conservation dans la glycérine. — (Chambre claire, projection sous le syst. Ocul. 1, obj. 5 de Leitz.)

GG, grains dont les longs prolongements rectilignes ou coudés à angle vif vont à de grandes distances, au sein de l'intrication perlée *ip*; — *aaa*, une branche unissant ces deux grains GG (elle a été suivie tout du long avec un bon objectif apochromatique de Zeiss); — *cg, cg*, cellules multipolaires.

Sur l'intrication perlée et les prolongements rectilignes des grains, les perles se montrent ici sous forme de petits bourgeons latéraux.

difficile à résoudre la question de savoir s'il existe entre eux des conjugaisons ou non (fig. 644).

De pareils éléments constituent un système évident de mise en relation d'un grand nombre de filaments protoplasmiques de cellules ganglionnaires, bien qu'aucun de leurs prolongements n'apparaisse

avec les caractères de cylindres d'axe. Ils offrent en revanche de grandes analogies avec certaines cellules de la névroglie. Même corps cellulaire rejeté sur le côté opposé au centre d'émission des prolongements, qui sont tangentiels, de toute longueur apparente et rectilignes. Même attitude rigide et tendue de ces prolongements. Toutefois, la neurilité d'une telle cellule est nettement accusée par son aptitude à fixer le bleu de méthylène injecté sur le vivant. Les grands spongioblastes à prolongements rectilignes sont donc des cellules nerveuses.

Quelleque soit la variété de grain nerveux amacrine qui les émette, les prolongements sont non seulement tendus comme des cordes, mais souvent dépourvus de dispositif perlé. Leur équilibre moléculaire ne varie donc pas comme il le fait au niveau des ramuscules des dendrites et des arborisations cylindraxiles terminales des cellules ordinaires. On pourrait supposer que ces cellules nerveuses particulières agissent d'une façon constamment uniforme sur les cellules ganglionnaires qu'elles unissent par leurs contacts; tandis que les grains projetant un filament axile qui se perle à ses extrémités pourrait exercer une influence, soit frénatrice, soit de renforcement de l'action nerveuse comme l'avait supposé RANVIER (1). En même temps ils distribueraient celle-ci simultanément à un nombre parfois immense de cellules ganglionnaires ordinaires.

§ 3. — LES FIBRES NERVEUSES DANS LE NÉVRAXE

Le névraxe des vertébrés renferme dans toutes ses parties des *fibres nerveuses*, soit circulant entre les cellules nerveuses des divers ordres au sein des groupes de ces cellules ou des *formations ganglionnaires*, soit réunies en des formations spéciales, distinctes des ganglions et configurées en faisceaux, cordons, etc. Depuis la découverte du filament axile primitif par DEITERS (1), on sait que toute fibre nerveuse est essentiellement constituée ou bien uniquement par le filament axile primitif d'une cellule nerveuse ganglionnaire, prolongé à une distance plus ou moins considérable et souvent énorme; ou bien elle résulte de la réunion en un seul faisceau, comme je l'ai déjà dit, de plusieurs filaments axiles primitifs émanés de cellules ganglionnaires distinctes. Les collatérales du filament axile primitif constituent, avec les filaments nerveux délicats dans lesquels il se résout plus loin vers sa terminaison, l'arborisation de la fibre nerveuse ou arborisation cylindraxile proprement dite répondant à son pôle d'application. Le

(1) L. RANVIER, *Traité technique d'histologie*, 2^e édition, p. 759.

long de celle-ci marche et se projette au loin le mouvement nerveux cellulifuge. La fibre nerveuse transporte donc et distribue l'action propre de la cellule ganglionnaire correspondante au loin, tandis que l'arborisation protoplasmique ou dendrite recueille les incitations extérieures à la cellule nerveuse et les lui conduit. Cette manière de comprendre le rôle respectif des deux ordres de prolongements issus d'une seule et même cellule nerveuse ganglionnaire rend seule compte des faits physiologiquement observés. Elle repose en outre sur un fait anatomique positif découvert par RAMON Y CAJAL : c'est à savoir que partout où on les rencontre développées, les arborisations protoplasmiques des cellules ganglionnaires des centres nerveux sont en relation avec des arborisations cylindraxiles formant avec elle des plexus.

Mais, de même qu'une cellule nerveuse ganglionnaire est capable de s'étendre au loin pour aller projeter son action propre par son cylindre-axe, de même elle est capable de prolonger de la même façon un ou plusieurs de ses filaments protoplasmiques réceptifs, pour aller chercher au loin l'impression nerveuse qu'elle-même doit subir et projeter transformée par son action individuelle. Tel est le cas du long prolongement protoplasmique des cellules mitrales du bulbe olfactif dont j'ai déjà parlé. Ce prolongement devient dès lors, tout comme le cylindre-axe, un fil nerveux conducteur différencié. Sur son trajet, il se comporte, lui aussi, à la manière d'une fibre nerveuse pourvu que ce trajet soit suffisamment étendu. C'est ainsi que nous verrons, dans le neurone représenté par chaque cellule en réalité bipolaire des ganglions rachidiens, la fibre radriculaire représentant fonctionnellement le prolongement de Deiters, et celle qui se projette vers la périphérie pour y recueillir les impressions sensibles (dendrite), affecter l'une comme l'autre les caractères des cordons nerveux conducteurs : c'est-à-dire ceux de fibres nerveuses ou de cylindres d'axe ordinaires.

Au point de vue histologique donc, les fibres nerveuses répondent à des prolongements de cellules nerveuses suffisamment étendus pour constituer des *cordons conducteurs*, soit d'un mouvement nerveux cellulifuge, soit d'un mouvement cellulipète. En tout cas sur leur trajet, alors qu'il est étendu au delà de certaines limites, les prolongements cellulaires des deux ordres se disposent de façon à s'isoler et aussi à vivre d'une façon particulière, caractérisant les fibres nerveuses quel que soit d'ailleurs le sens du courant nerveux qui les parcourt.

Fibres nerveuses des centres amyéliniques. — Chez tous les vertébrés, les centres nerveux commencent par être *amyéliniques* : c'est-à-dire que les fibres nerveuses entrant dans leur constitution ne sont revêtues, sur leur parcours, d'aucun dispositif protecteur et isolateur

particulier. Mais cet état n'est définitif que chez les cyclostomes. Chez les autres vertébrés et dans tous les centres nerveux (sauf la rétine qui demeure le plus souvent totalement amyélinique), en majorité les fibres nerveuses du névraxe deviennent chez l'adulte des fibres à moelle. Elles prennent de ce chef, à l'œil nu, une coloration d'un blanc lacté (*fibres blanches*); tandis que les fibres restées dépourvues de myéline conservent, même quand elles sont réunies en certain nombre, une consistance gélatineuse et une coloration d'un gris légèrement rosé (*fibres grises*).

Il est extrêmement facile d'isoler et d'étudier les fibres nerveuses des centres nerveux amyéliniques permanents des cyclostomes, en dissociant, par exemple, les cordons antérieurs ou postérieurs de la moelle d'un *Petromyzon* dans son propre plasma. Les fibres des cordons font les unes suite à des cellules bipolaires engagées dans ceux-ci; ou bien elles ne sont en relation qu'avec des cellules ganglionnaires situées, ou au loin dans l'encéphale, ou en dehors du névraxe dans les ganglions périphériques. Elles représentent à proprement parler des cylindres d'axe. Elles paraissent homogènes, avec un éclat gras et une coloration légère d'un rose saumon quand on les observe vivantes. Elles se teignent vivement en rouge par le carmin, réaction qui ne manquera sur aucun cylindre d'axe. Elles sont lisses à leur surface et ne montrent aucune fibrillation. Celle-ci apparaît, au contraire, facilement sous l'influence de l'alcool au tiers ou du liquide de Müller au bout de quelques jours, et immédiatement si l'on dissocie les fibres nerveuses vivantes dans une solution de nitrate d'argent à 1 pour 100 (fig. 645). Les fibres sont de grosseur très variable. Le

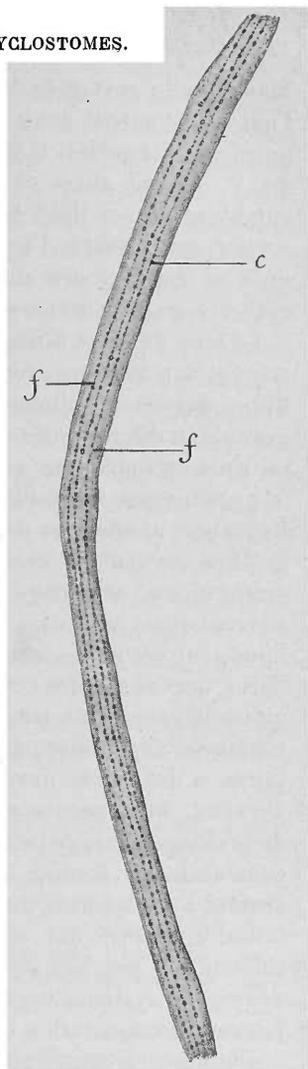


FIG. 645. — Une des grandes fibres nerveuses longitudinales des cordons de la moelle du *Petromyzon* isolée par dissociation dans la solution de nitrate d'argent à 1 p. 100. Lavage à l'eau distillée; conservation dans la glycérine. — (Ocul. 3, obj. 9 à immersion homogène de Nacet, chambre claire.)

c, lignes du protoplasma interfibrillaire dessinées en noir par la réduction de l'argent et présentant une ponctuation granuleuse; — f, f, faisceaux fibrillaires restés incolores.

diamètre de certaines d'entre elles est énorme et elles sont visibles à l'œil nu. D'autres sont de moyenne dimension; enfin certaines sont extrêmement grêles. Il est rare d'observer leurs bifurcations en T ou en Y. Quand elles se bifurquent, les fibrilles passent du tronc subdivisé en ses deux branches, et il existe entre celles-ci des fibres arciformes passant d'une branche à l'autre. Nous verrons plus loin qu'il en est toujours ainsi lorsqu'une fibre nerveuse, réduite à son cylindre-axe, se divise en deux rameaux.

Le long de telles fibres nerveuses amyéliniques, on ne trouve aucun noyau. Sur les plus grosses d'entre elles, on voit à l'intérieur de la fibre, qui est absolument cylindrique, des traînées de protoplasma granuleux discontinues. Sur les fibres grêles, les fibrilles constitutives du gros cylindre-axe que chacune d'elles représente sont unies par le protoplasma inter-fibrillaire, hyalin dans toute l'épaisseur. Aucune formation ni amas de protoplasma ne se montre non plus le long de la fibre nerveuse. *Celle-ci représente un prolongement nerveux géant et nu*, enveloppé au sein du névraxe par une gaine de fibres névrogliales, serrées à la façon des fils d'un manchon de toile métallique; car ces gaines sont rigides bien qu'extrêmement élastiques. Les fibres nerveuses des centres amyéliniques se comportent donc, ainsi qu'on le verra plus tard, à la façon des fils nerveux entrant, chez les vertébrés supérieurs, dans la constitution des « arborisations fibrillaires » des nerfs devenus amyéliniques. Comme ici les filaments nerveux, sans perdre aucunement leur signification morphologique de prolongements de Deiters, atteignent des dimensions énormes, on les peut aisément étudier analytiquement. On voit de plus qu'ils représentent l'achèvement de la fibre nerveuse sur son type primordial et initial conservé: car dans les nerfs périphériques des cyclostomes celle-ci n'a pas une constitution différente. Toutes les fibres nerveuses du système nerveux de ces vertébrés ont en effet à peu près partout la constitution des filaments axiles primitifs.

Dans le seul centre amyélinique définitif que possèdent les vertébrés supérieurs aux cyclostomes, c'est-à-dire dans la rétine, il en est de même, bien qu'ici les cellules et les fibres nerveuses aient des dimensions réduites. Les grands cylindres d'axe horizontaux des grains piriformes du plexus basal, bien que rubanés, larges et nettement fibrillaires, ne présentent aucun noyau sur leurs parcours. Ils effectuent celui-ci à travers la substance moléculaire suivant des chemins creusés dans celle-ci, mais sans être entourés d'une gaine propre. Il en est de même des cylindres d'axe issus de l'encéphale et qui viennent s'arboriser dans la rétine (fibres centrifuges de Cajal), et des filaments axiles primitifs sortant des cellules nerveuses ganglionnaires, tant qu'ils n'ont pas gagné les travées répondant à l'épanouissement apparent, c'est-à-dire à l'origine des fibres optiques.

Mais dès que ces dernières sont formées par le groupement en faisceau de plusieurs filaments axiles primitifs, on voit leur individualisation s'achever immédiatement par l'intermédiaire de la névroglie qui passe et qui repasse entre elles en formant à chacune un rêts de petites cellules délicates, anastomosées par leurs prolongements. Le bleu de méthylène injecté sur le vivant ne colore pas ces cellules névrogliales. Quand on le fait agir directement, il les teint en rose, tandis que les cellules nerveuses et tous leurs prolongements le sont en bleu. Il y a donc une grande différence, et d'autre part certaines analogies de constitution entre les cellules et les prolongements nerveux, et les cellules et les prolongements névrogliaux.

Fibres nerveuses à myéline du névraxe. — Tant que le névraxe des vertébrés ordinaires reste embryonnaire et dépourvu de fibres nerveuses à myéline, il garde une consistance gélatineuse et une coloration d'un gris-rosé. Il conserve cette même coloration dans les régions où il ne se développe qu'un petit nombre de fibres à myéline, c'est-à-dire dans la substance grise. Là où celles-ci, au contraire, viennent à prédominer (cordons médullaires, couronne rayonnante, corps calcaires, etc.), le tissu nerveux prend une coloration d'un blanc lacté et devient opaque: c'est la substance blanche (1).

Examinées à l'état d'isolement, les fibres nerveuses à myéline préalablement fixées dans leur forme par l'acide osmique (fig. 646) se mon-

(1) PRÉPARATION. — Pour obtenir les fibres nerveuses à myéline isolées, il convient de pratiquer, par exemple dans l'un des cordons de substance blanche de la moelle épinière d'un Chien qu'on vient de sacrifier, une injection interstitielle d'acide osmique à 1 pour 100 ou mieux de mélange osmio-picrique (3 vol. d'une solution aqueuse saturée d'acide picrique, 1 vol. de solution aqueuse d'acide osmique à 1 pour 100). On laisse dégorgier ensuite le fragment de moelle ainsi préparé dans l'eau distillée, puis on le fend longitudinalement et l'on effectue soigneusement la dissociation avec des aiguilles. Quand celle-ci est poussée déjà jusqu'à un certain point sur la lame de verre, on dépose à sa surface soit une goutte de picro-carminate, soit quelques gouttes de carmin aluné et on abandonne la préparation douze à vingt-quatre heures dans la chambre humide, sur l'échelle de MALASSEZ. Après quoi, on enlève l'excès de matière colorante avec du papier buvard, puis on ajoute une goutte d'eau distillée, et l'on achève la dissociation sous la loupe montée sur pied, avec des aiguilles très fines et bien polies. On recouvre ensuite d'une lamelle; on fait pénétrer de la glycérine picro-carminée par capillarité sous la lamelle; on borde à la paraffine et on observe.

Pour observer les fibres à myéline sur un assez long trajet et dans leur position naturelle au sein des tissus du névraxe, le meilleur objet d'étude est la valvule de Vieussens du Chien et du Mouton. On dégage cette membrane nerveuse en enlevant le cerveau très soigneusement. Elle apparaît formant une voûte sur le 4^e ventricule. On la fixe pendant une heure, dans la chambre humide, par les vapeurs osmiques. Elle devient rigide et on peut l'enlever sans qu'elle se rétracte et la porter sur la lame de verre. On l'examine dans la glycérine ou le baume, ou après avoir ajouté une goutte de solution d'ammoniaque (méthode d'EXNER) et de la glycérine neutre après avoir de nouveau fixé par les vapeurs osmiques.

trent sous forme de filaments noirs, le plus souvent lésés dans leur continuité à de courtes distances par la dissociation. Elles ne se dégagent pas en effet librement comme d'un fourreau, et sur leur marge on ne voit pas régner une enveloppe continue telle que la gaine de Schwann des fibres nerveuses périphériques. Leur diamètre est très variable; les unes sont très grosses et d'autres d'une extrême finesse. Ces dernières présentent toujours des varicosités, quand bien même les

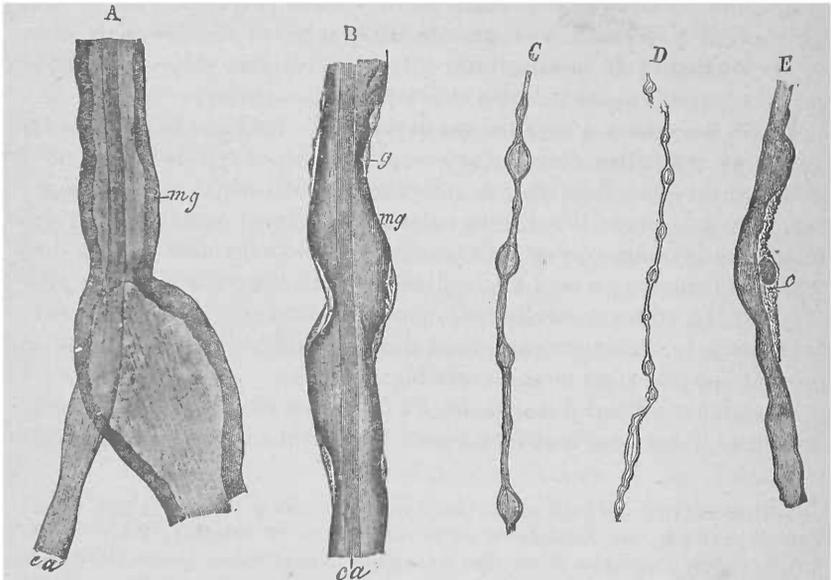


FIG. 646. — A, B, grosses fibres nerveuses à myéline des cordons antérieurs de la moelle épinière du Chien; C, D, fibres nerveuses à myélines grêles; E, une de ces mêmes fibres des cordons antérieurs à la surface de laquelle est appliquée une cellule fixe. (Dissociation après injection interstitielle d'acide osmique; coloration par le picrocarminate: RANVIER, figure empruntée à DÉJERINE.)

ca, cylindre d'axe; — mg, manchon de myéline; — g, gaine secondaire; — c, cellule fixe appliquée à la surface de la fibre nerveuse.

fibres ont été fixées vivantes par la solution osmique. Chacune d'elles possède un cylindre-axe fibrillaire que le picro-carminate d'ammoniaque ou le carmin aluné, et aussi l'éosine et la pyrosine teignent en rouge foncé. Autour du cylindre-axe est disposée la myéline: substance grasse particulière phosphorée que j'étudierai en détail dans les fibres nerveuses périphériques, et que l'acide osmique colore avec élection *en noir d'encre de Chine*. Quand on a dissocié les fibres nerveuses dans leur propre plasma, cette myéline semble d'abord disposée autour du cylindre-axe comme un manchon continu. Bientôt, elle forme des boules tout le long de la fibre là où celle-ci n'est ni cassée, ni déchirée. Sur les points où au contraire la fibre est rompue, la

myéline se répand sous forme de boules reliées par des fils qui s'étirent, se gonflent, s'emmêlent, puis changent de forme, etc. C'est là une altération cadavérique sur laquelle je reviendrai, et qu'on appelle la *vermiculation* de la myéline.

Segments cylindro-coniques ou de Lanterman. — En réalité, la myéline est disposée, dans les fibres nerveuses des centres, d'une façon très régulière tout le long du cylindre d'axe, qu'elle entoure comme d'un manchon. La gaine de myéline est formée de *segments* indépendants consécutifs, emboîtés les uns dans les autres d'une façon générale qu'on peut faire comprendre par le schéma suivant. Les segments de myéline ou segments de LANTERMAN (1) sont cylindro-coniques et comparables aux grains d'un collier dont le cylindre-axe représenterait le fil central. Dans ce collier, les grains affectent alternativement la forme d'une perle ovoïde ou biconique très allongée, et celle d'un cylindre centralement évidé en sablier : les saillies extrêmes des perles rentrant dans les creux extrêmes des sabliers, et le cylindre-axe enfilant cette suite de perles ainsi configurées et alternées.

Incisures. — *Protoplasma axile et paraxile.* — Cette gaine de myéline n'est toutefois pas exactement continue ; car les segments cylindro-coniques consécutifs, dont la configuration est toujours plus complexe et qui sont moins régulièrement alternés que dans le schéma, ne viennent pas au contact exact entre eux sur les confins les uns des autres. Ils sont séparés par des incisures, comparables aux encoches qu'on taillerait au couteau sur une baguette cylindrique quand on les observe en coupe optique, en réalité régnant circulairement entre les segments de myéline et sur tout leur pourtour. Cesont là les *incisures de SCHMIDT* (2) *et de LANTERMAN*. Elles sont occupées par une substance transparente, hyaline et parfaitement homogène, de même que celle qui forme un mince manchon, ou *gaine de MAUTHNER*, le long du cylindre d'axe et avec laquelle elles se continuent en apparence sur la fibre nerveuse observée dans son ensemble, Mais, en réalité, la substance hyaline des incisures n'est pas un prolongement de celle formant le « manchon de Mauthner ». Quand on isole un cylindre d'axe, coloré par le picrocarminate, de sa gaine de myéline rendue noire par l'acide osmique, il se dégage sous forme d'un filament cylindrique rouge, à éclat gras caractéristique et s'infléchissant avec les apparences d'un tube qu'on plie. A sa périphérie règne un vernis homogène teint en jaune orangé, et limité par une surface lisse et continue

(1) LANTERMAN, Ueber den feineren Bau der markhaltigen Nervenfasern (*Arch. f. mikr. Anat.*, 1876, t. XIII, p. 1.

(2) H. D. SCHMIDT, *Centrablatt*, n° 45, 1874 ; On the construction of the dark or double bordered nerve-fibre (*Monthly microsc. Journal*, mai 1874, p. 200).

comme celle d'un fil de verre étiré à la lampe. Il n'entraîne avec lui rien de la substance occupant les incisures.

Le manchon de Mauthner répond donc au vernis protoplasmique marginal du cylindre-axe (1), prolongement du protoplasma hyalin qui unit et sépare les fibrilles nerveuses élémentaires à son intérieur ou protoplasma *axile*. La substance occupant les incisures répond de son côté à une variété particulière du protoplasma nutritif de la fibre, parcouru par le plasma imbibitif destiné vraisemblablement aux échanges des segments cylindro-coniques, qu'il unit et sépare. C'est le protoplasma *paraxile*. Le protoplasma paraxile agit seul et tout à fait distinctement dans la dégénérescence wallérienne des fibres à myéline, comme nous le verrons plus tard, pour attaquer, éroder et morceler les cylindres d'axe devenus passifs quand ils ont été séparés de leurs cellules ganglionnaires. Il se continue avec la masse de protoplasma granuleux renfermant un noyau qu'on rencontre, de loin en loin, le long des fibres à myéline des centres. Ces amas protoplasmiques font saillie à la surface de la fibre nerveuse et ne sont nullement équidis-

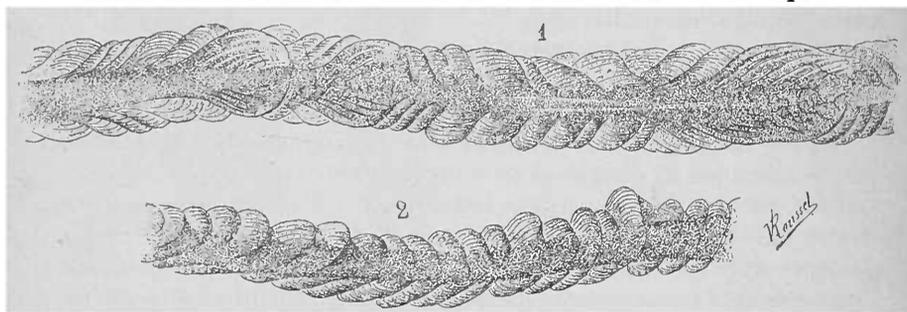


FIG. 647. — Entonnoirs (*imbuto*) de GOLGI et filaments spiraux dessinés sur deux fibres nerveuses à myéline 1 et 2. (D'après KÖLLIKER ; figure empruntée à DÉJÉRINE.)

tants. Ils appartiennent en propre à cette fibre, car ils font corps avec elle et il est impossible de les en séparer.

Entonnoirs de Golgi-Rezzonico. — GOLGI (2) et son élève REZZONICO (3) ont indiqué un autre détail intéressant. Sur les fibres nerveuses à myéline traitées par la méthode du chromate d'argent, on voit apparaître un fil spiral régnant dans toute la hauteur des incisures, et s'enroulant de la périphérie de la fibre jusqu'au voisinage du cylindre-axe comme un cordon lové autour d'une toupie, de façon

(1) « Neuroplasma » (KÖLLIKER) « Axoplasma » (WALDEYER).

(2) GOLGI, Sulla struttura delle fibre nervose midollate periferiche e centrali (*Arch. sc. mediche*, t. IV, p. 221, 1881).

(3) REZZONICO, Sulla struttura delle fibre nervose del. med. spinale (*ibid.*, t. IV, p. 78).

à maintenir la myéline de chaque segment cylindro-conique. Celle-ci, lorsqu'elle a été légèrement fixée et teinte en noir par l'acide osmique, montre en effet des cannelures, bien visibles surtout au niveau des incisures parce que là elle est mince. Ces cannelures répondent à l'impression du fil à la surface du segment cylindro-conique. En s'enroulant ainsi, le filament dessine des figures en entonnoir spiral (*imbuti* ou entonnoirs de GOLGI et REZZONICO). RANVIER voit dans cette disposition une figuration singulière de la myéline (1), KÖLLIKER (2) une production tout à fait artificielle. Il ne considère pas cette question comme tranchée, moi non plus (fig. 647).

Absence d'étranglements annulaires. — Gaine insegmentée. — Les fibres à myéline des centres ne sont pas limitées à leur périphérie par une gaine propre comparable à la gaine de Schwann des fibres à moelle des nerfs périphériques (3). Elles ne possèdent donc pas d'étranglements annulaires, et conséquemment elles ne sont pas décomposables en segments interannulaires munis chacun d'un noyau. J'engage les histologistes qui ont soutenu l'opinion contraire à observer une valvule de Vieussens fixée en place par les vapeurs osmiques et dont on peut ensuite observer les fibres à myéline, sur un long parcours, sans que leur constitution ait été altérée par aucune manipulation préalable. Ils devront forcément se ranger à l'opinion de RANVIER.

Néanmoins, à leur périphérie, les fibres paraissent bien être limitées par une sorte de manchon figurant « comme une membrane » (RANVIER). Mais celle-ci est d'une minceur et d'une délicatesse extrêmes, comparables à celles de la capsule délicate que j'ai décrite au pourtour des corps des cellules ganglionnaires de la rétine (fig. 646, *g*). Nulle part cette gaine ne dessine d'étranglements au niveau desquels on voit la myéline cesser d'exister. Elle est *insegmentée*.

La fibre à myéline des centres myencéphaliques est donc constituée par un *cylindre-axe* central, limité par un mince vernis de *protoplasma axile* (manchon de Mauthner). Ce cylindre-axe est entouré d'une *gaine de myéline* continue sur tout son parcours dans les centres, formée de *segments cylindro-coniques* présentant à leur surface des *empreintes spirales*. Entre les segments règne le protoplasma nutritif qui leur est propre, ou *protoplasma paraxile*, occupant les *incisures* de Schmidt et de Lantermann et dépendant des *éléments cellulaires* faisant corps avec la fibre et relief de place en place à sa surface. Le tout est limité par la mince *gaine insegmentée* de la fibre nerveuse (fig. 648).

(1) L. RANVIER, *Traité techn. d'histologie*, 2^e édition, p. 814.

(2) KÖLLIKER, *Histologie* (dernière édit. allemande).

(3) L. RANVIER, *Traité techn. d'histologie*, 2^e édition, p. 813.

Stries de Frommann du cylindre d'axe. — Si l'on dissocie des fibres nerveuses à myéline, sur la lame de verre, dans une goutte de solution de nitrate d'argent à 1 pour 300, et qu'on mette en liberté leur cylindre-axe, celui-ci ne tarde pas à montrer par son travers, et dans toute la longueur de son dégagement, des bandes régulières, parallèles entre elles et alternativement sombres et claires, rappelant de loin la striation transversale des faisceaux musculaires primitifs. Ce sont les stries bien connues de FROMMANN (1). Elles sont formées

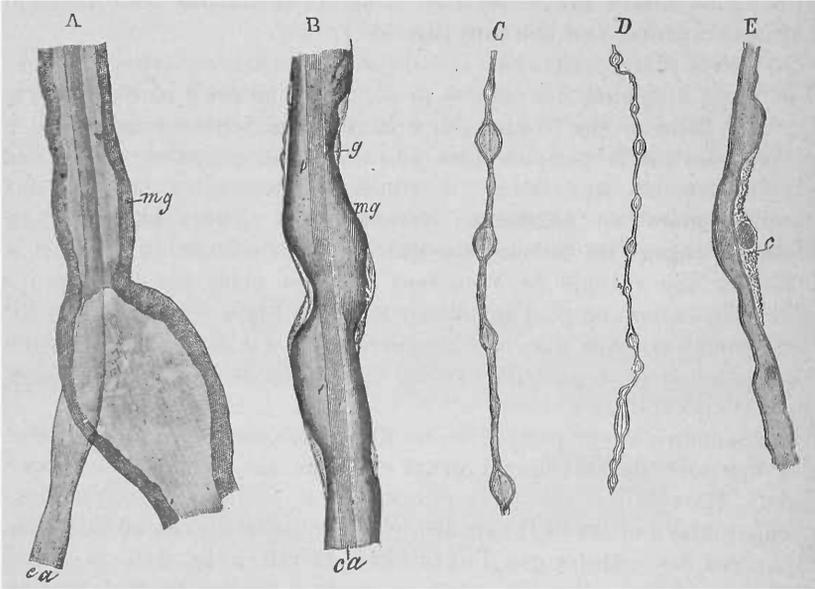


FIG. 648. — A, B, grosses fibres nerveuses à myéline des cordons antérieurs de la moelle épinière du Chien; C, D, fibres nerveuses à myéline grêles; E, une de ces mêmes fibres de cordons antérieurs à la surface de laquelle est appliquée une cellule fixe. (Dissociation après injection interstitielle d'acide osmique; coloration par le picrocarninate : RANVIER, figure empruntée à DÉJERINE.)

ca, cylindre d'axe; — mg, manchon de myéline; — g, gaine secondaire; — c, cellule fixe appliquée à la surface de la fibre nerveuse.

par la réduction de l'argent à la surface du cylindre-axe suivant des bandes annulaires équidistantes, entre lesquelles le sel d'argent ne se réduit pas.

On a beaucoup discuté sur la signification des *stries de Frommann* et elles ont été longtemps considérées comme caractéristiques du cylindre-axe. Car si l'on dissocie un fragment des cornes antérieures de la moelle tout à fait fraîche dans la solution de nitrate d'argent,

(1) FROMMANN, Zur Silberfärbung der Axencylinder (*Virchow's Arch*, t. XXXI, p. 151).

on peut dégager de grandes cellules multipolaires, dont le prolongement de Deiters se marque rapidement de stries transversales, tandis que les prolongements protoplasmiques restent incolores. Mais, récemment, A. FISCHER (1) a fait voir qu'à l'aide d'une méthode particulière d'imprégnation par l'argent, on peut faire apparaître les stries de Frommann tout le long de ceux-ci. Sur les cellules de Purkinje de l'écorce du cervelet et les cellules pyramidales de l'écorce cérébrale, on voit alors les branches et les rameaux de l'arborisation protoplasmique, ainsi qu'un certain nombre de leurs subdivisions, présenter des stries régulières et absolument identiques à celles du prolongement cylindre-axe.

Les stries de Frommann ne sont donc pas particulières au cylindre d'axe; de plus, elles ne sont pas caractéristiques de ce dernier. Les cylindres d'axe nus, tels que ceux des centres amyéliniques des cyclostomes ou encore les fibres de Remak des cordons nerveux périphériques, ne les montrent pas, non plus que l'arborisation cylindraxiale terminale des plaques motrices. Elles existent en revanche, tout aussi bien sur les cylindres d'axe des fibres à myéline périphériques que sur ceux des fibres à myéline neuraxiales. Elles ne répondent d'ailleurs nullement à un détail de structure essentiel au cylindre-axe de ces fibres, mais très probablement à la manière de diffuser du sel d'argent au sein du plasma imbibitif qui gonfle la substance colloïde du protoplasma axile périphérique (manchon de Mauthner). Cette manière de comprendre leur production rendrait compte d'un fait qu'il est facile d'observer. Si l'on a imprégné d'argent les cylindres d'axe des fibres d'un nerf à myéline tel que le sciatique de la Grenouille, puis qu'on les fixe dans la chambre humide à l'aide des vapeurs osmiques, chaque cylindre-axe apparaît comme un fil brun de diamètre plus petit que les anneaux alternativement sombres et clairs constituant le système de stries de Frommann à droite et à gauche de chaque étranglement annulaire. De même, le cylindre-axe des cellules de Purkinje, qui est très grêle, paraît entouré d'un système de bandes claires et sombres plus larges que lui et l'enveloppant à distance, quand on a déterminé l'apparition des stries de Frommann à son entour par le procédé de FISCHER. Enfin, les branches et les rameaux des grandes cellules ganglionnaires présentant tout comme le cylindre-axe un vernis de protoplasma hyalin parcouru par le plasma imbibitif et constituant avec lui une substance colloïde très analogue au manchon de Mauthner, il devient aisé de comprendre comment, dans certaines conditions, le nitrate d'argent peut dessiner en diffusant des stries de Frommann à leur surface.

(1) ALFRED FISCHER, Zur Lehre von Wirkung des Silbernitrats auf die Elemente des Nervensystems (*Arch. f. mikroskopische Anatomie*, t. XLII, p. 383, 1893).

Origine et terminaison des fibres à myéline du névraxe. — Sur les coupes de la moelle de l'Homme ou du Chien, faites après durcissement par le bichromate d'ammoniaque, colorées par le picrocarminate puis traitées pendant quelques heures par un mélange d'acide formique et d'alcool, on peut constater deux faits importants. Le premier, c'est que le prolongement de Deiters des cellules des cornes antérieures, après un trajet plus ou moins long au sein du névraxe, s'entoure d'une gaine de myéline et forme le cylindre-axe d'une fibre nerveuse des centres. Celui-ci peut donc originairement représenter un seul filament axile primitif, tout comme (ainsi que nous l'avons vu dans la rétine), résulter du groupement en faisceau de plusieurs. Le second fait, c'est qu'en traversant la couche de névroglie qui entoure la moelle à sa périphérie (1) la fibre à myéline y prend une enveloppe nouvelle, la *gaine de Schwann*, interrompue de distance en distance par les étranglements annulaires de RANVIER. C'est dire en d'autres termes que, dès qu'elle sort du névraxe, elle se poursuit avec un type nouveau : celui d'une fibre nerveuse périphérique.

Mais, à l'intérieur même du névraxe, les fibres à myéline se bifurquent en Y ou en T. On peut s'en rendre compte en examinant une valvule de Vieussens, fixée-tendue par les vapeurs osmiques comme je l'ai indiqué plus haut (p. 703). Ces bifurcations sont souvent très rapprochées les unes des autres. Elles peuvent donc servir à introduire dans une fibre nerveuse à moelle des faisceaux de fibrilles venues d'un autre cylindre d'axe, et, d'autre part, à projeter chemin faisant des collatérales dans une direction quelconque. Il n'est donc pas besoin d'imaginer, dans ce cas et pour cette fonction, sur le trajet des fibres nerveuses des centres, des étranglements annulaires de RANVIER, qui en réalité n'existent pas.

L'étude de la distribution systématique des fibres à myéline dans les centres nerveux est du ressort de l'anatomie de texture et ne saurait nous occuper ici. Au point de vue de l'anatomie générale, il convient seulement de faire remarquer que l'introduction du système des segments cylindro-coniques et des cellules dont le protoplasma des incisions est le prolongement (système paraxile) est en rapport avec la conduction à de grandes distances des mouvements nerveux suscités par les cellules ganglionnaires. La substance blanche des centres, formée presque exclusivement de fibres à myéline, répondra donc à des formations conductrices ou commissurales plus ou moins compliquées (fig. 649), mais fondamentalement de même signification que les commissures et les connectifs des chaînes ganglionnaires des animaux

(1) L. RANVIER, Modifications de structure qu'éprouvent les tubes nerveux en passant des racines dans la moelle épinière (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 1892).

non vertébrés. Tous les cordons blancs de la moelle, les pédoncules cérébraux et cérébelleux, la couronne rayonnante, le corps calleux, les bandelettes optiques, le trigone, etc., ont en fin de compte l'une ou l'autre de ces significations, bien que leur constitution soit extrêmement complexe. Les différentes masses ganglionnaires sont également séparées par des assises de fibres blanches. Mais celles-ci, comme l'a

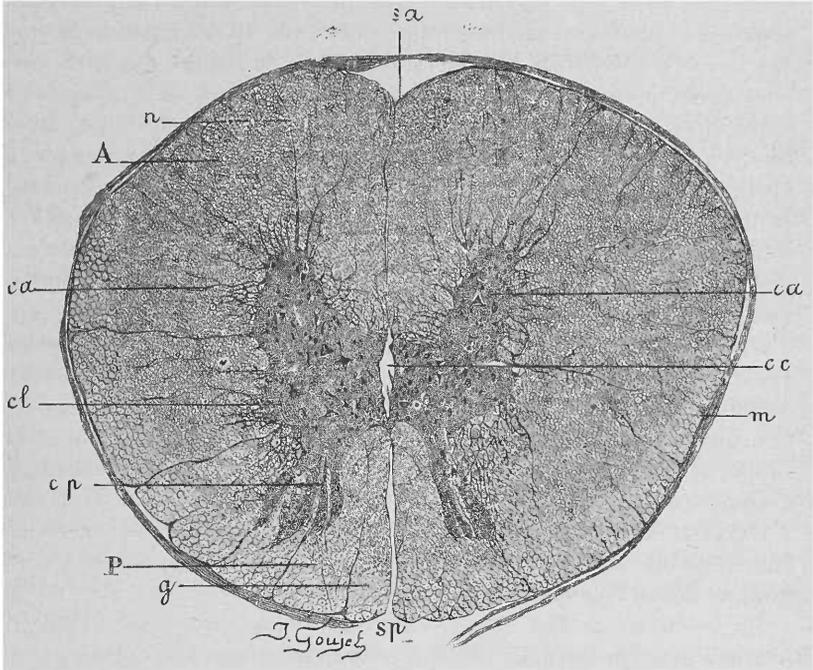


FIG. 649. — Coupe transversale de la moelle épinière du Chien dans la région dorsale supérieure, faite après durcissement par l'acide chromique. Coloration par le carmin. La coupe est conservée dans le baume du Canada.

sa, sillon antérieur; — sp, sillon postérieur; — ca, corne antérieure; — cp, corne postérieure; — cl, corne latérale ou colonne de Clarke; — cc, cordon central; — A, cordon antéro-latéral, traversé par des filaments de Deiters tels que n se dirigeant vers les racines motrices; — P, cordon postérieur; — g, cordon de Goll; — m, pie-mère d'où se dégagent des septa fibreux cloisonnant les faisceaux blancs.

indiqué tout d'abord REMAK, pénètrent aussi très largement dans les formations de substance grise, telles que celle de la moelle et de l'écorce cérébrale. L'une des assises les plus superficielles du cortex est même formée par un plan de fibres à myéline, décrit pour la première fois par EXNER (1).

(1) EXNER, Zur Kenntniss vom feineren Bau der Grosshirnrinde (*C. R. de l'Acad. des sciences de Vienne*, 1881). L'auteur a donné une méthode excellente pour déceler l'existence des fibres à moelle dans la substance grise. Il fixe pendant vingt-quatre

Fibres nerveuses amyéliniques du névraxe. — Sur une membrane nerveuse mince, telle que la valvule de Vieussens préparée comme je l'ai déjà indiqué, on peut voir d'emblée qu'à côté des fibres nerveuses à myéline il en existe quantité d'autres offrant les caractères généraux des cylindres d'axe, mais ne possédant pas de gaine myélinique. La plupart d'entre elles filent droit dans diverses directions; d'autres se branchent en Y sur leur trajet. Quelques-unes seulement présentent, disposés le plus souvent tangentiellement sur un des côtés de la fibre, des noyaux comparables à ceux des fibres de Remak des nerfs périphériques; mais elles en diffèrent par ce qu'elles ne s'unissent pas entre elles sur leur trajet pour former des plexus. Certaines fibres sont d'une extrême finesse, égalant celle des fils nerveux des plexus fibrillaires de la cornée. Mais pour se rendre compte de l'importance et du nombre des fibres nerveuses amyéliniques dans la moelle et l'encéphale, il faut s'adresser à la méthode d'imprégnation par le chromate d'argent en opérant sur des centres nerveux adultes, chez lesquels la plupart des fibres à myéline échappent à l'action du sel d'argent. Comme, d'autre part, cette méthode ne met en évidence que quelques cellules ganglionnaires et quelques fibres nerveuses au milieu des autres, on peut, en outre, suivre la direction des cylindres d'axe et dégager leur destination générale, ainsi qu'un certain nombre des rapports affectés par eux chemin faisant avec les autres éléments du système nerveux central. Telle a été l'œuvre, après GOLGI, de RAMÓN Y CAJAL et de ses élèves : œuvre considérable et qui, pour encore inachevée qu'elle soit, a déjà éclairé la texture du système nerveux d'une lumière aussi vive qu'inattendue.

En vertu de ce fait qu'elle saisit individuellement une cellule du névraxe et ses prolongements, soit protoplasmiques, soit cylindraxiles, et la dégage de l'inextricable embrouillement formé par les autres

heures de tout petits fragments du cortex par l'acide osmique à 1 pour 100. Ils deviennent noirs dans toute leur étendue. On fait alors des coupes perpendiculaires à la surface, puis on ajoute à ces coupes une goutte d'ammoniaque du commerce. La préparation se gonfle. On voit alors les cellules ganglionnaires et leurs principaux prolongements apparaître en clair, et circuler dans toutes les directions des fibres à myéline dont la gaine reste colorée en noir. Si ensuite, comme l'a montré RANVIER (*Traité techn.*, 2^e édit., p. 835), on fixe à nouveau la préparation par les vapeurs osmiques, en renversant la lamelle 15 à 20 minutes sur un petit cristalliseur renfermant quelques centimètres cubes d'une solution osmique à 1 pour 100 dans l'eau distillée, elle devient persistante et on peut la conserver sans altération dans la glycérine.

La méthode d'EXNER, excellente pour mettre en évidence les fibres à myéline en un point donné et sur une petite étendue, est, par contre, tout à fait insuffisante pour étudier leur distribution topographique générale. Dans ce dernier cas, il est préférable de s'adresser soit à la méthode de WEIGERT, soit à celle de PAL, qui n'est qu'une modification de celle de WIGERT.

éléments nerveux, la méthode imaginée par GOLGI apparaît comme sans égale en tant que moyen de détermination topographique. Appliquée à l'étude des fibres amyéliniques du névraxe, elle révèle à la fois leur innombrable quantité dans la substance grise et leur direction relativement à leur origine. Le plus grand nombre prend naissance des tractus de fibres blanches, c'est-à-dire à myéline voisins. Ces fibres sans moelle répondent alors à des arborisations préterminales et nues des cylindres d'axe des fibres à moelle, s'entrelaçant avec les arborisations protoplasmiques des cellules autochtones du ganglion considéré. D'autres répondent à des collatérales des filaments axiles de ces mêmes cellules et s'entrelacent avec les arborisations protoplasmiques de cellules voisines, soit du même type, soit d'un type différent. Enfin les cellules à cylindre d'axe court fournissent, par ce cylindre-axe qui s'arborise immédiatement au delà de son cône d'émergence et très richement, de très nombreuses fibres à myéline circulant, soit dans l'entrelacs des prolongements protoplasmiques des cellules ganglionnaires et des arborisations cylindraxiles nues (comme par exemple dans l'écorce cérébrale), soit dans les couches des grains nerveux, telles que la couche granuleuse de l'écorce du cervelet. Sur nombre de points également, les grains nerveux à grands prolongements rectilignes, qui existent tout aussi bien dans l'écorce cérébrale (où ils forment les cellules du type de Cajal) que dans la rétine, fournissent des expansions longues qu'on peut à bon droit assimiler à des fibres nerveuses; car nombre d'entre elles s'entourent d'une gaine de myéline sur une certaine portion de leur parcours à la surface de la circonvolution, au sein de la couche d'EXNER dont j'ai parlé plus haut.

D'autre part, les filaments axiles primitifs partant des cellules ganglionnaires pour aller gagner les faisceaux de fibres blanches par un trajet direct sont aussi très nombreux (ex.: les prolongements de Deiters des cellules pyramidales du cortex). Jusqu'au point où ils s'entourent de myéline, ils traversent la substance grise à l'état de fibres amyéliniques. Mais avec la méthode de Golgi, il est le plus souvent impossible de déterminer le point du trajet des cylindres-axes où commence la gaine de myéline, ni même fréquemment de savoir si le cylindre d'axe en est entouré ou non. Pour reconnaître celui-ci au milieu des autres prolongements nerveux, on est alors forcé de recourir à des caractères incertains: tels que la gracilité, le diamètre uniforme pendant un long parcours, et la manière de se brancher du prolongement. Enfin, sauf quand il s'agit de centres nerveux en voie de développement comme ceux des fœtus ou des animaux qui viennent

(1) RAMÓN Y CAJAL, *les nouvelles Idées sur la structure du système nerveux*, etc. (édition française, p. 45, 1895).

de naître, l'imprégnation par le chromate d'argent ne dessine pas à l'extrémité des arborisations cylindraxiles des dispositifs terminaux incontestables en disque ou en bouton. Les filaments nerveux sont cassés net et l'on ne sait pas réellement encore comment ils se terminent, sauf dans quelques cas particuliers.

Je citerai deux de ces cas seulement. Le premier concerne les collatérales du filament axile des grandes cellules de Purkinje du cervelet. Ces collatérales remontent dans la couche moléculaire et s'y terminent par une sorte de bouquet élégant de fibrilles ascendantes très grêles, portant des bourgeons latéraux et terminées par des renflements en bouton. Le second concerne la terminaison des cylindres d'axe des petites cellules étoilées de la couche moléculaire du cervelet et de leurs collatérales. Elle s'effectue autour des corps des cellules de Purkinje par une arborisation en forme de *corbeille terminale* (KÖLLIKER), qui embrasse ce dernier et l'origine de son filament axile primitif. La découverte de cette double disposition est due à CAJAL (1), qui fait observer avec raison que c'est là le premier exemple de terminaisons libres incontestables d'arborisations cylindraxiles, interstitiellement dans l'intérieur du névraxe.

Mais, au point de vue analytique, on ignore encore comment exactement s'opère cette terminaison *libre*: c'est-à-dire quelles sont les relations des extrémités nerveuses avec les éléments du tissu nerveux au point de terminaison. En ce qui concerne particulièrement les corbeilles terminales enveloppant les corps des cellules de Purkinje, il est évident que leurs boutons terminaux ne sont pas appliqués directement, comme l'indique CAJAL, sur le corps cellulaire globuleux de la cellule ganglionnaire embrassée. Dans la rétine, le bleu de méthylène dessine des corbeilles analogues et émanant des grains nerveux bipolaires, autour des cellules ganglionnaires de grande taille. L'entrelacs terminal, qui sur certains points m'a paru former un réseau, est alors toujours extérieur à la capsule. Il en est probablement de même dans le cervelet, si du moins la capsule existe autour des cellules de Purkinje, ce dont je n'ai pu encore m'assurer.

§ 4. — FORMATIONS ÉPITHÉLIALES DE SOUTIEN DU NÉVRAXE : L'ÉPENDYME ET LA NÉVROGLIE

En 1854, VIRCHOW (2) constata que le tissu occupant, dans les centres nerveux, les espaces intermédiaires aux cellules, aux fibres

(1) RAMÓN Y CAJAL, *les nouvelles Idées sur la structure du système nerveux*, etc. (édition française, p. 32, 1895).

(2) VIRCHOW, *Zeitschrift für Psychiatrie* (Heft 2, S. 242, 1846). — *Gesammelte Abhandlungen*, Seite 885. — *Archiv für pathol. Anat.*, Bd. VI, S. 138, 1854.

nerveuses et aux vaisseaux sanguins, est continu avec la couche épithéliale qui revêt dans toute leur étendue les cavités du névraxe et que PURKINJE avait déjà décrite sous le nom d'*épendyme*. Il donna plus tard à ce tissu un nom nouveau, celui de *névroglie* (1). Mais il considéra la névroglie comme une simple variété du tissu conjonctif. Cette variété, toutefois, se distinguerait des autres en ce que, jouant par rapport aux cellules et aux fibres nerveuses le rôle d'un tissu qui les unit et les sépare, elle se continue néanmoins avec un tissu épithélial, directement et sans aucune ligne de démarcation (2).

Signification épithéliale des formations de soutien — Fulcrum radial et tangentiel; névroglie diffuse. — L'étude du développement histogénétique du neuro-épithélium du névraxe nous a déjà donné la clef de cette disposition singulière. Nous avons vu que la névroglie, primitivement représentée par des cellules de soutien qui ne sont que les prolongements des pieds des cellules épithéliales de l'épendyme étirées en une longue fibre radiale de la limitante de ce dernier à la vitrée du névraxe, réalise sous cette première forme un tissu purement épithélial, répondant au *fulcrum radial* des neuro-épithéliums périphériques. Secondairement, et d'une prolifération de ces cellules de soutien alors qu'elles sont encore embryonnaires et fertiles, prend naissance une deuxième catégorie d'éléments, disposés tout d'abord tangentiellement (fig. 650), de manière à séparer les diverses assises ou régions ganglionnaires, et à former les chemins des divers prolongements nerveux qu'elles émettent secondairement. Cette seconde différenciation répond au dégagement du *fulcrum tangentiel* du névraxe, homologue de celui des neuro-épithéliums périphériques (cellules basales). Elle aboutit à la formation d'un type de cellules épithéliales d'une forme différente, stellaires en général, à prolongements membraniformes croisant la direction des cellules radiales dont les pieds s'arborisent pour s'implanter sur la vitrée du névraxe et y rétablir, sur leur pôle profond, la continuité du revêtement épithélial de celle-ci. Au contraire, les prolongements membraniformes des cellules de soutien du type tangentiel restent engagés à l'intérieur du névraxe, pour y dessiner des cloisonnements interstitiels à direction déterminée.

Enfin apparaissent, d'une part au sein des groupes de filaments axiles primitifs engagés dans les chemins de la substance blanche, d'autre part dans l'épaisseur même des amas ou des assises ganglionnaires, des cellules développées tout comme les premières aux dépens des grains des chaînes de prolifération qui ne se sont pas élevés au rang de neuroblastes et qui se comportent sensiblement à la façon des cellules de soutien du type tangentiel. Ce sont les cellules de la *névro-*

(1) VIRCHOW, *Gesammelte Abhandlungen*, S. 890.

(2) VIRCHOW, *Pathologie cellulaire* (traduction française, p. 232).

glie diffuse ou névroglie proprement dite. Celle-ci unit et sépare en tous sens les éléments du neuro-épithélium différenciés sous la forme de cellules nerveuses ou neurones. Cette manière d'envisager la névroglie dans son ensemble la réduit à une pure formation épithéliale

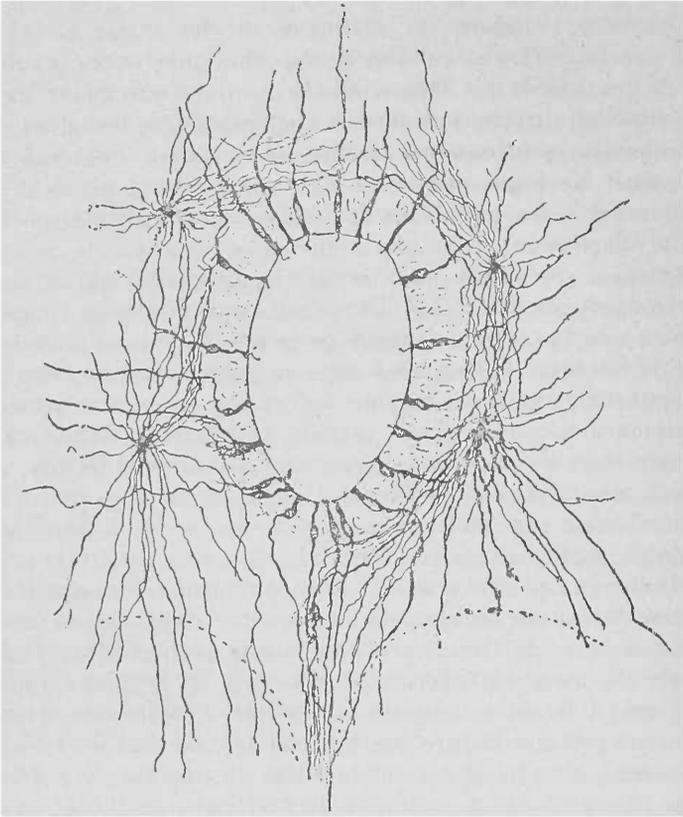


FIG. 650. — Cellules épendymaires étirées en fibres radiales et cellules névrogliques géantes au voisinage du canal central (chromate d'argent). (D'après VON LENHOSSEK, figure empruntée à DÉJERINE.)

de soutien, constituée par des cellules de types parfois très divers, mais prenant toutes une commune origine dans l'épendyme: c'est-à-dire dans la portion du neuro-épithélium primitif demeurée pour jamais et simplement épithéliale. Une telle conception de la névroglie a été formulée et introduite pour la première fois dans la science par moi-même il y a plus de quinze ans (1). Comme elle est actuellement

(1) J. RENAUT, Recherches sur les centres nerveux amyéliniques : I. La névroglie et l'épendyme (*Arch. de Physiologie*, mars 1882).

acceptée par l'immense majorité des histologistes contemporains, je ne m'attarderai pas à l'étayer de nouveau par des preuves histologiques, ni à critiquer les opinions des quelques savants qui ne s'y sont pas encore rangés (1).

Bien que la formation névroglie diffuse (c'est-à-dire constituée par l'ensemble des cellules pénétrant le névraxe dans tous les sens et y jouant le rôle dévolu partout ailleurs aux éléments du tissu conjonctif diffus) soit la plus répandue et, conséquemment, la plus importante de toutes, il convient dès à présent de faire remarquer qu'elle ne constitue néanmoins qu'un perfectionnement du dis-

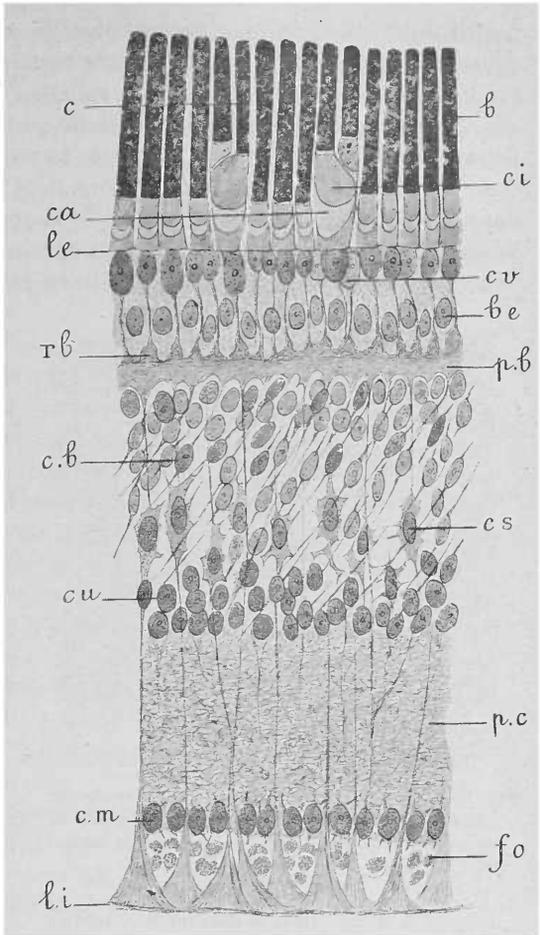


FIG. 651. — Rétine du Gecko, coupe faite après fixation par les vapeurs d'acide osmique dans la chambre humide. Coloration au picrocarmine; conservation dans la glycérine.

(1) RANVIER (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, séance du 5 juin 1882) assimila peu après moi les cellules de la névroglie aux fibres de Müller de la rétine, et indiqua que leur signification doit être considérée comme épithéliale, bien qu'il continue (*Traité tech. d'Histologie*, 2^e édition, p. 817) à la désigner sous le nom de « charpente connective des centres nerveux ». W. VIGNAL (*Arch. de Physiologie*, p. 407-408, novembre 1884) est le premier histologiste qui ait adopté mon opinion sur la nature des éléments névroglieques.

Cette coupe montre les *cellules de soutien cs* traversant radialement toutes les formations rétiniennes et se terminant sur la limitante interne *li*, par des pieds en entonnoir tous tangents entre eux sur leurs limites respectives.

c, segments externes des bâtonnets, jumeaux; — *b*, segments externes des bâtonnets; — *ci*, corps intermédiaire lentiforme; — *ca*, corps accessoire; — *le*, limitante externe; — *cv*, cellules visuelles; — *be*, cellules dites « cellules externes »; — *rb*, renflement basal des cellules visuelles; — *pb*, plexus basal; — *cb*, cellules bipolaires du ganglion rétinien; — *cu*, cellules unipolaires (spongioblastes); — *pc*, plexus cérébral; — *cm*, grandes cellules multipolaires du ganglion optique; — *fo*, fibres optiques coupées en travers; — *li*, limitante interne.

positif initial des cellules épithéliales de soutien. En effet, elle est contingente. Elle peut manquer dans certaines portions du névraxe, tandis que les cellules de soutien radiales n'y font jamais défaut et que la formation de soutien tangentielle ne manque non plus jamais, pourvu que le névraxe comprenne dans sa hauteur, entre son épendyme et sa vitrée, plusieurs assises ganglionnaires distinctes. C'est ainsi que dans la rétine de tous les vertébrés, le fulcrum radial, représenté par l'ensemble des fibres de Müller, est absolument constant (fig. 651). Les extrémités périphériques des cellules radiales confinent à la ligne

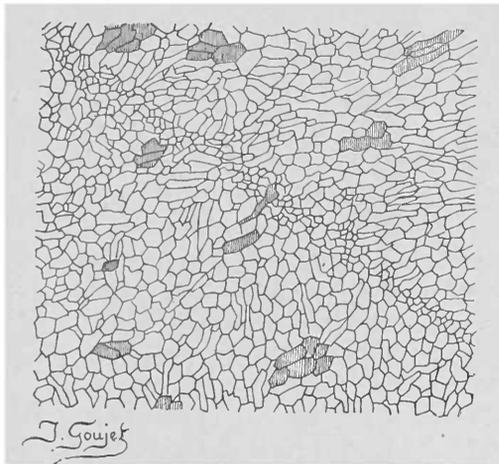


Fig. 652. — La limitante interne de la rétine du Chevreau, imprégnée de nitrate d'argent en solution à l p. 100. Conservation dans le baume du Canada.

Les traits d'imprégnation limitent les pieds des cellules épithéliales de soutien (fibres de Müller) à leur insertion sur la vitrée du névraxe rétinien. En revanche, sur la limitante externe, le nitrate d'argent ne dessine aucune disposition endothélioforée.

Les taches noires répondent aux cellules nerveuses ganglionnaires situées au-dessus de la limitante interne. (Obj. 7, ocul. 4 de Véric.)

ganglionnaires. Or, ceux-ci ne reçoivent qu'un nombre tout à fait négligeable de terminaisons cylindraxiles, venues du cerveau et découvertes par CAJAL (1). Ceci me porte à penser que la névroglie diffuse est liée, dans son développement et sa distribution au sein du névraxe, à la marche même des fibres nerveuses, ou bien se dirigeant au loin, ou bien pénétrant les amas ou les assises ganglionnaires pour se mettre en relation avec les prolongements protoplasmiques des cellules nerveuses autochtones de celles-ci. Là où ces fibres nerveuses ne pénètrent

des plateaux du neuro-épithélium ; leurs pieds arborisés forment un pavé épithélial continu à la surface de la vitrée rétinienne (limitante interne). De la sorte, elles conservent au neuro-épithélium, si modifiée que soit interstitiellement sa constitution primitive, la signification essentielle d'un épithélium disposé en revêtement d'une surface (fig. 652).

La névroglie diffuse n'apparaît que dans la couche des fibres optiques. Elle les suit hors de la rétine en constituant une formation de plus en plus importante au fur et à mesure que le nerf optique se poursuit au loin. Mais elle ne s'engage jamais, par contre, dans les étages

(1) RAMÓN Y CAJAL, La rétine des vertébrés (*la Cellule*, t. IX, fasc. I, 1893).

pas en grand nombre, comme dans le ganglion des fibres optiques de la rétine, le milieu intérieur des cellules neurales et de leurs prolongements inducteurs et récepteurs entrelacés se réduit, en dehors des expansions et des loges fournies par les cellules du fulcrum radial, à la substance moléculaire amorphe semée des grains du « givre de Boll » que je décrirai plus loin.

J'étudierai maintenant les cellules épithéliales du névraxe dans l'ordre de leur importance morphologique et de leur développement successif : formation épendymaire et fulcrum tangentiel, puis névroglie diffuse.

Formation épendymaire. — Le canal central du névraxe et ses expansions encéphaliques élargies sous forme de ventricules restent limités, pendant toute la vie, par une rangée de cellules conservant les principaux caractères des cellules épithéliales de revêtement. Ce sont les *cellules épendymaires*. Elles limitent aussi bien là, par une couche épithéliale continue, les feuillets du névraxe qui ont pris un développement nerveux et une épaisseur considérables, que ceux où il s'est réduit secondairement à une seule assise de cellules (voûte du ventricule rhomboïdal des cyclostomes, feuillet proximal ou pigmentaire de la vésicule rétinienne). Dans le premier cas, les cellules épithéliales de l'épendyme sont ordinairement très allongées et se terminent par un prolongement étiré en fibre radiale comme l'a indiqué HANNOVER. Dans le second cas, elles ne forment plus qu'une rangée de cellules prismatiques, ou même si basses qu'elles ressemblent alors à certaines cellules endothéliales.

C'est chez la grande Lamproie (*Petromyzon marinus*) et sur le plancher du quatrième ventricule (ventricule rhomboïdal supérieur), que l'épithélium épendymaire atteint, à ma connaissance, le maximum de son développement en tant que formation épithéliale et aussi au point de vue de sa constitution histologique (1). Il convient donc de le

(1) On peut fixer l'épithélium épendymaire du plancher et de la voûte du ventricule rhomboïdal, chez la grande Lamproie, en enlevant le névraxe en position, avec tout l'arc neural et une partie de la corde dorsale, sur une étendue de 2 ou 3 centimètres et en le portant de suite dans une solution de bichromate d'ammoniaque ou de potasse à 1 pour 200. Au bout de plusieurs mois, on fait des coupes à main levée et on les lave à l'eau distillée; puis on les colore avec l'éosine hématoxylique, le carmin aluné ou la purpurine de RANVIER, et on les monte dans la glycérine ou dans la résine Dammar, ou le baume au xylol. Avec ce procédé, les cils épendymaires sont le plus souvent déformés : ils ont vacuolé et ont émis des gouttes sarcodiques. Pour éviter cet inconvénient, on peut fixer les cils par un séjour du segment enlevé, pendant une heure ou une heure et demie dans les vapeurs osmiques saturant l'atmosphère de la chambre humide. Il faut ensuite colorer ces préparations à l'éosine hématoxylique très faible après avoir achevé lentement de les durcir dans les bichromates. La fixation par la solution forte de sublimé ne donne pas de bons résultats, parce qu'elle forme des précipités granuleux.

Si l'on monte une coupe mince de l'épendyme dans la glycérine, puis qu'on dilue

prendre pour objet d'étude (fig. 653). Au niveau des noyaux ganglionnaires principaux occupant le plancher du ventricule, et notamment au-dessus du ganglion latéral supérieur répondant à la colonne des nerfs mixtes, il affecte une disposition particulière que j'appellerai en *calotte* et qui permet de l'étudier sur des coupes aussi bien que si on l'avait

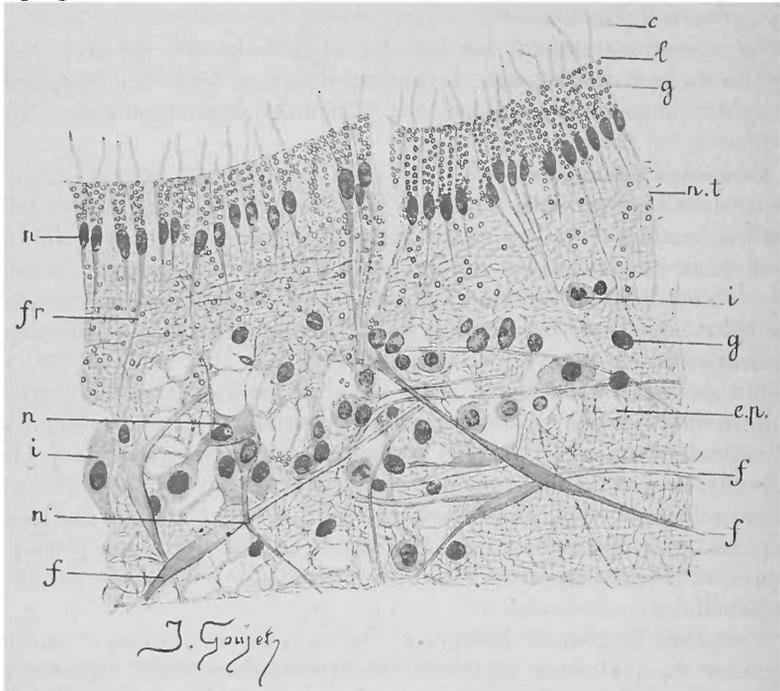


FIG. 653. — Ependyme et ganglion sous épendymaire (partie inférieure du noyau latéral) du sinus rhomboïdal du *Petromyzon marinus*. — Fixation par le liquide de Müller pendant plusieurs mois; coupes à main levée par le travers du névraxe; éosine hématoxylique. — (Ocul. 1, obj. 7 de Véric, tube levé, chambre claire.)

n, cellules épendymaires; — c, leurs cils; — l, limitante interne de l'épendyme; — g, grains indicateurs; — fr, pied des cellules épendymaires étiré en fibre radiale de HANNOVER; — n.t, faisceau transversal de la névrologie de REISSNER; — n', cellules nerveuses ganglionnaires, multipolaires et complètement développées; — ii, cellules intermédiaires (neuroblastes de His). n', prolongement de Deiters d'une cellule multipolaire; — fff, fibres nerveuses; — g', grains répondant à des éléments du névraxe non différenciés.

Ce point du névraxe est absolument dépourvu de vaisseaux sanguins.

dissocié. Tant au niveau des calottes supra-ganglionnaires que dans

progressivement celle-ci par l'adjonction d'eau qu'on laisse s'évaporer très lentement, on obtient une dessiccation ménagée, qui a pour résultat de mettre en évidence les cils épendymaires mieux que par n'importe quelle méthode. Les cils deviennent alors très réfringents et prennent un éclat métallique. On peut aisément constater que chaque cellule en possède plusieurs et non pas un seul, et qu'ils ne prennent naissance sur la limitante par aucun renflement comparable à celui des cils vibratiles ordinaires.

leurs intervalles, il se montre sous forme d'un revêtement continu de longues et étroites cellules pyramidales dont la base ou pôle libre répond à la limitante interne du névraxe. Le sommet, correspondant au pied de la cellule, est étiré en fibres d'abord radiales, puis qui peuvent devenir arquées.

Le corps protoplasmique des cellules épendymaires est strié en long, de façon à paraître composé d'un pinceau de fibrilles délicates noyées dans une substance hyaline. Ces fibrilles occupent toute la longueur de la cellule et se poursuivent parallèlement à sa hauteur : de son pied étiré en fibre radiale à son pôle superficiel. Elles entourent le noyau, placé dans l'axe de la cellule et faisant ventre sur son trajet quand celle-ci est étroite. Elles l'enveloppent à la façon des brins d'une gerbe. Au-dessus et au-dessous du noyau, dans les intervalles des fibrilles, sont disposés en série des grains graisseux que l'acide osmique teint en noir, et les solutions chromiques en jaune d'or très pur. Chez les larves, ces grains sont énormes et bourrent le corps cellulaire. Nous les retrouverons partout où existent des cellules de soutien : c'est pourquoi je leur ai donné le nom de « grains indicateurs ». La très grande abondance des grains graisseux dans les cellules épithéliales du névraxe des larves, leur diminution de grosseur et de nombre, au contraire, chez l'animal adulte, portent à penser qu'il s'agit là d'un matériel de nutrition comparable à celui représenté dans l'embryon par les granulations vitellines. On sait que celles-ci restent abondantes tant que les éléments ont besoin de se nourrir d'une façon intense pour se pouvoir multiplier, puis ensuite s'accroître avec activité. Ensuite leur nombre se réduit, puis elles disparaissent.

Sur leur pôle superficiel, les cellules épendymaires sont limitées par un plateau d'une minceur extrême, ou plutôt par une ligne mince de cuticulation comparable à la limitante externe de la rétine. C'est aussi de l'ensemble des plateaux épendymaires que résulte la limitante du canal central du névraxe. Bien que si mince qu'il semble n'avoir point d'épaisseur, le plateau porte au-dessus de chaque cellule des cils en nombre variable. Les cils sont ici très longs, extrêmement grêles et très altérables. Même la fixation par les vapeurs osmiques les déforme et les fait vacuoler. Quand on les observe sur des cellules épendymaires vivantes, dissociées dans leur propre plasma, ils sont réfringents et régulièrement cylindriques comme des fils de verre. Aucun réactif n'y détermine de colorations électives ni de figurations quelconques. Comme dimensions et comme délicatesse, ils ressemblent beaucoup aux cils des cellules sensorielles de l'épithélium olfactif. Ce sont là, à vrai dire, des cils sensoriels ; car ils appartiennent à des cellules neuro-épithéliales qui sont l'origine de toutes les autres.

Par leur pôle profond, étiré en un long pied qui s'effile, les cellules épendymaires du plancher du sinus rhomboïdal peuvent affecter deux

ordres de connexions : — *a*) Dans un premier cas, le pied se poursuit sous la forme d'une fibre radiale qui s'enfoncé droit et qui, comme on peut bien le voir sur les parties latérales et minces du névraxe, devient arquée après avoir ou non présenté des noyaux sur son trajet, puis se termine droit aussi sur la vitrée par une série de pieds. Ceux-ci sont en nombre égal à celui des branches arquées dans lesquelles la fibre s'est subdivisée. C'est là une fibre de soutien du fulcrum radial. Là où le névraxe est épais et renferme des groupes de cellules ganglionnaires, puis au-dessous d'eux une importante assise de substance moléculaire, la fibre radiale semble interrompue. Mais il n'en est rien ; la méthode du chromate d'argent la montre continue de la cellule épendymaire à la vitrée neuraxiale. Seulement, sur son trajet, elle émet une infinité d'expansions latérales qui forment des loges aux cellules nerveuses au niveau de la traversée des ganglions, et qui, plus haut et plus bas qu'eux, se dégagent sous formes de fibres grêles. Celles-ci vont s'entrelacer avec les fibres de la névroglie et concourent à former avec elles la dentelle interstitielle de soutien, d'une complication et d'une délicatesse infinies. A partir d'une certaine distance de la cellule épendymaire, chaque fibre radiale qui la prolonge paraît composée d'un faisceau de fibres parallèles brillantes, renforcement des minces fibrilles protoplasmiques du corps cellulaire et faisant relief à sa surface. Ces fibres sont rigides et se colorent en jaune paille par les bichromates, en rouge pourpre par l'éosine, à la façon des fibres névrogliales interstitielles. Un premier point acquis, c'est donc que, sur leur pôle périphérique, les cellules épendymaires des centres nerveux amyéliniques des cyclostomes développent et arquent tout un système de fibres impossibles à distinguer de celles de la névroglie. Elles subissent par conséquent sur ce point la différenciation névrogliale.

b) D'autres pieds étirés de cellules épendymaires s'arquent après un très court trajet et entrent dans un réseau de mailles dont les fils s'enfoncent droit et où les points nodaux sont occupés soit par des grains, soit par des cellules intermédiaires. Ceci se voit surtout chez les larves Ammocètes, dont les ganglions sont encore en majeure partie formés par des chaînes radiales et arquées de prolifération. Là, nombre des grains de ces chaînes répondent à des cellules nerveuses embryonnaires du ganglion adulte. Il est donc clair que certaines cellules épendymaires développent profondément le système radial de soutien ; tandis que d'autres sèment, par leurs divisions indirectes successives, des neuroblastes dans l'épaisseur du névraxe.

Cellules épendymaires jumelles. — Dans les dissociations les mieux ménagées, les cellules épendymaires se dégagent ordinairement les unes des autres par groupes de deux ou de trois. On voit alors que le plus souvent, après un certain trajet, les pieds étirés en fibres radiales

tombent les uns sur les autres à angle aigu. Puis, ils se poursuivent intimement accolés pour se séparer ensuite de nouveau et se continuer soit sous forme de fibres de soutien, soit en entrant dans une chaîne de grains. Mais quelquefois, au lieu de s'accoler simplement, les pieds de deux cellules se fondent en un seul : on a alors affaire à des cellules épendymaires jumelles. — Ce fait a une grande portée. Il est la trace permanente du double mouvement de division indirecte subi pendant le cours du premier développement par les cellules de la ligne épendymaire. Ce mouvement a été tel, que tour à tour sont nées dans chaque cellule des figures mitosiques de *superposition*, fournissant de nouveaux grains aux chaînes arquées, et des figures de *juxtaposition*, étendant en surface le revêtement épendymaire en lui fournissant de nouvelles cellules épithéliales. De cette manière et pour ainsi dire par un artifice d'histogénèse, un seul et même élément, la cellule épendymaire, a pu satisfaire à une double fonction : 1° maintenir la continuité du revêtement épithélial d'un névraxe dont les proportions s'accroissent (1); 2° semer dans l'épaisseur de ce même névraxe les éléments cellulaires qui devront s'y différencier pour constituer ses éléments actifs essentiels — les cellules nerveuses.

Ciment intercellulaire des cellules de l'épendyme. Calottes supraganglionnaires. — En vertu de leur forme de pyramide à base répondant au pôle libre, les cellules épendymaires du plancher du sinus rhomboïdal ne viennent au contact entre elles qu'à leur point d'insertion sur la ligne des plateaux ciliés. Au-dessous de celle-ci, les corps cellulaires, s'effilant en V allongé, laissent nécessairement entre eux des espaces libres. Ces espaces sont occupés par un ciment interstitiel transparent comme la substance du corps vitré de l'œil, et comme elle élastique et homogène. Mais ce ciment est très délicat et vacuole sous l'influence de n'importe quel réactif, si celui-ci est dissous dans l'eau.

(1) Il importe de remarquer que cette continuité est tout aussi bien assurée sur la vitrée que du côté du canal central. En effet, tandis que les cellules épendymaires se multiplient pour étendre le revêtement épithélial le long du canal et assurer ainsi sa continuité sur ce point, certaines d'entre elles émettent par leur pied des fibres de soutien, et l'enfoncent vers la vitrée en l'arborisant en une série d'arcs superposés. L'extrémité de ces arcs est élargie en une sorte d'entonnoir. Tous ces entonnoirs s'insèrent sur la face interne de la vitrée du névraxe. Tous y sont au contact entre eux de manière à former un revêtement continu, que l'imprégnation au nitrate d'argent dessine à la façon d'un endothélium très facilement tout comme sur la rétine de tous les mammifères. Seulement, les champs de ce dessin endothélial sont de forme et de dimension inégales, et aucun d'eux ne renferme de noyau. L'imprégnation se poursuit même jusqu'à une certaine distance dans l'épaisseur de l'assise des cellules ganglionnaires. Elle dessine les fibres de soutien qui les séparent, et les capsules fournies par ces fibres à chaque corps de cellule ganglionnaire. — Le neuro-épithélium est donc continu sur sa face d'implantation tout autant que sur sa face libre.

Les vapeurs osmiques fixent le ciment à l'état incolore, comme une masse de verre fondu.

Ce ciment, très comparable au ciment énormément accru qui occupe les intervalles des cellules malpighiennes dans le germe de l'émail des dents, se développe en abondance chez les cyclostomes adultes, au-dessus des ganglions nerveux du plancher du ventricule rhomboïdal. Là, les cellules épendymaires deviennent très étroites et très allongées. Elles sont noyées au sein de la masse du ciment qui s'est accrue entre elles, les a repoussées vers la cavité ventriculaire et, en prenant place, a dessiné le relief de la calotte supraganglionnaire. On reconnaît alors qu'immédiatement après avoir commencé à s'étirer en fibres, les pieds de ces cellules envoient tangentiellement les uns vers les autres des expansions membraneuses délicates qui se joignent et s'accolent en cloisonnant les espaces remplis par le ciment d'apparence muqueuse qui les sépare largement. En travers de ces vastes espaces, on voit aussi très souvent des cellules tendues parallèlement à la surface du ventricule, ou tout droit, ou courbées en arc par les masses de ciment subjacentes. Puis, au-dessous, règne le faisceau plexiforme de REISSNER dont je parlerai plus loin. Ce sont là des cellules de soutien du type tangentiel, un peu déplacées. Elles ressemblent absolument par leurs noyaux, leurs grains indicateurs et leur protoplasma strié aux cellules épendymaires légitimes : seulement, de leurs deux pôles se dégagent des fibres névrogliales. Or, au niveau des calottes où tous les éléments sont dissociés par le ciment, tout comme si l'on avait pratiqué là une boule d'œdème artificiel, il est aisé de voir que ce même ciment se poursuit avec celui occupant ce que j'appellerai un peu plus loin les « espaces poreux de la névroglie ». — Ce fait est très important ; il prouve que le ciment névroglial n'est que la simple extension du ciment intercellulaire des cellules épithéliales de l'épendyme.

Un autre fait qu'on peut observer au niveau des calottes, c'est que, de distance en distance, on voit monter à travers le ciment mou qui les occupe de puissantes fibres radiales qui vont se terminer sur la ligne des plateaux, mais dont le noyau n'est pas dans la ligne de l'épendyme. Ce sont là des éléments réalisant un type intéressant de la cellule de soutien. Ils répondent à des cellules épendymaires dont le corps protoplasmique et le noyau ont quitté la rangée épithéliale et sont devenus interstitiels (1). Ce sont là des cellules épendymaires déplacées proprement dites.

¶ (1) J'ai décrit pour la première fois ces fibres de soutien dans le névraxe en 1882. (Rech. sur les centres nerveux amyéliniques. *Arch. de Physiologie*, p. 631, 1882), Tout à fait récemment, CAJAL et surtout son élève CLAUDIO SALA Y PONS les ont décrites derechef comme démontrant l'origine des éléments névrogliaux aux dépens des cellules épendymaires (CL. SALA, *la Neuroglia de los vertebrados*, thèse de Madrid, juin 1894).

Les cellules épithéliales de l'épendyme des centres amyéliniques ne prennent, je l'ai déjà dit, tout leur développement que sur le plancher du ventricule rhomboïdal. Sur ses côtés latéraux, elles deviennent basses, prismatiques, tout en continuant à élargir leurs pieds en fibres radiales. Sur sa voûte, où il n'y a entre elles et la vitrée aucune formation neurale, elles se réduisent à un revêtement de cellules plates polygonales et ciliées, renfermant d'ailleurs dans leur masse protoplasmique les grains indicateurs. Dans le canal central de la moelle, ces grains font défaut ou n'existent qu'exceptionnellement. Les noyaux sont aussi placés à diverses hauteurs dans les cellules; car celles-ci se touchent toutes. Il n'y a plus de ciment assez abondant pour séparer leurs plans-côtés, et, pour prendre contact entre elles, elles étagent leurs noyaux. — Enfin, vers l'extrémité caudale du canal central, les cellules épendymaires n'ont plus de disposition régulière en forme d'épithélium de revêtement. Elles s'intriquent avec les éléments non différenciés de la substance grise et ne gardent plus d'autre caractéristique épithéliale que le trait continu de leurs minces plateaux ciliés, qui limitent le canal central et lui donnent sa ligne de contour régulière.

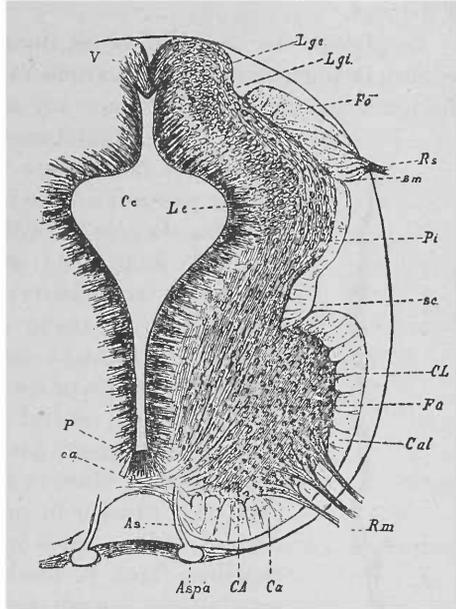


FIG. 654. — Coupe transversale de la région dorsale supérieure de la moelle d'un embryon humain, long de 125 millimètres (4 semaines et demie). (D'après His, figure empruntée à DÉJÉRINE)

As, artère du sillon; — Aspa, artère spinae antérieure; — Cal, cordon antéro-latéral; — Ca, cordon antérieur; — ca, commissure antérieure; — CA, corne antérieure; — Cc, canal central; — CL, corne latérale; — Fa, formation arquée; — Fo, faisceau ovalaire postérieur; — Le, lame épendymaire; — Lge, lame grise externe; — Lgi, lame grise interne; — p, plancher; — Pi, pièce intermédiaire; — Rm, racine motrice; — Rs, racine sensitive; — Sc, sillon cylindrique; — Sm, sillon marginal; — V, votre.

Cette figure montre le dégagement secondaire de la ligne épendymaire à l'état épithélial tout autour du canal central du névraxe fœtal des mammifères.

Cellules épendymaires des centres nerveux à myéline. — Les cellules de l'épendyme des vertébrés supérieurs (Chien, Mouton, Homme) ne diffèrent pas fondamentalement de celles des centres nerveux amyéliniques (fig. 654). Elles sont seulement plus petites et, pas plus dans les cavités du cerveau que dans le canal central de la moelle, elles ne

renferment de grains gras. Toutefois, l'acide osmique les colore intensément en noir. Sous un fort grossissement, on voit que l'osmium s'est réduit sur des granulations fines rangées en série qui, par leur ensemble, dessinent une striation granuleuse parallèle à la hauteur de l'élément.

Le plateau de ces cellules est linéaire et muni de cils très altérables. De plus, comme l'a remarqué VIGNAL (1), ce plateau porte aussi toujours une matière granuleuse sur sa surface libre. Il ne s'agit pas ici d'une coagulation du liquide céphalo-rachidien comme cet histologiste l'a cru, mais bien d'une masse formée par la fusion de boules sarcodiques qui exsudent toujours du pôle libre des cellules épendymaires quel que soit le procédé employé pour les fixer. Chaque cellule est triangulaire, étirée en longue fibre radiale (fig. 655). Le noyau est ovalaire, situé à diverses hauteurs et formant souvent une nouëtre sur le trajet du corps protoplasmique étiré en fibre.

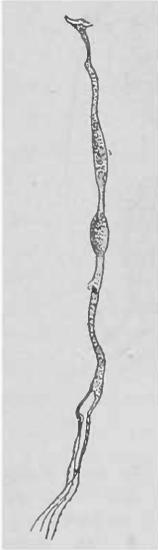


FIG. 655.
Cellule épendymaire de la moelle d'un embryon de Mouton, long de 45 millimètres (W. VIGNAL ; — figure empruntée à DÉJÉRINE).

Dans le canal central de la moelle, les cellules épendymaires ne prennent pas un développement comparable à celui qu'on observe dans les ventricules cérébraux. Déjà chez l'embryon de huit mois (VIGNAL) elles sont courtes et non plus étirées par leur pied en fibres radiales. Dans la moelle adulte de l'Homme et des mammifères, leur disposition est tout à fait irrégulière. On reconnaît de prime abord, en comparant ce qui reste alors de cette formation avec ce qu'elle était chez les très jeunes embryons, que son rôle jadis très important est terminé, et qu'elle ne subsiste plus dans l'organisme pour ainsi dire que comme une figuration représentative.

Fulcrum radial. — J'ai maintenant peu de chose à ajouter sur la constitution du fulcrum radial du névraxe. Il constitue, comme on l'a vu, la formation fondamentale de soutien de celui-ci, apparaissant en premier lieu et développée aux dépens d'une adaptation particulière des cellules épithéliales de l'épendyme. Pour mieux dire, ce fulcrum est formé, au début, par l'ensemble

des cellules qui, d'un travers à l'autre du névraxe, conservent le caractère épithélial pur. Car elles sont continues par leurs contacts et la ligne de leurs plateaux sur la limitante, continues aussi sur la vitrée par la ligne de leurs pieds tous élargis en entonnoirs qui se touchent sans aucune discontinuité. Interstitiellement, entre la limitante

(1) VIGNAL, *loc. citat.*, p. 409.

ciliée et la vitrée, d'autres cellules se sont différenciées autrement.

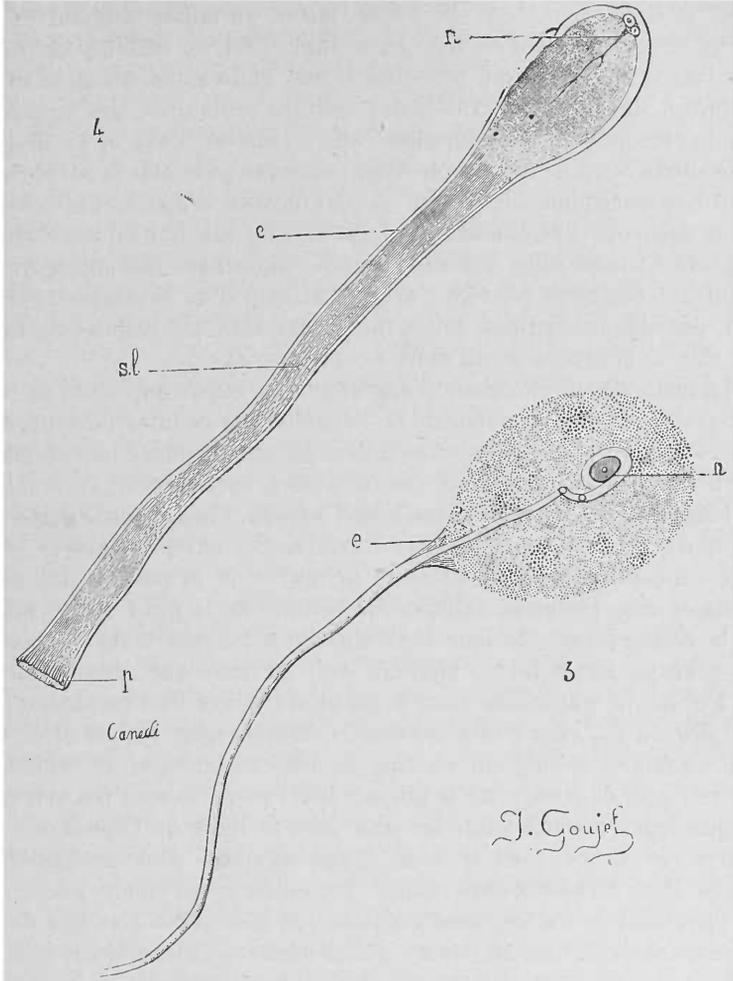


FIG. 656. — Cellules granuleuse (neuroïde) et en masse (musculoïde) du corps de Malpighi de la tête de la grande Lamproie, isolées par dissociation après l'emploi de la méthode de l'or.

3. — Une cellule granuleuse de Kölliker (cellule neuroïde); — *n*, noyau du pourtour duquel part un long prolongement ressemblant à un cylindre-axe, lequel sort du globe cellulaire par un cône d'émergence d'apparence fibroïde.

4. — Une masse (cellule musculoïde); — *n*, son double noyau situé à l'extrémité d'un cône central de protoplasma sous l'exoplasme *e*; — *s'*, substance striée en long qui règne entre le cône protoplasmique central et l'exoplasme. — *p*, pied de la cellule répondant à son pôle d'implantation sur la vitrée de l'épithélium malpighien : à *c*, niveau la fibrillation longitudinale devient plus accusée et l'on voit individuellement les fibrilles, tant suivant leur longueur qu'en coupe optique.

Elles sont devenues globuleuses, puis elles ont poussé des prolonge-

ments. Dans l'ectoderme tégumentaire ordinaire des poissons à peau nue, se différencient de la même façon, au milieu des autres, les *cellules granuleuses* de KÖLLIKER (fig. 656) ou cellules neuroïdes (J. RENAULT). Elles ont pris une forme globuleuse et ont envoyé à distance, dans les intervalles des cellules ordinaires, des prolongements ressemblant grossièrement aux cylindres d'axe et se divisant et se subdivisant de façons variables, sans que pour cela le revêtement, dans son ensemble, ait perdu sa signification d'épithélium continu. Nous ignorons absolument quel est le rôle fonctionnel des cellules neuroïdes ; mais elles ont une grande importance morphologique en montrant comment peuvent s'opérer, au sein d'un revêtement épithélial, des différenciations telles que celles dont les cellules destinées au rôle de neurones sont l'objet dans le névraxe.

La méthode du chromate d'argent permet mieux que toute autre de déterminer la forme générale et l'étendue des cellules de soutien du fulcrum radial. Elle les saisit au milieu des autres, quand leur chimisme particulier se présente dans des conditions spécialement favorables à la réduction du sel argentique à leur niveau. C'est de cette façon que LENHOSSÉK (1), et avant lui G. RETZIUS (2), ont pu montrer d'une façon incontestable la continuité primitive de la plupart des fibres radiales avec certaines cellules épithéliales de la ligne épendymaire, et la conservation de leur individualité à travers toute l'épaisseur du névraxe. LENHOSSÉK a bien fait voir en outre que, chez l'embryon de Poulet du quatrième jour à partir du début de l'incubation, les cellules du fulcrum radial forment exclusivement l'appareil de soutien du neuro-épithélium en voie de différenciation et de croissance active ; que, de plus, pour la plupart leurs pieds ne sont pas arborisés et que leurs noyaux sont, les uns dans la ligne de l'épendyme, les autres (et même c'est le plus grand nombre) plus profondément situés. Pour former la fibre radiale, la cellule épendymaire a donc subi un étirement de son segment périphérique tout aussi bien que de son segment central. RETZIUS, de son côté, a montré que les cellules épendymaires du pôle ventral et du pôle dorsal du névraxe ne se comportent pas comme celles des parties latérales. Sur ces deux points, elles forment les cônes épendymaires antérieur ou ventral, et dorsal ou postérieur. Au niveau de ces deux cônes, aucun des éléments du neuro-épithélium primitif ne se différenciera sous forme de cellules ganglionnaires ni de grains nerveux (fig. 657).

Le cône épendymaire antérieur répond à la cloison primitive de

(1) LENHOSSÉK, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen (*Forsch. der Medicin*, Bd. X, 1802).

(2) G. RETZIUS, Zur Kenntniss der Ependymzellen der Centralorgane (*Verhandl. d. Biol. Vereins in Stockholm*, 1891.)

His qui occupe le méridien de la section transversale de la moelle. Il est formé de cellules qui toutes restent indéfiniment épendymaires ou s'allongent en cellules de soutien courtes, de la limitante épendymaire à la vitrée du névraxe. Bien avant que les cellules neurales des cornes antérieures aient poussé leurs cylindres d'axe et, à plus forte raison, leurs prolongements protoplasmiques, le cône épendymaire antérieur dessine un chemin de la substance blanche de la manière suivante. Chaque cellule de soutien émet latéralement une série de fines expansions horizontales, d'abord membraneuses, puis prenant un peu plus tard l'aspect brillant et la rigidité des filaments névrogliaux. C'est dans ce feutrage délicat, à direction générale transversale, que secondairement s'engageront les fibres nerveuses formant la commissure antérieure. On voit donc que les cellules du fulcrum jouent un double rôle. Elles forment le système général de soutien ; elles fournissent des guides à la végétation des fibres nerveuses futures et établissent pour elles au sein du névraxe de véritables chemins préformés. J'appelle souvent ces voies de la substance blanche *chemins de Reissner*, parce que c'est REISSNER (1) qui a décrit le premier une telle disposition dans le névraxe amyélinique des cyclostomes. Le cône épendymaire postérieur, beaucoup moins développé, n'a qu'une existence éphémère et ne donne lieu à aucune disposition intéressante.

Le *faisceau épendymaire postérieur* a une signification toute différente. Il répond, comme l'a indiqué le premier P LANGERHANS (2), à la fermeture du névraxe en arrière ou plutôt à la disparition de la lumière du canal central dans toute la région répondant au sillon postérieur futur s'il s'agit de la moelle. On sait en effet que le canal central affecte d'abord l'apparence d'une fente allongée, fermée du côté dorsal par un mince pont de cellules à direction tangentielle très délicat et fragile. Mais bientôt, sauf immédiatement en arrière du cône épendymaire antérieur, la lumière du canal central s'efface par le rapprochement des parties latérales du névraxe (lames alaires). Dans la région répondant à la portion oblitérée du canal, s'étend alors un prisme de longues cellules d'apparence radiale régnant tout le long du névraxe dans sa partie médullaire (LANGERHANS). Permanent dans la moelle des cyclostomes, il permet de bien juger de ses rapports avec les cellules épendymaires. Il est purement formé par des éléments absolument identiques à ceux de la névroglie, disposés sur les chaînes arquées résultant de la subdivision des pieds des cellules épithéliales qui bordent en arrière le canal central. Il répond à la formation névrogliale d'origine du *septum postérieur*, et cons-

(1) REISSNER, *Müller's Archiv*, p. 547, 1860.

(2) Voyez à ce sujet LANGERHANS, *Untersuchungen über Petromyzon-Planery* (Fribourg en Brisgau, 1873).

stitue l'un des points du système de soutien où l'on peut le mieux voir le développement de la névroglie proprement dite s'opérer aux dépens de cellules issues des cellules épendymaires primitives.

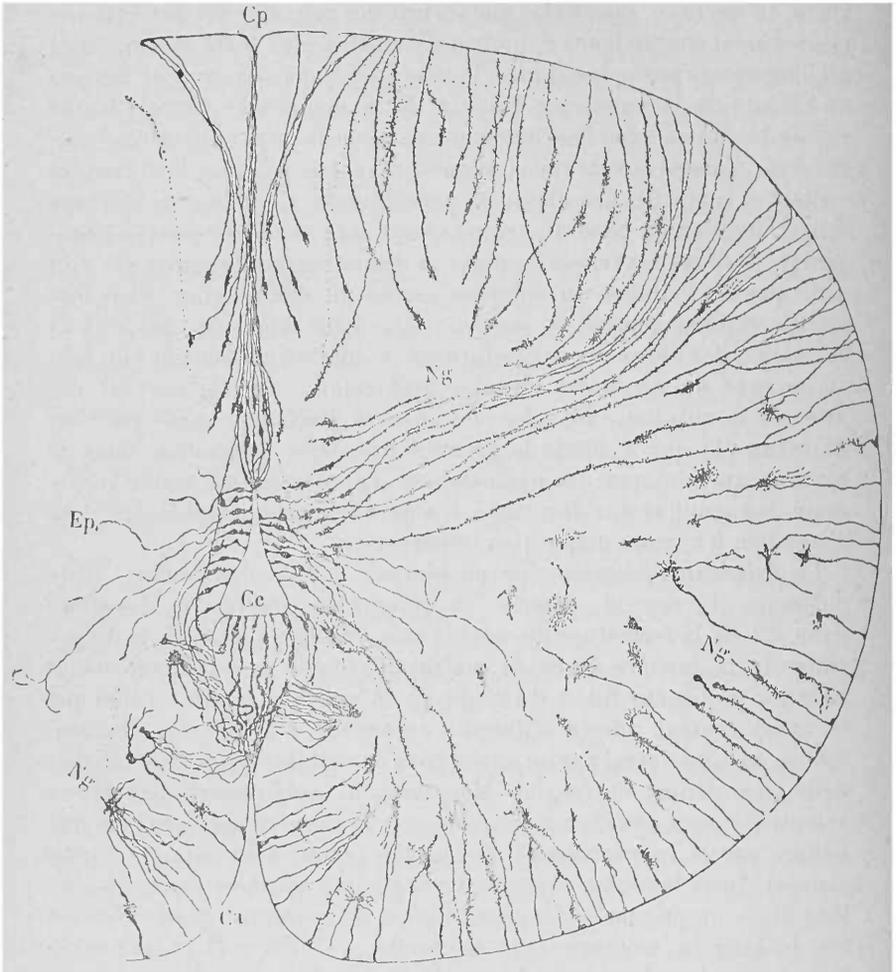


FIG. 657. — Coupe transversale de la moelle d'un embryon humain de 15 centimètres (région cervicale). — G. RETZIUS, figure empruntée à DÉJÉRINE (chromate d'argent).

Ce, cône épendymaire antérieur; — Cp, faisceau épendymaire postérieur; — Ep, cellules épendymaires; — Ng, cellules du fulcrum radial (le pointillé indique les limites des cornes antérieures); — Ca, sillon antérieur, au fond duquel prend place le cône épendymaire antérieur.

CL. SALA Y PONS (1), qui a développé sur ce point particulier les

(1) CL. SALA Y PONS, *la Neuroglia de los vertebrados* (th. de Madrid, juin 1894.)

idées de son maître CAJAL, fait sortir toutes les cellules de la névroglie diffuse du fulcrum radial par le mécanisme de ce qu'il appelle l'évolution (*desarrollo*) de leur ordonnance initiale, et la perte de leurs communications avec la ligne épithéliale de l'épendyme. La méthode du chromate d'argent montre en effet, sur le trajet des fibres radiales, en nombre de points un chevelu de prolongements, soit tangentiels, soit dirigés dans tous les sens, produisant une apparence très nette de « cellules araignées » de DEITERS. Cette disposition s'observe surtout au-dessus des points où les pieds des fibres radiales s'arquent pour laisser passer les fibres nerveuses, et donnent en même temps des expansions tangentielles dessinant les « chemins de Reissner ». D'autre part, dans la traversée des masses de substance grise occupées par des amas de grains — neuroblastes d'où sortiront les divers étages ganglionnaires — la continuité entre le corps cellulaire de la fibre radiale et l'épendyme est interrompue, ou du moins semble telle avec la méthode du chromate d'argent. SALA et RAMÓN Y CAJAL concluent de là que la névroglie tout entière vient de cellules du fulcrum radial déplacées, désorientées, morcelées ou disloquées interstitiellement. Pas plus que ne l'ont fait LENHOSSÉK et ensuite KÖLLIKER, je ne saurais me ranger sans réserve à cette opinion exclusive.

Les figures dessinées par le chromate d'argent et répondant à la forme dite « en araignée » des cellules de soutien pour SALA et son maître CAJAL sont en majorité de dimensions colossales. Si on les dessine à la chambre claire et que, d'autre part, on dissocie des coupes un peu épaisses des mêmes régions du névraxe non soumises, après fixation par les bichromates, à l'action du nitrate d'argent, on dégage aisément des cellules de la névroglie diffuse. On les dessine à leur tour à la chambre claire et sous le même grossissement. L'on peut alors voir de suite qu'elles sont toutes beaucoup plus petites que celles obtenues par la méthode de Golgi. Il ne s'agit donc pas du tout des mêmes objets.

Une coupe frontale des parois des vésicules cérébrales ou mieux encore de la corne d'Ammon (1) chez le fœtus humain de 11 centimètres (trois mois) montre d'une façon complète le système de soutènement primitif répondant au fulcrum radial. S'il s'agit de la corne d'Ammon réunie à la circonvolution du crochet, on voit les cellules de soutien passer comme des pieux en travers de la série des assises ganglionnaires multiples, représentées chez le fœtus par des couches de grains.

(1) Fixation par le liquide de Müller pendant deux mois. Coupes à main levée bien perpendiculaires à la surface de l'épendyme ventriculaire. Coloration par la purpurine ou l'éosine hématoxylique. Le picocarminate donne aussi des figures très instructives. Les fibres radiales et leurs expansions sont colorées en rouge foncé. Avec les deux dernières méthodes de coloration, elles sont jaunes et brillantes.

Il est également aisé de constater que les cellules de soutien fournissent aux cellules nerveuses des capsules très régulières et qu'elles traversent les assises de fibres nerveuses séparant les couches ganglionnaires, en détachant à leur niveau des expansions latérales formant leurs chemins. Mais si l'on dissocie ces faisceaux de fibres, on dégage des cellules névrogliales du type de Deiters. Ces dernières commencent donc d'exister avant que se soit opéré le remaniement et le morcellement du fulcrum radial (*desarrollo* de SALA).

Ce remaniement s'effectue toutefois tôt au tard, et coïncide avec l'extension et l'organisation rapide des formations ganglionnaires. Il est consécutif à leur abord par les vaisseaux sanguins et à la pénétration des fibres nerveuses dans leur intérieur. Nombre de cellules de soutien sont, de la sorte, coupées de leurs communications soit avec l'épendyme, soit avec les fibres de soutien primordiales dont elles n'étaient que les cellules filles. Ces résidus fragmentaires du fulcrum radial, individualisés par la dislocation de ce dernier, continuent à vivre et à se développer sur un type nouveau. Leurs corps cellulaires, désormais discontinus avec l'épendyme, évoluent soit sous la forme de cellules névrogliales géantes, soit sous celle de cellules fulcro-radiales incomplètes, envoyant des pieds arqués sur la vitrée du névraxe si celle-ci n'est pas trop éloignée. Tel est par exemple le cas des cellules bien décrites par CAJAL, et dont les expansions arquées forment, dans la couche moléculaire du cervelet, le système des fibres bien connues de Bergmann. Je suis donc d'avis que les *cellules géantes de la névroglie* — les seules que mette en évidence la méthode du chromate d'argent — sont des éléments du fulcrum radial primitivement ou totalement devenus métatypiques.

Fulcrum tangentiel et névroglie diffuse. — Je réunis sous le même titre ces deux variétés de cellules de soutien, parce qu'elles me paraissent n'être autre chose que deux modalités d'une seule et même différenciation histologique des cellules épithéliales du névraxe. Je dégagerai tout d'abord ce premier point, brièvement, par l'exposé de quelques faits qui sont évidents dans les centres nerveux amyéliniques des vertébrés inférieurs (1), tandis qu'ils sont au contraire masqués par des complications du tissu de tout névraxe à la constitution duquel les fibres nerveuses à moelle prennent une part prépondérante.

Dans toute la longueur de la moelle, chez la grande Lamproie, il existe au-dessous de la face ventrale du canal central, sous l'épithélium épendymaire, un réseau formé de mailles allongées, aux points nodaux desquelles sont des cellules névrogliales toutes petites : des sortes de grains. Le sens de ce réseau est exactement longitudinal et

(1) Cyclostomes : *Petromyzon marinus*, *Petromyzon Planeri*, *Ammocetes branchialis* (Lamproie fluviatile, Sucet, Lamproie).

croise la direction des pieds des cellules épithéliales, étirés en fibres radiales pour former le cône épendymaire antérieur. Un grand nombre de fibres d'apparence névroglie se détachent latéralement des fibres radiales pour participer à la formation du réseau tangentiel. Le réseau forme donc ici un fulcrum spécial, séparant nettement les étages ventraux du névraxe de la formation épendymaire. D'autre part, les fibres qu'il émet s'engagent en partie dans ces étages ventraux, au sein desquels on rencontre de nombreuses cellules névroglie types. Toutes ces formations de soutien constituent des assises distinctes et sont en même temps continues entre elles.

En arrière, sur le pôle dorsal du névraxe, le faisceau dit « épendymaire postérieur » a exactement la même signification. Il s'est développé et a seul subsisté, après le rapprochement des bords du canal central et son effacement à ce niveau. On peut s'en assurer chez les larves Ammocètes au voisinage du sinus rhomboïdal (4^e ventricule). Là, les cellules épendymaires se réduisent à une rangée de cellules cubiques, puis plates, enfin discontinues : en même temps, le faisceau tangentiel de soutien se développe et devient prépondérant. Puis il constitue le septum postérieur définitif. Ici encore, le fulcrum tangentiel satisfait à sa fonction morphologique, qui est d'établir des démarcations entre des parties ou assises du névraxe. Il sépare en arrière les deux lames alaires de ce dernier. Histologiquement, il constitue un cas particulier du tissu névroglie.

Considérons maintenant une coupe transversale de la moelle du Pétromyzon (fig. 658), faite au voisinage de l'extrémité caudale ou même au milieu de la hauteur de la moelle. Dans le premier cas, le névraxe ne renferme plus de cellules ganglionnaires, mais seulement des faisceaux de fibres nerveuses. A droite et à gauche du canal central s'étend horizontalement une cloison névroglie de forme triangulaire, dont la base répond au canal limité par l'épithélium épendymaire, et dont le sommet vient rejoindre la vitrée du névraxe en divisant ce dernier, dans chaque lame alaire, en deux étages : l'un dorsal et l'autre ventral. Ce triangle est la section d'un prisme, qui s'étend dans toute la hauteur de la moelle et la subdivise en deux assises de fibres nerveuses et de cellules bipolaires ou *cordons*, l'un antérieur ou ventral, l'autre postérieur ou dorsal. Sur nombre de points, le prisme central de névroglie ne renferme pas de cellules nerveuses ; il constitue la totalité de la substance grise dans le plan de section. Il est en outre, aisé de voir que tout le réseau névroglie des cordons est continu avec le prisme névroglie central. Celui-ci joue donc à la fois le rôle d'un fulcrum tangentiel, séparant les deux principaux étages du névraxe — cordons postérieurs et cordons antéro-latéraux ici très simples, — et celui de foyer principal d'où semblent jaillir, pour pénétrer dans les

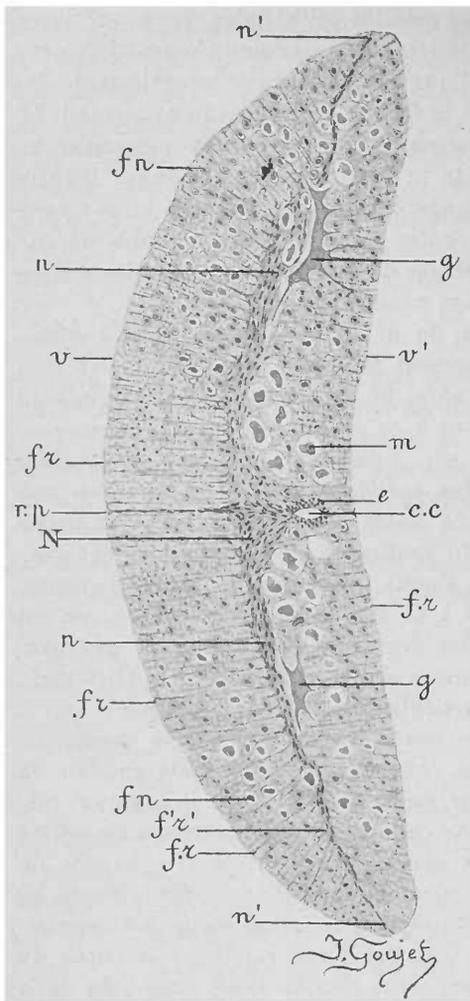


FIG. 658. — Coupe transversale de la moelle épinière du *Petromyzon marinus*. Glycérine hématoxylique. — (Ocul. 1, obj. 1 de Véric, chambre claire.)

N, noyau principal de la névroglie en arrière du canal central *cc*, - *e*, épithélium épendymaire; - *g, g*, cellules multipolaires des cornes antérieures; - *m*, coupe transversale des grosses fibres nerveuses (fibres de J. Müller); - *fn, n*, fibres nerveuses du segment postérieur de la moelle. *rp*, cône épendymaire postérieur; - *N, n, n'*, bande transversale de névroglie séparant le segment ventral du névraxe du segment dorsal et d'autre part émettant les fibres radiales *fr, fr, fr, fr*; - *fr'*, points où l'on voit des fibres radiales partir des cellules névrogliales à direction tangentielle; - *n', n'*, points où la formation névrogliale tangentielle rejoint la vitrée du névraxe *v'*; - *v*, vitrée du segment ventral; - *v*, vitrée du segment dorsal du névraxe, insérant les pieds des fibres radiales.

cordons et les cloisonner, des éléments (fibres et cellules) de la névroglie diffuse.

Au fur et à mesure qu'on remonte vers l'encéphale, les cellules ganglionnaires deviennent de plus en plus nombreuses. Elles prennent place au sein de la masse de névroglie à droite et à gauche du canal central. Sur les côtés, la cloison transversale devient en certains points très mince à cause du nombre croissant de fibres nerveuses prenant place au-dessus et au-dessous d'elle dans les cordons médullaires; mais on peut toujours la suivre jusqu'à la vitrée, et les deux étages du névraxe demeurent parfaitement séparés. — Enfin, un peu au-dessous du sinus rhomboïdal, la moelle se renfle et de plate qu'elle était plus bas devient arrondie. A ce niveau, l'on peut observer un dernier fait très instructif. Les cellules nerveuses sont disposées en demi-cercle de chaque côté, concentriquement et à distance du canal central. Entre elles et ce canal, règne un noyau de névroglie continue, le plus étendu que j'aie constaté chez aucun vertébré adulte au sein du névraxe. Or, il est aisé de voir que dans ce noyau pénètrent les pieds

allongés des cellules épendymaires et que ceux-ci fournissent au noyau de névroglie, en se pénicillant sur leurs côtés latéraux, une série de fibres névrogliales fines entrant dans la constitution du noyau, qu'on peut bien ici analyser parce qu'il renferme un très petit nombre de prolongements des cellules ganglionnaires, ou même dans certaines coupes transversales, point du tout. Le noyau appartient manifestement à la névroglie diffuse, et d'autre part il répond au renflement supérieur du septum névroglial transversal. Comme, en outre, des fibres névrogliales issues des pieds des cellules épendymaires et des cellules du fulcrum radial entrent également dans sa constitution, il s'ensuit bien que les trois formations de soutien sont continues entre elles et représentent chacune une simple variété histologique d'un seul et même tissu (1).

Cellules fixes de la névroglie. — Etudions tout d'abord les cellules fixes de la névroglie de la moelle des cyclostomes, sur des coupes minces longitudinales faites après fixation lente par le bichromate d'ammoniaque et colorées par l'éosine hématoxylique ou successivement par l'hématéine et l'éosine. Quand on veut les isoler les unes des autres avec des aiguilles, on n'y parvient pas. Ou du moins, si l'on arrive toujours à dégager une cellule ou un groupe de cellules du réseau général de la névroglie qui ici est serré, on ne les met pas en liberté comme des cellules épithéliales ordinaires. Plus ou moins loin, elles se terminent par une cassure. Dans le tissu, elles sont donc solidaires les unes des autres comme les cellules épithéliales du corps de

(1) PRÉPARATION. Chez aucun vertébré la névroglie ne se montre avec autant de netteté que dans la moelle épinière, non pénétrée par les vaisseaux et qui ne le sera jamais, de la grande Lamproie (*P. Marinus*) et de l'Ammocète (*A. branchialis*). Pour l'étudier, il convient de fixer la moelle dans sa forme par les vapeurs d'acide osmique à 1 pour 100, dans la chambre humide et pendant deux ou trois heures. On arrive à ce résultat en suspendant dans les vapeurs des fragments de moelle de 1 centimètre de long. On achève le durcissement pour obtenir des coupes d'ensemble, en plongeant les fragments, devenus noirs dans toute leur épaisseur, dans l'alcool à 90 centésimaux ; mais il est aisé de pratiquer des coupes immédiatement au sortir des vapeurs osmiques. On colore avec la glycérine hématoxylique, l'éosine hématoxylique ou la purpurine. Les fibres névrogliales sont alors noires et brillantes, le protoplasma des cellules se teint en rose par l'éosine, les noyaux des cellules névrogliales se colorent en bleu par l'hématoxyline, en rouge par la purpurine, tandis que ceux des cellules nerveuses où intermédiaires sont peu ou pas colorés.

Une autre méthode beaucoup plus longue, mais qui donne aussi d'excellents résultats, consiste à plonger la moelle extraite sur le vivant s'il s'agit d'une grande Lamproie, ou l'animal entier coupé en tronçons s'il s'agit d'une Ammocète, dans le bichromate d'ammoniaque en solution dans l'eau à 2 pour 100. Au bout d'une année environ le durcissement est achevé et les éléments nerveux et névrogliaux, cellules et fibres, n'ont pas subi d'altérations appréciables. On peut donc faire, sur les fragments de moelle, des coupes, des dissociations qui, comparées aux préparations analogues faites après l'action des vapeurs osmiques, permettent de contrôler les deux méthodes, l'une par l'autre.

Malpighi. — A demi dégagées de leurs connexions, elles se montrent sous forme de lames fournissant des expansions minces et rameuses dans une série de plans. Ces lames renferment chacune un, ou même deux ou trois noyaux placés soit à leur centre de figure, soit en dehors de celui-ci. Elles sont formées par une substance homogène et trans-

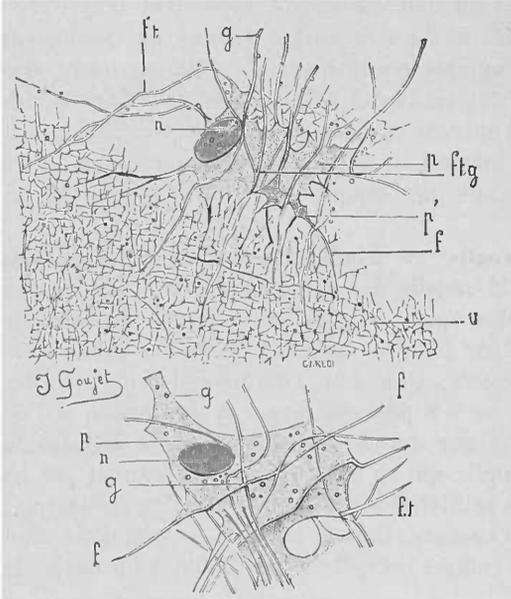


Fig. 659. — Cellules fixes de la névroglie prises dans un gliome pur et dans la substance grise de la moelle du *Petromyzon marinus*. (Fixation lente dans les deux cas par le liquide de Müller. Eosine hématoxylique.)

FIGURE SUPÉRIEURE, gliome: — *n*, noyau d'une cellule fixe de la névroglie; — *p*, son protoplasma; — *p'*, point où le protoplasma se continue par des fibres névrogliales entrant dans le réseau général; — *f*, ces fibres névrogliales; — *a*, réseau général de la névroglie; — *ft*, fibres névrogliales marginales; — *ftg*, fibres névrogliales tangentielles. — *g*, fibre névrogliale tangentielle accompagnée de grains. — (Ocul. 1, obj. 8 de Reichert).

FIGURE INFÉRIEURE, une cellule fixe de la névroglie de la *Lamproie*. — *n*, noyau; — *p*, protoplasma de la cellule névrogliale, semé de grains indicateurs *gg*; — *ff*, fibre tangentielle; — *ft*, fibre terminant un des prolongements du protoplasma, après en avoir constitué l'épaississement marginal à la façon d'une soutache. — (Ocul. 3, obj. 8 de Reichert, tube demi levé, chambre claire.)

lucide, comparable à une pellicule de substance fondamentale du cartilage hyalin et répandant au protoplasma condensé. Leur expansions sont membraniformes, souvent fenêtrées par des trous. Elles rejoignent plus ou moins loin des expansions semblables venues d'autres cellules; ou bien elles s'accolent étroitement à ces expansions pour se relever et se poursuivre dans un autre plan en devenant rameuses. A la surface de ce protoplasma translucide et de ses prolongements membraniformes, sont semés les grains gras « indicateurs » (fig. 659 *g/g'*).

Si maintenant on suit les expansions protoplasmiques non plus vers la substance grise, où elles s'intriquent inextricablement, mais vers la substance blanche où le réseau se déploie entre les fibres nerveuses et peut être

suivi facilement, on les voit, après des bifurcations successives et variées, se border d'un trait brillant qui, sur la marge du protoplasma, dessine un relief comparable à celui d'une soutache sur une étoffe. C'est là l'origine des fibres névrogliales émises par la cellule fixe qu'on a sous les yeux. Au fur et à mesure qu'on s'éloigne

du corps cellulaire, la bordure prend de plus en plus l'apparence d'une fibre en relief, cylindrique et régulière. Les bordures des expansions rubanées étroites se rapprochent, puis souvent ensuite divergent après avoir montré, dans leur fourche de bifurcation, une lame de protoplasma hyalin tendue entre elles comme une membrane interdigitale. Plus loin, ces fibres entrent dans la constitution du réseau général. Ce sont là des différenciations tout à la fois tangentielles et marginales de la cellule névroglie, absolument comparables aux longues fibres unitives des cellules épithéliales de la « masse muqueuse adamantine de Huxley », telle que je l'ai décrite plus haut dans le germe ectodermique des dents (1).

En outre de ces fibres, qu'on voit naître et se former sur la marge ou à la surface de la cellule, la lame protoplasmique de celle-ci en présente d'autres qui la traversent en une série de sens, en prenant appui et en faisant corps avec elle dans la traversée. Ce sont là des fibres venues d'autres cellules névroglies. Elles sont grosses, moyennes ou fines et passent et repassent ainsi en avant ou en arrière de la cellule considérée. En l'atteignant, elles adhèrent à sa surface en plongeant à demi dans le protoplasma. — La cellule névroglie émet donc par sa périphérie des filaments terminés par des fibres névroglies. Elle est, en outre, plongée dans l'entrelacement des fibres émises par d'autres cellules névroglies, tout comme l'est une cellule épithéliale du corps de Malpighi dans le rets des filaments unitifs principaux. C'est pour cette raison même que je me décidai, en 1881, à établir l'homologie des cellules névroglies avec les cellules malpighiennes et à les considérer comme des formations épithéliales, alors que chacun pensait qu'il s'agissait là de cellules du tissu connectif.

L'entrelacement des fibres névroglies dans les intervalles des cellules fixes de la névroglie ou à leur surface, constitue ce qu'on pourrait appeler la *trame névroglie*, si l'on veut continuer à comparer la névroglie au tissu conjonctif. Mais la signification des fibres névroglies est bien différente de celle des faisceaux conjonctifs et des fibres élastiques. A l'inverse de ces dernières, elles sont toujours en continuité de substance avec les cellules fixes de la névroglie, tandis que les faisceaux conjonctifs et les fibres élastiques sont indépendants des cellules fixes du tissu connectif, soit lâche, soit modelé.

Trame des fibres névroglies. — Le réseau formé par l'entrelacs des fibres névroglies doit être tout d'abord étudié, si l'on veut se bien rendre compte de sa disposition sur des coupes longitudinales de la moelle du Pétrymyzon (*P. marinus*) et au niveau des cordons blancs de celle-ci, quand on a chassé à l'aide du pinceau les grosses fibres

(1) Voy. t. II, p. 357.

amyéliniques (fibres de J. Müller) entre lesquelles la névroglie tend et subdivise ses réseaux. Il s'agit ici de ce que j'ai appelé le « grand réseau de la névroglie », composé d'un grand nombre de fibres et, au contraire,

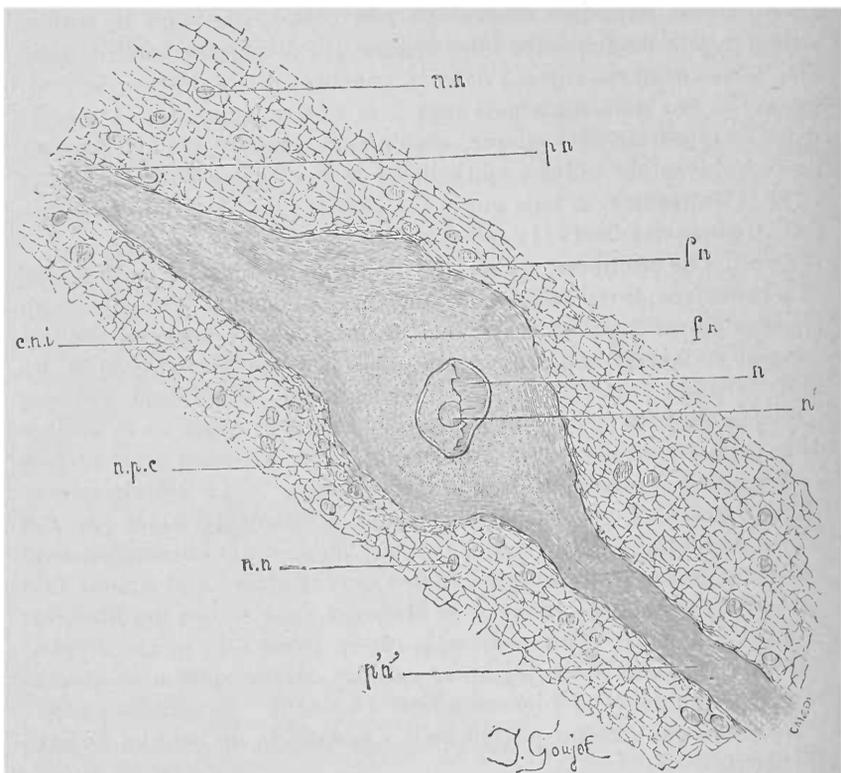


FIG. 660. — Une des grandes cellules bipolaires de la moelle du *Petromyzon marinus*, en partie engagée dans les cordons blancs du névraxe et entourée de névroglie du grand réseau; fixation très lente par le bichromate d'ammoniaque à 2 p. 100; coupes à main levée immédiates; purpurine; conservation dans la glycérine.

Le réseau de névroglie entoure largement la cellule; on voit comment s'intriquent les fibres névrogliales et aussi la disposition de la substance naissante interfilaire (points poreux).

n, noyau; — n', nucléole de la cellule nerveuse; — f n, f n, ses fibrilles nerveuses empilées et longitudinales; — c n i, trame des filaments névrogliaux; — n n, n n, noyaux des cellules névrogliales; — n p c, névroglie péricellulaire tassée en une sorte de cage ou de capsule enveloppante; — p'a' prolongement protoplasmique; — p'a' prolongement axile de la cellule bipolaire.

d'un petit nombre de cellules névrogliales placées à des distances relativement grandes les unes des autres (fig. 660).

Là, les fibres névrogliales décrivent entre les fibres nerveuses une série de gaines comparables à des filets tubuliformes composés de fils rigides, entremêlés de diverses façons. Elles tournent autour de

chaque fibre nerveuse comme des manchons de dentelle roide. Après fixation lente par l'acide chromique ou les bichromates, cette dentelle de fibres est colorée en jaune paille très pur. L'éosine la teint en rouge pourpre comme les fibres élastiques ; mais le picrocarminate les colore en rouge orangé, tandis qu'il donne aux fibres élastiques une coloration jaune d'or. Ce ne sont donc point là des fibres élastiques comme l'avait autrefois soutenu GERLACH (1). Ce ne sont point non plus des fibres de tissu conjonctif. La potasse à 40 pour 100, au bout de plusieurs heures, ne détruit point les fibres névrogliales et ne les gonfle même pas. Après vingt-quatre heures de séjour dans ce réactif, on peut s'en convaincre en traitant la préparation rapidement lavée par la coralline en solution dans l'eau : les fibres névrogliales se teignent alors, inaltérées, en rouge pourpre magnifique.

Elles diffèrent encore des fibres élastiques en ce que, même fixées par l'acide osmique à l'état de tension parfaite, elles demeurent homogènes et ne paraissent nullement formées de grains noyés dans une substance homogène. Aucun réactif ne les résout en fibrilles : ce sont là des fibres homogènes par excellence. Quand elles sont rompues mécaniquement, elles cassent net. Au sein du réseau résultant de leurs entrelacs, elles marchent droit pour la plupart, sans se diviser ni se subdiviser sur leur trajet. Une fois dégagées de la cellule qui leur a donné naissance, ce sont donc là des « fibres de toute longueur » (RANVIER). Elles se croisent le plus souvent en *treillis*, en suivant la courbe des grosses fibres nerveuses auxquelles elles forment ainsi des manchons. Sur leurs contacts, elles adhèrent les unes aux autres. Le manchon étant ouvert et vidé de sa fibre nerveuse, il reste une gouttière rigide qui ne se déforme pas. Mais pour passer du manchon d'une fibre nerveuse à celui d'une autre fibre, les filaments névrogliaux changent de plan en se coudant. Il en résulte des enlacements de fibres névrogliales analogues à ceux des fils d'un écheveau brouillé qu'on essaierait de développer, ou à ceux des chaînons d'une chaîne ; c'est ce que j'ai appelé les points de concours en *chaînettes*. Enfin, trois fibres névrogliales qui se rapprochent au contact, puis aussitôt divergent (à la façon des travées d'une maille de l'épiplon), dessinent de véritables *points nodaux*. Souvent l'aire du nœud est occupée par une mince membrane qui unit les trois fibres rapprochées et donne lieu aux mêmes réactions que les fibres névrogliales. Ce mode de concours s'observe tout particulièrement là où les fibres névrogliales ordinaires croisent les grandes fibres névrogliales du fulcrum radial, qui passent d'un travers à l'autre des faisceaux blancs et relient les unes aux autres les gaines réticulées des cylindres d'axe. On comprend aisément que

(1) Voy. *Manuel d'histologie* de STRICKER, édit. anglaise de New-York, p. 626-627, 1872.

l'ensemble d'une telle formation ressemble à une dentelle, puisque l'emmêlement des fils d'une dentelle quelconque s'effectue précisément par le triple mécanisme que je viens de signaler

Espaces poreux et ciment de la névroglie. — Les fibres névrogliales entrelacées en treillis, en chaînettes ou formant des points nodaux,

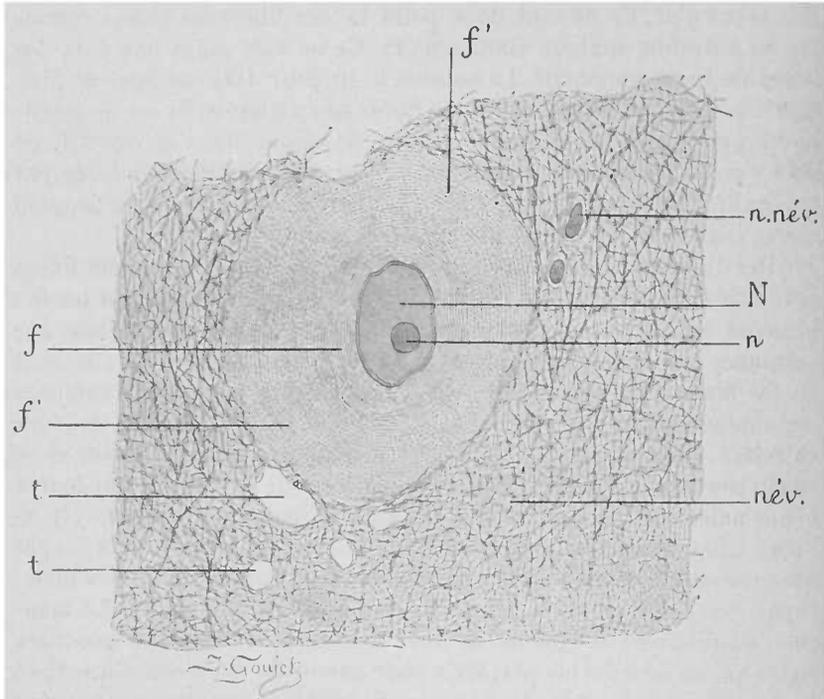


Fig. 661. — Coupe transversale du corps d'une cellule nerveuse bipolaire de la moelle épinière du *Petromyzon marinus*, passant par le voisinage du noyau. Fixation lente par le bichromate d'ammoniaque à 2 p. 100 pendant un an. Coupes à main levée sans durcissement ultérieur. Lavage à l'eau distillée ; coloration à la purpurine.

N, noyau de la cellule ganglionnaire ; — n', nucléole ; — f, fibrilles empilonnées concentriquement autour du noyau et à ce niveau jusqu'à son contact ; — f', fibrilles marginales, se présentant à la périphérie par assises concentriques ponctuées : les points répondent à la section en travers de fibrilles longitudinales de plus en plus nombreuses au fur et à mesure qu'on s'approche de la surface du corps cellulaire ; — névr., névroglie ; — n, névr., noyaux des cellules fixées de la névroglie ; — t, trous répondant à des espaces occupés par des cellules de la névroglie ou des fibres nerveuses, tombées pendant les manipulations de la coupe. — (Ocul. 1, obj. 7 de Véricq, tube tiré. (Chambre claire.)

On voit sur cette figure le ciment continu interfilaire bien différent des trous laissés par la chute des éléments nerveux traversant le tissu névroglial.

étant toutes exactement tendues, elles interceptent forcément par leur intrication des aires plus ou moins régulièrement polygonales. Ces aires sont le chemin suivi, durant la vie, par le plasma nutritif. Je leur ai donné le nom d'*espaces poreux* de la névroglie, parce qu'en effet

ils ressemblent aux minuscules espaces interfibrillaires d'une gaze qu'on aurait trempée dans la gélatine, puis tendue et laissé sécher à demi. Les espaces poreux sont occupés par un ciment transparent, tenace, que le picocarminate teint à peine en jaune orangé très pâle. Le ciment relie les fibres névrogliales entre elles, comme on peut bien le voir en fendant, avec une aiguille tranchante, une grande gaine névrogliale, par exemple, d'une fibre de J. Müller.

Cette substance est molle sur une coupe faite à l'état frais, puis traitée au pinceau ; mais elle n'est pas liquide à la façon d'un plasma. Il s'agit d'un ciment interstitiel (fig. 661) semi-liquide, il est vrai, mais résistant, ne réduisant pas le nitrate d'argent et, en cela, comparable à celui du corps de Malpighi ou, mieux encore, à celui qui occupe l'intervalle des cellules devenues étoilées de la masse muqueuse ectodermique de Huxley (fig. 662) dans l'organe de l'émail des dents (1).

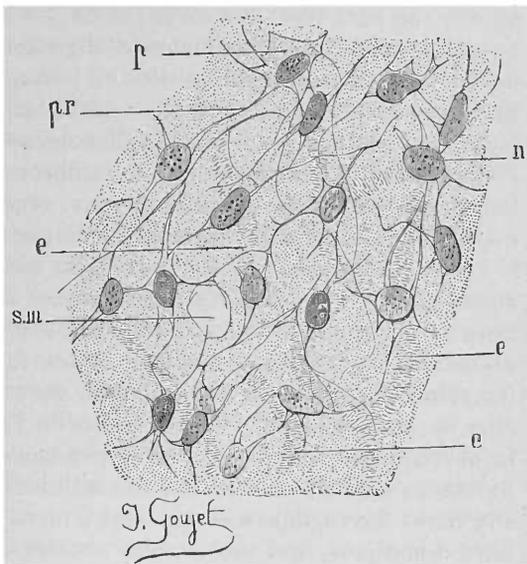


FIG. 662. — Tissu muqueux d'origine ectodermique du germe de l'émail d'une dent incluse (fœtus humain du 4^e mois). Fixation par l'alcool fort, Gomme, alcool, picocarminate. Conservation dans la glycérine picocarminée. — (Ocul. 1, obj. 9 de Leitz.)

p, corps protoplasmique des cellules du germe adamantin, devenues stellaires : leurs festons sont tous curvilignes et rentrants, par suite de l'élargissement des espaces intercellulaires, occupés par le ciment mou d'apparence muqueuse ; — *n*, noyau ; — *p'*, prolongements protoplasmiques unissants ; — *eee*, empreinte des fibres unitives sur la substance molle du ciment ; — *sm*, espace occupé par une cellule migratrice.

(1) Le développement des réseaux de la névroglie et le déploiement des fibres névrogliales à l'état tendu pour constituer les espaces poreux semblent être en relation directe avec l'apparition des fibres nerveuses. En effet, dans la moelle caudale de l'Ammonoète, les coupes faites au niveau de la lame nataoire terminale ne renferment ni une seule cellule, ni un seul tube nerveux. Sur ce point, la moelle est réduite au canal central, à droite et à gauche duquel la lame transversale de substance grise, réduite au fulcrum tangentiel, est marquée seulement par une traînée de cellules fixes de la névroglie. De cette lame, comme centre, partent dans toutes les directions les fibres névrogliales qui s'entremêlent pour former au canal central et à ses expansions grises une sorte d'enveloppe feutrée. Dans cette enveloppe, on ne trouve aucun espace déployé ; les intervalles des fibres sectionnées parallèlement à leur longueur sont exactement remplis par des fibres coupées obliquement ou en travers qui se montrent comme de petits champs et simulent des grains. Toutes ces fibres sont au contact

Petit réseau et réseau spongieux de la névroglie. — Dans la substance grise répondant aux amas de cellules ganglionnaires et au fulcrum tangentiel, les cellules névrogliales sont disposées en masse serrée et les fibres névrogliales dessinent une intrication étroite, inextricable. C'est le *petit réseau de la névroglie*. C'est aussi sur ce point qu'on peut voir, comme je l'ai dit, les fibres névrogliales passer de cellule en cellule, dans toutes les directions, en prenant appui et en faisant corps avec chacune d'elles au passage : semblables en cela aux filaments unitifs principaux des cellules du corps muqueux de Malpighi. Les cellules névrogliales elles-mêmes sont plus développées et l'on peut voir leurs rapports avec les fibres qui, s'arrêtant toujours à une certaine distance de leurs noyaux, semblent envelopper ces derniers d'espèces de cages formées de filaments névrogliaux.

Le *réseau spongieux* (ou névroglie spongieuse) appartient, tout aussi bien dans les centres amyéliniques des cyclostomes que dans ceux myéliniques des autres vertébrés, exclusivement à la partie encéphalique du névraxe. En dehors des formations appartenant au fulcrum tangentiel (telle que celle qui, par exemple, règne sur le plancher du sinus rhomboïdal au-dessous de l'épithélium épendymaire), la névroglie est en partie occupée par une substance particulière granuleuse, qui adhère à la surface des cellules fixes et, sur leur parcours, aux fibres névrogliales — qui sont ici très fines, et, il importe de le faire remarquer, qui sont restées souples — absolument comme les grains du givre aux ramifications d'un arbre. C'est là ce que j'appellerai le *givre de Boll* (1), parce que c'est Franz BOLL qui a découvert cette substance et fait cette comparaison. Les blocs du givre de Boll sont irréguliers, de configuration arrondie mais variable, semblables à des grumeaux agglomérés le long des fibres et au pourtour des cellules névrogliales, les enveloppant d'une gangue granuleuse dont il est impossible de les dégager complètement. L'acide osmique les teint en gris noir, mais non en noir pur. A côté d'eux, tout le long des fibres, on trouve chez les cyclostomes des grains graisseux vrais, qui se teignent en jaune d'or par les bichromates et en noir par l'acide osmique, tout comme ceux du protoplasma des cellules épendymaires, des fibres radiales et des cellules névrogliales. Ces grains tiennent aux fibres solidement, comme ceux du givre de Boll. Je les considère comme les homologues, ici, des grains plus ou moins nombreux, disposés le long des fibres unitives principales du corps de Malpighi du modèle épidermique du sabot des onglés. Je ne les

englobées dans un ciment solide; car si l'on dissocie la moelle avec des aiguilles, elle se casse en fragments sans jamais se dissocier en fibres.

(1) F. BOLL, Die Histologie und Histogenese d. nervösen Centralorgane (*Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankheiten*, t. IV, p. 104, 1874).

crois pas dus « en grande partie à la transformation des éléments nerveux » de la substance grise, c'est-à-dire à des fibres nerveuses amyéliniques ou à des prolongements de cellules nerveuses, fragmentés et altérés comme le pense RANVIER (1). Chez une Ammocète, en effet, alors qu'il n'y a encore qu'un très petit nombre de cellules ganglionnaires, géantes d'ailleurs et dont on peut suivre tous les prolongements jusqu'aux plus fins (2), développées dans le cerveau postérieur, la névroglie est déjà spongieuse sur de vastes étendues. Elle est également disposée en strates concentriques à la surface du ventricule rhomboïdal, exactement comme la couche moléculaire d'une rétine ; seulement, ici, la névroglie renferme un grand nombre de cellules fixes.

Au contraire, dans la couche moléculaire de la rétine, qui comme on le verra constitue, chez tous les vertébrés, une formation d'origine cérébrale qui a continué et achevé son évolution sur le type purement amyélinique, il n'y a point de cellules fixes de la névroglie diffuse, mais seulement des cellules épithéliales de soutien, les « fibres de Müller », constituant un fulcrum radial et envoyant une série d'expansions minces au pourtour des cellules nerveuses dans l'assise des grains et dans celle des cellules ganglionnaires pour leur forme de capsules secondaires doublant leur capsule propre dont j'ai parlé plus haut. Ce système d'expansions dans les couches ganglionnaires, et l'immense embrouillement des fils nerveux qui traversent la couche moléculaire pour passer d'une assise à l'autre, sont plongés, comme le montrent bien les préparations faites par le bleu de méthylène, dans une substance continue, qui paraît homogène pendant la vie, mais qui en réalité est en partie formée de grains de givre disposés autour des prolongements des cellules épithéliales et des prolongements nerveux. — Le givre de Boll est donc une différenciation particulière de la substance fondamentale ou intercellulaire de la névroglie. Peut-être a-t-il la signification d'une substance isolante par rapport aux prolongements nerveux. Ceux-ci, en effet, s'entourent d'une sorte d'étui de grains de givre dès qu'ils deviennent minces et perlés, comme je l'ai montré plus haut à propos des cellules de Purkinje de l'écorce du cervelet traités par la méthode de GOLGI.

Cellules et fibres névrogliques des centres nerveux à myéline. —

Dans les centres nerveux à myéline, tels que ceux de tous les vertébrés autres que les cyclostomes, la formation névroglique diffuse est moins facile à observer que chez ces derniers. En effet, elle est masquée par les fibres nerveuses à moelle et aussi par la complexité beaucoup

(1) L. RANVIER, De la névroglie (*Archives de Physiologie*, p. 180, 1883).

(2) Fixation par les vapeurs osmiques, puis alcool fort et coloration par l'éosine. Les cellules nerveuses et leur prolongement se teignent en rouge foncé, presque noir au milieu de la névroglie spongieuse colorée en gris foncé.

plus grande du dispositif nerveux au sein de la masse épithéliale de soutènement. Toutefois, dans certains points particuliers de l'encéphale, on peut l'observer sur une certaine étendue et presque à l'état de pureté aussi parfait que dans les centres amyéliniques. — Par exemple, sous l'épendyme de la valvule de Vieussens, il règne un plan de névroglie tout à fait comparable à celui situé, chez les cyclostomes, au-dessous de l'épendyme du ventricule rhomboïdal. En fixant la valvule de Vieussens du Mouton ou du Chien par les vapeurs d'acide osmique dans la chambre humide, puis en enlevant l'épendyme au pinceau et en opérant ensuite avec soin une délamellation superficielle, on peut isoler, étaler, colorer par l'hématoxyline et l'éosine, et observer une formation névroglie ressemblant à ce que j'ai appelé plus haut le « grand réseau » de la névroglie de la moelle d'un Pétromyzon. C'est une dentelle de fibres d'une finesse extrême, entre-croisées et renfermant, de distance en distance, des cellules fixes caractéristiques. Il est aisé de voir, par exemple par le procédé de WEIGERT (1), qu'ici les

(1) C. WEIGERT, Beiträge zur Kenntniss der normalen menschlichen Neuroglia (*Festschrift zum fünfzigjährigen Jubiläum des ärztlichen Vereins zu Frankfurt a. M.*, 3 November 1895).

Je vais donner ici quelques détails sur la technique de WEIGERT, parce qu'elle est encore peu connue et qu'elle met en évidence les fibres névrogliales d'une façon élective chez l'Homme, de façon à donner, le cas échéant, une excellente idée du dispositif de soutien dans un centre donné, et d'autre part à corriger la conception tout à fait erronée fournie par la méthode de GOLGI, laquelle fournit des images incomplètes des cellules névrogliales et conduit à la notion de « l'astrocyte » à ramifications se terminant librement au sein des centres nerveux. Malheureusement, le procédé de WEIGERT est inapplicable à l'étude de la névroglie des animaux inférieurs. En tout cas il démontre que, chez l'Homme, les fibres névrogliales sont de toute longueur et se comportent bien, par rapport aux cellules fixes, comme je l'avais indiqué il y a nombre d'années et comme peu après l'ont aussi vu RANVIER, puis VIGNAL. Le procédé de WEIGERT, ne colorant que les fibres névrogliales met d'emblée en évidence ce fait important qu'elles ont un chimisme propre, tout différent de celui du protoplasma qui les émet tangentiellement et à la surface duquel elles prennent appui, le plus souvent sur une série nombreuse de cellules dans les intervalles des éléments nerveux du névraxe. Mais c'est à tort qu'il considère ces fibres comme une formation indépendante des cellules fixes.

Voici la technique de WEIGERT : des morceaux de tissu, dont l'épaisseur ne doit pas dépasser un demi-centimètre, et le plus frais possible, sont mis dans des vases peu profonds remplis d'une solution de formol à 10 pour 100 qu'on change après le premier jour et où ils peuvent rester jusqu'à plus d'un an. Le mordantage se fait dans la solution suivante : on fait chauffer de l'alun de chrome (à 2,5 pour 100 d'eau). Après refroidissement on y verse 5 parties d'acide acétique, puis 5 parties d'oxyde de cuivre acétique finement pulvérisé, jusqu'à production d'un léger excès insoluble. On laisse refroidir. La solution reste toujours claire ; les pièces sortant du formol y restent de quatre à cinq jours à l'étuve, ou huit jours au moins à la température ordinaire. Si l'on n'a en vue que la coloration de la névroglie, il est préférable de réunir la fixation et le mordantage et de mettre les pièces directement dans la solution d'alun de chrome additionnée de 10 parties pour 100 de formol pen-

fibres, qui partent des cellules fixes comme des traits droits et rayonnent au loin, sont d'une grande longueur. Pour mieux dire, si l'on en suit une, on n'en voit ordinairement pas la fin. Les mêmes fibres imprégnées par la méthode du chromate d'argent (fig. 663) forment une

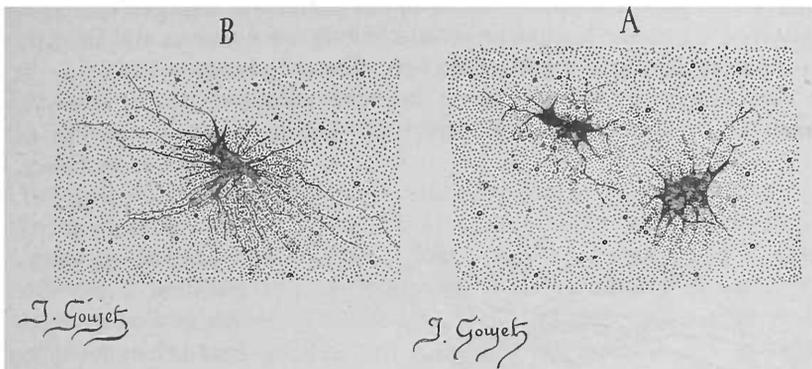


FIG. 663. — Cellules fixes de la névroglie du cervelet de l'Homme mises en évidence par le procédé de Golgi. — (Ocul. 1, obj. 6 de Véricq, chambre claire.)

A, deux cellules à prolongements, en apparence arborisés et terminés par des extrémités aussi en apparence libres; — B, cellule névroglie d'où partent dans tous les sens de longs prolongements sous forme de fibres roides, dont un certain nombre seulement partent de ses prolongements protoplasmiques, tandis que d'autres, plus fins et plus nombreux, partent tangentiellement des faces du corps cellulaire. L'imprégnation de tous ces prolongements cesse net à une certaine distance comme s'ils étaient rompus par le travers.

Ces deux figures réalisent l'image des cellules névroglieques du type dit « astrocyte »: A, à prolongements courts et épais; B, à prolongements grêles et longs.

dant une semaine au moins. Il faut aussi, après le deuxième jour, renouveler le liquide. On lave ensuite les pièces à l'eau courante, et successivement on les traite par l'alcool puis on les inclut dans la celloïdine.

Les coupes doivent être portées dix minutes environ dans une solution de permanganate à 3 pour 100, lavées soigneusement à l'eau, puis traitées par la solution réductrice. On prépare celle-ci en dissolvant 5 parties d'acide formique de densité = 1,20 et 5 parties de « chromogène » (combinaison de la naphthaline avec un sel de soude) dans 100 parties d'eau. — On filtre, et immédiatement avant l'emploi, on ajoute à 90 centimètres cubes de cette solution 10 centimètres cubes d'une solution de sulfite de soude à 10 pour 100. Après quelques minutes, les coupes perdent la coloration brune que leur avait donnée le permanganate. Mais il est préférable de les y laisser de deux à quatre heures; puis, dans le but de rendre plus nets les contrastes de coloration, on les place après plusieurs lavages à l'eau dans une solution aqueuse saturée (5 pour 100) de chromogène soigneusement filtrée, jusqu'au lendemain au moins. (Un séjour plus prolongé ne peut qu'augmenter la netteté des images, mais on peut en attendant mettre les coupes dans un mélange de 90 centimètres cubes d'alcool à 80 degrés et de 10 centimètres cubes d'acide oxalique à 5 pour 100).

La coloration se fait comme dans la méthode proposée antérieurement par l'auteur pour l'étude de la fibrine, mais au lieu d'une solution aqueuse de violet de méthyle, on se sert d'une solution alcoolique à 70-80 degrés saturée à froid, et dont 100 centimètres cubes sont additionnés de 5 centimètres cubes d'une solution aqueuse, à 5 pour 100, d'acide oxalique. On laisse cette solution tomber goutte à goutte sur les coupes qui ont été lavées à l'eau, et soigneusement étalées sur le porte objet puis

sorte de buisson autour du corps cellulaire, puis finissent à peu de distance avec une apparence d'extrémités libres (astrocytes). Ceci montre simplement que leur chimisme particulier, qui détermine la réduction du sel d'argent à peu près de la même façon ici que sur les cellules nerveuses ganglionnaires et leurs prolongements, change à une petite distance du corps de chaque cellule le long des fibres qu'elle émet, ou qui prennent appui et font corps avec elles au passage.

Les dissociations faites par la méthode indiquée par RANVIER (1) mettent en liberté les cellules névrogliques de la moelle épinière de

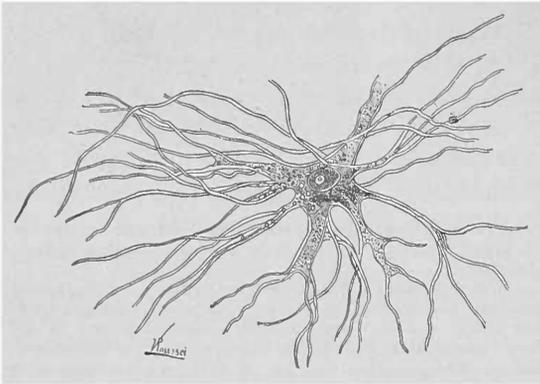


FIG. 664. — Cellule névroglique, d'après VIGNAL, prise sur un supplicié et isolée par le procédé de RANVIER. (Figure empruntée à DÉJÉRINE.)

l'Homme, du Chien, du Mouton, du Bœuf, etc., sous la forme d'éléments de configuration générale étoilée d'où se dégagent de longues fibres fines, roides, grêles et indivises, partant tangentiellement de la surface et des bords de chaque corps protoplasmique (fig. 660). Celui-ci est toujours en ce cas du type « corpusculaire ».

Il n'est pas relié à celui d'une ou plusieurs cellules névrogliques par des prolongements membraniformes. Mais il y a des exceptions. J'ai fait voir que, tout le long des travées en lesquelles se résolvent les fibres à myéline du nerf optique du Lapin et sur-

séchées avec du papier buvard fin. La coloration est presque instantanée ; on la prolonge quelques instants, puis lave les coupes ; on les sèche de nouveau, on les soumet à l'action d'une solution à 5 pour 100 d'iodure de potassium saturée d'iode qu'on enlève ensuite rapidement. On les sèche, on les lave à fond au xylol aniliné (parties égales des deux substances) dont on les débarrasse enfin par plusieurs lavages au xylol pour éviter la diffusion ultérieure. Puis on les monte au baume. Deux à cinq jours d'exposition à la lumière diffuse améliorent beaucoup ces préparations. — Les fibres névrogliques seules y sont colorées en bleu pur.

(1) RANVIER, De la névroglie. (*Arch. de Physiologie*, p. 180, 1883. — *Travaux du laborat. d'Hist. du Collège de Fr.*, p. 103, 1883). « Un segment de moelle ayant séjourné vingt-quatre heures dans l'alcool au tiers, on en détache de petites portions et on les agite avec de l'eau distillée dans un tube à expérience jusqu'à ce qu'elles soient dissociées ; on ajoute du picocarminate pour colorer les éléments, puis on les laisse déposer au fond du tube. On les recueille au moyen d'une pipette et on les porte dans un autre tube contenant de l'eau distillée, à laquelle on ajoute de l'acide osmique (quelques gouttes d'une solution au centième). Lorsqu'ils ont gagné le fond du vase, on les prend de nouveau avec la pipette pour les examiner au microscope. »

tout du Chat pour former la couche des fibres optiques de la rétine, le bleu de méthylène Bx (imprégnation directe) met en évidence les cellules de la névroglie sous la forme d'un véritable réseau (1) comparable à celui des cellules fixes du tissu conjonctif muqueux. Ceci répond, semble-t-il, à une phase fœtale de la formation névroglie. Car alors les cellules de la névroglie n'émettent pas de fibres. Je relève dès maintenant cette observation pour bien montrer que la conception, qui fait de chaque cellule de la névroglie une individualité sans relations de continuité avec ses congénères, est absolument erronée.

La petite masse de protoplasma qui constitue le corps cellulaire des cellules névroglie renferme un noyau muni d'un nucléole constant et beaucoup plus développé que ne l'avait figuré DEITERS (2). Elle affecte une forme étoilée. Sur ses bords et tangentiellement à sa surface, elle porte, noyées à demi dans le protoplasma, mais y faisant relief et y dessinant parfois des courbes ou des anses, un nombre variable de fibres névroglie qui ensuite se dégagent isolément ou par groupes de deux ou de trois. Dans ce cas, sur leur point d'émergence, ces fibres sont souvent réunies par des prolongements du protoplasma à la façon de doigts palmés reliés par une membrane interdigitale. D'autres, pendant un certain trajet, sont accolées côte à côte dans un même manchon formé par une expansion du protoplasma. Puis ensuite elles se séparent et divergent ; mais en réalité elles ne se divisent pas (3). — D'autres cellules ne fournissent de fibres névroglie que par un seul côté. Elles affectent la forme d'une grenade ou d'un poulpe dont les tentacules répondraient aux fibres névroglie, la tête au corps de la cellule et à son noyau (4). Ce sont là des cellules névroglie qui n'ont différencié des fibres que sur un seul côté de leur corps cellulaire, et qui sont intermédiaires entre les cellules tout à fait étoilées, répondant au type bien connu des « cellules araignées », et les grains névroglie qui n'ont subi aucune différenciation.

Etude de la névroglie dans les gliomes purs. — On peut s'en convaincre par l'étude analytique des gliomes purs de l'Homme, et résoudre

(1) Fixation par le sublimé en solution concentrée dans l'eau. On fait ensuite agir sur la préparation, pendant cinq à six minutes, une goutte de solution à 1 pour 100 de chlorure de platine, et l'on monte dans la glycérine. Les cellules et les fibres nerveuses sont colorées en bleu violet, les cellules de la névroglie en rose pur. De cette façon, ces cellules se distinguent d'emblée des cellules nerveuses et des prolongements nerveux colorés en bleu.

(2) DEITERS, *Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark der Menschen und der Säugethiere*, planche II, fig. 10 et 11, 1865.

(3) Préparations faites sur des fragments de moelle de bœuf fixés par le liquide de Müller (RANVIER).

(4) RANVIER, *loc. cit.*, p. 104.

dre aussi, grâce à elle, d'autres problèmes histologiques intéressants, bien que les gliomes soient des formations tout à fait pathologiques. On y trouve en effet le tissu névroglie disposé en grandes masses continues, souvent entièrement dégagé de tout mélange de tissus étrangers à la névroglie. De plus, la névroglie des gliomes se montre à différents états de constitution et de développement qui éclairent son évolution propre (fig. 665).

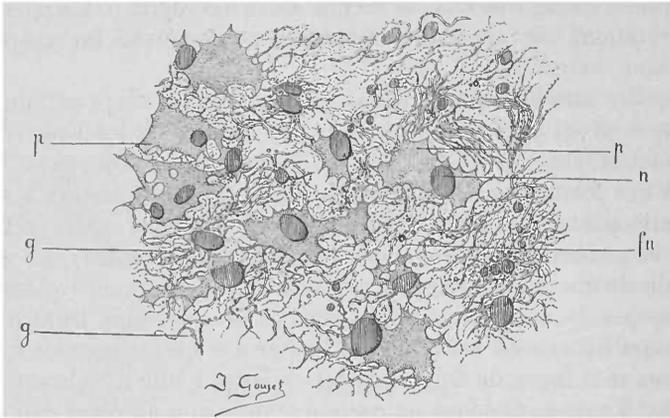


FIG. 665. — Névroglie d'un gliome pur (fixation et durcissement par le liquide de Müller; coloration par la solution de purpurine dans la glycérine; conservation dans la glycérine).

pp, corps protoplasmique des cellules névrogliales; — n, leurs noyaux; — fn, fibres névrogliales parcourant les espaces intercellulaires occupés par le ciment, qui ici est très abondant; — gg, granulations qui viennent se disposer comme un givre sur les filaments névrogliales (givre de Boll). — (Ocul. 1, obj. 8 de Reichert, chambre claire.)

Dans les portions compactes, on voit comment serait constitué le tissu névroglie si, au lieu de former entre les éléments nerveux une fine dentelle de soutien, il existait seul, développé largement en tant que tissu. L'aspect est tout à fait le même que dans la coupe d'une moelle d'Ammocète au voisinage de l'extrémité de la queue, où il n'y a plus de cellules ni de fibres nerveuses. Une foule de cellules névrogliales, d'ailleurs typiques et dont les unes sont rameuses, les autres globuleuses, émettent sur tout leur pourtour ou sur un seul de leurs côtés des fibres névrogliales roides, que l'éosine ou le picrocarminate teignent en rouge foncé et que la purpurine au contraire laisse incolores. Ces fibres forment un feutrage serré (fig. 662) dont les mailles sont occupées par un ciment tenace, qui se rompt en blocs avec les fibres et tout le tissu quand on essaye de dissocier avec des aiguilles. Ce sont là les points poreux occupés par le ciment intercellulaire. Mais on voit aussi le long des fibres de petits grains réfringents plus ou moins nombreux, que l'acide osmique teint en gris et non pas en noir. Ils forment comme un givre discontinu le long de cer-

taines fibres et sont espacés sur d'autres. Il en est enfin qui sont libres dans le ciment. Ce sont des grains du « givre de Boll », et l'on peut ainsi se convaincre que le givre est bien une formation appartenant en propre à la névroglie. Il semble résulter d'une sorte de sécrétion des parties de la cellule déjà différenciées sous forme de fibres. Quand en effet, ce qui arrive dans certaines portions du gliome (transformation muqueuse de VIRCHOW), les cellules névrogliales reviennent à l'état actif, jeune, multiplient leurs noyaux et que les espaces intercellulaires se développent, le givre disparaît progressivement et le tissu affecte l'apparence grossière d'un myxome.

Origine et signification des fibres névrogliales. — Dans les points myxomateux, les cellules névrogliales sont largement isolées les unes des autres et déploient librement leurs prolongements au sein de la substance muqueuse, molle comme la gelée de la masse muqueuse ectodermique d'un germe de l'émail. Ces cellules, au lieu de différencier des fibres névrogliales roides à une petite distance de leurs noyaux, marginalement ou sur un seul côté, émettent des expansions protoplasmiques étendues et plus ou moins rameuses. Il est alors aisé de voir que, constamment, chacune des expansions se termine par une ou plusieurs fibres névrogliales. D'autre part, celles-ci, quand on peut les suivre dans tout leur parcours, finissent toujours par rejoindre une

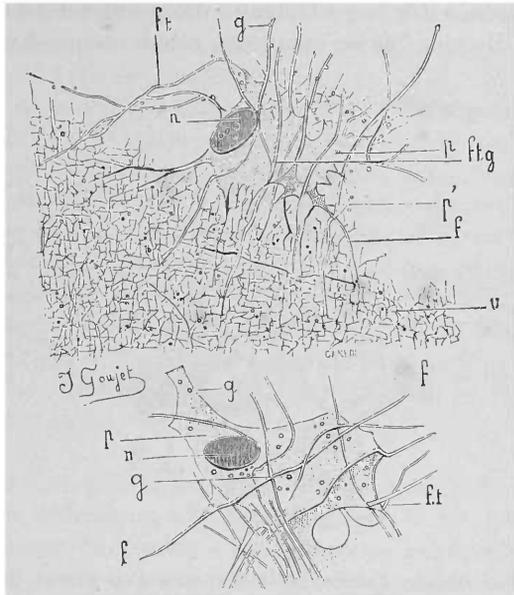


FIG. 666. — Cellules fixes de la névroglie prises dans un gliome pur et dans la substance grise de la moelle du *Petromyzon marinus*. (Fixation lente dans les deux cas par le liquide de Müller. Eosine hématoxylique.)

FIG. SUPÉRIEURE, *gliome*. — *n*, noyau d'une cellule fixe de la névroglie; *p*, son protoplasma; — *p'*, point où le protoplasma se continue par des fibres névrogliales entrant dans le réseau général; — *f*, ces fibres névrogliales; — *a*, réseau général de la névroglie; — *ft*, fibres névrogliales marginales; — *ftg*, fibres névrogliales tangentielles; — *g*, fibre névrogliale tangentielle accompagnée de grains. — (Ocul. 1, obj. 8, de Reichert.)

FIG. INFÉRIEURE, *une cellule fixe de la névroglie de la Lamproie*; — *n*, noyau; — *p*, protoplasma de la cellule névrogliale, semé de grains indicateurs *g, g*; — *f, f*, fibre tangentielle; — *ft*, fibres terminant un des prolongements du protoplasma, après en avoir constitué l'épaississement marginal à la façon d'une souche. — (Ocul. 3, obj. 8, de Reichert, tube demi-levé, clambre claire.)

expansion protoplasmique appartenant à une cellule névroglique (fig. 667). Le caractère périphérique des fibres névrogliques est de la sorte mis en lumière : ce sont des différenciations pures et simples du protoplasma des cellules de la névroglie. Dans des formations telles que celles que je viens de décrire, le tissu est en outre si semblable à celui occupant le sac adamantin des germes des dents des mammifères et de l'Homme (masse muqueuse ectodermique de Huxley), que l'homologie

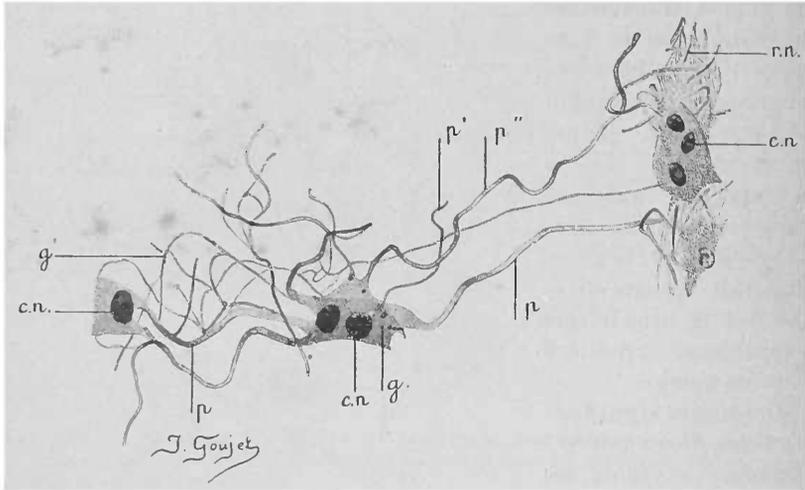


FIG. 667. — Cellules de la névroglie d'un gliome, prises dans un point où le développement de la substance fondamentale d'apparence muqueuse permet de reconnaître les relations des cellules névrogliques entre elles; fixation lente par le liquide de Müller; coupes à main levée; coloration à l'éosine hématoxylique; conservation dans ce même réactif affaibli. — (Ocul. 1, obj. 7 de Verick, chambre claire.)

cn, cn, cn, trois cellules névrogliques unies par leurs prolongements *p* et *p'*, d'une façon manifeste. On voit que ces prolongements, issus de ceux du corps cellulaire, prennent à une certaine distance les caractères des fibres névrogliques; — *p''*, l'un de ces prolongements rompus et plissés en banderoles; — *g*, grains indicateurs sur le corps cellulaire; — *g'*, grains à la surface des fibres névrogliques; — *r.n.*, rêts servant de cellules, de prolongements et de fibres névrogliques là où la substance fondamentale n'a pas déployé l'intrication en prenant place.

entre les deux saute aux yeux. D'autre part, l'origine blastodermique est la même. C'est sur ces considérations, les unes empruntées à l'histologie analytique et les autres à l'embryologie, que j'ai cru devoir établir l'homologie de la névroglie et du corps de Malpighi il y a déjà nombre d'années. Un peu plus tard, RANVIER a fait remarquer avec raison (1) que la propriété que possèdent les cellules de la névroglie de différencier des fibres plus ou moins nombreuses au sein de leur protoplasma et de les projeter ensuite au loin, les rapproche aussi des

(1) L. RANVIER, De la névroglie (*loc. cit.* p. 106).

cellules nerveuses ganglionnaires. J'ai enfin montré (1) qu'au sein de certains gliomes — que pour cette raison j'ai appelés « gliomes neuroformatifs » — on trouve de véritables cellules nerveuses, envoyant un filament de Deiters à des travées de fibres nerveuses amyéliniques parfaitement reconnaissables et légitimes. Ce sont des cellules souvent de dimensions considérables dont quelques-unes sont magnifiquement multipolaires. Toutefois, la plupart d'entre elles sont métatypiques en ce sens que, par exemple, elles peuvent renfermer deux ou même trois noyaux. De telles cellules se développent dans les portions du gliome ayant très largement subi la transformation muqueuse. Or, on voit tous leurs prolongements protoplasmiques se terminer par des fibres névrogliales entrant dans le réseau général et tendant les prolongements protoplasmiques à leur périphérie. J'en avais conclu, en 1885, que tel est probablement aussi le mode de terminaison d'un certain nombre de prolongements protoplasmiques des cellules nerveuses ordinaires. Je serai maintenant moins affirmatif. On a pu voir plus haut que le problème, posé présentement de façon tout autre par suite de l'introduction en histologie des méthodes du chromate d'argent et de celle du bleu de méthylène, nécessite de nouvelles recherches et n'est pas encore résolu.

Ce qui paraît, au contraire, parfaitement acquis, c'est que les cellules du corps de Malpighi, soit ordinaires, soit disposées sous forme de « masse muqueuse ectodermique de Huxley » dans le germe de l'émail des dents — et, d'autre part, les cellules entrant dans la constitution de l'ectoderme neural : cellules de soutien et cellules ganglionnaires — jouissent d'une propriété commune, celle d'édifier des fibres qui se projettent au loin et relient les divers éléments cellulaires par des contacts adhésifs. C'est là une fonction morphologique commune de ces trois ordres de cellules, attestant une évolutilité comparable, justifiée par une même origine blastodermique et permettant d'en faire des homologues histologiques. A partir de là, tout varie en de tels éléments adaptés à des fonctions absolument différentes et ne gardant de leur communauté d'origine que ce qu'on pourrait appeler leur équivalence morphologique. La névroglie diffuse, par exemple, développe ses cellules et ses fibres pour réaliser, autant que le lui permettent les aptitudes évolutives de ses éléments propres, un dispositif comparable à celui du tissu conjonctif diffus. Les cellules du *fulcrum radial* réalisent de leur côté des dispositions rappelant (ex. dans la rétine) davantage celles des cellules de soutien proprement dites (ex. celles de l'épithélium olfactif). Les différenciations des cellules nerveuses sous forme de fibres ont une tout autre signification fonctionnelle.

(1) J. RENAULT, Note sur le gliome neuroformatif et la signification nerveuse de la névroglie (*Gazette médicale de Paris*, 28 décembre 1884).

Crêtes d'empreinte des cellules névrogliques. — Névroglie spongieuse des centres nerveux à myéline. — Les cellules de la névroglie répondant aux points du névraxe occupés par la substance grise se développent le plus souvent librement au sein du réseau feutré des fibres qu'elles émettent et ne présentent de crêtes d'empreintes qu'à la surface des faisceaux de fibres à myéline entrant dans la substance grise, ou dans les intervalles de ces fibres, ou enfin à la surface des grosses fibres à myéline isolées et le long des capillaires sanguins. Ceci revient à dire qu'elles n'affectent cette disposition que là où se sont exercés secondairement des *effets de pression*. Dans les cordons blancs de la moelle, dont les fibres nerveuses forment en général des faisceaux parallèles, on voit souvent (1) les cellules de la névroglie occuper les espaces stellaires existant entre les fibres à myéline et y prendre des dispositions qui rappellent absolument celles des cellules fixes des tendons par rapport aux faisceaux fibreux. Certaines cellules névrogliques se moulent sur l'intervalle de trois ou de plusieurs fibres, D'autres sont disposées en tuiles faïtières à la surface des plus grosses fibres nerveuses à myéline. Les noyaux et le protoplasma se montrent alors, quand on a dégagé les cellules ainsi disposées, sillonnés d'empreintes et sont le point de départ de crêtes en relief. Ici, d'ailleurs, il s'agit véritablement d'effets de pression. On sait, en effet, que dans les centres nerveux, comme d'ailleurs dans les nerfs périphériques, la gaine de myéline est une production secondaire qui apparaît en peu de temps chez le fœtus et transforme en fibres myéliniques des cylindres d'axe auparavant nus. Le diamètre de chacune des fibres nerveuses juxtaposées dans un même faisceau devient alors rapidement beaucoup plus considérable qu'il ne l'était auparavant. Les éléments disposés dans leurs intervalles subissent nécessairement, de ce chef, des pressions qui se traduisent par des empreintes à leur surface parce qu'ils continuent à se développer dans un espace restreint (2).

(1) Fixation par les vapeurs osmiques, coupes transversales, coloration avec la glycérine hématoxylique faible. Les noyaux des cellules névrogliques sont colorés en violet. On voit aussi, mais moins nettement, et ces mêmes détails après durcissement dans le bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100 et l'hématoxyline (examen dans la glycérine).

(2) Comme dans les centres amyéliniques, c'est dans la substance blanche des faisceaux de la moelle qu'il faut chercher le grand réseau de la névroglie. Les raisons pour lesquelles ce réseau est formé de fibres à mailles relativement larges et est pauvre en cellules, sont exactement les mêmes que pour la moelle amyélinique. Le meilleur procédé pour se procurer à l'état d'isolement un grand réseau de névroglie ne consiste pas cependant à chercher à l'isoler dans la moelle. On traite pendant quelques heures par l'alcool au tiers le plancher du quatrième ventricule du mouton; on enlève l'épendyme à l'aide du pinceau et, également avec le pinceau, les fibres nerveuses et la substance grise. On parvient alors à dégager un plan de névroglie sur une étendue qui peut atteindre l'aire de l'ongle du petit doigt. Ce plan, bien débarrassé par le pinceau des fragments d'épendyme et de substance nerveuse qui

Dans la substance grise de l'écorce du cerveau et dans celle du cervelet, on a affaire à la névroglie spongieuse. Après l'action de l'alcool au tiers, on peut dégager, comme l'a fait RANVIER, les cellules névrogligues sous forme de petits corps renfermant un noyau, empâtés dans des blocs irréguliers de givre de Boll d'où se dégage une sorte de buisson de fibres névrogligues très fines et formant par leur ensemble un chevelu compliqué. Les grains de givre se poursuivent sur ces fibres fines exactement comme dans les centres amyéliniques. Je ne crois donc pas qu'on doive leur imputer ici une signification différente (par exemple, les rapporter, comme le fait RANVIER, à la désintégration des fines fibres nerveuses à moelle qui parcourent les couches superficielles de l'écorce cérébrale, comme l'a montré le premier EXNER (1). Dans les préparations faites, par exemple, sur des fragments de l'écorce cérébrale du Mouton, fixés vivants par les vapeurs osmiques (2) et dont tous les éléments n'ont subi aucune rétraction, on retrouve, en effet, la disposition spongieuse de la névroglie. Néanmoins, au milieu de cette dernière, il y a des points poreux bien dessinés et soit libres, soit traversés par des fines fibres nerveuses qui se colorent exactement comme des prolongements de cellules ganglionnaires, tandis que les grains du givre ne subissent aucune coloration élective. Ils ne résultent donc pas davantage de la rupture et de la fragmentation, ou sur les coupes de la section d'un embrouillement de fibres nerveuses, ici que dans les centres nerveux amyéliniques.

Valeur fonctionnelle de la névroglie. — J'ai décrit la névroglie tout entière comme un appareil de soutien des éléments véritablement nerveux du névraxe : les cellules ganglionnaires et leurs prolongements dépourvus de myéline, les fibres nerveuses à myéline ou sans myéline qui partent de ces cellules où qui viennent se terminer dans une région des centres, à une plus ou moins grande distance des cellules nerveuses dont elles représentent les cylindres d'axe. Telle est la signification

l'encombrent, est ensuite fixé sur la lame de verre par la solution osmique à 1 pour 100 puis coloré par la glycérine hématoxylique. C'est là ce que les anciens considéraient comme la *membrane* de l'épendyme. En réalité, il s'agit d'un plan tangentiel de névroglie représentant, même chez le Mouton, ce qu'on appelle chez les cyclostomes le faisceau de REISSNER (voy. LANGERHANS, *opus citat.*, pl. VIII, fig 2-4).

(1) EXNER, Zur Kenntniss von feiner Bau der Grosshirnrinde (*Acad. des sciences de Vienne*, t. LXXXIII, 1881).

(2) Fixation par la solution d'acide osmique à 1 pour 100 ayant saturé de vapeurs au préalable un flacon jouant le rôle de chambre humide. — On suspend par un fil un petit fragment de l'écorce cérébrale dans cette atmosphère à la fois saturée de vapeurs d'eau et de vapeurs d'acide osmique et on l'y laisse quatre à six heures. On fait ensuite des coupes à main levée qu'on colore par l'osine hématoxylique et qu'on examine ensuite dans la glycérine ou qu'on monte avec les précautions ordinaires dans le baume au xylol.

ancienne et traditionnelle attribuée à la névroglie, appelée présentement encore par RANVIER « tissu conjonctif des centres nerveux », — terme qui ne veut pas dire que la névroglie y soit du tissu conjonctif vrai, mais qu'elle y joue un rôle dévolu partout ailleurs au tissu conjonctif. Elle unit et sépare, en effet, les éléments différenciés du névraxe. Elle constitue le milieu de leur nutrition, forme les chemins suivis par leurs vaisseaux capillaires, divise leurs assises en étages ou circonscrit leurs amas ganglionnaires. Pour cela, c'est-à-dire pour jouer un rôle analogue au tissu conjonctif et principalement là où elle affecte la forme diffuse, la névroglie, épithéliale par excellence, a plié sa forme à sa fonction et réalise en quelques départements de son domaine un dispositif si semblable à celui du tissu conjonctif vrai, que longtemps on l'a considérée comme l'une des variétés de ce dernier. Dans la substance blanche de la moelle, où elle fut d'abord étudiée par RANVIER, ses fibres furent regardées par cet éminent histologiste comme répondant à des faisceaux conjonctifs très grêles, sur l'entrelacs desquels reposaient des cellules minces et plates. Tout récemment, WEIGERT (1) est revenu sur ces fibres. Il a constaté, par sa méthode particulière, qu'elles sont, comme moi-même et RANVIER l'avons dit, de toute longueur et passent en y prenant appui et corps sur une série de cellules successives placées aux confluent de leurs entrelacs ; qu'elles ne se divisent ni se subdivisent point et qu'on ne les voit point non plus finir « librement », après s'être plus ou moins arborisées, à une petite distance de la cellule, comme il semble résulter de l'inspection des figures obtenues par la méthode du chromate d'argent. Si bien, que WEIGERT considère aujourd'hui les cellules et les fibres de la névroglie comme deux formations de ce tissu tout à fait distinctes l'une de l'autre, — les fibres étant des éléments indépendants, non des prolongements de cellules, et jouant le rôle prépondérant sur celles-ci dans l'ensemble formé par les deux. Ce seraient là pour lui des édifications complètement différenciées du protoplasma cellulaire, tout comme les faisceaux conjonctifs et les fibres élastiques envisagés dans leur rapport avec les cellules fixes du tissu connectif. La raison en serait que la méthode de WEIGERT, qui teint intensément les fibres névrogliales en bleu, laisse incolores les cellules névrogliales, tout comme les cellules nerveuses et tous les prolongements de celles-ci.

Cette dissociation de la névroglie en cellules névrogliales et en fibres névrogliales distinctes et indépendantes les unes des autres n'est pas, à mon sens, justifiée par ce que montre l'analyse histologique opérée d'après le principe que j'ai établi : celui des *méthodes*

(1). C. WEIGERT, Beiträge zur Kenntniss der normalen menschlichen Neuroglia (*Festschrift zum fünfzigjährigen Jubiläum des ärztlichen Vereins zu Frankfurt a. M.*, 3 nov. 1895).

convergentes. Les méthodes de dissociation après fixation par les bichromates ou l'acide osmique mettent en évidence de longues fibres névrogliques nées d'une différenciation tangentielle ou marginale du protoplasma des cellules fixes, puis subissant la transformation rigide, croissant et s'étendant en cet état, individuellement il est vrai, de façon à devenir continues à la surface, au pourtour ou obliquement sur la marge d'une série de cellules fixes avec lesquelles elles font constamment corps. La méthode de WEIGERT met en évidence ces fibres seules et corrobore un fait déjà connu du reste : c'est que leur chimisme est différent de celui du protoplasma cellulaire. Le réactif les colore en bleu tout comme les bichromates les teignent en jaune et l'éosine en rouge pourpre (1). — La méthode du chromate d'argent, de son côté, fait voir que le chimisme particulier au protoplasma des cellules fixes de la névroglie se poursuit le long des fibres névrogliques sur une certaine étendue de leur parcours. Là où il cesse d'exister, cesse aussi la réaction noire ; et la cellule névroglique prend l'apparence bien connue d'un « astrocyte », c'est-à-dire d'un corps cellulaire d'où partent en tous sens des rayons, représentés ici par des fibres, des pinceaux de fibres, ou des fibres qui s'anastomosent et divergent derechef plus loin, puis semblent finir librement. Comme le fait remarquer RAMÓN Y CAJAL (2), ceci tient simplement à ce que, comme RANVIER et moi l'avons indiqué, le protoplasma des cellules névrogliques accompagne les fibres de la névroglie jusqu'à une certaine distance après qu'elles se sont dégagées du corps cellulaire. Il les entoure individuellement ou par fascicules : les diverses expansions protoplasmiques échangeant des fibres. D'où une apparence de réticulation au voisinage du corps des cellules fixes.

Si l'on veut bien se rendre compte de la signification différentielle des cellules, des fibres névrogliques et aussi tirer de l'anatomie générale une hypothèse du moins plausible sur leurs fonctions respectives, il faut choisir un bon objet d'études. Je crois l'avoir trouvé dans la cellule de soutien — ou fibre de Müller — de la rétine des Cyclostomes adultes. Chez les vertébrés ordinaires, cette cellule de soutien forme, en se réunissant à ses congénères dont les pieds sont au contact sur la limitante interne en ordonnance épithéliale, le *fulcrum* radial bien connu. Le noyau occupe environ la mi-hauteur de la cellule. Le protoplasma envoie latéralement une série d'expansions délicates pour former aux grains des loges bien connues, et aussi des loges pareilles comme l'a montré DOGIEL aux grandes cellules

(1) J. RENAULT, Recherches sur les centres nerveux amyéliniques : I. La névroglie et l'épendyme (*Arch. de Physiologie*, avril 1882).

(2) RAMÓN Y CAJAL, Algo sobre la significación fisiologica de la neuroglia (*Revista trimestral micrografica*, vol. II, fasc. I, p. 33-47, mars 1887.)

nerveuses du ganglion rétinien. Le pied de la cellule se subdivise en une série d'entonnoirs membraneux, son sommet donne des gaines délicates aux cellules visuelles, et la surface libre de toutes les cellules se fond pour former la limitante externe, qui porte les cônes et les bâtonnets. Voilà le système du protoplasma. Mais chez la grande Lamproie ce système se renforce et se complique de tout un dispositif de fibres névrogliales types, qui montent comme des côtes brillantes le long de chaque corps cellulaire en l'enveloppant comme d'une gerbe. Puis elles s'en dégagent pour aller doubler les capsules des cellules nerveuses et marcher tangentiellement au-dessous de la ligne des cellules visuelles, afin de participer à la formation du rets compliqué de grosses fibres névrogliales répondant au « fulcrum tangentiel ». Ces fibres roides constituent évidemment un dispositif de soutien ici surajouté au dispositif de séparation et d'enveloppement formé par les expansions protoplasmiques des cellules épithéliales dont la forme, les propriétés optiques et histochimiques, sont toutes différentes, seul mis d'ailleurs en évidence par la méthode du chromate d'argent à la totale exclusion de celui des fibres de renforcement qui pourtant font corps avec lui.

Ces prémisses étaient indispensables à poser avant d'énoncer et de discuter les hypothèses formulées sur la signification fonctionnelle de la névroglie. La plus ancienne et aussi la plus naturelle de ces hypothèses, celle que « la névroglie est une formation de soutien », se comprend d'elle-même. Celle de WEIGERT est très peu différente ; il admet que la névroglie comble les intervalles des éléments nerveux : c'est un tissu de « remplissage ». De plus, il fait remarquer l'épaisseur de la couche de névroglie qui enveloppe tout le système nerveux central. Il considère par suite la névroglie comme un agent de protection des éléments nerveux contre les actions mécaniques venues du dehors. De son côté, LLOYD ANDRIEZEN (1), observant autour des vaisseaux des gaines névrogliales, leur attribue pour fonction d'épuiser dans un milieu élastique les expansions brusques des capillaires, commandées par les variations du régime circulatoire. Ce sont là des variantes d'une seule et même manière d'envisager le rôle de la névroglie. A l'appui de la conception de WEIGERT se place le fait bien connu de la prolifération de la névroglie dans les points du névraxe où s'atrophient des cellules ganglionnaires ou des fibres nerveuses. Quant à l'idée de GOLGI, reproduite par NANSEN (2), qui admettaient que les prolongements protoplasmiques des cellules ganglionnaires ont pour

(1) LLOYD ANDRIEZEN, On a system of fibre-cells surrounding the blood vessels of the man and animals. (*International Monatschrift*, 1893).

(2) NANSEN, The structure and combinaison of the histological elements of the central nervous system (*Bergens Museum Aarsberetning*, 1886).

fonction de nourrir celles-ci, et pour cela se mettent en relation avec les prolongements des cellules névrogliales et la paroi des vaisseaux, elle n'est plus soutenable aujourd'hui. Toutefois, la névroglie est bien l'intermédiaire obligé entre le sang des vaisseaux et le protoplasma des éléments nerveux. A ce titre, elle subsiste comme voie principale de leur nutrition, jouant le même rôle que le tissu conjonctif par rapport à ces mêmes éléments considérés en dehors du névraxe.

Le frère de CAJAL, P. RAMÓN, a émis une tout autre hypothèse, que récemment CAJAL formule en ces termes : — Il suppose que la *névroglie sert à isoler les éléments nerveux les uns des autres au sein du névraxe*. Il pense qu'en vertu, soit de leur structure, soit de leur constitution moléculaire, les éléments de la névroglie possèdent une résistance particulière à la propagation de l'onde nerveuse d'ailleurs inconnue dans son essence. — « Les expansions, dit-il, des corpuscules épithéliaux et névrogliaux de la substance grise représentent un milieu résistant au passage des vibrations nerveuses, et se disposent de telle sorte qu'elles empêchent les contacts, tantôt entre les fibres sans moelle, tantôt entre les expansions protoplasmiques, tantôt entre celles-ci et celles-là, seulement au niveau des points dans lesquels les deux espèces d'expansions ne doivent pas garder des relations de continuité (1). » — A l'appui de cette conception, il prend lui-même l'exemple des fibres de Müller de la rétine, qui enveloppent de leurs expansions les cellules nerveuses, tandis que ces expansions manquaient ou demeureraient incomplètes dans les zones plexiformes de la rétine, là où l'onde nerveuse doit passer de neurone à neurone. Il multiplie ces exemples. Il suppose enfin que les cellules névrogliales sont douées de contractilité. En insérant leurs prolongements sur les capillaires sanguins dans tous les sens, puis en se contractant ensuite ou au contraire en se relâchant, elles feraient varier le calibre et conséquemment le débit des vaisseaux et commanderaient ainsi à leur gré la pleine circulation ou la circulation réduite dans la substance grise. Cette théorie a pour point de départ un fait : c'est qu'avec la méthode du chromate d'argent, les cellules névrogliales de la substance grise peuvent se montrer sous deux formes. Tantôt elles présentent des prolongements longs, nombreux, hérissés de ramilles secondaires et tertiaires, tantôt elles n'ont que des prolongements courts et épais (voy fig. 659). Le premier état répondrait à leur expansion passive, le second à leur contraction. A l'état d'expansion, en s'insinuant entre les ramifications nerveuses inductrices (cylindraxiles) et réceptives (protoplasmiques) de l'onde nerveuse, elles empêcheraient celle-ci de passer d'un neurone à l'autre.

(1) RAMÓN Y CAJAL, Algo sobre la significación fisiologica de la neuroglia (*Revista trimestral micrografica*, voy. p. 36, mai 1897).

En se contractant, elles dégageraient ces mêmes ramifications de leur isolement et l'onde nerveuse pourrait passer. Et il s'agirait d'une contraction du mode amiboïde où à très peu près, engagée soit automatiquement, soit dans certains cas sous l'influence de la volonté. Le neurone en tout cela serait passif. Plus récemment, CAJAL admet toutefois qu'il peut par son activité propre suspendre ou établir certaines connexions de ses prolongements avec d'autres, en relâchant ou en contractant la partie de son corps cellulaire occupée par les granulations chromatophiles.

L'hypothèse de CAJAL ferait de l'exercice actif de la neurilité, et en particulier de l'idéation, une pure fonction des mouvements pseudo-amiboïdes des cellules névrogliales, — et des cellules névrogliales envisagées sous forme « d'astrocytes » à prolongements multiples et libres. Or, nous venons de voir que la fin des prolongements, avec le chromate d'argent, répond seulement à la fin du vernis protoplasmique qui, sur un certain parcours, accompagne les fibres névrogliales. Celles-ci en réalité sont de toute longueur et filent plus loin. Voilà donc toute une théorie fondée sur une image fautive, donnée par une méthode histologique univoque, qui fait croire que des fibres en réalité de toute longueur se terminent et s'arrêtent en un point, où cesse seulement le chimisme particulier au protoplasma qui les suit, les enveloppe et les rend capables de réduire l'argent. Aussi CAJAL reporte-t-il aujourd'hui la fonction isolatrice au protoplasma des cellules névrogliales qui échappe à la coloration de WEIGERT, laissant de côté la fonction des fibres. Il ne reparle plus de la contractilité des cellules névrogliales dans son dernier travail (1). Avec VAN GEHUCHTEN (2), je crois qu'il a bien raison.

Ceci ne veut pas dire du tout que sa conception soit, en son sens général, fautive du chef de la fausseté de l'hypothèse seconde que je viens de relater. On verra plus loin que j'ai assimilé les noyaux et le protoplasma paraxile des fibres de Remak aux cellules névrogliales. Or, ce sont là les seuls agents d'isolement qu'aient ses fibres au sein du tissu conjonctif, dans la portion qui répond à leur trajet de distribution. Quand les arborisations fibrillaires se dégagent sans noyaux

(1) RAMÓN Y CAJAL, *loc. cit.* Voy. à ce sujet et quant au développement des idées de CAJAL et de son école sur la signification fonctionnelle de la névroglie, P. RAMÓN. Investigaciones de histologia comparada sobre los centros opticos de los vertebrados (*thèse inaugurale*, 1890); RAMÓN Y CAJAL, Significacion fisiologica de las expansiones nerviosas y protoplasmicas de las células de la substancia gris (Barcelone, 1891), et la thèse inaug. de CL. SALA citée plus haut, RAMÓN Y CAJAL, Algunas conjeturas sobre el mecanismo anatomico de la ideación, asociación y atención (Madrid, 1895) et estructura del protoplasma nervioso (*Revista trimestral micrografica*, vol. I, fasc. I, 1896).

(2) VAN GEHUCHTEN, *Anatomie du syst. nerveux de l'homme*, 2^e édition, p. 268.

annexes, elles sont perlées et actives, impressionnables parce qu'elles sont nues. Il est probable aussi que les fils nerveux ténus, groupés en fascicules dans un même cylindre-axe composé, y sont isolés les uns des autres par le protoplasma hyalin, péri-axile qui les unit et les sépare. La gaine granuleuse de givre de Boll qui suit les fines expansions nerveuses dans les centres existe de son côté sans nul doute et s'est développée en vue d'une fonction. Mais à part cela nous ne savons rien et il vaut mieux ne rien dire; quand bien même nous saurions déjà quelle est la nature de l'onde nerveuse, ce que nous ignorons encore absolument.

§ 5. — LA FORMATION VASCULAIRE DU NÉVRAXE ET LA SIGNIFICATION MORPHOLOGIQUE DES MÉNINGES

A l'origine, le neuro-épithélium du névraxe n'est ni abordé, ni pénétré par aucun vaisseau sanguin. Il est limité à sa périphérie par la *membrana prima* de HENSEN, qui répond à sa membrane basale ou vitrée (fig. 668). Quand on regarde de front cette vitrée au microscope, sur un encéphale même adulte d'un cyclostome (tel que la grande Lamproïe) fixé en place par les solutions ou les vapeurs d'acide osmique, on voit à sa surface une multitude de petits champs polygonaux dont les aires sont inégales.

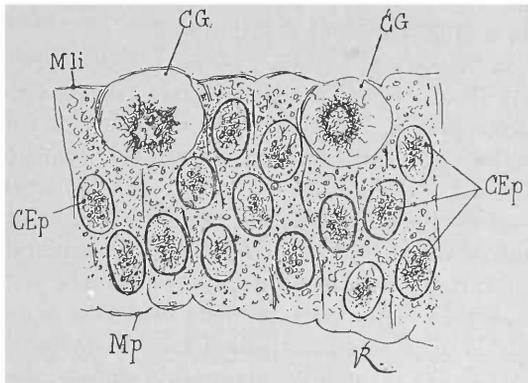


FIG. 668. — Lamme neurale du Lapin au moment de l'occlusion de la gouttière neurale. (Empruntée à DÉJÉRINE, d'après W. HIS.)

CEp, cellules épendymaires; — CG, cellules germinatives; — Mli, ligne de caticulisation encore mal accusée et mouvante de l'épithélium épendymaire, sur le pôle libre des cellules confinant au canal central; — Mp, *membrana prima* ou vitrée du névraxe.

Ce sont les pieds des cellules radiales de soutien. Ils forment sur la face interne de la membrane propre un revêtement continu, dont les éléments sont soudés entre eux par un ciment comme ceux des épithéliums. C'est en un tel objet qu'il faut étudier la pénétration des vaisseaux sanguins dans le névraxe, si l'on veut bien saisir le mode et la signification de celle-ci.

Pie-mère primordiale et première origine des méninges. — Cette pénétration est toujours secondaire chez les vertébrés, du dernier d'entre eux au plus élevé. Elle ne s'opère jamais dans la moelle de la grande Lamproie, longue parfois d'un mètre. Chez ce cyclostome, le névraxe n'est abordé par les vaisseaux qu'au niveau du bulbe. Là même il semble que le mouvement de poussée vasculaire ait été arrêté net alors qu'il était en train de s'effectuer hâtivement ; ou bien encore qu'il se poursuive sur ce point chez l'adulte avec une grande lenteur. Si bien, qu'on trouve des vaisseaux sanguins entièrement entrés dans le névraxe où ils ont dessiné leurs réseaux définitifs, tandis qu'à côté d'eux, il y en a d'autres qui commencent à peine à s'engager dans la masse neuro-épithéliale. D'autres enfin sont restés extérieurs et poussent des bourgeons d'extension ou des points d'accroissement droit contre la membrane propre en la refoulant seulement un peu. Ces vaisseaux se dégagent d'un réseau vasculaire enveloppant le névraxe entier de ses mailles polygonales irrégulières, étalées concentriquement à la vitrée au sein d'une lame mince de tissu conjonctif. C'est la *pie-mère primordiale*, qui demeure telle tout le long de la moelle des cyclostomes, au pourtour du névraxe que ne pénètre aucun vaisseau du « filum terminal » au bulbe.

Au début, le système nerveux central de tous les vertébrés repose sur la corde par sa face ventrale, sa vitrée touchant tout du long la gaine propre de celle-ci. Latéralement, il est en rapport avec le très jeune tissu conjonctif lâche. Secondairement, à distance, soit directement des côtés de la corde chez les cyclostomes, soit du corps vertébral primitif ou *centrum* développé autour de la corde chez les autres vertébrés, partent les lames vertébrales ou branches de l'arc neural, qui montent à droite et à gauche en dessinant un arc ouvert en arrière. Plus tard, les deux branches se rejoignent et se fusionnent sur la ligne médiane, isolant ainsi le névraxe du tégument cutané. Ce sont là des formations fibreuses d'emblée, de signification squelettale immédiate. Entre les branches de l'arc neural et le névraxe, règne au contraire le tissu conjonctif lâche, affectant au début, dans l'immense majorité des cas, la forme d'un tissu muqueux. Cette masse s'accroît et, bientôt, on la voit parcourue par des vaisseaux qui deviennent de plus en plus nombreux (fig. 669). Issus de diverses sources, ils s'organisent en un plan vasculaire enveloppant le névraxe de son réseau de mailles. C'est ce plan, au niveau duquel les éléments du tissu conjonctif prennent bientôt une organisation un peu particulière pour former une membrane, qui répond à la *pie-mère primordiale*. Ce qui reste du tissu conjonctif diffus entre celle-ci et les branches de l'arc neural, évoluera de son côté, soit pour former, comme chez les poissons, le tissu fibro-hyalin de soutènement du névraxe, soit pour constituer, comme chez les mammifères par exemple, la *séreuse arachnoïdienne*.

Enfin, tant à la surface du « centrum » vertébral adjacente originai-
 rement au névraxe qu'à la périphérie sur la face interne des arcs ver-
 tébraux, quand, dans l'épaisseur de toutes les pièces fibreuses, il se
 sera développé soit du cartilage, soit du tissu osseux, il restera une
 lame de tissu demeuré fibreux, jouant à la fois le rôle de périchondre
 ou de périoste par rapport aux pièces du squelette, et d'enveloppe

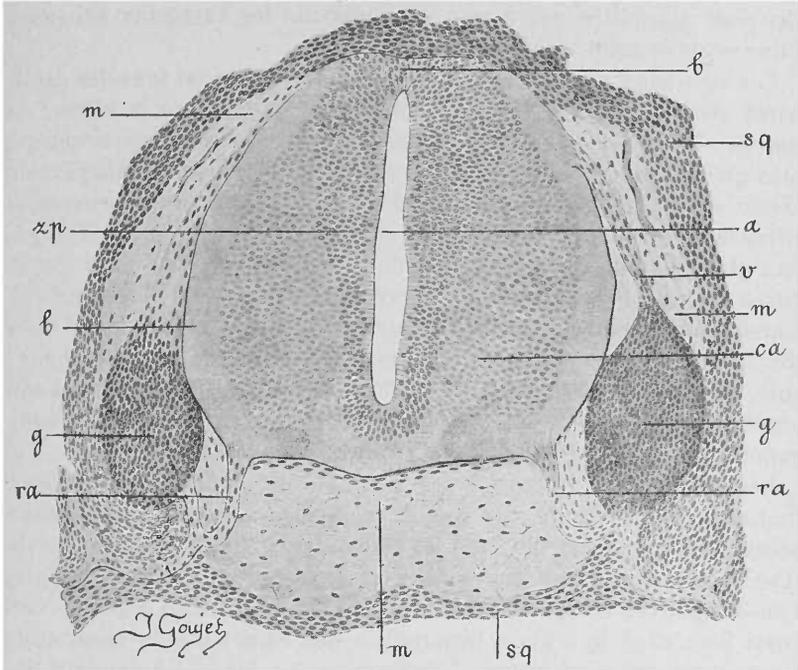


FIG. 669. — Coupe transversale de la moelle d'un embryon de Brebis de 12 milli-
 mètres (région dorsale), fixation par le liquide de Müller; coloration du carmin
 aluné et à l'éosine. — (Ocul. 1, obj. 2 de Verick, chambre claire.)

mmm, tissu muqueux périneuraxial formant une masse pleine, déjà parcouru par des vais-
 seaux longeant les racines postérieures; — *xp*, zone de prolifération épendymaire (chaîne de
 prolifération partant de l'épendyme qui borde le canal central *a*; — *ca*, cornes antérieures; —
b, cône épendymaire postérieur; — *b*, chemin de la substance blanche déjà parcouru par les
 fibres nerveuses en cours de végétation; — *ra*, *ra*, racines antérieures des nerfs spinaux; —
gg, ganglions des paires rachidiennes, reliés au névraxe par la racine postérieure *v*, déjà
 vascularisée; — *sq*, *sq*, tissu fibreux embryonnaire du centrum vertébral et des arcs ver-
 tébraux.

générale fibreuse à tout le système neuraxial. Telle sera l'origine et
 telle est la signification morphologique de la méninge la plus externe,
 la *dure-mère*.

**Pénétration des vaisseaux de la pie-mère primordiale dans le
 névraxe.** — Au voisinage des points d'émergence des faisceaux du
 nerf acoustique sur les parois du ventricule rhomboïdal chez la grande

Lamproie (1), il est aisé de suivre le processus de pénétration des vaisseaux sanguins dans le névraxe. Car chez l'adulte même les uns ont à peine dessiné à la surface de la vitrée un mouvement de refoulement; tandis que d'autres l'ont pénétrée de part en part, leurs capillaires terminaux soulevant la ligne ciliée de l'épithélium épendymaire. Il semble qu'à un certain stade, ces divers vaisseaux aient été figés au cours de leur développement. On peut dès lors suivre ce dernier pour ainsi dire pas à pas, en observant les vaisseaux sanguins d'une seule et même région.

Les vaisseaux sanguins en voie de pénétration sont tous des capillaires recourbés en une boucle dont l'anse bute contre la vitrée, ou bien ils répondent à de gros bourgeons d'accroissement comparables à ceux qu'on observe dans les réseaux vasculaires provisoires, à la période fœtale chez les mammifères. Certains de ces vaisseaux dépriment la vitrée légèrement (fig. 670), en dessinant une sorte d'entonnoir. D'autres sont plus profondément engagés dans le névraxe; on voit alors que la vitrée refoulée le suit jusqu'à une certaine distance en formant un entonnoir plus allongé, dans la base duquel se prolonge un peu le tissu conjonctif autour du vaisseau. Souvent la gaine formée ainsi est longue; puis, ses bords se rapprochent du tube vasculaire et s'accolent à son périthélium. Arrivés dans le plein du névraxe, les vaisseaux sanguins commencent à se résoudre en capillaires à mailles lâches.

Leur végétation, autant qu'il m'a semblé du moins, est absolument continue. Elle s'effectue par simple croissance à partir des vaisseaux préexistants, tout comme dans les réseaux vasculaires provisoires du type fœtal. Il m'a été impossible de mettre en évidence des cellules vaso-formatives comparables à celles de l'épiploon du Lapin; — ceci aussi bien dans le « filum terminale » des embryons de Bœuf et de Mouton que chez la grande Lamproie, ou sa larve l'Ammocète. En somme, les vaisseaux pénétrant le névraxe, issus des fusées artérioveineuses du tissu conjonctif lâche ambiant, se comportent dans leur végétation comme ceux du tissu conjonctif à la phase fœtale. Ils ont une poussée de croissance individuelle et d'extension continue qui,

(1). On fixe soit par la solution d'acide osmique à 1 pour 100, soit par le séjour dans la chambre humide saturée de vapeurs osmiques, des tranches épaisses du névraxe et de son squelette ambiant faites à l'aide d'un rasoir sur l'animal vivant. D'autres tranches semblables sont fixées lentement par le bichromate d'ammoniaque. On peut faire, avec un peu d'habileté et un bon rasoir, des coupes minces comprenant le névraxe et l'intervalle compris entre ce dernier et les capsules auditives, par conséquent les racines du nerf acoustique et les vaisseaux situés entre elles, immédiatement au sortir des vapeurs d'acide osmique. Les préparations faites après un séjour prolongé dans le bichromate sont également instructives, mais les coupes faites, après inclusion dans la paraffine, ne valent absolument rien. Il faut colorer par l'éosine hématoxylique ou l'hématéine et l'éosine.

jusqu'à un certain point, rend compte de ce fait observé en général par

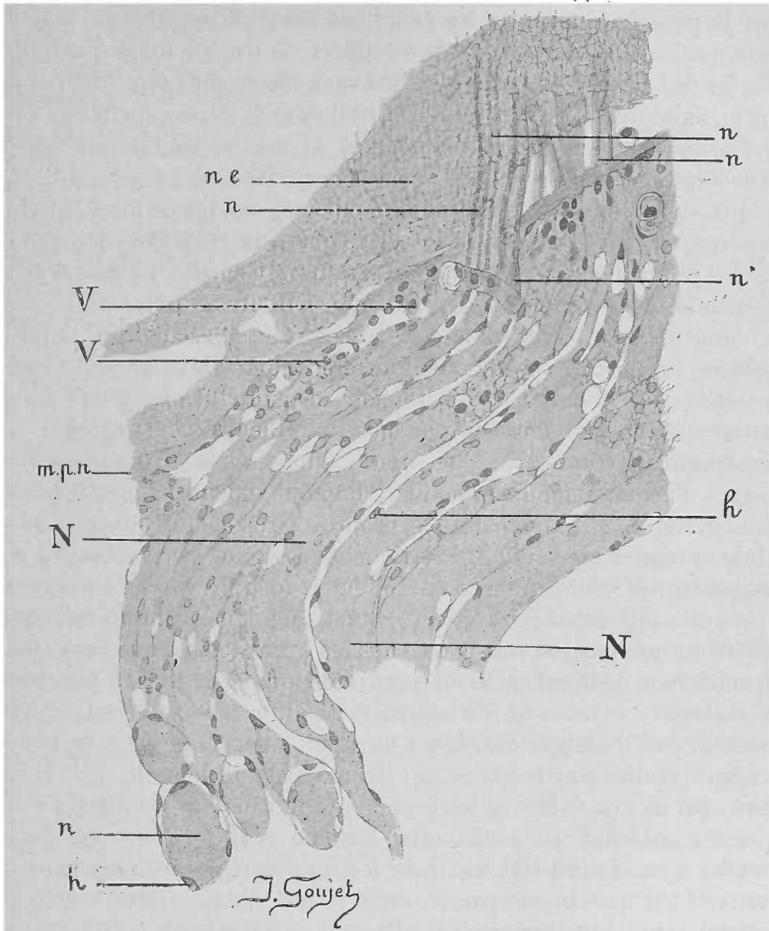


FIG. 670. — Coupe du point d'entrée du nerf acoustique dans le névraxe du *Petro-myzon marinus*, pratiquée parallèlement au sens de marche des fibres nerveuses. (Durcissement dans le liquide de Müller pendant un an, coupe à main levée; coloration à la purpurine.)

NN, fibres nerveuses hors du névraxe; — *n'n*, les mêmes dans le névraxe; — *n*, point où, au sortir immédiat du névraxe, elles se renflent et prennent subitement un diamètre double ou triple en même temps qu'elles se revêtent d'une gaine propre; — *hh*, noyaux des cellules endothéliales de cette gaine; — *ne*, névraxe; — *mpn*, vitrée (*membrana prima*) du névraxe, devenue ici épaisse et multilamellaire; *n'*, fibres nerveuses de l'acoustique sectionnées au travers: leur coupe montre une ponctuation répondant à la section transversale de fibrilles nerveuses parallèles qui les parcourent.

V, V, vaisseaux sanguins refoulant la vitrée pour s'engager dans la névraxe.

DURET: à savoir qu'ils constituent ce qu'on appelle des systèmes indépendants ou à « artères terminales ».

Les vaisseaux sanguins de l'encéphale amyélinique des cyclostomes poussent leurs boucles ou leurs bourgeons d'accroissement jusque dans la région occupée par les ganglions nerveux sous-épendymaires. Certains d'entre eux viennent s'engager entre les longs pieds des cellules de l'épendyme. Quelques-uns vont encore plus loin : ils refoulent la ligne de l'épendyme au-dessus d'eux. Ils dessinent une anse contournée ou même un petit bouquet de mailles à l'intérieur de la rangée épendymaire, en aplatissant à la surface de ce petit bouquet — qui saillit ainsi dans le sinus rhomboïdal — les cellules épithéliales qui étendent démesurément leurs plateaux ciliés pour les recouvrir s'il s'agit d'une boucle simple, ou qui deviennent minces comme des cellules endothéliales si le réseau de capillaires est plus développé. Sur les points de pénétration des grosses fusées vasculaires, là où il existe un infundibulum prononcé sur le pourtour du vaisseau, on peut constater que les parois de l'entonnoir, constituant une petite gaine périvasculaire, sont formées par la vitrée neuraxiale réfléchie sur un certain parcours. En effet, on y voit, après fixation par les vapeurs d'acide osmique, les petits champs polygonaux à aires inégales caractéristiques de la membrane propre et répondant aux pieds des cellules radiales de soutien. L'origine de la gaine périvasculaire est donc ici un refoulement de la vitrée tout le long du vaisseau sanguin.

Un autre fait qu'on peut observer, tant dans le névraxe amyélinique pénétré ou non par les vaisseaux chez les cyclostomes, que dans celui des embryons de Bœuf ou de Mouton, c'est qu'on ne trouve pas, hors des vaisseaux et au sein du neuro-épithélium, de cellules lymphatiques en voie de migration. Il n'y en a point non plus dans la rétine du Lapin ni du Chat colorées par la méthode du bleu de méthylène direct, qui met en évidence les leucocytes du sang des capillaires rétiens en colorant en bleu leurs noyaux multiformes. Ceci porte à penser que, dans l'état normal, les diapédèses sont rares dans le névraxe bien que la vie par le sang y soit d'une extrême activité chez tous les vertébrés au-dessus des cyclostomes. Cette simple constatation rend compte immédiatement de la sensibilité extrême des éléments nerveux à l'ischémie : les matériaux de leur nutrition et leur oxygène leur étant apportés simplement par des courants de diffusion. D'autre part, cette absence de diapédèse facile est une condition favorable pour le fonctionnement homogène du système nerveux. En effet, il se trouve de la sorte soustrait à l'action individuelle des congestions locales dont l'intensité occasionnelle pourrait créer de véritables lésions, — telles celles de la peau consécutives, par exemple, aux érythèmes.

Toutefois, il n'est pas absolument exact de dire qu'il ne s'opère pas de diapédèses du tout dans le névraxe, du moins pendant les périodes de développement et d'accroissement. Dans le canal de l'épendyme du

« filum terminale » des embryons de mammifères (Mouton et Bœuf), on trouve toujours, en effet, un plus ou moins grand nombre de grandes cellules lymphatiques. Ce sont toujours, il est vrai, des cellules à protoplasma développé, des éléments à noyau arrondi et non pas multi-forme. Le protoplasma est vacuolaire et renferme aussi des granulations protéiques ou graisseuses : il s'agit de cellules lymphatiques temporairement fixées dans le canal central pour y exercer des actions de remaniement ou de « phagocytose ». Elles proviennent évidemment des vaisseaux sanguins qui, dans le « filum », pénètrent souvent le névraxe de part en part, pour se terminer par une pointe d'accroissement ou un bourgeon en cul-de-sac dans le rang même des cellules épendymaires. Mais je ne les ai pas retrouvées dans le canal central, ni dans les ventricules cérébraux, même chez le fœtus humain de 11 centimètres (troisième mois). J'en conclus que, dans les portions du névraxe qui ont dépassé les premiers stades du développement, et qui répondent non plus à des formations qui doivent disparaître, mais bien à celles qui sont définitives, le phénomène de la diapédèse devient tout à fait exceptionnel.

Pie-mère et vaisseaux sanguins définitifs du névraxe. — Je n'ai pas à insister ici sur l'origine et la disposition des vaisseaux sanguins dans la pie-mère, bien connue en anatomie descriptive. Les vaisseaux sanguins, artériels et veineux, dessinent des mailles polygonales répondant au réseau enveloppant primordial et sont disposés tangentielle-ment au sein d'une lame de tissu conjonctif assez comparable à celle constituant les feuilletés du mésentère, c'est-à-dire intermédiaire entre le tissu conjonctif lâche et le tissu conjonctif modelé. Chez l'Homme et le Chien, par exemple, la pie-mère prise au niveau des circonvolutions cérébrales présente une assise externe composée de faisceaux conjonctifs sensiblement parallèles entre eux. Cette assise constitue la vraie couche fibreuse de la membrane et se double d'une assise interne, ou profonde, à faisceaux connectifs entre-croisés dans tous les sens, comprise entre deux plans de fines fibres élastiques parallèles, disposés exactement comme dans le mésentère du Lapin (1). Ainsi constituée, la membrane vasculaire épouse exactement les contours du névraxe. Sur le pied des vaisseaux sanguins pénétrants (lesquels abordent le névraxe en général perpendiculairement ou un peu obliquement), on peut observer des entonnoirs au sein desquels s'engage le tissu conjonctif au pourtour du vaisseau artériel ou veineux et le suit sur une certaine étendue. Telle est l'organe des « septa », des « septula » et des gaines périvasculaires comme on va le voir plus loin. Tant que le vaisseau est une artère, une artériole ou une veine, il est suivi de la

(1) AXE KEY ET RETZIUS, *Afr. f. Nord. med. Arkiv.*, Bd. IV., Nr. 21, och 25.

sorte par les éléments du tissu conjonctif. Les capillaires seuls sont plongés dans la névroglie sans intermédiaire.

Les artères et les veines ont une marche rectiligne : ce sont des fusées artério-veineuses assez semblables à celles qui parcourent les lames du tissu conjonctif. Ces fusées donnent également naissance

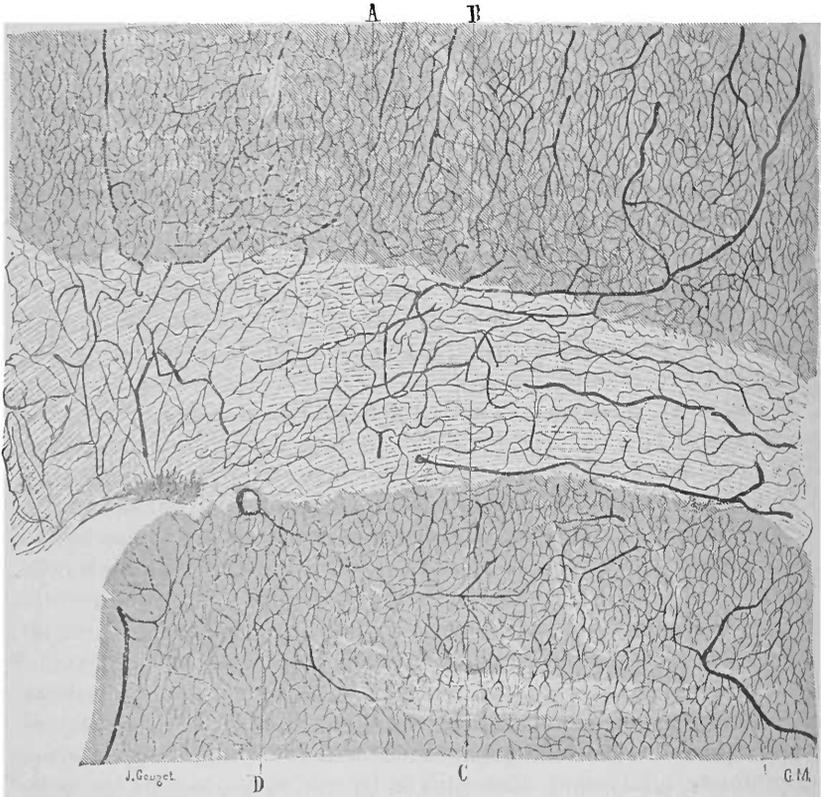


FIG. 671. — Vaisseaux sanguins du cerveau du Lapin injectés par une masse à la gélatine et au carmin. Coupe frontale. Conservation dans le baume du Canada. Faible grossissement.

A, B, vaisseaux sanguins de l'écorce cérébrale; — C, vaisseaux sanguins de la substance blanche du corps calleux : ils reproduisent à peu près exactement le dispositif des vaisseaux dans les cordons nerveux périphériques; — D, vaisseaux de la substance grise de la couche optique, reproduisant à peu près le dispositif des vaisseaux sanguins dans l'écorce cérébrale.

à des capillaires décourants et terminaux dont on peut bien observer la forme générale dans l'encéphale des petits mammifères, tels que le Lapin, quand on a rempli les vaisseaux par une masse au bleu de Prusse ou au carmin (fig. 671). Les réseaux capillaires présentent une forme typique et qui est ici absolument la même que dans les cordons

nerveux périphériques, comme je l'ai fait remarquer il y a nombre d'années (1). Ils dessinent des mailles arciformes : c'est-à-dire qu'ils se recourbent en U et s'agencent de telle façon que les branches des U superposés s'insèrent sur le plein des U placés au-dessus et au-dessous. Les mailles arciformes ne sont pas, du reste, disposées toutes régulièrement comme le seraient les arches d'un pont à plusieurs étages. Certains arcs regardent en haut, d'autres à côté d'eux sont tournés en bas ; mais tous sont reliés entre eux de manière à former un système continu commandé par une même fusée artério-veineuse. Comme dans les vaisseaux des cordons nerveux, il existe souvent de longues branches anastomotiques entre les différents étages d'un seul et même réseau de capillaires issus d'une même artère et tributaires d'une même veine. — Dans les circonvolutions de l'écorce cérébrale, les mailles du réseau capillaire sont à peu près aussi hautes que larges. Elles sont un peu plus allongées dans les bandes de substance blanche telles que le corps calleux, sans jamais le devenir toutefois autant que dans aucun des cordons nerveux périphériques. — Dans les formations granuleuses, telles que, par exemple, celle de l'écorce du cervelet, comprise entre la ligne des cellules de Purkinje et la substance blanche, les capillaires sanguins engagent des anses rares, lâches, peu nombreuses et grêles, reconnaissables au premier coup d'œil.

Dans les noyaux d'origine des nerfs, en particulier ceux appartenant au plancher du quatrième ventricule dont la vascularisation s'opère surtout en surface et s'étale en quelque sorte, on peut aisément se rendre compte, chez le Lapin, du mode de vascularisation particulier aux formations ganglionnaires du névraxe. Des fusées vasculaires, artério-veineuses et d'origine différente, pénètrent la petite masse ganglionnaire par sa marge sur une série de points, comme autant de chemins vasculaires aboutissant à un seul et même carrefour, qui est ici le centre du ganglion. Les capillaires ressortissant à chaque fusée artério-veineuse se déploient en arcs contrariés et superposés sur des plans très divers et dans à peu près toute l'étendue du ganglion, en s'entrelaçant avec d'autres systèmes de capillaires dépendant des autres fusées sans s'anastomoser — sauf exception — avec eux. Les vaisseaux sanguins constituent donc toujours ici des systèmes en général terminaux, mais dont chacun peut à la rigueur suffire à l'irrigation sanguine de la totalité du ganglion, si les autres devenaient momentanément imperméables. Ainsi se trouve assurée la nutrition par une série de vaisseaux artériels afférents, dont un seul à la rigueur pourrait la maintenir suffisante à défaut des autres. Je ne

(1) J. RENAULT, article SYSTÈME NERVEUX du *Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales*, p. 410.

puis poursuivre ici l'étude du détail des divers dispositifs dans chaque masse ganglionnaire encéphalique ou médullaire : il suffit, au point de vue de l'anatomie générale, de signaler les dispositions principales et les plus typiques. Le reste appartient à la description systématique des centres nerveux.

Rapports des vaisseaux sanguins avec la masse neuro-névroglique ; gaines périvasculaires de Ch. Robin. — Les vaisseaux artériels de tout le névraxe sont séparés de la substance propre de ce dernier par une gaine particulière, qui fait suite aux *infundibulum pie-mériens* et forme un manchon régulier aux artères de petit calibre. Cette gaine ayant été découverte par CH. ROBIN (1), doit être désignée sous son nom. Elle n'accompagne que les vaisseaux de distribution ; au moment où ils se résolvent en capillaires, elle se termine brusquement en cul-de-sac. Quand les artères se branchent en V, la gaine périvasculaire se divise avec eux en formant au niveau de l'écart des deux branches un confluent lâche dans lequel la fourche de bifurcation flotte librement. Souvent même, on trouve dans le confluent une série de branches secondaires répondant à des bifurcations de l'artère s'opérant successivement à petite distance les unes des autres. Ces branches se dégagent un peu plus loin du confluent commun en s'entourant chacune d'un manchon cylindroïde fourni par ce dernier. Il en résulte une disposition « en patte d'oie » de la gaine périvasculaire à ce niveau.

Les gaines larges, qui entourent les artères de distribution et les confluent répondant aux bifurcations de ces artères, sont formées par une membrane tubuliforme sans structure, souple comme une étoffe et ne renfermant dans son épaisseur aucun élément cellulaire. A la surface interne, la méthode de l'argent ne met en évidence aucun dessin endothélial contrairement à l'affirmation d'EBERTH. En revanche, la gaine renferme, outre l'artère entourée de sa couche rameuse périvasculaire, des faisceaux grêles et un certain nombre de cellules fixes du tissu connectif lâche. Enfin, on y trouve des cellules lymphatiques reconnaissables à leur noyau multiforme ou bourgeonnant, et dont le protoplasma renferme des vacuoles plus ou moins nombreuses, des granulations protéiques et aussi le plus ordinairement des granulations graisseuses. Ceci, tout aussi bien dans le cerveau de l'Homme avancé en âge que dans celui du Chien et du Mouton. En se distribuant à l'intérieur du névraxe, les vaisseaux artériels sont donc suivis très loin par le tissu conjonctif constitué par tous ses éléments ordinaires, et limité du côté de la substance nerveuse par une membrane qui ressemble, par sa constitution, à une vitrée qui se serait prolongée au pourtour de chaque artère sous forme d'un tube. Les

(1) CH. ROBIN, in thèse inaug. de SEGOND, p. 7, pl. I, fig. 4, Paris, 1858.

fibres névrogliales s'insèrent en effet sur la paroi externe de la gaine, qui les emporte avec elle quand on l'arrache avec le vaisseau.

Quand les branches artérielles deviennent plus petites, leur gaine périvasculaire devient elle aussi plus étroite et plus régulièrement canaliforme. Elle ne renferme plus, outre l'artère, que la gaine rameuse périvasculaire de celle-ci et exceptionnellement des cellules lymphatiques.

De cette description, et aussi de ce que j'ai dit plus haut à propos du refoulement évident de la vitrée souvent sur une assez grande étendue le long des vaisseaux sanguins qui pénètrent le névraxe primitivement exsangue des cyclostomes, il semble bien résulter que la gaine périvasculaire de CH. ROBIN représente, morphologiquement, la membrane propre du neuro-épithélium primitif réfléchi le long des vaisseaux. En réalité, cette membrane sépare de la masse neurale la formation connectivo-vasculaire d'origine mésodermique qui tend à la pénétrer et à lui apporter la vie par le sang. Seuls les capillaires vrais franchissent la barrière morphologique et, se répandant dans les masses nerveuses en suivant le chemin de la névroglie, ils transforment le neuro-épithélium du névraxe en un paraépithélium.

Fonction mécanique des gaines périvasculaires. — Les gaines périvasculaires, remplies par un liquide plus ou moins abondant qui les distend de façon variable, isolent véritablement du tissu nerveux les troncs vasculaires naturellement soumis aux oscillations circulatoires. Ces derniers se trouvent de la sorte séparés des éléments nerveux par un manchon liquide, c'est-à-dire absolument élastique, qui transforme leurs expansions et leurs déplétions brusques en des actions mécaniques ménagées, progressives et continues. On sait en effet que tout mouvement intermittent propagé par l'intermédiaire de milieux élastiques tend à se transformer en un mouvement uniforme. Dans cet ordre d'idées, la gaine périvasculaire prend la signification d'un dispositif de perfectionnement très important. Les vaisseaux de distribution soumis aux variations circulatoires sont de la sorte maintenus d'abord dans des septa et des septula fibreux. Au delà, ils sont isolés des éléments nerveux adjacents par un milieu à la fois incompressible et élastique qui transforme leurs oscillations instantanées, résultant des variations survenues à chaque instant dans le régime circulatoire, en des mouvements progressifs continus. En un mot, le contenu liquide de la gaine périvasculaire agit quant aux éléments nerveux comme un tampon destiné à atténuer les chocs.

Au terme du développement, les manchons périvasculaires ainsi constitués ne communiquent plus avec les espaces du tissu conjonctif disposé autour du névraxe. Ils sont clos à leur terminaison sur les artérioles par la fusion de la gaine périvasculaire avec l'« intima » du petit vaisseau. Le capillaire est limité par une gaine formée par l'entre-

lacs de fibres névrogliales entre lesquelles il semble s'être creusé un chemin : c'est le domaine de la circulation paraépithéliale. Au niveau des entonnoirs de la pie-mère, il n'y a pas non plus de communication libre des gaines avec le tissu conjonctif. Celui-ci forme un coin serré qui suit le vaisseau en adhérant fortement au reflet de la vitrée. On peut s'en convaincre facilement en faisant des injections de bleu de Prusse dans le tissu sous arachnoïdien des anfractuosités. Le liquide, comme le montrent bien les figures d'AXEL KEY et de G. Retzius (1) et comme il est aisé de s'en convaincre directement, ne pénètre pas, quelle qu'ait été la pression employée, au delà de l'origine des infundibulums périvasculaires. L'œdème sous-pie-mérien, quelque développé qu'il soit, ne se propage pas non plus aux gaines de CH. ROBIN. L'espace sous-pie-mérien épi-cérébral ou épi-spinal (épi-neural de HIS) est en effet tout à fait artificiel et son existence n'est, en somme, admise que par HIS (2).

Ce qui montre bien que la gaine périvasculaire est un organe de résistance, c'est ce qu'on observe à son niveau dans le cas de rupture des vaisseaux qu'elle contient. Le sang du vaisseau rompu ne se répand pas d'emblée, en ce cas, dans le tissu nerveux ambiant. Il s'accumule dans la gaine périvasculaire et constitue une sorte de petit anévrysme disséquant (3). Fréquemment aussi, sous l'influence des fortes réplétions vasculaires, un certain nombre de globules blancs émigrent par diapédèse dans la gaine périvasculaire des artérioles. Celle-ci se remplit alors d'un liquide de transsudation abondant où passent un certain nombre de globules rouges à la suite des blancs. Ces globules rouges sont détruits sur place et la gaine est ensuite parsemée soit de pigment, soit de cristaux divers d'origine hémoglobique. Ces résidus ne sont nullement entraînés, comme il arrive ailleurs, par un courant comparable à celui de la lymphe. L'opinion de CH. ROBIN, en vertu de laquelle il faudrait considérer la gaine périvasculaire comme un organe distinct des voies lymphatiques ordinaires, est donc à tous les points de vue parfaitement justifiée.

Système séreux du névraxe: la dure mère et la cavité arachnoïdienne ou périneurale. — Chez les vertébrés supérieurs et chez tous les mammifères, le névraxe entier, enveloppé par sa membrane vasculaire, la *pie-mère*, est séparé de sa membrane fibreuse générale, la *dure-mère* formant son squelette individuel, par une cavité séreuse analogue à la cavité pleuro-péritonéale. C'est la *séreuse arachnoïdienne*, que j'appelle « cavité neurale » afin d'indiquer son homologie avec

(1) A. KEY et G. RETZIUS.

(2) HIS, Ueber ein perivasculars Canalsystem in den nervösen Centralorganen (*Zeitschrift für Wissenschaft. Zoologie*, in 8°, p. 127, 1865).

(3) CORNIL et RANVIER, *Manuel d'histologie pathologique*, 1^{re} édit. p.

le « cœlome » ou « cavité viscérale ». Mais cette homologie n'est pas du tout absolue, ni surtout fondée sur une identité du développement. Elle est au contraire tout histologique. La cavité neurale, ou arachnoïdienne, n'existe pas dès le début chez tous les vertébrés comme la cavité viscérale. C'est une formation secondaire résultant de la fissuration tardive et, au point de vue morphologique, contingente, de la masse de tissu conjonctif diffus — constituée ici à l'origine par du tissu muqueux — qui sépare le système nerveux central de la gaine fibreuse qui l'enclôt.

Chez les embryons de tous les vertébrés, des cyclostomes à l'Homme, la moelle et l'encéphale sont toujours entourés principalement sur leurs côtés latéraux, par un manchon de tissu conjonctif qui les sépare des branches des arcs neuraux du squelette partis à la rencontre l'un de l'autre et contournant le névraxe.

Au fur et à mesure que les vaisseaux sanguins deviennent plus nombreux dans cet espace, le tissu muqueux y prend davantage de développement. Il isole en avant le névraxe du squelette en engageant sous sa face ventrale deux prolongements qui se rejoignent, puis se fusionnent, mais restent minces. En arrière, en particulier chez tous les poissons, le développement de la masse muqueuse mésodermique est beaucoup plus considérable et ne tarde pas à constituer un coussinet gélatineux rétro-médullaire et rétro-encéphalique très étendu. Chez la larve, Ammocète des cyclostome, tout aussi bien que chez un embryon de Mouton de 30 à 35 millimètres, la formation muqueuse périneurale est homogène et continue. C'est une masse pleine, parcourue par un nombre variable de vaisseaux sanguins d'abord embryonnaires, puis végétant et accroissant ensuite leurs réseaux sur le type foetal. — A partir de là, la différenciation de la masse muqueuse péri-neurale s'opérera d'une façon différente suivant qu'on considère, par exemple, un cyclostome ou un mammifère pris pour types de la comparaison. Cette masse va se résoudre en deux formations extrêmes, dont la signification morphologique générale ni la structure essentielle ne varient pas (la pie-mère et la dure-mère), et en une formation moyenne dont le sort définitif et la constitution sont au contraire variables.

Dans un premier cas, réalisé chez les cyclostomes et tous les poissons, la masse intermédiaire reste pleine et continue à former, sur les côtés latéraux et en arrière du névraxe, un coussinet gélatineux de soutènement de consistance comparable à celle de la corde dorsale ou du corps vitré de l'œil. J'ai suffisamment parlé de ce dispositif (1), aboutissant à la formation d'un tissu fibro-hyalin chez les cyclostomes et à celle de véritables coussinets adipeux chez d'autres poissons, pour

(1) Voy. t. I, p.

ne pas y revenir ici. — Dans le second cas, réalisé à l'état de pureté chez les mammifères, la masse muqueuse périneurale subit une série de fissurations aboutissant à la formation de la cavité arachnoïdienne. Cette dernière répond donc à ce que les frères HERTWIG appellent une *schyzocèle* : c'est-à-dire une cavité séreuse résultant d'une fente, ou de la confluence de plusieurs fentes développées au sein d'un tissu conjonctif primitivement continu.

Dans tous les cas, c'est la pie-mère qui se dégage en premier lieu en tant que formation distincte. C'est-à-dire que le tissu conjonctif plus voisin du névraxe et renfermant le réseau vasculaire de celui-ci, s'étale à sa surface sous forme d'une membrane proprement dite, mais qui se continue d'abord par sa face externe avec le tissu conjonctif périneural, fissuré ou non. Chez les cyclostomes, le feuillet pie-mérien qui enveloppe la moelle relève et engage une série de faisceaux conjonctifs dans le tissu fibro-hyalin de soutènement. La dure-mère, de son côté, se comporte de même. Elle est ici formée d'un tissu fibreux disposé en lames superposées comme celles des aponévroses. Sur sa face interne ces lamelles se résolvent en une série de faisceaux conjonctifs qui pénètrent dans le coussinet fibro-hyalin périneural et concourent à sa structure. Ces détails étaient indispensables à rappeler pour prendre une idée juste de la constitution de la séreuse arachnoïdienne des vertébrés supérieurs.

Dure-mère. — De façon générale, la dure-mère est une enveloppe fibreuse constituée absolument sur le type des aponévroses. Elle est formée, comme ces dernières, par des faisceaux conjonctifs disposés en couches stratifiées. Je n'ai pas à décrire ici dans le détail la texture de ses cloisons et de ses feuillets (faux du cerveau, tente du cervelet, etc.). Dans chaque assise de la membrane fibreuse, les faisceaux conjonctifs sont sensiblement parallèles entre eux, du moins sur une certaine étendue. Les cellules fixes occupant les espaces interfasciculaires sont ordonnées par rapport aux faisceaux ; elles présentent également des crêtes d'empreinte. Le tout ressemble au centre tendineux du diaphragme si l'on fait abstraction de l'appareil lymphatique compliqué que renferme ce dernier. L'analogie est même assez complète en ce que, par exemple, la dure-mère crânienne est doublée sur sa surface libre, tout comme la face péritonéale du centre phrénique, d'une membrane fenêtrée tout à fait analogue à l'épiploon. On dirait un feuillet de l'épiploon appliqué sur la membrane fibreuse, faisant corps avec elle et la doublant en dedans. Mais cette formation particulière diffère absolument de l'épiploon en ce que ses travées ne sont pas revêtues individuellement par un vernis de cellules endothéliales. L'endothélium arachnoïdien passe comme un plan continu à la surface du réseau tout entier, comme du reste l'endothélium péritonéal sur la face concave du centre phrénique. Toutefois, il faut faire obser-

ver que c'est de l'assise fenêtrée que partent les nombreuses travées et trabécules qui s'avancent à la rencontre de la pie-mère à travers la cavité arachnoïdienne. C'est A. KEY et G. RETZIUS qui les ont les premiers bien décrites en détail. L'endothélium se poursuit à leur surface, exactement disposé comme sur les travées d'un mésopéricarde de Chien, par exemple. — Puis il s'étale derechef à la surface externe de la pie-mère, à laquelle souvent les travées, trabécules ou feuillets plus ou moins fenêtrés amènent des vaisseaux sanguins et de petits cordons nerveux. Il ressemble absolument à l'endothélium péritonéal.

La cavité arachnoïdienne, virtuelle comme celle des séreuses splanchniques, est en somme cloisonnée à l'infini, soit par les prolongements grêles qui naissent de la lame fenêtrée doublant la dure-mère, soit par des lames ou des replis diversement disposés et dont la description ressortit à l'anatomie descriptive. Les festons des ligaments dentelés, les ponts séreux arachnoïdiens de la base du cerveau sont connus de tous. Ces expansions membraneuses, qui traversent de part en part la cavité séreuse et répondent aux cloisons régnant primitivement entre les diverses cavités de la fusion desquelles elle résulte, sont réduites, comme c'est la règle en pareil cas dans la cavité pleuro-péritonéale pour leurs homologues, à des lames fenêtrées exactement semblables aux feuillets épiploïques. L'endothélium arachnoïdien se comporte aussi comme celui d'un épiploon fenêtré par rapport aux travées qui circonscrivent les trous. Il me paraît donc légitime d'attribuer ici la formation de ces derniers à l'action des cellules lymphatiques, tout comme dans l'épiploon, le mésopéricarde et les adhérences lamelleuses pleuro-pulmonaires consécutives aux pleurésies évoluées. Bien que le liquide céphalo-rachidien soit très différent de la lymphe, même de celle des séreuses d'ordre pleuro-péritonéal qu'on sait bien aujourd'hui ne pas répondre à des cavités lymphatiques, il renferme des cellules migratrices et on en rencontre également un certain nombre dans l'épaisseur des feuillets et des tractus arachnoïdiens.

Signification morphologique des méninges. — AXEL KEY et G. RETZIUS ont comparé et identifié entièrement les enveloppes des centres nerveux à celles des cordons nerveux périphériques. Le sac fibreux réalisé par la dure-mère se prolongerait, dans cette conception, tout autour des nerfs périphériques et de leurs rameaux et ramuscules ; en constituant comme une cavité tubuliforme indéfiniment branchée en Y à la façon des ramifications du système vasculaire. La gaine de Henle représenterait, à l'intérieur de ce tube ramifié et alentour des fibres nerveuses, le prolongement de la séreuse neurale : de l'arachnoïde. Partout où il y aurait une fibre nerveuse, elle serait entourée par un endothélium ayant cette signification. Mais il est facile de voir que cette conception n'est pas exacte. En ce qui concerne les enveloppes fibreuses des nerfs périphériques, il est évident que la seule formation

entrant dans leur constitution complexe et qu'on puisse considérer comme un prolongement de la dure-mère crânienne ou rachidienne, c'est seulement la « gaine tendiniforme » qui est fibreuse comme la dure-mère elle-même. Quant à la gaine lamelleuse proprement dite, elle a une structure qui ne se reproduit dans aucune méninge. D'autre part, la gaine de Henle ne peut pas être identifiée à un prolongement de l'arachnoïde. D'abord, elle est formée d'un seul feuillet, et non pas de deux interceptant autour de la ou des fibres nerveuses une cavité séreuse proprement dite s'il s'agit de petits ramuscules nerveux. Quand on a affaire à un véritable faisceau, on peut retirer celui-ci de sa gaine sans qu'il emporte à sa surface un feuillet endothélial viscéral : les deux ou trois plans endothéliaux qu'on peut observer alors appartiennent à la surface interne de la gaine lamelleuse et aux espaces interlamellaires les plus voisins de cette surface. Enfin, chez les cyclostomes où à la place de la formation arachnoïdienne double du névraxe il y a un coussin gélatineux plein, la gaine de Henle qui entoure par exemple une à une les fibres nerveuses du nerf acoustique, prend naissance immédiatement sur la « membrana prima » et ne commence pas par un prolongement du tissu fibro-hyalin (qui ici tient la place de l'arachnoïde) autour de la fibre, puis creusé ensuite d'une cavité et réduit enfin à une enveloppe endothéliale tubuleuse. Point n'est d'ailleurs ici besoin de forcer les faits pour les plier à des homologies, absolument artificielles. Il suffira de dire que le système nerveux est muni de dispositifs annexes de soutènement et de protection, développés autour de lui et aux dépens du tissu conjonctif ici comme ailleurs, de façon à satisfaire aux nécessités fonctionnelles. Tels ils ont été de prime abord chez les plus aptes et ont ensuite persisté par hérédité. Au point de vue objectif, de même que la dure-mère et la gaine lamelleuse, la formation endothéliale arachnoïdienne et l'endothélium soit de la gaine de Henle, soit de la gaine lamelleuse ne sont point des homologues histologiques ni morphologiques directs, on peut aussi remarquer que les injections de bleu de Berlin ou même de mercure, faites soit dans les cavités sous-arachnoïdiennes et subdurales, soit pratiquées en sens inverse par piqûre ou ponction des nerfs, ne passent de la cavité périmédullaire dans les enveloppes des nerfs, et réciproquement, que sous des pressions énormes. A plus forte raison la faible « vis à tergo » qui détermine les courants lymphatiques serait-elle incapable de surmonter l'obstacle. Il est donc interdit, même au pur point de vue fonctionnel, de considérer, avec A. KEY et G. RETZIUS, l'ensemble du système nerveux comme baignant dans une cavité séreuse, ramifiée à l'infini et continue partout avec elle-même dans ses ramifications successives.

Cavité subdurale et cavité sous-arachnoïdienne. — En résumé, la cavité qui règne autour du système nerveux central est subdivisée en

deux. L'une sépare la dure-mère de l'arachnoïde : c'est la *cavité subdurale* d'AXEL KEY et de G. RETZIUS ; l'autre s'interpose entre l'arachnoïde et la pie-mère : c'est la *cavité sous-arachnoïdienne* des mêmes auteurs. Cette distinction n'a d'ailleurs d'importance qu'en anatomie descriptive. Au point de vue histologique, il faut seulement faire remarquer que l'espace développable sous-arachnoïdien, tel qu'il est par exemple constitué sans l'emploi d'aucun artifice dans les anfractuosités séparant les circonvolutions cérébrales, est occupé par le tissu conjonctif lâche ou de la nutrition. Entre les circonvolutions, l'arachnoïde passe comme un pont : son feuillet endothélial est soutenu par un mince plan de faisceaux conjonctifs entre-croisés. De la face profonde de ce plan conjonctif se dégagent une multitude de faisceaux intriqués lâchement dans tous les sens, et qui cloisonnent l'espace compris entre le pont et la pie-mère réfléchi sur les parois de l'anfractuosité. Les cellules fixes sont étoilées, non ordonnées par rapport aux faisceaux. Elles envoient leurs prolongements dans tous les sens et dans tous les plans. La cavité « subdurale » revêtue par l'endothélium arachnoïdien dans toute son étendue, répond donc à la séreuse neurale. La cavité sous-arachnoïdienne ou « épimérale », développée dans certains points (anfractuosités), annulée en d'autres (sommet des circonvolutions), répond donc à une formation de tissu conjonctif lâche. — C'est ce qui reste du tissu conjonctif péri-neural après la formation de la cavité neurale. C'est là un espace cloisonné du tissu conjonctif, et non une cavité proprement dite. C'est là aussi que, dans les cas pathologiques, s'effectue l'œdème cérébral, comme partout ailleurs dans les espaces du tissu conjonctif lâche.

§ 6. — CONSIDÉRATIONS HISTOLOGIQUES, MORPHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES GÉNÉRALES SUR LES ÉLÉMENTS NERVEUX DU NÉVRAXE

Dans les paragraphes précédents, j'ai étudié analytiquement les divers éléments anatomiques et les formations principales entrant dans la constitution du névraxe proprement dit : c'est-à-dire de cette portion maîtresse du système nerveux qui, chez tous les vertébrés, règne derrière la corde dorsale et est enclose par les méninges, puis par le canal rachidien et la boîte crânienne, répondant ensemble à l'*arc neural* du squelette. Il faudrait maintenant passer à l'étude des ganglions du névraxe en les considérant individuellement dans la moelle, le bulbe rachidien, le cerveau et le cervelet. Jusqu'ici, dans les livres classiques d'histologie, cette étude, réduite à des notions plus ou moins sommaires, trouvait sa place. Il me semble qu'elle n'en

a plus actuellement dans un traité d'anatomie générale. Pour prendre un exemple, il n'y a plus, comme autrefois, *une* structure déterminée pour toutes les circonvolutions du cortex cérébral, mais chaque circonvolution, construite si l'on veut sur un plan analogue aux autres, possède ses éléments propres et surtout ayant leurs connexions spéciales avec d'autres. De même, les formations ganglionnaires telles que le bulbe olfactif, les lobes optiques, etc., ont chacune leur histoire particulière. Si l'on considère la moelle épinière, on voit aussi que décrire histologiquement les cornes antérieures, les cornes postérieures, les commissures et les faisceaux blancs, apprend en somme peu de chose sur la signification fonctionnelle de cette partie du système nerveux central. — En revanche, il existe maintenant une branche de la neurologie anatomique, qui a pris tout à la fois un immense développement et sa pleine individualité. C'est la *systématique du système nerveux* étudiée par les deux méthodes du chromate d'argent et du bleu de méthylène, combinées avec les recherches d'anatomie descriptive et topographique ordinaires. Des ouvrages entiers conçus à ce point de vue étant aujourd'hui dans toutes les mains, je ne m'attarderai pas soit à les reproduire (ce que je ne pourrais pas faute de place), soit à les résumer, ce qui serait absolument sans intérêt. La question de savoir où va le cylindre-axe, où se portent les prolongements protoplasmiques d'un neurone donné de façon à former des connexions avec d'autres neurones soit dans le voisinage soit à distance, est d'ailleurs une question de pure texture et presque aujourd'hui d'anatomie descriptive; elle est donc étrangère à l'anatomie générale bien qu'elle soit souvent d'un intérêt capital. — Je traiterai ici de question tout autre, que j'eusse pu engager chemin faisant au cours de ma description analytique, mais que j'ai négligée à dessein. Car il ne s'agit plus ici de faits purs et simples que chacun peut constater par les méthodes histologiques indiquées; mais bien d'un mélange d'ailleurs très intéressant de faits constatés, d'explications plus ou moins ingénieuses de ces mêmes faits, et de notions générales qui en découlent plus ou moins plausiblement. Ce sont ces notions qu'il faut exposer, critiquer et discuter comme des hypothèses scientifiques.

Constitution idéale de la cellule nerveuse ou « neurone ». Recherches de Nissl. — J'ai décrit plus haut la cellule nerveuse comme un corps cellulaire dont, pour une portion, le protoplasma disposé autour du noyau a subi une différenciation sous forme de fibrilles. Parmi celles-ci, les unes s'engagent dans les prolongements protoplasmiques plus ou moins nombreux constituant l'arborisation réceptive ou *dendron*; tandis que d'autres se dégagent du corps cellulaire par ce que j'ai nommé le « cône d'émergence » pour former le cylindre-axe primitif ou *axone*, qui va distribuer plus ou moins loin l'onde nerveuse en

s'épanouissant derechef en un bouquet plus ou moins arborisé répondant à sa terminaison ou *point d'application*. C'est la conception la plus générale et la plus ancienne de la cellule nerveuse, telle que, le premier, l'avait formulée REMAK et que la soutiennent encore aujourd'hui RANVIER, DOGIEL et moi-même avec la majorité des histologistes. Dans les intervalles des fibrilles différenciées au sein de celui-ci, règne le protoplasma soit granuleux (comme dans une grosse cellule multipolaire des cornes antérieures de la moelle), soit hyalin (comme autour du noyau des cellules ganglionnaires des centres ou de la rétine qu'on appelle des grains). Mais cela posé, comment se comportent les fibrilles nerveuses dans le corps cellulaire et quelles sont, et leur signification fonctionnelle, et leurs rapports avec l'*axone* ou filament axile? Ici la difficulté commence et place est donnée aux interprétations et aux hypothèses.

NISSL a imaginé une nouvelle méthode (1) de coloration des

(1) Voici comment NISSL expose sa technique dans une de ses dernières communications (à la *Société psychiatrique de Berlin*, juin 1894): Les pièces dont le volume ne doit pas dépasser 1 centimètre cube et demi sont durcies dans l'alcool à 96 degrés. *On ne les inclut pas*, mais les colle simplement avec de la gomme sur le liège du microtome à main selon le procédé de Weigert. Les coupes qui doivent avoir moins d'un centième de millimètre d'épaisseur sont reçus dans l'alcool fort puis mises, sur une lame, dans un peu de la solution suivante :

Bleu de méthylène B.	3,75
Savon de Venise	1,75
Eau distillée ou eau de source « faible »	1000 grammes.

L'addition de savon de Venise, d'après FRANK et NISSL, rendrait la coloration plus élective.

Les lames sont tenues au-dessus d'une flamme d'esprit de vin « jusqu'à ce qu'un grand nombre de bulles d'air viennent éclater avec bruit à la surface du liquide » ce qui, d'après Nissl donnerait une température de 65 à 70 degrés.

Les coupes sont ensuite lavées dans :

Alcool à 90 degrés.	90 centimètres cubes.
Huile d'aniline, déshydratée le plus possible	10 centimètres cubes.

jusqu'à ce que de nouvelles additions de ce liquide ne produisent plus de « nuages » bleus.

Après la différenciation, on recueille les coupes sur une lame où on les sèche avec du buvard, on les recouvre complètement d'huile de cajepout qu'on enlève ensuite avec du papier à filtrer, puis on y met deux gouttes de colophane ordinaire du commerce dissoute dans de la benzine et passe le tout à travers une flamme d'alcool où le mélange s'enflamme; on l'éteint aussitôt. On peut, sans inconvénient, recommencer autant de fois qu'il le faut, jusqu'à ce qu'il ne s'échappe plus de vapeurs de benzine : le mélange ne s'enflamme plus.

D'après Nissl, seul ce procédé d'inclusion des coupes empêcherait toute diffusion de la matière colorante; de plus, les altérations qu'il peut produire dans les coupes sont faciles à éviter et, du reste, « particulièrement caractéristiques. »

Cette technique est assez compliquée et dans la pratique ordinaire on s'éloigne

cellules nerveuses, qui est devenue courante et qui porte son nom. Par cette méthode, le bleu de méthylène met en évidence (fig. 672),

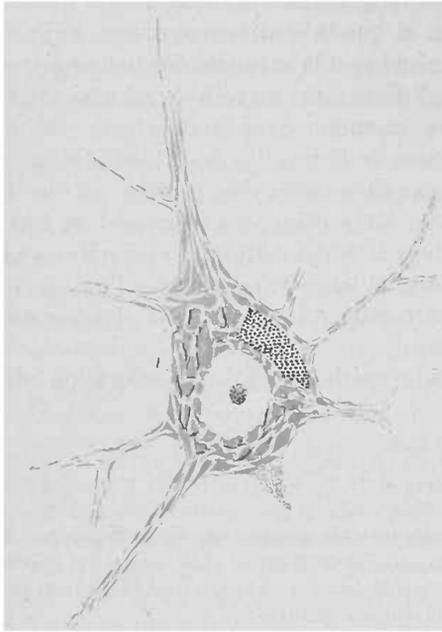


FIG. 672. — Cellule de la corne antérieure de la moelle épinière de l'homme colorée par la méthode de NISSL (empruntée à DÉJERINE, d'après EDINGER).

outre le noyau, dans le plus grand nombre des cellules ganglionnaires, une *substance chromatique* particulière qui se teint en bleu, et une substance qui ne prend pas le bleu et qui est donc en ce cas « achromatique ». Le corps cellulaire, formé d'un protoplasma mince comme un vernis, des petits éléments ganglionnaires qu'on appelle des grains nerveux, est absolument achromatique. Il ne se colore pas du tout par le bleu de méthylène. Ce sont là les cellules « caryochromes » de NISSL dont le noyau seul fixe le réactif. Il appelle les autres « cellules somatochromes » ; non

notablement des règles posées par l'auteur. C'est ainsi qu'un grand nombre d'historiologistes emploient l'inclusion à la celloidine; van Gehuchten même ne craint pas d'inclure les pièces à la paraffine « pour avoir des séries plus régulières ».

Le plus souvent on néglige d'ajouter du savon de Venise à la solution colorante et, dans le but d'obtenir des élections plus parfaites, on se contente d'employer des solutions plus faibles et de les laisser plus longtemps en contact. On évite ainsi le chauffage des coupes. Le bleu phéniqué de Kühn semble donner des résultats préférables, surtout quand on le fait agir, très dilué, pendant 24 heures, dans la chambre humide.

Quant à la décoration, l'alcool ordinaire suffit largement pour les coupes de petite surface et beaucoup de techniciens la terminent par l'essence de girofle.

Enfin la majorité des auteurs emploient l'inclusion ordinaire au baume, après avoir complètement chassé la girofle par le xylol et laissent ainsi de côté cette manœuvre éminemment brutale qui consiste à enflammer la benzine dans laquelle baigne la coupe.

La question de la fixation des tissus frais a été plus discutée. A plusieurs reprises NISSL a insisté sur le titre de l'alcool employé et considère l'alcool absolu comme à rejeter complètement de la technique qu'il propose.

Le sublimé donne des résultats analogues; mais de tous les fixateurs employés pour la coloration ultérieure au bleu de méthylène, le plus usité est le formol (SADOWSKY,

seulement parce que le bleu colore avec le noyau leur corps cellulaire, mais parce qu'il ne teint que lui, ainsi que les grosses branches d'où partent plus loin les fins prolongements protoplasmiques perlés, branches qui peuvent être considérées comme de simples expansions rameuses du corps cellulaire. Les dendrites vraies, prolongements réceptifs, et le cylindre-axe primitif ou « axone » sont donc dépourvus de toute trace de substance chromatique,

La substance chromatique se présente avec des apparences variées. Sorte de coiffe au-dessus et au-dessous du noyau dans nombre de cellules fusiformes, elle dessine en ce cas, par rapport à ce même noyau, comme un fuseau enveloppant, qui meurt en pointe un peu en deçà et au delà. Au point de bifurcation des gros troncs protoplasmiques, elle prend la forme d'une petite pyramide (cône de bifurcation) comparable au vide d'un chiasma de fibrilles — et c'en est un. Ou bien elle s'agence en rangées régulières, en donnant au protoplasma un aspect strié, principalement sur sa marge. Elle forme de longs bâtonnets engagés en files dans les grosses branches stellaires des cellules des cornes antérieures de la moelle (cellules *stichochromes* de NISSL) et des cellules radiculaires de tous les nerfs moteurs craniens. Dans d'autres, elle se présente sous forme d'un réseau (cellules *arkyochromes* de NISSL), ou bien de granulations (cellules *gryochromes* de NISSL). On la voit enfin affecter des dispositions mixtes (cellules *arkyo-stichochromes* de NISSL). Toutes ces distinctions sont sans grande signification morphologique et d'ailleurs provisoires. Elles auraient ceci d'important que, d'après NISSL, elles caractériseraient des types cellulaires : les cellules d'un même type ayant, indépendamment de la forme, du nombre et de l'étendue de leurs prolongements protoplasmiques, leur substance chromatique disposée dans toutes de la même façon. — Telles les cellules motrices des cornes antérieures et de tous les noyaux des nerfs moteurs craniens. Elles sont toutes « stichochromes », c'est le « type moteur » de NISSL. Mais, comme le fait avec raison remarquer VAN GEHUCHTEN (1), nous sommes loin de savoir si toutes les cellules motrices ganglionnaires réalisent le « type moteur » de NISSL, et si aucune cellule sensitive ne reproduit ce type ? Le critérium de la fonctionnalité ne peut donc être donné par un mode de distribution de la substance chromatique

MARINA, SCARPÀTETTI, PUGLIESE). Ce réactif a en outre l'avantage de permettre l'emploi consécutif de la méthode de WEIGERT.

Notons enfin une modification plus intéressante : ILBERG a proposé en 1896 de mettre les morceaux, après fixation par l'alcool, directement dans la solution colorante de NISSL où il les laisse pendant cinq à dix jours. Les coupes une fois faites (à la paraffine), il complète la différenciation, s'il y a lieu, par le réactif ordinairement employé (l'alcool aniliné).

(1) VAN GEHUCHTEN, *Anat. du syst. nerveux, etc.*, 2^e édit., p. 241.

identique dans une même série de cellules. On ne peut passer ici, du moins quant à présent, de la forme à la fonction.

La *substance chromatique* de NISSL a une grande importance parce qu'elle montre qu'il y a, dans le corps des cellules nerveuses, toutes les fois qu'il est bien et largement développé, une substance particulière qui diffère du protoplasma différencié sous forme de fibrilles nerveuses ou de plasma interfibrillaire. Cette substance manque dans le corps des grains et dans tous les prolongements ayant une signification fonctionnelle : en particulier dans le cylindre-axe formé (nous l'avons vu) de fibrilles nerveuses parallèles entre elles. De fait, on la trouve partout où, avec les autres méthodes, on met en évidence le *protoplasma granuleux*. Mais, cela posé, est-elle ce protoplasma lui-même et forme-t-elle ses granulations ? Ou bien y est-elle dissoute comme le pensent HELD (1) et DOGIEL (2) et précipitée par l'alcool ? Enfin, imprègne-t-elle le protoplasma nutritif comme le fait le glycogène dans une cellule hépatique ? C'est ce qu'on ne peut dire actuellement. Pour moi, après avoir examiné de bonnes préparations faites par la méthode de NISSL, je pense qu'on rencontre la substance chromatique là où se poursuit le protoplasma granuleux, nutritif, répondant si l'on veut à l'enchylème de CARNOY ou plutôt gonflé par cet enchylème.

Quant à la *substance achromatique*, il est aisé de reconnaître de la même façon qu'elle a une constitution fibrillaire, ainsi que l'admettent NISSL, BENDA (3), BECKER (4) et FLEMMING. Aussi, c'est elle seule qui se poursuit dans le prolongement de Deiters, comme l'ont, chacun de leur côté, indiqué pour la première fois SIMARRO (5) et SCHAFFER (6). Elle existe également seule dans les prolongements protoplasmiques vrais. Maintenant, comment est-elle disposée dans le corps de la cellule lui-même (c'est-à-dire dans la masse principale, soit ramassée, soit étirée en prolongements plus ou moins étendus) ? — C'est là une question difficile à résoudre et aussi très controversée. Les méthodes ordinaires montrent au niveau du corps cellulaire un embrouillement de fibrilles inextricable, très facile à constater, par exemple dans

(1) HELD, Beiträge zur Structur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze (*Erste Abhandlung. Archiv. f. Anat. und Entwick., Anat. Abth., 1895*).

(2) DOGIEL, Zur Frage über den feineren Bau des sympathischen Nervensystems bei Säugethieren (*Arch. f. mikroskopische Anatomie, t. XLVI, 1895*).

(3) BENDA, Ueber die Bedeutung der durch basische Anilinfarben darstellbaren Nervenzellstrukturen (*Neurolog. Centralblatt, 1895*).

(4) BECKER, XX. Wandversamml. der südwestr. Neurologen (*Arch. f. Psychiatrie, t. XXVII, Hft. 3, 1895*).

(5) SIMARRO, *Investigaciones sobre la estructura de las células nerviosas, 1890*.

(6) SCHAFFER, Kurze Anmerkung über die morphologische Differenz des Achsen-cylinders im Verhältnisse zu den protoplasmatischen beim Nissl's Fortsätzen Färbung (*Neurolog. Centralblatt, 1893*).

les grandes cellules, soit unipolaires (fig. 673), soit même bipolaires du ganglion acoustique des cyclostomes. En filant dans cet embrouillement, dont elle occupe les interlignes, la substance chromatique dessine nécessairement un réseau; l'achromatique ménagée en bloc et

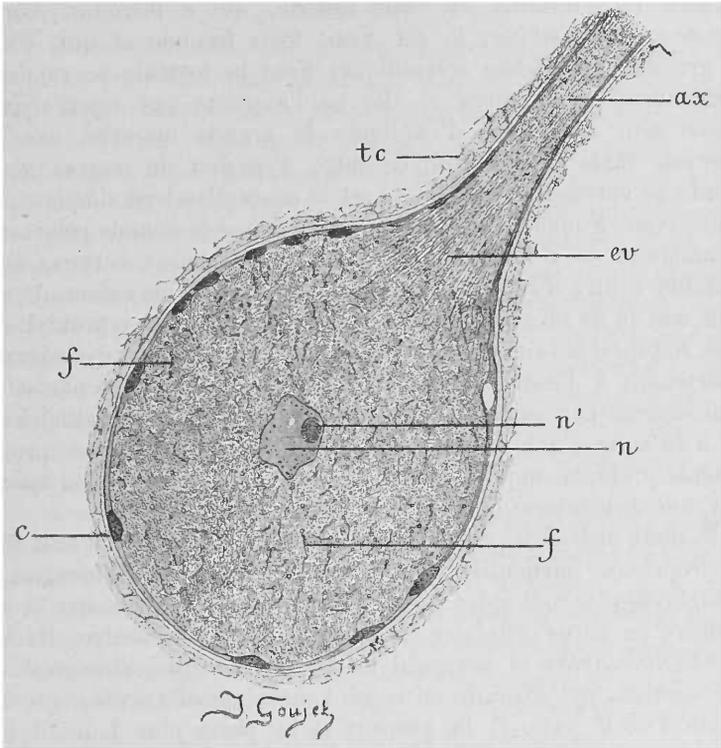


FIG. 673. — Une cellule unipolaire en T du ganglion du nerf acoustique du *Petro-myson marinus*, fixation lente (un an) par le bichromate d'ammoniaque à 2 p. 100. Lavage à l'eau distillée, coloration à l'éosine hématoxylique. Conservation dans la glycérine saturée de sel marin.

n, noyau; — *n'*, nucléole de la cellule ganglionnaire. Le globe de celle-ci est partout formé par un embrouillement inextricable de fibrilles au sein d'une substance protoplasmique granuleuse. — *ff*, certaines de ces fibrilles vues obliquement sur l'étendue de leur parcours répondant à l'épaisseur de la coupe et se montrant sur le plan superficiel comme un petit cercle en section transversale. — *c*, capsule de la cellule ganglionnaire, elle est doublée de noyaux endothéliaux et se prolonge sur le cylindre-axe *ax*. — *tc*, conjonctif.

ev, éventails de fibrilles nerveuses sortant de la cellule pour se résumer en fibrilles nerveuses parallèles tout le long du cylindre d'axe. — (Ocul. 1, obj. 8, de Reichert, chambre claire.)

partout également incolore prend forcément aussi l'apparence d'un rets. Mais s'agit-il d'un réseau véritable, répondant comme l'entend VAN GEHUCHTEN, par exemple, au réticulum plastinien de CARNOY; ou bien d'une simple apparence causée par les rapprochements et les éloignements successifs de fibrilles continues au sein du protoplasma nutritif? C'est ce qu'il est difficile de décider. La preuve en est donnée

par la façon toute différente dont les auteurs de la « théorie de la polarisation dynamique » des cellules nerveuses, VAN GEHUCHTEN et RAMÓN Y CAJAL, interprètent cette seule et même figure en réseau.

Théorie de la polarisation dynamique. — VAN GEHUCHTEN (1) est l'auteur incontestable de cette théorie, qui a introduit dans la science une hypothèse, il est vrai, mais féconde et qui, comme les grandes hypothèses scientifiques dont la formule se rapproche sensiblement de la vérité si elle ne l'exprime pas intégralement, permet non seulement d'expliquer la grande majorité des faits observés, mais d'en prévoir en outre *a priori* de nouveaux, qui ensuite se vérifient. Voici quelle est la conception très simple de VAN GEHUCHTEN, à laquelle CAJAL a ensuite donné le nom de polarisation dynamique : — « Le corps cellulaire d'un élément nerveux est le véritable centre d'action. C'est là qu'arrivent les ébranlements nerveux, soit qu'ils lui soient amenés par ses prolongements protoplasmiques, soit qu'il les ait reçus directement de ramifications cylindraxiles appartenant à d'autres éléments. C'est de là aussi que partent les ébranlements nerveux pour parcourir le prolongement cylindraxile, soit à la suite d'une excitation amenée à la cellule par ses prolongements protoplasmiques, soit à la suite d'une modification spéciale survenue directement dans la cellule elle-même (2) ».

Les deux ordres de prolongements de la cellule nerveuse sont doués de propriétés particulières à chacun d'eux. Les prolongements protoplasmiques sont aptes à recevoir l'impression extérieure et à la conduire au corps cellulaire de la périphérie au centre. Ils sont *impressionnables* et jouissent de la *conduction cellulipète*. Le prolongement cylindraxile ne reçoit l'ébranlement nerveux que de la cellule d'où il part. Il la propage et la porte plus loin : il jouit exclusivement de la *conduction cellulifuge*. Il n'est pas impressionnable, mais en revanche apte à conduire, du centre à la périphérie, l'onde nerveuse, soit sur un muscle, soit sur les prolongements protoplasmiques d'une autre cellule nerveuse, et à la décharger là par ses extrémités, mais jamais sur son parcours. Il peut croiser d'autres cylindres d'axe et ne leur transmet rien, des prolongements protoplasmiques en marche et il ne leur transmet rien non plus. Il faut, pour que l'onde nerveuse passe de neurone à neurone, le concours entre eux des deux dispositifs terminaux : terminaisons libres d'un cylindre d'axe issu d'une cellule nerveuse et terminaisons libres d'un prolongement protoplasmique né d'une autre cellule nerveuse. C'est l'*articulation de CAJAL*. Un prolongement protoplas-

(1) Voyez VAN GEHUCHTEN (*Anatomie du système nerveux de l'Homme*, 2^e édit., p. 207-209), l'historique de cette question.

(2) VAN GEHUCHTEN, *ibidem*, p. 206.

mique ne fait pas passer le mouvement nerveux à un autre prolongement protoplasmique. Enfin, l'onde nerveuse suscitée par la cellule ne remonte jamais dans les prolongements protoplasmiques de celle-ci; elle file toujours par le prolongement cylindraxile: elle est axipète.

Cette dernière assertion était, à l'avance, justifiée par l'expérience de GAD (1), qui avait fait ressortir ce fait que, si l'on excite le segment central d'une racine antérieure des paires rachidiennes, cette excitation n'est suivie d'aucun mouvement réflexe. La voie des prolongements protoplasmiques des cellules des cornes antérieures est donc fermée à l'excitation. Celle-ci ne remonte pas le long des prolongements dans le sens que VAN GEHUCHTEN a appelé depuis cellulifuge; sinon elle déterminerait des mouvements réflexes. GAD supposait qu'elle aurait pu le faire par le « réseau de Gerlach » dont chacun admettait alors l'existence. Nous pouvons dire actuellement que la voie n'est pas non plus celle des nombreux prolongements nerveux qui s'entre-croisent, dans les cornes antérieures, avec les prolongements protoplasmiques des cellules motrices de celles-ci. Un prolongement protoplasmique ne propage donc pas le mouvement nerveux dans les prolongements protoplasmiques d'un autre neurone.

Actuellement, RAMÓN Y CAJAL propose une modification à la théorie (2). La formule générale de celle-ci, pour s'adapter à tous les faits observés, devrait, selon lui, être ramenée à celle-ci: le courant nerveux, résultant de l'impression reçue soit par les extrémités libres des prolongements protoplasmiques, soit directement par le corps cellulaire est, à partir de là, « dendrifuge » ou « somatifuge », et « axipète » par le plus court chemin. Si le cylindre-axe part d'un prolongement protoplasmique, ce qui arrive en maintes circonstances, l'onde nerveuse provenant des impressions reçues par les branches protoplasmiques arborisées au delà de son point d'émergence par le prolongement, n'a pas besoin de passer par le corps cellulaire pour se réfléchir sur le prolongement cylindraxile. Elle y file directement en vertu de ce que CAJAL appelle « la loi de l'économie de temps ». — Le corps cellulaire, qui se renfle et prend place à une certaine distance du point d'où émerge le cylindre-axe d'un de ses prolongements protoplasmiques, reste, dans ces cas, en dehors du circuit. Ses impressions propres ou celles des prolongements protoplasmiques portés par lui en deçà de l'émergence du cylindre-axe, vont également gagner celui-ci par le plus court chemin. Il s'ensuit que, pour CAJAL, la constitution du corps protoplasmique d'une cellule pyramidale de l'écorce céré-

(1) GAD, article RÜCKENMARK, in *Encyclopédie de Eulenburg*, t. XVI, p. 673, 1888.

(2) RAMÓN Y CAJAL, *Leyes de la morfología y dinamismo de las células nerviosas* (*Revista trimestrial micrográfica*, vol. II., fasc I, mars 1897).

brale, par exemple, serait la suivante : une série de fils nerveux, issus de tous les prolongements protoplasmiques, abordent le corps cellulaire sous diverses incidences, par la voie des grosses branches de celui-ci. Puis ils se dispersent dans le corps cellulaire pour aller gagner le filament cylindraxile, l'« axone », par le plus court chemin, sans former de réseau autour du noyau. Ils se rapprochent, s'éloignent, se rapprochent encore, s'embrouillent de diverses façons, mais toujours de manière à parvenir au cylindre-axe par la voie la plus brève. Entre eux, s'ils sont parallèles, la substance chromatique de NISSL se dispose en bâtonnets ou en files de grains. Elle s'interpose en formant nécessairement des pyramides ou des cônes là où les fibres divergent, ou bien sur le pourtour du corps cellulaire, et enfin aux pôles du noyau pour former des capuchons là où les fibres s'écartent pour le contourner, puis se rassemblent au-dessous de lui pour gagner le cylindre-axe. En tout ce mouvement, les fibres demeurent indépendantes : c'est un échec-veau de fils dont chacun est individuel et de toute longueur, ne se continuant avec aucun de ses congénères pour former un rets.

La place du corps cellulaire dans le neurone est commandée, pour CAJAL, par une loi : celle de « l'économie d'espace ». Dans l'ensemble de la formation ou de l'assise ganglionnaire, le corps se développe là où il peut le faire librement, au prorata des dimensions de son noyau et de l'étendue de son protoplasma nutritif nécessitée par le fonctionnement. Telle serait la raison d'être des cellules ganglionnaires qu'il appelle « déplacées » (dislocadas), ainsi que nous les trouverons par exemple, dans la rétine. CAJAL, à ce point de vue, a parfaitement raison. — Sur le plancher du ventricule rhomboïdal (quatrième ventricule) des Ammocètes (larves des Lamproies), on trouve une série de ganglions incomplètement formés encore et dont en majorité les cellules nerveuses affectent seulement la forme de grains. Chez l'animal adulte, ces ganglions se sont énormément développés. Ils continuent à renfermer des grains ; mais, à côté d'eux, on voit des cellules ganglionnaires de forme et de taille très diverses, dont quelques-unes sont de dimensions colossales. Sur les côtés latéraux, au voisinage de l'union du plancher du quatrième ventricule et du toit de celui-ci, on rencontre constamment un certain nombre de ces cellules ganglionnaires énormes (cellules intra-épendymaires) qui semblent avoir quitté le ganglion pour se développer plus librement entre les pieds mêmes des cellules épithéliales. Elles refoulent alors ces dernières et, au-dessus d'elles, elles les réduisent à une rangée de cellules plates (voy. fig. 619). On les trouve même quelquefois, chez les grandes Ammocètes, comme pédiculées et oscillant dans la cavité du ventricule ainsi que des sortes de bourgeons, mais recouvertes toutefois par leur mince enveloppe de cellules épendymaires plates et ciliées. Leur corps est globuleux ; il n'émet qu'un prolongement unique qui s'engage dans le névraxe. Elles sem-

dent ainsi unipolaires; mais, en réalité, elles donnent d'abord des prolongements protoplasmiques par leur pédicule, et leur cylindre-axe se dégage plus loin. Elles se sont donc déplacées de par la nécessité d'accroître librement leur énorme corps. Elles fournissent aussi un exemple de cellules nerveuses dont le filament cylindraxile se dégage du corps au delà des prolongements protoplasmiques; je puis donc les produire dans cette discussion. Mais j'en parle encore pour une autre raison que voici: de même que toutes les autres cellules ganglionnaires des cyclostomes, qui sont des corps cellulaires géants, celles-ci permettent de voir, même après la simple fixation par les bichromates, que la masse protoplasmique environnant le noyau est essentiellement composée d'un nombre incalculable de fils embrouillés comme si on les avait empeletonnés sans règle. Et c'est de ces fils que se dégage le prolongement unique, formé lui-même de fils parallèles. Le cylindre-axe ne naissant que plus loin, ces fils nerveux du pédicule commun viennent donc de ceux qui règnent dans les prolongements protoplasmiques. — Or, dans la conception de CAJAL, tous devraient avoir gagné le cylindre-axe par le plus court chemin, en s'épargnant un trajet rétrograde dans le corps cellulaire. Ou bien il faudrait admettre qu'autour de ce dernier il y a une « corbeille de Kölliker », analogue à celles décrites par EHRlich et DOGIEL autour du corps des cellules dites unipolaires des ganglions des paires rachidiennes, et fournissant à ce corps des excitations directes. Mais, jusqu'ici, je n'ai pu voir s'engager aucun prolongement nerveux dans la petite capsule formée par l'épendyme à ces singulières cellules. Je ne puis donc leur appliquer l'explication donnée par CAJAL pour le cas des cellules nerveuses, en apparence unipolaires, des ganglions rachidiens.

Cette explication est d'ailleurs très ingénieuse. On sait maintenant que les cellules des ganglions des racines postérieures des nerfs rachidiens ne sont pas de véritables cellules unipolaires. Elles sont toutes bipolaires chez les embryons de mammifères et restent telles chez les Poissons. Mais leur prolongement unique (fig. 674), branché en T chez les mammifères adultes (RANVIER) à sa jonction avec la fibre nerveuse à moelle correspondant à la racine postérieure, envoie vers la périphérie une gerbe de fibrilles qui constituent, sous forme d'un filament nerveux épanoui à sa terminaison, en réalité l'origine des prolongements protoplasmiques vrais, c'est-à-dire excitables et réceptifs du neurone sensitif dont la cellule est le corps. Par l'autre branche du T, marche vers la moelle un autre faisceau qui s'y arborise et s'y termine, représentant ici le véritable filament de Deiters du neurone. La fibre périphérique est donc une voie cellulipète entre les terminaisons sensitives et la cellule nerveuse dans la conception de VAN GEHUCHTEN. La branche du T qui aborde la moelle, puis s'y arborise et s'y termine, est la voie cellulifuge ou cylindraxile. Ceci est actuellement accepté par

tout le monde. Mais CAJAL fait varier la conception. Il admet que l'onde nerveuse recueillie par les fibrilles sensibles terminales (dendrites), arrivée au nœud de la bifurcation en T, file droit dans la branche cylindraxile, sans se dériver dans le pédicule du T pour gagner le corps cellulaire, le contourner et se réfléchir ensuite sur le

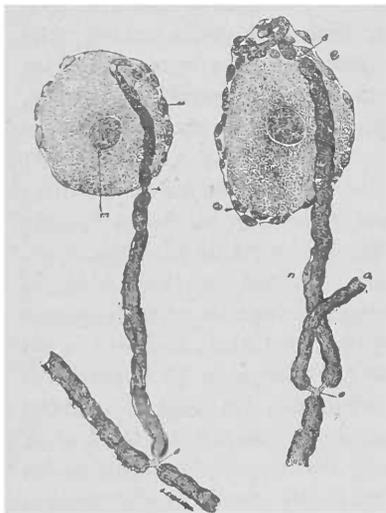


FIG. 674. — Deux cellules nerveuses des ganglions spinaux du Lapin, isolées par dissociation après injection interstitielle d'une solution d'acide osmique à 1 p. 200. Coloration par le picrocarminate; conservation dans la glycérine (d'après RANVIER, fig. empruntée à DÉJÉRINE).

e, étranglement du tube en T; — n, noyau du premier segment interannulaire de la branche cellulaire du T; — e', premier étranglement annulaire de la branche cellulaire du T; — m, noyau de la cellule ganglionnaire; — x, noyau de l'endothélium capsulaire.

cylindre-axe. Elle s'épargne ce détour et marche directement vers la moelle. Quant à la cellule ganglionnaire, rejetée de côté en vertu de la « loi de l'économie d'espace » de CAJAL, elle nourrit le neurone et, de plus, elle envoie à la branche médullaire du T les incitations que lui transmet directement la terminaison cylindraxile de DOGIEL, disposée en corbeille autour de son propre globe protoplasmique. Elle sera ainsi pour son propre compte le siège d'un mouvement somatique et axipète direct plus ou moins contingent. Le mouvement principal, réellement fonctionnel du neurone sensitif, sera *dendrifuge axipète direct* et ne la parcourra pas.

Ce sont là, — qu'on me permette de le dire — de simples vues de l'esprit; et je dois ajouter qu'elles ne sont pas du tout d'accord avec les notions fournies par l'anatomie générale sur la fonctionnalité des éléments cellulaires différenciés. On sait qu'un cil ne vibre plus, non seulement s'il est isolé de la cellule

qui le porte, mais encore si, la cellule étant rompue en deux, il est porté sur le segment qui ne renferme pas le noyau. Il est également difficile de présumer que le mouvement spécial dont la cellule nerveuse est l'instrument soit à un pareil degré indépendant du noyau et du protoplasma, qui règlent et entretiennent la vie propre de l'élément cellulaire entier et toutes les expressions de celle-ci, donc aussi la fonction. Pour ce motif et pour plusieurs autres, dont le principal est la constitution fibrillaire des cellules intra-épendymaires des cyclostomes dont toutes les branches protoplasmiques et le filament cylindraxile viennent d'un seul et même prolongement du corps, tandis que le

corps lui-même ne paraît être en rapport avec aucune terminaison cylindraxile, je préfère de beaucoup la conception de VAN GEUCHTEN à celle de CAJAL. Mais il y a d'autres raisons pour ne pas déposséder le corps cellulaire de son intervention nécessaire entre l'impression reçue par les dendrites et celle transmise au cylindre d'axe sous forme d'onde nerveuse cellulifuge.

Valeur fonctionnelle des substances chromatique et achromatique, du protoplasma et du noyau. — De quelque façon qu'on la considère, la substance chromatique de NISSL a pour substratum le protoplasma nutritif, non différencié, de la cellule nerveuse. Le corps de celle-ci, qu'il soit globuleux ou rameux, se poursuit aussi loin que ce protoplasma lui-même. Or, nous savons que la substance chromatique, indicatrice du protoplasma, existe tout aussi bien dans les branches maîtresses de bifurcation du corps cellulaire que dans le globe de ce dernier. D'autre part, un certain nombre de faits expérimentaux et, en premier lieu, ceux de HODGE (1), ont mis hors de doute que l'abon-

(1) Voici l'histoire de cette question. — F. C. HODGE, de 1888 à 1894, a indiqué les faits suivants. Il excite par un courant induit les ganglions intervertébraux des racines postérieures des nerfs spinaux ; et en outre il étudie les effets de la fatigue en comparant les ganglions céphaliques de certains invertébrés, tels que les Abeilles, les uns fixés dès le matin après le repos de la nuit, les autres fixés le soir après le travail du jour. Il emploie comme fixateur la solution d'acide osmique à 1 pour 100 (Some effects of stimulating ganglion cells. Prelim. Comm., *American Journ. Psych.*, vol. I, p. 479, Baltimore, 1888. — Some effects of electrically stimulating ganglion cells. (*Dissertation*), *ibidem*, vol. II, p. 376-489. — The process of recovery from the fatigue occasioned by the electrical stimulation of ganglion cells., *ibidem*, vol. III, p. 530, 1891 ; Worcester, *Journ. of Morphology*, vol. VII, 1892, n° 2 (november), p. 1. — Die Nervenzelle bei der Geburt und beim Tode an Alterschwache (*Anatom. Anzeiger*, vol. IX, n° 23, p. 706-710, 1^{er} août).

Dans une cellule nerveuse au repos, le noyau est moins coloré par l'acide osmique que le protoplasma, tandis que dans une cellule fatiguée il est plus foncé, de contour irrégulier et notablement diminué de volume. Le protoplasma de la cellule fatiguée éprouve un léger retrait. Il réduit moins intensément l'acide osmique et enfin *il montre des vacuoles*. Les progrès de l'âge amènent à peu près les mêmes modifications que la fatigue (Homme de quatre-vingt-douze ans) et, chez les invertébrés, une réduction du nombre des cellules nerveuses pouvant atteindre un quart du chiffre primitif (ganglion cérébroïde des Abeilles).

F. VAS (Studien ueber d. Bau. d. Chromatins in d. Sympathischen Ganglienzelle. *Arch. f. mikr. Anatomie*, t. XL, Heft III, p. 375-389, 1892) a expérimenté sur le ganglion cervical supérieur du sympathique du Lapin. Il excite le nerf d'un côté à 3 centimètres au-dessous du ganglion, le ganglion du côté opposé servant de témoin. Il a vu que les cellules du ganglion excité augmentent de volume ainsi que leurs noyaux. Il constate que les granulations de chromatine qui, dans la cellule au repos, sont disposées autour du noyau, émigrent à la périphérie dans les cellules excitées ; de façon qu'on voit une zone claire autour du noyau à la place de la zone plus fortement colorée normale.

Vas n'émet pas l'hypothèse que la quantité de chromatine diminue pendant la période d'activité ; en revanche, il signale un déplacement du noyau, vers la périphérie du corps cellulaire. — Les expériences de Vas furent répétées par LAMBERT

dance et la répartition de la substance chromatique varient, au sein des corps et des prolongements protoplasmiques principaux des cellules nerveuses, dans l'état de repos, d'activité et d'épuisement par suite d'un fonctionnement intensif et prolongé. VAS a constaté qu'après quinze minutes d'excitation du sympathique, les cellules du ganglion cervical supérieur du Lapin deviennent turgescentes; la substance chromatique disparaît parfois complètement au voisinage du noyau et gagne la périphérie du corps cellulaire. MANN a contrôlé et étendu les expériences de HODGE et de VAS; il conclut que, dans les cellules nerveuses fonctionnant normalement, la substance chromatique, accu-

sur le Lapin et le Chat (Note sur les modifications produites par l'excitation électrique dans les cellules nerveuses des ganglions sympathiques (Note préliminaire) *Compt. rend. hebdomadaire de la Société de Biologie*, n° 31, série 9, t. V, p. 872-881, 1893). LAMBERT ne put constater de variations bien saisissables du volume des corps cellulaires ni des noyaux des cellules ganglionnaires.

En 1894, MANN (*What alterations are produced in nerve cells by work?* Note lue d'abord le 18 mai 1894 à la Scottish Microscopical Society et publiée sous le titre: « Histological changes induced in sympathetic, motor and sensory nerve cells by functional activity » dans *The Journal of Anatomy and Physiology*, vol. XXIX, p. 100-107, 1895), a de son côté repris les expériences de VAS. Il a, lui aussi, excité le ganglion cervical supérieur du sympathique du Lapin et du Chat. Il a fait ses fixations par diverses solutions osmiques, mais surtout par un réactif fixateur particulier (solution saturée de sublimé dans 100 centimètres cubes de solution aqueuse de chlorure de sodium à 3/4 pour 100, additionnée de 1 gramme d'acide picrique et de 1 gramme de tanin). Après cette fixation, il a fait agir diverses matières colorantes et en particulier le bleu de méthylène agissant sur des coupes minces faites après fixation par le bichlorure et inclusion dans la paraffine, préalablement collées à l'albumine sur la lame de verre, puis débarrassées de la paraffine par le procédé ordinaire. Ensuite il fait une coloration compliquée, par le procédé suivant.

La solution colorante est composée ainsi :

Bleu de méthyle (Grübler) soluble dans l'eau et à	
peu près complètement insoluble dans l'alcool	1 gramme
Eosine soluble dans l'eau (Grübler).	1 —
Eau distillée.	100 —

On y laisse les coupes vingt-quatre heures, on lave et on déshydrate par l'alcool absolu. Puis on place les lames de verre portant les préparations dans un cristalliseur de verre renfermant 30 centimètres cubes d'alcool absolu additionné de quatre gouttes de solution de soude dans l'alcool absolu à 1 pour 100. Au bout d'une à cinq minutes la préparation vire du bleu pur au rougeâtre. On lave alors largement à l'alcool absolu pour enlever toute trace de soude caustique. Quand elle n'émet plus de nuages d'un bleu rougeâtre, on porte la préparation dans l'eau acidulée par deux ou trois gouttes d'acide acétique, et on l'y laisse trois minutes pour neutraliser toute trace de soude, fixer l'éosine et foncer le bleu en couleur. On déshydrate par l'alcool absolu et l'on monte dans le baume de térébenthine. — L'auteur ajoute que cette méthode est la meilleure pour colorer la chromatine des noyaux des cellules nerveuses. Mais je dois de mon côté faire de formelles réserves sur les conclusions qu'on peut tirer d'une telle façon de manipuler des éléments aussi délicats que des cellules nerveuses ganglionnaires.

mulée dans le protoplasma pendant le repos, se dépense peu à peu exactement comme le matériel sécrétoire d'une cellule glandulaire qui fonctionne. Le corps protoplasmique et le noyau se gonflent, la cellule devient turgide. Avec la fatigue et l'épuisement s'observent la diminution de la substance chromatique, le retrait du corps cellulaire et une sorte de chiffonnement du noyau. Si donc on considère la substance chromatique comme un matériel nutritif accumulé dans le protoplasma de la cellule nerveuse, on voit que celle-ci le dépense en fonctionnant, et que sa fatigue et son épuisement se traduisent par des signes histologiques en somme peu différents de ceux observés dans une cellule mucipare de la glande sous-maxillaire d'abord mise en charge par le repos, et ensuite épuisée parce qu'elle a fonctionné à fond. Les variations observées par LUGARO (1), qui a repris les expé-

(1) LUGARO, *Sulle modificazioni delle cellule nervose dei diversi stati funzionali (Lo Sperimentale, anno XLIX, fasc. II; mém. résumé dans Arch. Ital. de Biol., vol. XXIV, p. 258)*, a fait une série de recherches histologiques et expérimentales dans le but de vérifier et de contrôler les résultats énoncés par VAS et par MANN. Il est arrivé aux conclusions suivantes. — *a)* Au repos, la substance chromatique s'accumule et est très abondante au début de la période d'activité. — *b)* L'activité s'accompagne d'une augmentation du volume du corps cellulaire, des noyaux et des nucléoles dans les cellules sympathiques, motrices et sensitives. — *c)* La fatigue donne lieu à un retrait du noyau et vraisemblablement aussi du corps cellulaire ainsi qu'à la diffusion de la substance chromatique.

LUGARO a conduit ses expériences avec beaucoup de soin et il a fait des mensurations très multipliées (1000 cellules par ganglion). Il a cherché à éviter de confondre comme VAS l'état d'excitation avec l'état de fonctionnement normal, et aussi les effets de ce dernier avec l'excitation produite sur le protoplasma vivant par l'immersion dans les réactifs fixateurs. Concluant que l'état pris par les cellules ganglionnaires qui meurent lentement se rapproche le plus de l'état de repos, pour avoir des préparations répondant au repos il tue rapidement l'animal par le chloroforme, et il n'enlève le ganglion que quelques heures après. Il écarte (ainsi pense-t-il) le risque de les fixer à l'état d'activité (celle-ci semblant continue pour les ganglions du sympathique), et du même coup l'excitation mécanique produite par l'excision sur le ganglion encore vivant ainsi que son excitation chimique par l'alcool absolu, choisi par lui comme fixateur. Sa technique physiologique consiste à exciter le ganglion cervical supérieur du sympathique chez le Lapin, les électrodes placés à 3 centimètres environ au-dessous. Il excite pendant cinq, quinze, trente minutes, une, trois ou six heures, en contrôlant par la constatation de la dilatation pupillaire. Les ganglions sont ensuite fixés immédiatement ou pour comparaison au bout de plusieurs heures après la mort. Au point de vue de la substance chromatique, LUGARO conclut de ses recherches que toutes les catégories de NISSL ne répondent nullement à des types cellulaires déterminés; que la substance chromatique est renfermée dans le protoplasma achromatique comme dans les mailles d'une éponge; enfin, que l'activité rend les cellules ganglionnaires *hyperchromatiques* et le repos et la fatigue les réduisent à l'état d'éléments *hypochromatiques*. La position des nucléoles ne subit aucune variation contrairement à ce qu'avait cru observer MAGINI. — Le point contestable de toutes ces recherches dans lesquelles HODGE, VAS, MANN et LUGARO ont passé beaucoup de temps et pris beaucoup de peine, est à mon sens qu'on n'est pas toujours certain d'avoir amené, par exemple, la fatigue des cellules nerveuses comme on le peut faire

riences de VAS et de MANN, sont exactement du même ordre. En outre, L. DOR (1) a constaté dans la rétine un fait important : c'est que, par le fonctionnement et l'épuisement, le chimisme de certaines cellules nerveuses change. Ainsi, les noyaux des cellules visuelles répondant aux cônes chez la Grenouille et un certain nombre de grains internes qui probablement répondent, eux aussi, aux cônes, ne se colorent plus comme ceux répondant aux bâtonnets quand on a insolé la rétine par la lumière rouge. « Les couleurs, en les impressionnant, modifient leurs réactions chimiques ; ils deviennent un peu plus alcalins et un peu plus acides, et font alors des combinaisons plus stables avec certaines matières colorantes qu'avec d'autres. » — De tous ces faits, encore il est vrai, pour la plupart à l'étude, mais qui se groupent en un sens convergent et concordant, on peut du moins tirer une conclusion : c'est que le fonctionnement amène dans le corps des cellules nerveuses une variation chimique et des changements histologiques saisissables, plus ou moins comparables à ceux présentés par une cellule, soit musculaire, soit glandulaire, pendant sa période d'activité physiologique et au terme de celle-ci.

Dégénérescence de Nissl. — Ce que MARINESCO (2) a désigné, sous le nom de « dégénérescence de Nissl », met, de son côté, en évidence l'influence du corps cellulaire de l'élément nerveux sur le fonctionnement du neurone entier. NISSL a vu, contrairement à ce qu'on croyait, que non seulement dans un nerf sectionné par le travers le segment périphérique des fibres nerveuses dégénère ; mais encore, et en outre, que la cellule nerveuse correspondante éprouve après un temps court, parfois au bout de vingt-quatre heures, des modifications remarquables. Alors que le cylindre-axe n'est pas même encore morcelé dans le bout périphérique du nerf, la structure des cellules radiculaires de ce même nerf amputées de leurs prolongements cylindraxiles est déjà changée. L'ordonnance typique et connue de la substance chromatophile disparaît. Cette substance diffuse comme si elle se dissolvait dans le protoplasma et s'amasse sur la marge du corps cellulaire ; tandis qu'autour du noyau il se forme un halo ou une série d'aires rondes, où parfois la substance chromatique a totalement dis-

si aisément pour les cellules des glandes soumises à l'action des nerfs moteurs glandulaires. Il semble en effet que la fatigue résulte principalement sinon exclusivement, pour les cellules nerveuses, de l'insuffisance de leur irrigation sanguine (MORAT).

(1) L. DOR, De l'action de la lumière sur les éléments de la rétine, et en particulier de l'action de la lumière rouge sur les noyaux des cônes (*Société française d'ophtalmologie*, congrès de 1896).

(2) MARINESCO, Des lésions primitives et des lésions secondaires de la cellule nerveuse (*Comptes rend. hebdomadaires des séances de la Société de Biologie*, 25 janvier 1896). Des polynévrites en rapport avec les lésions secondaires et les lésions primitives des cellules nerveuses (*Revue neurologique*, 15 mars 1896).

paru. Le noyau lui-même n'occupe plus sa position ordinaire dans le corps cellulaire ; il se porte sur l'un de ses côtés et fait quelquefois une légère saillie au dehors (VAN GEHUCHTEN). — Tout ce mouvement débute autour du noyau et me semble consécutif à la formation, dans le protoplasma du corps cellulaire, de vacuoles qui peut-être expulsent des gouttes sarcodiques et, en tout cas, mobilisent le noyau comme celui d'une cellule dont le protoplasma subit la vacuolisation. Il répond à ce que MARINESCO a désigné sous le nom de *réaction à distance*. La réaction à distance est, en tout cas, engagée par le retentissement d'une lésion du prolongement nerveux sur le corps cellulaire qui l'a émis : que ce prolongement soit d'ailleurs celui d'un nerf sensitif et résume des prolongements protoplasmiques, ou qu'il soit celui d'un nerf moteur et, conséquemment, un cylindre-axe. DÉJÉRINE, MARINESCO, ont de même fait voir que la réaction s'opère aussi bien quand le cylindre-axe est lésé par une névrite périphérique, que lorsqu'il a été interrompu par une section. Tout ceci n'est guère d'accord avec la conception d'un évitement possible du corps cellulaire par l'onde nerveuse qui parcourt le neurone de ses extrémités dendritiques à ses terminaisons cylindraxiles. On en tire forcément cette conception que le neurone est un organisme mono-cellulaire dont la vie nutritive, évolutive et fonctionnelle, règne dans un tout indivisible.

La réaction à distance peut, d'après les recherches de MARINESCO, se borner à des modifications de la substance chromatique du corps cellulaire et des principaux prolongements protoplasmiques de la cellule nerveuse. La lésion est dès lors réparable. Le prolongement nerveux, tranché ou détruit par la névrite, se reproduit par le mécanisme bien connu de la régénération des nerfs après leur section. Mais, dès que la substance achromatique a été lésée et détruite à son tour, le segment central du nerf sectionné subit une dégénération progressive ; puis la cellule nerveuse s'atrophie et disparaît. Il faut donc conclure que la substance chromatique est liée à la portion nutritive du protoplasma (*trophoplasma*) et que la substance achromatique, formée de fils nerveux unis et séparés par le protoplasma hyalin, est bien celle qui jouit de la vie propre à l'élément nerveux considéré en tant que cellule (protoplasma actif ou *kinétoplasma*). Ainsi s'explique l'absence totale du protoplasma granuleux dans nombre de cellules nerveuses : — les grains, par exemple. Toutes les cellules ganglionnaires, même les plus volumineuses, commencent du reste, dans la phase fœtale de leur développement, par avoir un corps cellulaire réduit au protoplasma achromatique, hyalin, qui de prime abord semble envelopper le noyau comme d'un vernis. Ce protoplasma est donc bien celui essentiel à la cellule nerveuse : celui qui est l'origine et l'instrument, le siège exclusif aussi, du mouvement nerveux. C'est lui qui se différencie en prenant place autour du noyau (cellules

nerveuses embryonnaires et fœtales, grains adultes). La substance chromatique nucléaire est alors la seule que possède la cellule nerveuse; et les observations de NISSL ainsi que les expériences de L. DOR tendent à montrer que celle-ci se modifie lorsque la cellule fonctionne intensément. MAGINI (1) a également fait une observation intéressante au sujet du noyau des cellules ganglionnaires du lobe électrique de la Torpille. Quand celle-ci meurt spontanément, ce noyau occupe un point quelconque à l'intérieur du corps cellulaire et le nucléole reste central. Quand on tue l'animal, ce qui suscite chez lui une série de décharges électriques répétées, on trouve ensuite tous les noyaux des cellules nerveuses du lobe électrique transportés sur un seul et même côté du corps cellulaire, vers l'origine du prolongement cylindre-axe. Les nucléoles sont tous appliqués contre la membrane du noyau dans la direction du point d'émergence du filament axile. Un tel phénomène ne peut être expliqué que par la mise en jeu de la contractilité protoplasmique s'exerçant dans le sens même de l'onde nerveuse, c'est-à-dire axipète. Toutefois, il s'agit ici d'une observation limitée à un ordre unique et tout particulier d'éléments (cellules motrices-électriques), et depuis lors nul n'est parvenu à la reproduire. LUGARO, par exemple, n'a observé aucun mouvement du noyau et du nucléole comparable à celui relaté par MAGINI dans les cellules ganglionnaires fixées à l'état de pleine excitation.

Schéma provisoire de la constitution et de la fonctionnalité de la cellule nerveuse. — Voici, en résumé, comment actuellement à mon sens on peut se faire une idée de la cellule nerveuse au point de vue de sa constitution histologique et de sa fonctionnalité générale. Il faut considérer le *corps de la cellule* (c'est-à-dire la portion de celle-ci qui renferme le noyau), comme le centre de la vie individuelle du neurone. C'est le corps cellulaire qui suscite et entretient l'activité du neurone tout entier au point de vue fonctionnel; c'est aussi à son niveau que s'opèrent les échanges premiers entre le milieu ambiant et la substance propre de la cellule nerveuse. Aussi, suivant une loi formulée depuis longtemps par PIERRET, le volume du corps cellulaire d'une cellule nerveuse est-il proportionnel à sa portée physiologique (2). Par

(1) MAGINI, L'orientation des nucléoles des cellules nerveuses motrices dans le lobe électrique de la Torpille à l'état d'excitation (*Arch. Ital. de Biologie*, t. XXII, 1894).

(2) A. PIERRET a démontré absolument ce fait (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, p. 1422-1425, 1878), pour le cas particulier des centres nerveux de l'Homme. Il a vu, par exemple, qu'à la région dorsale de la moelle, les cellules (motrices) des cornes antérieures sont de moitié plus petites que leurs homologues de la région lombaire, qui commandent les muscles très éloignés des membres inférieurs. Dans la région cervicale, où ces mêmes cellules commandent les muscles des membres thoraciques moins éloignés de la moelle que ceux des membres pelviens, les cellules des cornes antérieures sont plus grosses que dans la région dorsale et moins grosses que dans la région lombaire, etc.

portée physiologique, il faut entendre la distance à parcourir par le mouvement nerveux : soit du point où il est transmis de la périphérie au corps de la cellule, soit du point où il est projeté à la périphérie sur un muscle, une glande, un organe électrique ou sur les prolongements réceptifs d'un autre neurone par cette même cellule. En d'autres termes, c'est la distance des extrémités réceptives (celles des prolongements protoplasmiques) au corps, et la distance du corps aux ultimes terminaisons cylindraxiles. La portée physiologique d'une cellule nerveuse est également fonction des aires desservies par ses prolongements protoplasmiques ou son arborisation cylindraxile. Si le chevelu des uns et des autres est très riche et se distribue sur de grandes surfaces bien qu'à une petite distance du corps cellulaire, la cellule a néanmoins une portée physiologique étendue et son corps cellulaire est de volume proportionnel à celle-ci.

Quand une cellule nerveuse est petite et de courte portée — comme par exemple un grain bipolaire de la rétine dont l'étendue est inférieure à l'épaisseur de cette mince membrane — son corps cellulaire est donc peu développé. Il ne renferme alors non plus aucune substance chromatique, ni celle de NISSL, ni une autre. Si la cellule est volumineuse et de portée longue (ex. cellule des cornes antérieures de la moelle), ou étendue (ex. grosses cellules amacrines de la rétine), le corps cellulaire devient de constitution complexe. Outre le protoplasma actif, achromatique, il renferme une quantité plus ou moins considérable de protoplasma granuleux. Celui-ci sert de support à une série de matériaux de réserve dont la substance chromatique de NISSL fait partie ; mais il y en a d'autres. C'est ce protoplasma qui est le siège de mouvements de nutrition et d'échanges divers, aboutissant souvent à la formation de granulations pigmentaires. Il prend place entre les fibrilles et groupes de fibrilles du protoplasma actif, différencié pour l'action nerveuse, comme celui d'une cellule musculaire entre les cylindres primitifs de substance contractile.

Ce qu'on observe dans la réaction à distance à la suite des sections nerveuses ou des névrites périphériques permet de supposer que, de même que le protoplasma indifférent et nutritif de la plupart des cellules, celui des cellules nerveuses peut être le siège d'un mouvement vacuolaire. De là à conclure, comme le fait CAJAL, que c'est lui qui dans les prolongements de la cellule jouit de la contractilité et en détermine la rétraction, de façon à les désarticuler d'avec des terminaisons cylindraxiles excitatrices, il n'y a qu'un pas, mais qu'avec VAN GEHUCHTEN je juge trop grand. On ne peut non plus faire d'hypothèses scientifiques sur la constitution intime du protoplasma actif au sein du corps cellulaire. On voit seulement qu'il édifie des formations fibrillaires qui se poursuivent dans les prolongements protoplasmiques et qui se résument dans le filament axile, parfois si ténu à l'issue de son

cône d'émergence (grosses cellules ganglionnaires de la rétine) qu'on n'est guère autorisé à lui supposer une constitution complexe. Dire qu'il y a là un réseau plutôt qu'un empelotonnement ou un dispositif plexiforme, ou bien que les fibrilles gagnent le cylindre-axe par le plus court chemin à travers le corps cellulaire, — ceci surtout par l'inspection de figures en silhouette obtenues par le chromate d'argent, — c'est prétendre préjuger de l'organisation intérieure d'un objet dont on verrait l'ombre sur un mur.

Quoi qu'il en soit, le corps cellulaire d'une cellule nerveuse commence toujours par être un *grain*, c'est-à-dire un noyau entouré d'une mince couche de protoplasma hyalin, actif, achromatique, disposé à sa surface comme un vernis. Puis, il développe ensuite une propriété fondamentale et sur laquelle a dès longtemps insisté RANVIER : celle de pousser des prolongements dont la croissance est continue à partir du corps jusqu'à leur point d'arrivée au lieu où doit s'exercer leur fonction. Cette croissance s'effectue dans un sens toujours déterminé : les prolongements des neurones vont chercher électivement, au milieu des tissus et souvent à des distances énormes de leur corps cellulaire d'origine, le lieu de leur dispositif terminal. Et arrivés là, ils le déploient au contact des éléments anatomiques qui doivent les impressionner s'ils sont réceptifs, ou qu'ils doivent soit impressionner, soit exciter s'ils sont inducteurs du mouvement nerveux, c'est-à-dire cylindraxiles. Engagés par exemple dans les intervalles des cellules malpighiennes du museau de la Taupe (1), usés là par le bout et réduits en petites boules qui tombent avec les squames quand l'évolution épidermique a amené à la surface les assises profondes de l'épithélium où ils se terminaient tout d'abord, ils continuent à croître comme les ramuscules émondés d'un arbre, pour maintenir leur extrémité réceptive à sa place physiologique dans la nouvelle assise profonde du corps muqueux qui se reforme. Si on les sectionne par leur travers sur leur chemin, ils repoussent comme les rejets d'un arbre taillé et derechef ils se mettent en marche, comme d'un pas sûr, vers le lieu de leur aboutissement fonctionnel. Leur croissance se fait même souvent dans leur continuité, comme je le montrerai en décrivant les segments courts intercalaires des fibres nerveuses à myéline. Tant qu'elle vit, la cellule nerveuse pousse ses prolongements des deux ordres comme un arbre ses branches et ses racines. Elle dirige cette poussée dans le sens exact des connexions nécessaires de l'extrémité de ses prolongements, destinée à la relier aux points d'origine des impressions qu'elle doit recevoir et d'un autre côté aux points d'arrivée des incitations, motrices ou sensibles, dont elle est elle-même le point de départ. Comparons encore la cellule nerveuse qui se développe au germe d'une plante : en admet-

(1) L. RANVIER, *Traité techn. d'Histologie*, 2^e édit., p. 694-695.

tant que la tige de celle-ci représente le cylindre-axe, et ses racines les prolongements protoplasmiques du neurone. La plante envoie électivement (tout comme la cellule nerveuse), ses dendrites à la recherche des impressions, ses racines dans le sol à la recherche des suc nutritifs. Chemin faisant, la racine déploie son chevelu dans les couches de terre végétale, souvent en stratifiant les plans de déploiement, d'autres fois en allant chercher directement au loin un plan de déploiement unique et terminal. Ou bien, inversement, elle se résout en radicules absorbantes tout à fait à la surface du sol. De même, la tige ou monte d'une seule poussée plus ou moins haut, et ensuite donne tous ses rameaux ; ou bien, tout en montant, elle émet des branches latérales qui elles-mêmes s'arborisent. Enfin, parfois, à peine née elle se résout en un buisson de branches au ras même du sol. Telles aussi les cellules nerveuses. Les amacrines sont semblables à un buisson dont les racines comme les branches naissent immédiatement d'un tronc court, en restant si semblables entre elles que leur silhouette respective ne peut être distinguée. Les cellules à cylindre-axe court de GOLGI ont végété comme une plante à courte tige. Les cellules à prolongements protoplasmiques multi-stratifiés décrites dans la rétine par CAJAL répondent aux plantes dont la racine, traversant une série de couches de terre végétale superposées, a déployé dans chacune d'elles des ramifications secondaires et un chevelu de radicules plus ou moins riche, selon qu'il y a plus ou moins à recueillir dans chaque assise. J'ajouterais que la végétation se dirige non pas exactement par le plus court chemin comme l'indique CAJAL, mais par les voies les mieux perméables, c'est-à-dire offrant le moins d'obstacles à la poussée des prolongements en marche vers leur but fonctionnel. C'est ce qui explique seulement, par exemple, les grandes courbes dessinées par le filament axile des cellules ganglionnaires de la rétine avant de s'engager dans la fasciculation des fibres optiques. Car ces filaments axiles ne donnent sur leur parcours aucun rameau collatéral. Avec la loi du « plus court chemin » appliquée dans sa rigueur, on ne comprendrait pas pourquoi elles ne vont pas joindre les fibres optiques en droite ligne.

Prolongements vecteurs et arborisations actives. — Cela posé, en toute cellule nerveuse ganglionnaire, il convient de distinguer :

A) Le *corps*, renfermant le noyau. Il est plus ou moins globuleux ou rameux, souvent étendu sous forme de branches à une certaine distance de l'amas principal avec des configurations variables ; de telle sorte, le filament axile peut fort bien sembler partir d'un prolongement protoplasmique vrai, alors qu'en réalité il prend issue d'une portion du corps cellulaire étirée sous une apparence de fibre.

B) Des expansions du corps sous forme de fibres vraies, destinées à reporter au loin de la cellule, soit dans les centres eux-mêmes, soit à grande distance en dehors d'eux, l'épanouissement de ses prolongements

réceptifs ou son arborisation cylindraxile terminale. Dans ce trajet, la fibre nerveuse, qu'elle soit de signification protoplasmique ou de signification axile, prend la valeur d'un fil conducteur pur et simple : c'est un *cordon nerveux* qui, sur son parcours, ne reçoit pas d'incitations et ne fournit pas d'excitations. Le plus souvent, plusieurs fibres nerveuses ayant une telle signification se rejoignent et prennent un trajet parallèle pour marcher de conserve jusqu'à destination, quand bien même elles émanent le plus souvent de cellules différentes et parfois de neurones dont l'action physiologique est également distincte. Dans ce trajet, elles font partie du cylindre-axe d'une fibre à moelle ou d'une travée de fibres nerveuses amyéliniques. Arrivées à destination, elles se dégagent du dispositif de soutien, de protection et probablement d'isolement qui les accompagne dans leur portion purement conductrice. Elles développent au delà leurs arborisations actives.

C) Les *arborisations actives*, dès qu'elles se projettent sur une certaine étendue, sont constamment le siège du dispositif perlé quand on les met en évidence, sur un animal vivant, par la méthode du bleu de méthylène. D'autre part, soit dans une même arborisation, soit dans des arborisations qui s'entremêlent pour former une « intrication perlée », toutes les branches ne sont pas perlées, ni également perlées quand elles le sont. Il y a donc des variations en plus ou en moins dans le dispositif perlé : variations dont l'importance et la constance sont d'ailleurs telles (il importe de le remarquer) que là où l'on observe régulièrement des perles sur le nerf vivant, les méthodes de l'or ou du chromate d'argent mettent en évidence des ramilles nerveuses variqueuses bien connues depuis longtemps et qui sont les formes cadavériques des fils nerveux aptes à varier leur état perlé pendant la vie. Enfin, dans les épithéliums, sur la membrane propre des glandes, au niveau des taches ou des plaques motrices des muscles, les ramuscules nerveux terminaux finissent librement, il est vrai, mais en contractant avec les cellules épithéliales, les semelles protoplasmiques granuleuses des plaques motrices, voire avec la surface des cellules ganglionnaires à fibre spirale de la Grenouille (SMIRNOW), etc., des *contacts* et des *appuis adhésifs*. Dans l'un des cas les mieux connus (museau de la Taupe), le contact adhésif avec les cellules épithéliales dont les filaments nerveux terminaux occupent les intervalles, est même tellement solide que ces cellules, devenant de malpighiennes épidermiques, emportent avec elles les extrémités des fils nerveux dégénérés. Effritées et réduites en boules, mais sans cesser de leur adhérer, elles tombent avec les squames épidermiques dans le monde extérieur (RANVIER). — J'en ai conclu que *les filaments nerveux des arborisations actives sont fixés à leur extrémité* et susceptibles, conséquemment, de subir des variations de tension ou plus généralement d'état moléculaire qui leur permettent ou non de s'ouvrir au passage

de l'onde nerveuse en s'adaptant, si l'on veut, à la demi-longueur de celle-ci pour prendre une comparaison empruntée à la théorie des ondulations telles qu'on les conçoit en physique. J'ai, en outre, supposé que l'agent de cette variation de tension est la variation même du dispositif perlé.

Ni dans les plaques motrices des muscles striés observées sur le vivant, ni dans les épithéliums observés aussi sur le vivant par la méthode du bleu de méthylène, on ne voit les extrémités nerveuses, ici incontestablement libres, subir des mouvements de déplacement individuels. Elles sont donc bien fixées en place. J'ai fait voir, en outre, que dans les intrications perlées interceptées par les arborisations actives de cellules ganglionnaires de la rétine, les fils nerveux sont également tendus. Là, ni par le chromate d'argent, ni par l'imprégnation faite sur le vivant par le bleu de méthylène, on ne voit de dispositif terminal comparable à celui des arborisations tactiles intra-épithéliales. La seule disposition qu'on puisse ici rapporter au *contact utile* (VAN GEHUCHTEN) ou à l'*articulation* de CAJAL, c'est la série des appuis adhésifs des fils nerveux perlés entre eux. J'ai donc supposé provisoirement que l'articulation se fait là par appui : le contact utile pouvant être créé ou au contraire suspendu au gré des variations du mouvement perlé suscitées, dans le prolongement induit, en vertu de l'excitation à lui fournie par le mouvement perlé du prolongement inducteur. Si cette excitation, qui probablement est d'ordre mécanique et chimique tout à la fois, est suffisante, le prolongement récepteur, soit se perlera, soit au contraire réduira ou perdra ses perles, mais de façon à vibrer à l'unisson de l'onde nerveuse parcourant le prolongement inducteur. Si l'excitation est insuffisante ou si la cellule réceptrice est devenue momentanément moins excitable, le prolongement récepteur ne variera pas, même après avoir reçu le contact utile, de façon à laisser passer l'onde nerveuse et celle-ci ne parviendra pas au corps du neurone.

Par contre, une fois reçue par le prolongement récepteur, l'onde nerveuse marchera vers le corps cellulaire qu'elle abordera directement, si les prolongements perlés prennent naissance immédiatement au bout des expansions rameuses de celui-ci. Ou bien elle suivra, pour rejoindre ce corps cellulaire, la voie d'une expansion intermédiaire au corps et à l'arborisation réceptrice active, c'est-à-dire un cordon nerveux. Le corps cellulaire, étant à son tour impressionné, enverra, si l'excitation reçue est suffisante pour mettre en jeu son action propre, une onde nerveuse nouvelle, cette fois-ci toujours cellulifuge et dirigée vers son filament axile.

Mais — et c'est là un point très intéressant de mon hypothèse appliquée à l'explication des faits révélés par la méthode du bleu de méthylène — le prolongement axile ne recevra pas et ne projettera pas au loin cette onde nerveuse passivement. Pour que l'onde

passé et puisse mettre en jeu l'arborisation active et perlée cylindraxile terminale, il faudra que le *segment perlé* ou plutôt *variable* du cylindre-axe, placé à petite distance de son cône d'émergence et répondant à sa portion la plus grêle, se mette à l'état de tension harmonique avec l'onde qui sollicite le passage, de façon à l'ouvrir à celle-ci. Sinon, l'onde n'ira pas plus loin et l'excitation fournie par la cellule restera insuffisante; elle ne se traduira dès lors par aucune variation correspondante du dispositif perlé de l'arborisation cylindraxile terminale. Le neurone demeurera inactif.

Dans cette conception, l'état perlé des filaments nerveux constitue essentiellement et avant tout un « dispositif d'accommodation » au passage de l'onde nerveuse à travers le neurone. Il ouvre son chemin à l'entrée, au niveau de l'arborisation active formée par les extrêmes prolongements protoplasmiques; il ouvre ou ferme la voie cellulifuge du cylindre-axe; il reparait dans l'arborisation terminale de celui-ci quand l'influx nerveux doit être distribué méthodiquement ou passer en gardant la forme générale de son mouvement d'un neurone à l'autre. Quand il doit être extériorisé d'un coup et comme par un effet de décharge, l'arborisation du filament axile garde, au contraire, à peu près jusqu'au bout le caractère d'un nerf. C'est le cas dans la plaque motrice des muscles striés, où d'une arborisation cylindraxile accompagnée par des noyaux se dégagent des bourgeons terminaux courts; et le fait est encore plus évident dans l'arborisation cylindraxile terminale des nerfs électriques.

L'hypothèse précédente rend compte, on le voit, d'une série de faits qui, sans elle, ne se comprendraient pas. Elle repose elle-même sur des faits et n'implique pas pour l'étayer d'autres hypothèses secondes: telles par exemple que celle de la contractilité des cellules névrogliques ou celle de la substance chromatique de NISSL. La variabilité du dispositif perlé est elle-même un fait que chacun peut observer, quand bien même on n'est pas encore parvenu à voir comment la variation s'effectue, quel est son sens positif et son mécanisme intime, ni les conditions exactes de sa production. Voilà pourquoi j'ai formulé cette hypothèse et pourquoi je l'applique, de préférence à quelques autres, à ma conception générale de la cellule nerveuse (1).

(1) AZOULAY (*Année psychologique*, p. 261, 1895), s'exprime ainsi à propos du dispositif perlé que j'ai fait connaître en 1895: — « La théorie de M. Renaut exposée dans plusieurs articles dont les deux principaux sont parus dans le *Bulletin de l'Acad. de médecine* p. 207, Paris 1895, et dans *la Presse médicale*, p. 297, Paris 1895, repose sur des faits révélés de longue date par la méthode de Golgi et d'Ehrlich, et que M. Renaut croit nouveaux. *La plus grande faute de son auteur consiste surtout à avoir imaginé la formation de perles dans les prolongements protoplasmiques, perles qu'il avoue avoir seulement vu disparaître.* Celà, abstraction faite des erreurs de technique que M. Renaut ne semble pas avoir su éviter. »

Si j'ai vu disparaître les perles sur les prolongements protoplasmiques des cellules

Signification épithéliale et mode d'implantation des cellules névrogliques sur la membrane propre du névraxe. — Quant à ma conception de la cellule névroglique, elle demeure bien telle que je l'ai formulée en 1882. La névrogliose représente l'ensemble des éléments cellulaires issus du neuro-épithélium primitif, qui n'ont pas évolué sous forme de cellules nerveuses. Les cellules névrogliques sont purement et simplement des cellules épithéliales, toutes reliées à la membrane propre ou vitrée du névraxe (du moins quand il s'achève sur son type primordial) par un ou plusieurs pieds d'insertion, différenciés en fibres névrogliques entre la cellule qui les émet et un plateau basal qui les termine. Tous les plateaux basaux sont soudés jointifs, sur la membrane propre de la moelle et de l'encéphale entier des cyclostomes, par un ciment analogue à celui des épithéliums, et qu'il est facile de mettre en évidence par la méthode de l'argent (1). Il en résulte, sur tout le pourtour du névraxe des vertébrés adultes les plus inférieurs, un revêtement continu très élégant, tout à fait comparable à celui intercepté sur la limitante interne rétinienne par les pieds des fibres de Müller, lesquelles d'ailleurs représentent dans la rétine les cellules restées épithéliales (voy. t. II, p. 46, fig. 385) et conséquemment sont de signification névroglique.

Ce revêtement est formé de champs basaux caractéristiques, mais beaucoup plus petits que ceux de la limitante interne de la rétine. Ils sont polygonaux, inégaux, sans noyau, et réalisent sur tout le pourtour du névraxe le dispositif d'un épithélium de revêtement sur sa ligne de base. Sur les coupes transversales de la moelle imprégnée d'argent, on reconnaît d'autre part que chaque champ basal répond à l'implantation, perpendiculaire sur la vitrée, du pied d'une fibre névroglique légèrement élargi en cône. La vitrée du névraxe, que je suis parvenu à observer dégagée, comme un pan d'étoffe libre, tout à la fois des champs dessinés par l'argent et que la moelle emporte avec

nerveuses, c'est donc qu'elles y existaient et, par suite, qu'elles s'y étaient formées à un moment donné. Je ne discuterai naturellement pas le reste de l'argumentation d'AZOULAY.

(1) J. RENAULT, Insertion, sous forme de revêtement épithélial continu, des pieds des fibres névrogliques sur la limitante marginale d'un névraxe adulte (*Comptes rend. de l'Acad. des sciences*, 16 mai 1898). — Pour mettre en évidence le revêtement continu formé sur tout le pourtour du névraxe par les pieds des cellules névrogliques étirés en fibres, j'extrait du canal rachidien, entre deux incisions transversales et en le tirant au bout d'une pince comme d'un fourreau, un segment quelconque de la moelle rubanée d'une Lamproie vivante. Je le lave rapidement à l'eau distillée, puis je l'imprègne d'argent en le plongeant quelques minutes dans le mélange osmio-picro-argentique (liquide B). Enfin, je le monte dans le baume, à plat, par les procédés ordinaires après l'avoir fait passer par l'alcool fort et l'essence de giroflées. Ce segment devenu transparent se montre imprégné d'argent sur toute sa surface, exactement à la façon de la limitante interne d'une rétine traitée de la même manière.

elle, et de la pie-mère vasculaire, est une membrane idéalement mince. Elle est élastique, transparente comme le verre et ne renferme aucun noyau. En revanche, elle porte l'empreinte des pieds des fibres névrogliales et de leurs champs ou plateaux basaux, sous forme de petits godets limités par des lignes brillantes sur lesquelles le sel d'argent ne se réduit point du tout.

On pourrait supposer que les champs dont je viens de parler répondent seulement aux pieds d'implantation des cellules épendymaires, rangées autour du canal central en ordonnance épithéliale et étirées en fibres radiales ou arquées jusqu'à la vitrée neuraxiale. Mais il n'en est rien. Les champs sont trop nombreux pour être rapportés seulement à une telle origine. De plus, on peut constater, par exemple sur les bords latéraux de la melle, que la plupart des fibres névrogliales qui se terminent par un pied répondant à un champ basal n'ont aucun rapport avec l'épithélium épendymaire. Elles vont s'engager dans le réseau serré des fibres et des cellules névrogliales de la substance grise et y rejoignent ces dernières cellules. D'autre part, la méthode du chromate d'argent met aisément en évidence la chute, directe ou indirecte sur la vitrée, de la majeure partie des fibres névrogliales issues des « astrocytes » étrangers totalement au rang des cellules épendymaires bordant le canal central. Il en résulte qu'il faut conclure que toutes ces fibres, insérées sur la marge du névraxe par un pied que termine un plateau basal soudé à ses voisins en ordonnance épithéliale, ont à la fois la valeur de pieds de cellules épithéliales et celle de fibres névrogliales. Les champs basaux sont de leur côté à la fois si nombreux et si petits, qu'il saute aux yeux qu'il y en a au moins un pour insérer le prolongement d'insertion de toutes les cellules névrogliales renfermées dans le névraxe, à quelque catégorie que celles-ci appartiennent d'ailleurs (1).

(1) Ces observations que je viens de faire tout récemment et alors que le paragraphe consacré à l'étude de la névroglie était déjà imprimé, ne laissent plus aucun doute ni quant à la nature épithéliale de la névroglie, ni quant à la continuité de la cellule névrogliale avec les fibres névrogliales remises en question par les travaux de WEIGERT. WEIGERT avait parfaitement raison de dire, comme RANVIER et moi l'avons toujours soutenu, que les fibres névrogliales sont de toute longueur : puisque je viens de démontrer que toutes celles qu'on peut suivre jusqu'au bout se terminent par un plateau basal sur la membrane propre du névraxe des cyclostomes. Il avait tort de supposer que ces mêmes fibres constituent une formation indépendante des corps cellulaires : puisqu'il est désormais évident qu'elles représentent le pied, ou les pieds multiples d'insertion des cellules névrogliales sur cette même membrane propre. Les fibres ne semblent indépendantes des cellules, dans les préparations faites par la méthode de WEIGERT, que parce que celle-ci vise électivement la différenciation histochimique subie par les fibres et à laquelle les corps cellulaires n'ont pas participé. En tout cas, la conception de l'*astrocyte à prolongements libres* tombe net du coup, et avec elle toutes les hypothèses qu'on s'est complu à former sur son jeu physiologique.

CHAPITRE X

FIBRES ET CORDONS NERVEUX PÉRIPHÉRIQUES

Les NERFS PÉRIPHÉRIQUES sont formés par l'ensemble des prolongements nerveux que projettent au loin les cellules ganglionnaires contenues, soit dans le système nerveux central, soit en dehors de lui dans les centres ou ganglions périphériques. Ils représentent, par rapport à ces deux ordres de centres, les simples conducteurs d'un mouvement spécial qu'ils sont seuls capables de propager. Ce mouvement peut être d'ailleurs issu de la cellule ganglionnaire, et il marche alors dans le sens « cellulifuge » le long du prolongement nerveux. Ou bien il est suscité par une impression née loin de la cellule nerveuse, et il se propage de là vers celle-ci dans le sens « cellulipète ». Dans sa portion conductrice, — c'est-à-dire intermédiaire à la cellule ganglionnaire qu'elle prolonge et à sa terminaison, — la *fibre nerveuse* a ceci de particulier qu'elle affecte des dispositions et des caractères anatomiques qui la font immédiatement reconnaître comme telle, et sont d'ailleurs les mêmes dans le cas où le mouvement nerveux qui la parcourt est « cellulifuge », que dans celui où il est « cellulipète ». Elle a donc sa formule histologique propre, qui la différencie, par exemple, des prolongements protoplasmiques (dendrites) du neurone et de son filament axile primitif, alors même qu'elle réalise l'équivalent fonctionnel des uns ou de l'autre, simplement élongés à une distance toujours assez considérable et qui parfois devient énorme.

Les CORDONS NERVEUX sont constitués par des fibres nerveuses, soit réunies en un seul faisceau (ex. : pneumogastrique du Lapin), soit formant au sein du cordon plusieurs faisceaux distincts, parallèles entre eux sur une portion plus ou moins étendue de leur trajet (ex. : sciatique de l'Homme). A l'œil nu, ce sont ordinairement des filaments d'un blanc lacté émanant du cerveau, du bulbe ou de la moelle épinière par paires symétriques, pour se distribuer ensuite au loin en se ramifiant comme les branches d'un arbre et en s'anastomosant entre

eux sur certains points de leur trajet. Les nerfs émanés ainsi de la masse centrale myélocéphalique ont été considérés par BICHAT comme destinés aux organes et aux systèmes de la vie animale : ce sont les *nerfs cérébro-rachidiens*. A côté de ces nerfs, blancs et nacrés, on en rencontre d'autres formant des cordons gris, transparents et délicats, d'apparence non plus fibreuse, mais homogène. Fréquemment ils affectent une disposition plexiforme. Ils communiquent les uns avec les autres par des cordons grêles, translucides et gélatineux, difficiles à distinguer à l'œil nu. Sur leur trajet, se rencontrent de nombreux ganglions. Ces nerfs sont ceux du *système sympathique* affecté, d'après BICHAT, aux fonctions de la vie organique. Leur apparence tient à ce qu'ils sont principalement formés de fibres nerveuses sans moelle, ou *fibres de Remak*. L'aspect lacté des cordons nerveux issus des racines antérieures et postérieures, ou des paires crâniennes, tient de son côté à ce que ces nerfs renferment une grande majorité de fibres nerveuses sans moelle, ou *fibres de Leeuwenhoek* ; mais les fibres nerveuses sans moelle prennent presque toujours part à leur constitution. Les nerfs cérébro-rachidiens doivent, en outre, leur configuration régulière en cordons ou filaments aisément isolables, aux formations de tissu conjonctif modelé qui les entourent et leur constituent des gaines propres. Je prendrai ces nerfs pour type et j'étudierai d'abord successivement : 1° les éléments anatomiques entrant dans leur constitution, c'est-à-dire leur structure ; 2° l'ordre dans lequel ces éléments anatomiques sont disposés dans ces mêmes nerfs, c'est-à-dire leur texture ; 3° leurs rapports avec le tissu conjonctif et les vaisseaux, réglant les conditions mêmes de leur nutrition.

§ 1. — FIBRES NERVEUSES A MYÉLINE OU FIBRES DE LEEUWENHOEK

Constitution générale d'un cordon nerveux du type cérébro-rachidien.

— Lorsqu'on découvre un cordon nerveux tel que le sciatique de la Grenouille, on le voit sous l'apparence d'un filament d'un blanc lacté si le membre est dans l'extension, tandis que sa surface devient nacrée lorsque le membre est dans le relâchement. Il est facile de reconnaître que cet aspect moiré est dû à de fins plis transversaux de la tunique externe ou *gaine* du nerf qui, étant très élastique, est revenue sur elle-même. — Si maintenant on résèque un fragment du nerf et qu'on l'abandonne à lui-même, il se rétracte légèrement ; sa substance médullaire fait saillie à ses deux extrémités et s'y renfle en des sortes de ménisques. Si l'on pince un de ces renflements avec les ongles et qu'on tire légèrement, sa substance médullaire se laisse facilement

dégager et étirer en longs filaments. Ces derniers, agités dans l'eau salée à 7 pour 1000, se résolvent en un chevelu de fils très fins, bien que de diamètre inégal. La même chose arriverait si, après avoir fendu en long la gaine du nerf, on l'agitait également dans l'eau. — Les filaments mis de la sorte en liberté sont des *fibres nerveuses à moelle*, ou « tubes nerveux » de LEEUWENHOEK. On les désigne encore aujourd'hui très souvent sous ce dernier nom, parce que LEEUWENHOEK, qui croyait ces fibres creuses et tubuliformes (*fistulæ*), le leur avait donné quand il en fit la découverte (1). Il les considérait d'ailleurs comme de fins canaux destinés à la circulation de la « moelle nerveuse ».

Considérons maintenant un segment pris dans la continuité d'un nerf tel que le pneumogastrique du Lapin, nerf qui est composé d'un seul faisceau ; mais en ayant soin de le fixer d'abord dans sa forme par l'acide osmique à 1 pour 100. Examiné dans son entier et sous l'eau, sur le photophore, il se montre à l'œil nu et mieux à la loupe comme un petit cylindre noir entouré d'une gaine translucide, grisâtre, mince et rigide comme une pelure d'oignon tendue. Si, avec des ciseaux fins, on fend légèrement cette gaine à l'une des extrémités, elle s'écarte comme une membrane élastique dont les pans flottent dans le liquide. En la saisissant avec des pinces, on peut, avec un peu d'habileté, la retourner comme une manche d'habit et la dégager sous forme d'un petit tube. Le cordon nerveux mis à nu est d'un noir d'ébène. Avec des aiguilles, il est aisé de le dissocier sur la lame de verre en une foule de fibres de diamètres très variés, qui se présentent avec l'apparence d'une multitude de fils noirs. Ces fils sont parallèles entre eux là où la dissociation est restée incomplète. Ils sont embrouillés de diverses manières là où cette dissociation a été poussée plus loin. — Ajoutons maintenant une goutte de solution aqueuse d'éosine à 1 pour 100 ; puis, au bout de quelques minutes, après avoir recouvert la préparation d'une lamelle, introduisons par capillarité de la glycérine saturée de sel marin. Dans l'écart des fibres noires (qui sont des *fibres à moelle* ou de Leeuwenhoek), nous verrons d'autres fibres très différentes, colorées en rose vif, présentant sur leur trajet des noyaux qui ne se succèdent pas à des distances régulières, formant enfin entre elles une série de concours qui donnent à leur ensemble l'apparence d'un rets. Ce sont les *fibres sans moelle*, amyéliniques ou « fibres de Remak ». De même que les fibres à moelle, elles sont plongées au sein d'un tissu conjonctif délicat et dont les faisceaux, à l'inverse des fibres de Remak, restent absolument incolores. Enfin, au sein de ce tissu conjonctif qui unit et sépare les fibres à myéline et les fibres de Remak

(1) LEEUWENHOEK, in *Philosoph. transactions*, 1674 ; — *Arcana naturæ*, 1722 ; — *Anatomia ope et beneficio exquisitissimorum microscoporum detecta*, 1687.

dans le cordon nerveux, on peut observer un certain nombre de capillaires sanguins dont les mailles marchent pour la plupart parallèlement à la direction des fibres nerveuses. — Quant au petit manchon répondant à la gaine retournée du nerf, il suffit de le colorer en masse par le carmin aluné et de l'observer dans l'eau sous un faible grossissement pour constater qu'il réalise une enveloppe tubuliforme lisse sur ses deux faces interne et externe, et renfermant de nombreux noyaux aplatis de forme bizarre. Ces noyaux s'étagent dans l'épaisseur de la membrane sur une série de plans successifs. Là où elle a été déchirée, la gaine s'effeuille parfois sur une certaine étendue et se montre ainsi manifestement formée par la superposition d'une série de lamelles concentriques les unes aux autres : chaque rangée de noyaux répondant à un espace interlamellaire. C'est la *gaine lamelleuse de Ranvier*, qui donne au faisceau nerveux ou cordon nerveux élémentaire du type cérébro-rachidien son individualité en le limitant.

Un tel cordon nerveux comprend donc : 1° des fibres à myéline ; 2° des fibres de Remak ou sans myéline (qui, dans certains nerfs, peuvent toutefois manquer) ; 3° une formation de tissu conjonctif diffus (tissu conjonctif intra-fasciculaire) ; 4° des vaisseaux sanguins. Le milieu intérieur des prolongements nerveux devenus des conducteurs n'est plus ici la névroglie, mais bien le tissu cellulaire, alors même qu'il s'agit de fibres de Remak qui sont nues.

Fibres nerveuses à myéline. — Quand on dissocie le segment de nerf sur la lame de verre et dans son propre plasma, après avoir fendu en long sa gaine lamelleuse, on reconnaît que les fibres à myéline sont de calibres très différents dans un même faisceau. Certaines sont d'une petitesse extrême ; d'autres offrent un diamètre qui atteint et même dépasse 22 μ . Si la dissociation a été faite sans addition d'aucun liquide et rapidement, les fibres, séparées les unes des autres, adhèrent légèrement à la lame de verre parce qu'elles ont subi au contact de l'air une sorte de dessiccation. Elles sont fixées dans leur forme. Si on les examine dans cet état, après avoir recouvert la préparation d'une lamelle, on reconnaît d'emblée qu'il ne s'agit pas de tubes renfermant un liquide capable de s'écouler, comme le croyait LEEUWEN-HOEK. Les fibres, rompues par leur travers, présentent des cassures nettes d'où ne s'écoule aucun liquide. De certaines extrémités fracturées sort un prolongement d'une pâleur très grande, un peu moins large que la fibre dont il émane et régulièrement cylindrique. Il est réfringent ; quand il se recourbe dans sa portion libre, il prend l'apparence d'une baguette de verre infléchi. C'est le *cylindre d'axe* découvert par REMAK (1). — Sur d'autres points où la fibre nerveuse est à demi rompue, la substance vitreuse et lactescente qui lui donne son aspect

(1) REMAK, *Froriep's Neue Notizen*, n° 47, 1837.

particulier s'est un peu rétractée en deçà et au delà. La continuité est cependant maintenue par un mince manchon pellucide. C'est la *gaine de Schwann* qui se continue tout le long de la fibre nerveuse (1) en formant à sa périphérie un *double contour* caractéristique. On peut, en effet, l'observer sur toutes les fibres à myéline, même vivantes, telles que celles du poumon de la Grenouille disposé dans l'appareil de HOLMGREN.

Quel que soit le point de la continuité de la fibre nerveuse où on la rompe, on y constate la présence au centre du cylindre d'axe, ou « filament axile » de REMAK. Le cylindre d'axe est donc continu tout le long de cette fibre nerveuse. Entre le cylindre d'axe central et la gaine de Schwann, prend place la « moelle » vitreuse et transparente qui donne à la fibre son aspect typique, et qu'il faut maintenant étudier sommairement. Pour cela, dissociions sur une lame de verre et *dans une goutte d'eau*, un segment du sciatique de la Grenouille, puis bordons à la paraffine : — au bout de quelques minutes nous verrons que, sur chacun des points où les fibres nerveuses à moelle sont rompues par le travers, il s'est produit une sorte de champignon formé d'une substance vitreuse semblable à celle qui entoure le cylindre d'axe, et se continuant avec elle. A mesure qu'on poursuit l'observation, ce bourgeon terminal s'accroît. Il paraît formé de boules de formes bizarres et de filaments variqueux renflés en certains points, étirés en fils sur d'autres, et dont les configurations sont tellement étranges et variables qu'elles échappent à toute description. Cette substance, qui se gonfle dans l'eau comme le ferait de la gomme adragante, présente cette particularité optique que, soit sous forme de boules, soit sous celle de fils, etc., elle est terminée sur ses bords par un double contour : c'est la *myéline* ou *moelle nerveuse*. Sa présence est caractéristique des fibres nerveuses découvertes par LEEUWENHOEK. Les fibres pâles ou de Remak en sont dépourvues. — La myéline se colore en noir d'ébène ou en noir d'encre de Chine par les solutions et les vapeurs osmiques, et non en bistre foncé comme les graisses ordinaires : c'est là sa caractéristique histochimique maîtresse et qui permet de la reconnaître dans les préparations.

C'est une matière grasse complexe, principalement formée de lécithine et de cérébrine et en conséquence phosphorée. L'eau ayant la propriété de la gonfler lorsqu'elle la mouille au niveau de l'extrémité d'une fibre nerveuse rompue en travers, une première boule se forme sur ce point et sert de centre d'attraction à la myéline continue avec elle et restée dans la fibre. Cette myéline s'écoule alors lentement vers l'extrémité rompue, en formant des prolongements qui se rami-

(1) SCHWANN, *Mikroskopische Untersuchungen*, p. 174, V. *Encycl. Anat.*, t. VII, p. 347.

fient ou se renflent en boules sur leur parcours, parce qu'ils subissent à leur tour et de diverses manières le gonflement par l'eau. J'ai donné le nom de *vermiculation de la myéline* (1) à cette modification éprouvée par la moelle des fibres nerveuses en présence de l'eau. Quand l'action de l'eau se poursuit longtemps, la myéline continue à vermiculer jusqu'à ce que, peu à peu, la fibre ait expulsé toute sa moelle disponible (2). En même temps, la gaine de Schwann se plisse en divers sens et son cylindre-axe se gonfle (RANVIER). L'existence de plis sur la gaine de Schwann montre que cette membrane creuse n'est pas, par son élasticité, l'agent de l'expulsion de la myéline. En se rétractant sur son contenu liquide, un tube élastique de caoutchouc surchargé l'expulse en effet sans se plisser.

Etranglements annulaires et segments interannulaires. — En examinant sur une certaine longueur une fibre nerveuse à moelle plongée dans l'eau, ou mieux dans l'eau salée à 7 pour 1000, on peut voir que le manchon de myéline qui entoure le cylindre d'axe n'est pas continu tout le long de la fibre. Sur certains points, régulièrement équidistants entre eux dans une même région de la fibre, celle-ci est légèrement étranglée, et le double contour indicateur de la myéline cesse d'exister au niveau de l'étranglement. Au-dessus et au-dessous, l'eau du liquide additionnel la gonfle au bout d'un certain temps, mais très légèrement. Si l'on a ajouté un peu d'éosine à l'eau (3), on constate en outre qu'au niveau de l'étranglement le cylindre d'axe finit par se colorer en rose. Cette coloration s'étend peu à peu le long de la fibre dans les deux sens à partir de l'étranglement. C'est donc là un point où la gaine de myéline s'interrompt, et par lequel l'eau et les matériaux qu'elle dissout peuvent pénétrer par diffusion jusqu'au cylindre-axe (fig. 675, e, e).

La gaine de Schwann se continue sur les « étranglements annulaires » (RANVIER). Tout le long du segment de la fibre compris entre les étranglements successifs — « segment interannulaire » (RANVIER) — la moelle ne subit d'abord aucun gonflement par l'eau. Au milieu de chaque segment, on distingue un noyau, *un seul* si la fibre nerveuse est saine. Si ce noyau est vu de profil, on reconnaît d'emblée qu'il est placé sous la membrane de Schwann, dans une sorte de cupule creusée aux dépens de la gaine de myéline. Autour de lui, on voit une petite masse de protoplasma vaguement grenue dans laquelle, assez

(1) J. RENAULT, *Diction. encycl. des Sciences médicales*, art. NERFS, p. 129.

(2) On verra un peu plus loin que la *myéline disponible* est dans ce cas celle comprise dans la fibre à partir du point où elle est rompue jusqu'au premier étranglement annulaire.

(3) 0,25 pour 100 s'il s'agit d'eau salée à 7 pour 1000. Il se fait un léger précipité. On filtre ensuite la liqueur sur le papier avant de s'en servir comme liquide additionnel.

souvent, prennent place de petites boules de myéline et, chez la Grenouille, des granulations pigmentaires (SIGMUND MAYER) (1).

Incisures et segments de la gaine de myéline.— En outre, si l'on a affaire à une fibre à myéline bien tendue dans l'eau salée, ou mieux à une fibre nerveuse observée vivante (2), on reconnaît, sous un grossissement même peu considérable, que la gaine de myéline ne constitue pas un manchon homogène entre les étranglements successifs. Elle est formée de segments imbriqués les uns sur les autres comme des tuiles ou des écailles, ou plutôt comme les perles d'un collier enfilées par le cylindre axe, si on les supposait alternativement cylindro-coniques et évidées en sablier : les pointes des premières s'engageant dans les évidements des secondes. Entre ces segments de myéline successifs, on distingue une série de traits clairs. Ils répondent aux « incisures » décrites par SCHMIDT (3) et par LANTERMAN (4). En deçà et au delà de chaque étranglement annulaire, la gaine de myéline dessine autour du cylindre-axe un rebroussement en forme de bourse absolument comparable à la disposition réalisée par une manche d'habit retournée sur le bras à demi dégagé.

Si, avant de dissocier les fibres ner-

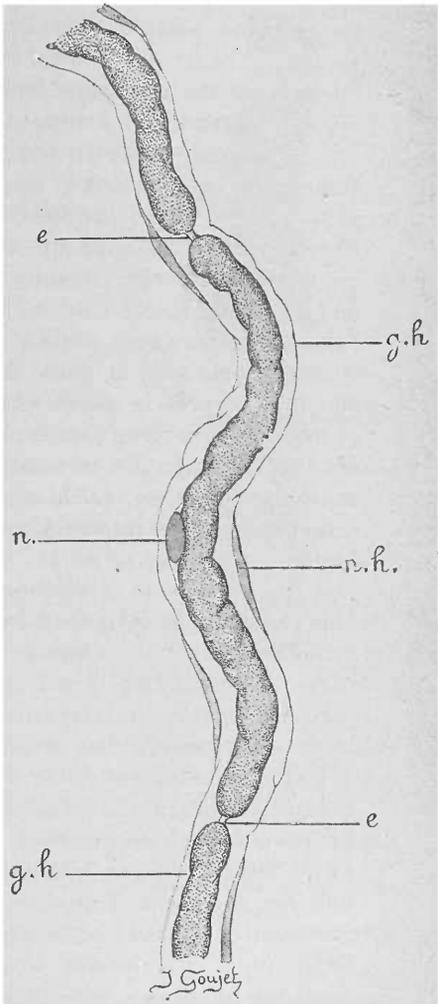


FIG. 675. — Fibre nerveuse à moelle du tissu conjonctif intramusculaire du *Lacerta muralis*. — Injection interstitielle d'une solution d'acide osmique à 1 p. 200; dissociation dans l'eau; coloration à l'éosine soluble dans l'eau; conservation dans le baume du Canada (600 diamètres)

e, e, étranglements annulaires; — *n*, noyau du milieu d'un segment interannulaire; — *g. h.*, *g. h.*, gaine de Henle; — *n. h.*, noyaux de la gaine de Henle.

(1) SIGMUND MAYER, Die peripherische Nervenzelle und das sympathische Nervensystem, (*Arch. f. Psychiatrie*, 1876, p. 361).

(2) Par exemple, sur les nerfs du poumon de la Grenouille observés à l'aide de l'appareil de HOLMGREN.

(3) SCHMIDT, On the construction of the dark or double bordered nerve-fibre (*Monthly microscopical journal*, 1^{er} mai 1874, p. 200).

(4) LANTERMAN, Ueber den feineren Bau der Markhaltigen Nervenfasern (*Arch. f. mikr. Anat.*, t. XIII, 1876, p. 1).

veuses, on a fixé dans sa forme le nerf, bien tendu, par une solution d'acide osmique à 1 pour 200, et qu'on colore ensuite la préparation par l'éosine soluble dans l'eau (fig. 675), la myéline est teinte en noir d'encre de Chine, et les noyaux du milieu des segments interannulaires en rouge foncé. On voit dès lors d'emblée que la myéline manque au niveau des étranglements. Le cylindre d'axe, coloré en rose, traverse librement les étranglements annulaires en demeurant continu tout le long de la fibre dont il occupe l'axe. La gaine de Schwann, incolore et à double contour, suit également la fibre dans toute sa longueur et la limite en dehors. Entre les segments de myéline colorés en noir, on voit les incisures de Schmidt et de Lanterman sous forme de traits incolores obliques. — Les segments interannulaires (avec chacun son noyau placé à égale distance des étranglements sous la gaine de Schwann) se succèdent régulièrement et ont à peu près la même longueur d'étranglement en étranglement (1 millimètre environ chez la plupart des mammifères et chez l'Homme, sauf au voisinage des terminaisons, où ils deviennent plus courts, et sauf quand il existe, sur la continuité de la fibre, ce que j'ai appelé des « segments courts intercalaires »). — Tous ces faits, mis d'un coup en lumière par RANVIER en 1872 (1), sauf ce qui a trait à la constitution segmentaire de la myéline, sautent aux yeux. Ils imposent d'emblée l'idée que le cylindre d'axe, prolongement unique ou faisceau de prolongements issus d'une ou plusieurs cellules ganglionnaires, traverse, en les enfilant par leur milieu comme des perles allongées, la série des segments interannulaires répondant chacun à un corps cellulaire ayant pour noyau celui du milieu de chaque segment.

L'étude analytique d'une fibre nerveuse à myéline peut donc se réduire à celle : 1° du cylindre-axe; 2° de ce qui existe en dehors de lui pour former un segment interannulaire; 3° enfin des étranglements annulaires qui établissent la continuité des segments interannulaires entre eux. Toutefois, dans ma description, je suivrai l'ordre précisément inverse : parce que j'ai ici surtout en vue la clarté dans l'exposition de faits qui, actuellement, ne sont plus contestés par personne, mais qui, en revanche, ne sont pas toujours bien compris.

Étranglements annulaires de Ranvier. — J'ai dit que ces étranglements se succèdent, chez la plupart des mammifères, chez l'Homme et aussi chez les batraciens anoures, le long de la fibre nerveuse, à des distances régulières, variant de $\frac{3}{4}$ de millimètre à 1 millimètre et demi. Chez les plagiostomes, ils sont également équidistants, mais leurs intervalles oscillent entre 6 et 7 millimètres. Ces intervalles mesurant la longueur des segments interannulaires et ceux-ci répondant, comme il sera montré plus loin, à une seule cellule; cette der-

(1) L. RANVIER, *C. rend. de l'Acad. des Sciences*, 1872.

nière peut donc atteindre les plus grandes dimensions dont un corps cellulaire soit capable dans l'organisme (1).

Au-dessus et au-dessous de chaque étranglement annulaire, la gaine de myéline se renfle en forme de baguette de tambour et se termine par une surface arrondie régulièrement convexe du côté de l'étranglement. Sur les préparations où les fibres ont été fixées par l'acide osmique, vivantes et bien tendues, ce renflement est noir et l'on y voit les segments de myéline se recourber sur plusieurs points tout autour du cylindre-axe en se réfléchissant comme une manche d'habit retournée. — La membrane de Schwann, dans la longueur de l'étranglement, s'infléchit et devient curviligne de dehors en dedans, formant à ce niveau une sorte de sablier dont la coupe optique est un ménisque biconcave. Le champ de ce ménisque clair est traversé longitudinalement par le cylindre-axe qui en occupe le milieu et qui devient très apparent quand, après l'acide osmique, on a fait agir le picocarminate ou le carmin aluné, mieux encore l'éosine soluble dans l'eau. Il est alors coloré en rose clair ou en rose vif et il présente une striation longitudinale, nette quand on l'observe dans l'eau, vague quand on l'examine dans la glycérine, nulle quand on a monté la préparation dans la résine Dammar ou dans le baume. Cette striation est, en effet, due à la fibrillation très délicate du filament axile. Le cylindre-axe s'amincit légèrement en traversant chaque étranglement et, dans les limites exactes de ce dernier, il n'est plus du tout revêtu par la myéline.

Là où la myéline se réfléchit en bourse sur les limites de deux segments interannulaires adjacents à un même étranglement, la gaine de Schwann qui la double subit toujours un épaissement que j'ai trouvé surtout marqué sur les grosses fibres à myéline du Cheval et del'Ane (fig. 676). La

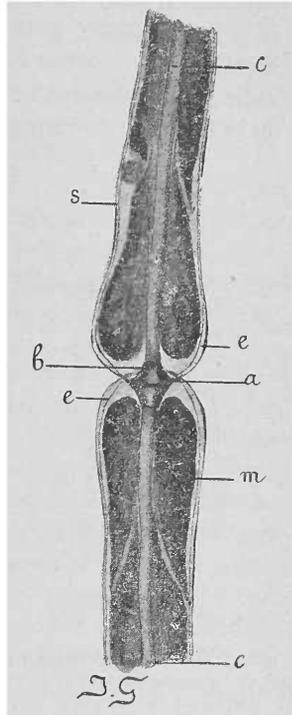


FIG. 676 — L'étranglement annulaire d'une fibre nerveuse à moelle de grande dimension chez le Cheval et l'Ane (Figure demi-schématique de démonstration, construite à l'aide des figures complémentaires fournies par la méthode de l'argent et celle de l'acide osmique : au niveau de l'anneau, le dispositif est vu en perspective).

c, c, cylindre d'axe; — s, gaine de Schwann avec son épaissement e, au-dessus et au-dessous de l'anneau, et son amincissement en bec sur le pourtour de celui-ci; — a, l'anneau de l'étranglement, avec le corps biconcave; — m, myéline.

(1) L. RANVIER, *Leçons sur l'histologie du système nerveux*, t. I, p. 123.

coupe optique de cet épaississement est alors, de chaque côté du cylindre d'axe, celle d'un croissant. Le cylindre d'axe semblerait se dégager de la myéline entre les pointes de quatre croissants accolés, fondus en une sorte de diaphragme qu'il traverse en son milieu pour passer d'un segment interannulaire à l'autre. A la surface de la fibre, ce diaphragme se traduit par une sorte de gorge tournant

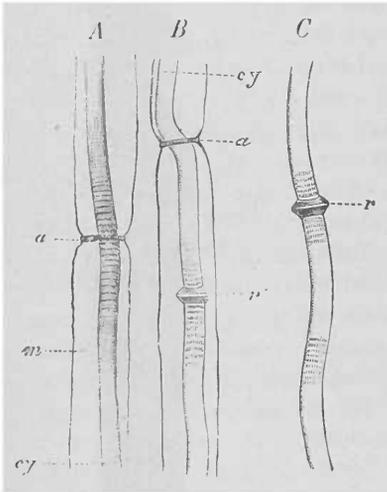


FIG. 677. — Fibres nerveuses à moelle et cylindre-axe du nerf sciatique du Lapin adulte, dissocié dans une solution de nitrate d'argent à 1 p. 300. (600 diamètres). (D'après RANVIER.)

A, fibre nerveuse montrant l'anneau α , de l'étranglement imprégné d'argent et formant la branche transversale de la croix dont la branche verticale est dessinée par les stries transversales du cylindre d'axe; — B, fibre nerveuse dont le cylindre-axe cy a été déplacé par les manœuvres de dissociation: α , anneau; r , corps biconique au-dessus et au-dessous duquel le cylindre-axe porte les stries de Frommann; — C, Cylindre-axe isolé avec son corps biconique r et portant des stries de Frommann.

précisément existe, comblant l'espace entre le cylindre-axe et l'anneau, un petit corps annexe du cylindre-axe, découvert par RANVIER et connu depuis lors sous le nom de *renflement biconique*.

Ce renflement (fig. 677, C, r) affecte une configuration presque géométrique: celle d'un ménisque biconvexe traversé par le cylindre-axe en son milieu et absolument comparable au curseur annexé au piston d'une seringue de Pravaz. Comme ce curseur, le ménisque représente, en effet, une figure telle que celle qui résulterait de l'accolement de deux courts troncs de cône droit de petite hauteur par leur large base

tout autour de l'étranglement. — Quand on a fixé les fibres nerveuses vivantes non plus par l'acide osmique seul, mais par une injection interstitielle de mélange osmio-picro-argentique, la myéline est colorée en noir et dessine ses deux reflets en deçà et au delà de chaque étranglement. Mais, en outre, le nitrate d'argent se réduit sur la gorge répondant à l'accolement des épaississements de la gaine de Schwann. Il y dessine un anneau noir tout à fait comparable à une ligne de ciment intercellulaire. C'est l'anneau proprement dit de l'étranglement annulaire. Cet anneau n'est pas linéaire comme un trait; il s'atténue et s'épuise de la surface vers la profondeur, comme une bague à très mince section prismatique.

Dans la traversée de l'étranglement annulaire, le cylindre d'axe — légèrement aminci pour ce passage — ne touche pas le bord interne de l'anneau. Cet anneau se comporte à son égard comme une bague trop large. Mais à ce niveau

commune. Sur cette base, on n'observe pas de vive arête, mais une troncation nette qui abat l'angle dièdre intercepté par la rencontre des deux cônes. Le renflement biconique est d'ailleurs homogène, formé par une substance réfringente que le carmin, l'éosine, le bleu de méthylène colorent comme le cylindre d'axe. — Mais il ne constitue pas du tout une excroissance de la substance propre de ce dernier. Si, en effet, on laisse un fragment de nerf fixé dans sa forme et durci dans l'acide chromique, à l'étuve entre 60 ou 70 degrés pendant vingt-quatre à quarante-huit heures, puis qu'on le dissocie (ce qui s'effectue alors presque sans aucun effort), les fibres nerveuses colorées au picrocarminate montrent toutes le cylindre d'axe aminci régulièrement dans la traversée de tous les étranglements annulaires, et sur toutes aussi le renflement biconique a disparu.

Il est aisé de montrer, par contre, que le renflement biconique occupe exactement, au sein de chaque étranglement annulaire, l'espace compris entre l'anneau et le cylindre d'axe. Si l'on fixe dans leur forme, par une injection interstitielle de liquide osmio-picrorargentique, les petits nerfs de la peau, ceux-ci qui sont, sur nombre de points, réduits à une ou deux fibres nerveuses à myéline, occupant une même gaine de Henle, sont saisis net, et imprégnés du même coup par l'acide osmique et le nitrate d'argent du réactif. Les segments interannulaires sont colorés en noir ; la myéline manque au niveau des étranglements et, par suite, ceux-ci restent incolores. L'argent réduit dessine l'anneau de chaque étranglement ; cet anneau tourne comme une bague à sa surface et en son milieu. Le renflement biconique est aussi, lui, imprégné en noir de bistre par l'argent ; et l'on reconnaît que son bord circulaire touche l'anneau sur tout son pourtour. Il maintient donc le cylindre d'axe et l'empêche d'osciller dans l'anneau incomplètement rempli par lui (voy. fig. 676). — Remarquons que, dans ces conditions, le cylindre-axe n'est jamais atteint par la diffusion de la solution argentique : il ne présente pas les stries transversales de Frommann (1).

Croix de Ranvier — Il en est tout autrement quand on imprègne de nitrate d'argent un nerf filiforme vivant, tel que les nerfs lombaires de la Grenouille ou les petits nerfs thoraciques de la Souris, ou bien si l'on dissocie les fibres à myéline d'un nerf quelconque dans une solution de nitrate d'argent à 3 pour 1000 (2). Quand la réduction du sel d'argent s'est opérée, on voit sous un faible grossissement, sur les nerfs filiformes, une série de petites croix latines noires dont la branche transversale affecte la forme d'une barre perpendiculaire à l'axe des

(1) FROMMANN, Zur Silberfärbung der Axencylinder (*Virchow's Archiv.*, 1864, t. XXXI, p. 151).

(2) RANVIER, *Leçons sur l'histol. du Syst. nerveux*, t. I, p. 45.

fibres nerveuses et dont la branche longitudinale, parallèle à ce même axe, se dégrade à ses deux extrémités comme un trait adouci d'aquarelle. — Si maintenant on examine la préparation sous un fort grossissement, on reconnaît que chaque croix latine occupe un étranglement annulaire d'une fibre nerveuse et que le trait transversal dessiné par l'argent répond à l'anneau et au renflement biconique. Le trait longitudinal répond, de son côté, au cylindre d'axe, sur lequel le nitrate d'argent a dessiné les stries de Frommann. La branche inférieure et la supérieure de ce trait longitudinal sont sensiblement de même longueur, ce qui prouve que le réactif a diffusé dans les deux sens avec une égale rapidité à partir de son point d'entrée et que ce point d'entrée est précisément le plan de l'anneau et du renflement biconique.

D'autre part, sur les fibres à myéline dissociées dans la solution de nitrate d'argent et par conséquent plus ou moins tirillées et violentées, on ne voit plus qu'exceptionnellement les croix se dessiner exactement au niveau des étranglements annulaires. Le plus souvent la branche longitudinale — répondant au cylindre d'axe imprégné — manque totalement. Le trait transversal noir ne barre plus l'étranglement dans toute son épaisseur jusqu'au cylindre-axe ; il se réduit à une bague noire répondant à l'imprégnation de l'anneau. Dans cet anneau large passe le cylindre-axe qui n'en occupe pas toute la lumière et qui, tantôt est situé au milieu de l'anneau, tantôt plus près de l'un de ses bords, parfois enfin légèrement coudé dans la traversée de l'anneau. Si l'on suit ce cylindre-axe le long de la fibre, on trouve à une certaine distance le renflement biconique et, en deçà et au delà de lui les stries de Frommann (fig. 677). Ceci montre que le cylindre-axe s'est déplacé, qu'il tient donc à l'anneau de l'étranglement mais pas d'une façon solide. En outre — fait très important, — on voit ainsi qu'il est la voie colloïde suivie par le nitrate d'argent pour diffuser le long du cylindre-axe : puisque les stries de Frommann partent en décroissant des deux côtés du renflement, symétriquement et sur une même étendue.

J'ai fourni une autre preuve qu'il en est bien ainsi en montrant (1) que, lorsque le renflement biconique a été fixé net et en même temps imprégné d'argent par le mélange osmio-picro-argentique, les stries de Frommann ne se produisent plus au-dessus et au-dessous de lui sur le cylindre-axe. Il noircit alors par l'argent et, en même temps, il se rétracte en prenant une grande réfringence. Dès lors, il n'est plus perméable à la diffusion ; et le nitrate d'argent n'atteignant plus le cylindre d'axe assez rapidement, c'est-à-dire avant qu'il ait été saisi

(1) J. RENAULT, *Congrès des médecins aliénistes et neuropathologistes de France de langue française* (Session de Clermont-Ferrand, 1894).

et tué par l'acide osmique du réactif, il n'y dessine plus les bandes transversales caractéristiques.

La disposition des parties intégrantes de la fibre nerveuse au niveau d'un étranglement annulaire est donc en somme celle-ci : la gaine de Schwann s'étrangle sur ce point, où manque la myéline. A l'étranglement répond l'anneau proprement dit. Cet anneau a la propriété de se colorer en noir par le nitrate d'argent, comme les ciments qui soudent les cellules entre elles. Il est donc probable que la gaine de Schwann de la portion située au-dessus de l'étranglement se recourbe et se soude à la gaine de Schwann de la portion située au-dessous, également réfléchi. La myéline se rebrousse elle-même autour du cylindre d'axe qu'elle laisse à nu dans la traversée de l'étranglement, où il s'effile en passant et où il est maintenu par le renflement biconique.

Rôle des étranglements annulaires dans la nutrition du cylindre-axe. —

Lorsqu'on plonge (par exemple en l'y dissociant), une fibre nerveuse à moelle prise sur un nerf vivant dans une solution aqueuse colorée, telle que le picrocarminate d'ammoniaque (fig. 678), on voit que le cylindre-axe est, au bout de quelques instants, coloré au niveau de chaque étranglement annulaire. Dans les intervalles des étranglements, c'est-à-dire partout où il est séparé du liquide coloré diffusible par son manteau de myéline, il reste d'abord incolore. Puis, lentement, la coloration se poursuit sous la myéline, le long du cylindre-axe, en deçà et au delà de l'anneau, symétriquement comme si le mouvement de diffusion partait de l'anneau et du renflement biconique comme d'un centre. L'intensité de cette même coloration du cylindre-axe décroît également à partir de l'anneau. Enfin, au bout d'un certain temps les deux courants de coloration, partis de deux anneaux appartenant à deux étranglements successifs, se rejoignent et le cylindre d'axe est coloré dans toute sa traversée du segment interannulaire sous la myéline. — Ces faits ont été considérés avec raison par RANVIER

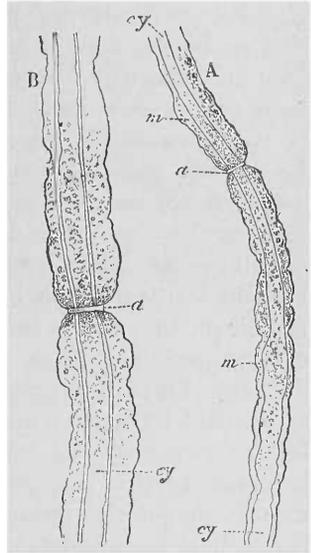


FIG. 678. — Fibre nerveuse à myéline du nerf sciatique du Lapin, dissociée dans une goutte de picrocarminate d'ammoniaque à 1 p. 100 (dessin de RANVIER, une heure après le début de l'action du réactif). — (Fig. empruntée à DÉJÉRINE.)

A, fibre nerveuse dessinée sous un grossissement de 300 diamètres; — B, gr. sissement de 600 diamètres; — a, étranglement annulaire; — m, manchon de myéline; — cy, cylindre d'axe. Le cylindre-axe se colore en rouge dans les deux sens à partir de l'anneau a.

comme démontrant que l'étranglement est bien le chemin suivi par les substances capables de diffuser du dehors vers le filament axile, et par conséquent qu'il constitue la voie des principaux échanges organiques entre le cylindre d'axe et le milieu intérieur des fibres nerveuses qui n'est autre que la « lymphe des espaces connectifs ». On peut d'ailleurs en donner une preuve à la fois physiologique et histologique. Si l'on injecte dans le sang d'un Lapin ou d'un Cobaye vivant du bleu de méthylène d'après la méthode d'EHRlich, on sait que les cellules nerveuses et leurs prolongements fixent le bleu avec élection là où il les aborde, en diffusant des vaisseaux sanguins vers eux. La matière colorante en circulation dans les vaisseaux sanguins des muscles moteurs de l'œil, par exemple, dessine très rapidement en bleu des « croix de Ranvier » sur la plupart des étranglements annulaires des fibres nerveuses aboutissant aux plaques motrices. La branche transversale de la croix est courte et répond au renflement biconique. Un peu plus tard, les branches longitudinales se rejoignent et le cylindre-axe forme un fil bleu continu sous la myéline. — Or, de telles fibres nerveuses sont vivantes ; on peut s'en convaincre en excitant les nerfs d'où elles proviennent et en faisant ainsi contracter les muscles. La marche des échanges est ici saisie sur le fait : le liquide nutritif, chargé de bleu, pénètre par l'anneau ; le renflement biconique s'en gorge comme le ferait une éponge. Puis il est de là distribué au cylindre-axe et file en diffusant le long de lui, dans les deux sens en deçà et au delà du renflement biconique.

On comprend dès lors pourquoi le renflement biconique, formation distincte du cylindre-axe et qui lui est purement et simplement annexée pour la satisfaction d'un but fonctionnel, se teint exactement comme lui par les diverses matières colorantes employées en histologie. Il semble les extraire du dehors par la voie de l'anneau, pour les distribuer ensuite au cylindre-axe. On s'explique aussi pourquoi, lorsqu'il est saisi par le mélange osmio-picro-argentique, la diffusion lente, ménagée et régulière qui dessine des bandes transversales dans la plupart des substances colloïdes et homogènes où pénètre le nitrate d'argent en solution dans l'eau, ne puisse plus s'effectuer et que les stries de Frommann manquent dès lors sur le cylindre-axe.

En outre, le renflement biconique apparaissant de la sorte comme jouant le rôle d'extracteur et de milieu d'entrée des matériaux échangés entre le tissu conjonctif et le cylindre-axe, il était naturel qu'il existât tout aussi bien sur le trajet des fibres nerveuses à myéline sensibles, dont les cylindres d'axe représentent des prolongements protoplasmiques ou dendrites de cellules ganglionnaires — telles les fibres périphériques du trijumeau — que le long de fibres motrices, comme celles du facial, répondant à des filaments ou à des faisceaux de filaments de Deiters projetés par des cellules multipolaires. Les

dispositions de trajet développées en vue de soutenir, d'isoler, de nourrir, etc., un filament unique ou un groupe de filaments étendus très loin de la cellule nerveuse dont ils font partie, sont les mêmes, quel que soit le sens du mouvement nerveux qui les parcourt, et dont ils sont les conducteurs à distance.

Les étranglements annulaires ne manquent sur aucune fibre nerveuse à myéline. Ils sont équidistants sur la continuité presque tout entière d'une même fibre, grosse ou petite. Les fibres les plus grêles sont munies d'étranglements plus rapprochés ; elles sont semblables en cela à celles des nerfs en voie de développement. On peut donc conclure que de millimètre en millimètre — un peu plus ou un peu moins — la gaine de myéline manque et qu'il s'ouvre une voie libre de la nutrition pour le cylindre-axe qu'elle recouvre dans les intervalles des étranglements annulaires. AXEL KEY et G. RETZIUS (1), KUHN (2) et de son côté CH. ROUGET (3) ont cependant contesté ce fait et soutenu qu'il existe des *étranglements annulaires incomplets*, — c'est-à-dire au niveau desquels la myéline n'est pas interrompue. Les images observées par ces histologistes sont réelles ; mais elles paraissent dues à des actions de force exercées sur les fibres nerveuses en les dissociant. RANVIER (4) a fait voir que si l'on comprime énergiquement un nerf sur un point de son parcours, la myéline, incompressible comme tous les liquides, fuit au-dessus et au-dessous de la ligature comprimante, en rompant les membranes qui la retiennent. Elle s'écoule alors à travers les anneaux des nerfs en les forçant. Une autre cause d'erreur consiste aussi dans ce fait que, chez les plagiostomes par exemple, le cylindre d'axe se colore en noir comme la myéline parce qu'il est imprégné d'une substance grasse sur laquelle l'acide osmique se réduit. Il semble alors que la moelle nerveuse se continue d'un segment interannulaire à l'autre, tandis qu'il n'en est rien.

Parfois aussi, l'on rencontre des étranglements annulaires déformés en sens inverse et par un tout autre mécanisme. La distance qui sépare alors les deux gaines de myéline, placées au-dessus et au-dessous de l'étranglement, est considérablement agrandie : — l'étranglement semble *trop complet*. Mais cela n'arrive que si l'on examine les fibres nerveuses dans un liquide tel que l'eau, qui diffuse très rapidement de dehors en dedans au niveau des anneaux des nerfs. Le petit dialyseur formé par l'étranglement s'emplit alors outre mesure. La myéline est

(1) A. KEY et G. RETZIUS, Studien in der Anatomie des Nervensystems (*Arch. f. mikroskopische Anat.*, p. 351, 1873).

(2) KUHN, Die peripherische markhaltige Nervenfasern (*Arch. f. mikr. Anat.*, p. 440, 1876).

(3) CH. ROUGET, Développement des nerfs chez les larves de Batraciens (*Arch. de Physiologie*, p. 482, 1875).

(4) L. RANVIER, *Leçons sur l'histologie du système nerveux*, t. I, p. 60.

refoulée énergiquement en amont et en aval de l'étranglement par la pression du liquide introduit. Le cylindre d'axe est, par suite, mis à nu sur une plus grande étendue ; il se gonfle en ce cas un peu et sa structure fibrillaire s'exagère.

Segments interannulaires de Ranvier. — *Étude de la fibre nerveuse à moelle entre deux étranglements annulaires consécutifs.* — La fibre nerveuse à myéline, coupée à intervalles équidistants par les étranglements annulaires, est constituée par la réunion d'un nombre variable de « segments interannulaires » placés bout à bout dans une direction axiale commune, comme des perles cylindriques enfilées par le filament axile. Si l'on met à part le cylindre-axe, l'étude analytique de la fibre à moelle peut donc se réduire à celle d'un segment interannulaire, puisque tous sont semblables entre eux et d'égale dimension dans une même région de la continuité d'une même fibre. Je décrirai d'abord : 1° le noyau du milieu du segment, qui donne à celui-ci son individualité en tant que cellule ; 2° les couches de myéline ; 3° la disposition de la gaine de Schwann dans la longueur du segment. J'étudierai ensuite le cylindre d'axe.

a) **Noyau.** — Au niveau de l'union de ses deux moitiés, donc à mi-hauteur, le segment interannulaire présente un noyau *unique*. Ce noyau est placé sous la gaine de Schwann ; il est logé dans une petite dépression cupuliforme de la myéline, qui paraît de prime abord creusée à ce niveau comme par une encoche ; il est ovalaire, à double contour, et il renferme un nucléole brillant. Il se colore avec une grande facilité par le carmin, la purpurine, l'hématoxyline, bref, par tous les réactifs ordinaires des noyaux. Sur les fibres fixées par l'acide osmique, il se teint en beau rouge par l'éosine soluble dans l'eau et la pyrosine, tandis que le protoplasma qui l'entoure se colore en rose clair.

C'est entre la myéline creusée en cupule et le noyau qui remplit incomplètement cette cupule, que le protoplasma prend place sous forme d'une couche mince de substance granuleuse disposée autour du noyau. Il renferme quelquefois des granulations pigmentaires brillantes, fait qui a frappé S. MAYER, et l'a porté à considérer le corps cellulaire résultant de l'union du protoplasma et du noyau du milieu des segments comme l'équivalent d'une cellule nerveuse ganglionnaire. D'autre part, A. KEY et G. RETZIUS (1) ont constaté que très fréquemment on trouve des gouttelettes de myéline au sein du protoplasma. C'est là un fait très intéressant au point de vue du développement de la couche de myéline. Le noyau du milieu des segments et son protoplasma constituent en réalité une cellule régnant dans toute

(1) A. KEY et G. RETZIUS, Studien in der Anatomie des Nervensystems (*Arch. f. mikrosk. Anat.*, t. IX, p. 350, 1873).

l'étendue du segment interannulaire et présidant, on le verra plus loin, à la vitalité de l'ensemble des formations histologiques du segment. L'étendue de la lame protoplasmique représentant le « corps » de cette cellule est variable. Elle est beaucoup plus considérable dans les fibres à myéline jeunes que dans celles ayant acquis leur plein développement (RANVIER).

b) Couche de myéline. — La myéline, intermédiaire au cylindre d'axe et à la gaine de Schwann et limitée par cette dernière comme par un manchon membraneux, a été longtemps considérée comme formant une couche semi-liquide et homogène de substance grasse, vraisemblablement destinée à l'isolement plus ou moins parfait du filament axile. MAX SCHULTZE la regardait comme tout à fait fluide. Toutefois, GERLACH avait remarqué que, dans certaines circonstances (notamment après durcissement des nerfs dans l'acide chromique), la myéline des fibres nerveuses coupées en travers présente des couches concentriques en nombre variable, comme celles qui résulteraient de la section transversale d'une série de cylindres creux emboîtés les uns dans les autres. Nous avons vu déjà que, par la simple inspection d'une fibre nerveuse vivante, on se convainc que la gaine de myéline est formée de segments imbriqués les uns sur les autres et séparés par des incisures. Il faut actuellement revenir sur ces faits pour les préciser et les compléter au besoin.

Soit une fibre à myéline exactement tendue au moment où elle a été fixée net par une solution d'acide osmique à 1 pour 100. La myéline est colorée en noir, et la gaine continue qu'elle forme au cylindre d'axe dans les limites du segment interannulaire est interrompue par des incisures obliques, claires, qui la morcellent elle-même en un nombre variable de segments cylindro-coniques. Seulement, au lieu de ne voir que la limite extérieure de ces segments s'accuser sous la gaine de Schwann par une suite d'imbrications à double contour, on peut observer leur forme et déterminer leurs limites dans toute l'épaisseur de la gaine de myéline. Ils sont, en effet, colorés en noir d'ébène. Les uns sont courts, d'autres allongés. Certains affectent des configurations régulières qui, en thèse générale, peuvent se ramener à trois : — celle d'une *perle allongée*, renflée en son milieu ; — celle d'un *cylindre évidé en sablier à son centre* ; — celle d'un *entonnoir cylindro-conique* (fig. 679). Perles, sabliers et entonnoirs forment ou non des solides géométriques à peu près réguliers ; certains segments de myéline s'étirent, s'allongent ou se raccourcissent dans un sens, de façon à ne constituer que des figures dont les parties homologues soient symétriques. Mais constamment les pointes des perles s'engagent dans les creux des sabliers ou des entonnoirs ; les creux des entonnoirs et des sabliers recouvrent les pointes des perles et leurs extrémités s'étendent vers les ventres de ces mêmes perles, tangen-

tiellement sous la gaine de Schwann. Tout ce système est enfilé par le cylindre d'axe à la façon des grains d'un collier. La disposition des segments, surtout si on les suppose réguliers et réduits à des perles et à des sabliers comme dans le schéma (fig. 680), rend compte immédiatement de deux faits : 1° que le cylindre-axe soit entièrement entouré et séparé de la gaine de Schwann par l'imbrication des segments cylindro-coniques de myéline ; 2° que la coupe en travers d'une fibre à moelle puisse présenter, dans un faisceau nerveux fixé dans sa forme par l'acide osmique ou même par les solutions chromiques :

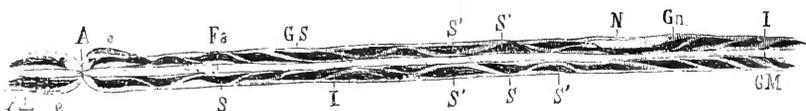


FIG. 679. — Une fibre nerveuse à moelle du nerf médian du Cheval, fixée à l'état de tension parfaite par l'acide osmique à 1 p. 100. Coloration par l'éosine soluble dans l'eau. Conservation dans la glycérine éosinée et chargée de sel marin. (Faible grossissement.)

A, anneau de l'étranglement annulaire ; — *e, e*, épaissement de la gaine de Schwann au voisinage de l'étranglement ; — GS, gaine de Schwann dans la continuité du segment interannulaire, ici dessiné seulement un peu au delà de sa moitié et se poursuivant au delà de GM, — Fa, filament axile de la fibre ; — N, noyau du milieu du segment ; — AL, commencement du segment interannulaire suivant au delà de l'étranglement annulaire A.

S, S, segments cylindro-coniques en forme de perle allongée ; — S' S', segments cylindro-coniques en sablier ; — au niveau de GS, on voit une forme intermédiaire des segments cylindro-coniques : la forme en entonnoir ; — Gn, grains ou boules de myéline autour du noyau du milieu du segment N ; — I, I, incisions de Schmidt et de Lanterman.

Cette figure n'est plus du tout un schéma comme la fig. 679 ; elle a été exactement projetée à la chambre claire dans tous ses détails.

a) Soit une seule bande annulaire de myéline très large (cas où la coupe a passé par le plein d'un sablier ou d'une perle, ou bien par le reflet de la myéline en bourse aux extrémités du segment interannulaire).

b) Soit deux bandes d'égale largeur (cas où la coupe a passé par la portion déjà un peu atténuée d'une perle engagée dans un entonnoir ou un sablier dont l'épaisseur a acquis le même degré d'atténuation).

c) Soit deux bandes d'inégale largeur (— l'anneau mince en dehors si la coupe atteint l'extrémité d'un entonnoir ou d'un sablier et la région déjà pleine d'une perle qui y est engagée, — l'anneau mince en dedans si la section passe par la pointe d'une perle et le voisinage du plein d'un entonnoir cylindro-conique ou d'un sablier).

d) Soit enfin aucun anneau de myéline, mais une mince membrane à double contour autour d'un cylindre-axe de petite section (cas où la coupe a passé par un étranglement annulaire) (fig. 680).

Telle est l'explication très simple des figures annulaires observées dans l'étui de myéline par GERLACH quand on a sectionné les fibres nerveuses en travers. Il faut maintenant expliquer un autre fait : —

à savoir que, si les fibres nerveuses à moelle ont été fixées fortement par l'acide osmique alors qu'elles étaient peu ou point tendues, on ne voit plus individuellement les segments cylindro-coniques, ni même très souvent les incisures qui les séparent les uns des autres. L'étui de myéline apparaît en ce cas sous forme d'un manchon noir, d'apparence homogène d'une extrémité à l'autre du segment interannulaire.

Ce fait ne prouve pas du tout que l'existence des segments cylindro-coniques de la myéline soit due à l'action des réactifs coagulants comme l'ont autrefois soutenu, après AXEL KEY et RETZIUS, HESSE, HENNING (1), RAWITZ (2), FROMMANN (3) et enfin BIKFALVI (4). Il tient

FIG. 680. — Schéma d'une fibre nerveuse à moelle pour montrer la constitution de l'étui de myéline et la forme des segments cylindro-coniques. La myéline est colorée en noir pur.

n, noyau du milieu du segment; — *s*, gaine de Schwann; — *p*, coupe optique des segments cylindro-coniques en forme de perle allongée; — *s*, coupe optique des segments cylindro-coniques évidés en sabliers à leur centre; ces deux ordres de segments cylindro-coniques se succèdent pour former le manchon de myéline continu et cylindrique; ils sont séparés par les incisures (réservées en blanc).

a, coupe en travers de la fibre nerveuse passant par l'étranglement annulaire; — *b*, *c*, *d*, coupes en travers présentant des anneaux de myéline doubles ou simples et à anneau intérieur large ou mince suivant la façon dont sont agencés entre eux les segments cylindro-coniques en perle ou en sablier au niveau précis du plan de section par le travers.

(1) HENNING, *Die Einschnürungen und Unterbrechungen der Markscheide an den markhaltigen Nervenfasern* (Inaugural Dissert., Königsberg, 1877).

(2) RAWITZ, *Die Ranvier'schen Einschnürungen und Lanterman'schen Einkerbungen* (*Arch. f. Anat. u. physiol. Anatom.*, Abth, 1879).

(3) FROMMANN, *Untersuchungen über Struktur, Lebenserscheinungen u. Reaktionen thierischer u. pflanzlicher Zellen* (*Jenaische Zeitschrift f. Naturwissens.* Bd. XVII, 1884); et *Ueber normale pathol. Histologie d. Nervencentren* (*Sitzgsber. d. Jenaische Gesellsch. f. Naturwiss.* 1884).

(4) K. BIKFALVI, *Ueber die Hornscheide der*

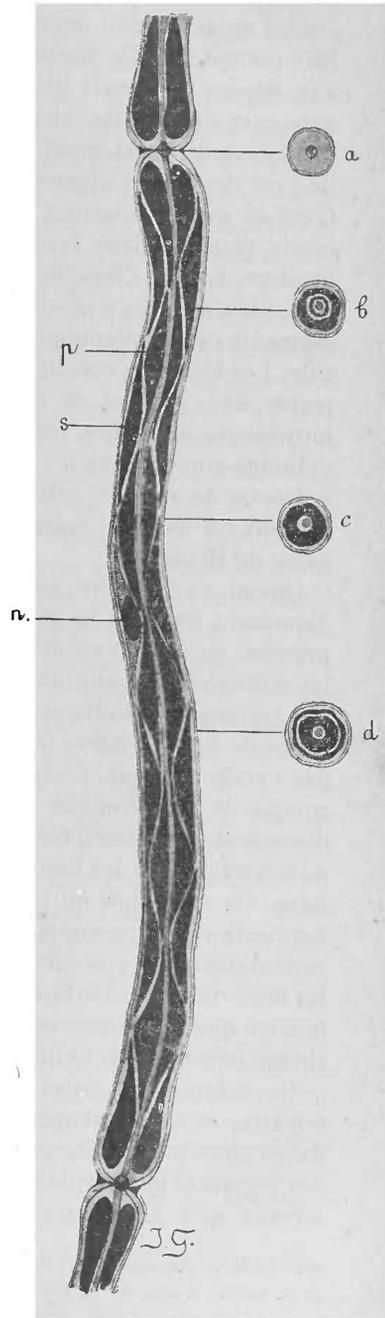


FIG. 680.

simplement à ce que, dans son ensemble, la fibre nerveuse à myéline jouit d'un assez haut degré d'élasticité dans le sens de sa longueur. Elle revient sur elle-même quand elle n'est pas tendue, et elle le fait aux dépens de l'écart des incisures. Celles-ci s'effacent alors et les segments de myéline viennent au contact étroit : les rentrants des uns épousant exactement les saillants des autres. La gaine de myéline est dès lors uniformément colorée en noir par l'acide osmique. C'est ce que démontrent bien les injections interstitielles de liquide osmio-picrique dans les membranes qui renferment de petits nerfs à myéline. Là où le liquide de l'injection a agi avec force en tendant ces nerfs, leurs fibres à moelle montrent des incisures très larges et des segments cylindro-coniques dont on reconnaît d'emblée la forme générale. Les éléments constitutifs de la gaine de myéline ont été, sur ces points, fixés à l'état de déploiement maximum. Là où les nerfs sont moyennement tendus, les incisures sont moins larges et les segments cylindro-coniques moins bien définis. On ne voit ni incisures, ni segments de myéline distincts là où les fibres nerveuses, au nombre de deux ou de trois, marchent onduleuses et sans tension dans leur gaine de Henle.

Quand, au contraire, sur un petit nerf bien tendu on comprime énergiquement un point et qu'ainsi on force la myéline à se porter sous pression en deçà et au delà du point comprimé, de manière à *forcer* les étranglements annulaires, on voit derechef (RANVIER) les limites des segments cylindro-coniques. Mais alors elles apparaissent sous forme de lignes claires ou de « barres transversales » après fixation par l'acide osmique. C'est même ainsi qu'on peut le mieux se rendre compte de leur étendue variable. Enfin, il arrive fréquemment qu'en dissociant des fibres fixées par l'acide osmique, on rompt la membrane de Schwann dans les limites de tout ou partie d'un segment interannulaire. On met ainsi en liberté le cylindre-axe entouré d'une file de segments cylindro-coniques semblables aux perles d'un collier, et reproduisant en vue directe les diverses formes qu'ils affectaient sur les fibres intactes. Certains portent des encoches incomplètes : ce qui montre que les incisures ne se poursuivent pas toutes jusqu'au voisinage immédiat du cylindre d'axe (voy. fig. 684, p. 830).

En colorant de telles préparations avec les divers réactifs des noyaux, et en les comparant avec celles de fibres à myéline intactes, fixées aussi par l'acide osmique, on reconnaît aisément qu'à la surface des segments cylindro-coniques de myéline, il n'existe pas trace des noyaux que LANTERMAN (1) attribuait à chacun d'eux. Le seul

markhaltigen Nervenfasern; Orvostermes zettudomangi Ertesito (*Ref. in Centralblatt f. d. med. Wiss.*, n° 3, 1886).

(1) LANTERMAN, Ueber den ~~äu~~eren Bau der markhalt. Nervenfasern (*Archiv für mikrosk. Anat.*, t. XIII, p. 6).

noyau qu'on rencontre à la surface de la gaine myélinique est celui du milieu des segments. Unique dans chacun d'eux, il occupe tantôt la surface d'un segment cylindro-conique déprimée en petite cupule pour le recevoir, tantôt il est à cheval sur une incisure.

Réseau de Lanterman. — Quand on a fixé tendues des fibres à myéline du sciatique de la Grenouille par l'acide osmique pendant quelques instants seulement (1), puis qu'on les examine dans l'eau, on voit, comme l'a indiqué RANVIER, exsuder dans les incisures incolores séparant les segments cylindro-coniques, des fils et des boules d'une substance réfringente, qui vermicule comme la myéline et semble sortir des segments cylindro-coniques. Les boules et les fils se gonflent, deviennent de plus en plus transparents, et, au bout d'un certain temps, l'aire de l'incisure redevient claire. — En observant le plein des segments de myéline sous la gaine de Schwann, on peut voir également sortir et prendre place à leur surface une série de filaments semblables ou plutôt des boules claires qui, au bout d'un certain temps, se rangent les unes à côté des autres. En venant au contact entre elles, elles dessinent entre la myéline et la gaine de Schwann le réseau signalé en premier lieu par LANTERMAN (2), puis étudié plus récemment par GEDOELST (3) qui le considère comme une formation persistante de la gaine myélinique, ou plutôt comme la portion superficielle d'un réseau général parcourant la myéline et dont je parlerai un peu plus loin. La signification de ce réseau est difficile à dégager si l'on n'assiste pas à sa formation sur les fibres à myéline qui viennent d'être fixées rapidement par l'acide osmique et qu'on observe ensuite dans l'eau distillée pendant un certain temps. Il n'existe pas au début de l'observation. Il ne se dessine qu'au fur et à mesure que les gouttes exsudent en plus grand nombre, de façon à grossir, puis à prendre place jointivement les unes à côté des autres. Il devient très marqué quand on abandonne la préparation pendant vingt-quatre ou quarante-huit heures dans la chambre humide après l'avoir bordée à la paraffine. Dans les conditions où l'on a opéré, de même que dans celles indiquées par LANTERMAN, la surface seule des segments cylindro-

(1) *Procédé de RANVIER.* On découvre le sciatique et ses branches de bifurcation sur la Grenouille vivante; puis avec des pinces, des aiguilles et des ciseaux, on enlève le tronc commun sous l'acide osmique à 1 pour 100 de façon à dégager dans l'écart une série de fibres qui, alors, sont fixées tendues. Puis, au bout de quelques minutes on lave à l'eau distillée; on recueille avec soin sur la lame de verre les fibres après les avoir retranchées avec des ciseaux fins, et on les monte par le procédé de la demi-dessiccation. On les examine d'abord dans l'eau; puis on introduit la glycérine lentement dans la chambre humide.

(2) LANTERMAN, Ueber d. fein. Bau d. markhaltig. Nervenfasern (*Arch. f. mikr. Anat.*, t. XIII, p. 8).

(3) GEDOELST, Etude sur la constitution cellulaire de la fibre nerveuse (*La Cellule*, t. III, fasc. 1, 1887).

coniques a été fixée net par l'acide osmique et forme sur toute leur périphérie une sorte de pellicule colorée en noir. A travers elle, la myéline centrale non fixée exsude sous forme de gouttes sarcodiques d'une nature particulière, tant dans les incisures entre les segments que sous la gaine de Schwann. Sur les coupes longitudinales, dans l'épaisseur de chaque segment, on trouve des vacuoles rondes, se succédant comme des perles tout le long de lui, et répondant au départ de ces gouttes. Sur les coupes en travers, la myéline colorée en noir dans les intervalles de ces mêmes gouttes, dessine un rang régulier de bâtonnets sur tout le pourtour du segment. Ce sont là, à mon sens, des figures tout à fait artificielles, et, à ce point de vue, je suis de l'avis de PERTIK (1) et de BOVERI.

Segmentation de la myéline en boules. — *Réseau de Kühne et Ewald.* — De ce qui précède, il résulte que les segments cylindro-coniques sont bien des formations préexistantes, mais aussi très délicates et facilement vulnérables. La myéline, qui les forme, est une substance complexe, demeurant homogène dans les limites des segments en lesquels elle est subdivisée, pendant la vie ou même souvent longtemps après la mort, tant que le plasma de la fibre nerveuse — lequel constitue pour elle un véritable milieu intérieur — ne subit pas de modifications essentielles. C'est ainsi que par les froids de l'hiver, sur les cadavres autopsiés à l'amphithéâtre, on peut fixer aisément les fibres à moelle des nerfs des membres, de la face et du cou, par l'acide osmique, et observer sur elles les segments cylindro-coniques et les incisures tout comme dans les fibres nerveuses prises sur le vivant. Toutefois, ainsi que l'a remarqué RANVIER, les étranglements annulaires sont alors plus larges : — comme si un liquide, venu du dehors, y avait pris place en refoulant la myéline en deçà et au delà de l'anneau. Il en est bien ainsi. Par un temps chaud qui favorise les fermentations cadavériques, la myéline des fibres nerveuses est, au bout de quelques heures, segmentée en boules de volume variable dans toute l'étendue des segments interannulaires ; on n'y voit plus aucune trace des incisures ni des segments cylindro-coniques. A peu de chose près, la gaine myélinique a subi dans ce cas les mêmes altérations que si on l'avait traitée par l'eau pendant un certain temps, et ceci sous l'influence de la diffusion des liquides cadavériques dans la fibre nerveuse.

Pour étudier analytiquement cette action de l'eau sur la myéline, j'ai imaginé il y a déjà longtemps (2) de mettre à profit la solution

(1) PERTIK. Untersuchungen über Nervenfasern (*Arch. f. mikr. Anat.*, t. XIX, p. 183, 1881).

(2) J. RENAULT, article « NERFS (ANATOMIE) », du *Dictionnaire encyclopéd. des Sciences médicales*, p. 138.

aqueuse d'éosinate de potasse à 1 pour 100, qui ne colore point les graisses ordinaires (1), mais en revanche teint en rose le protoplasma et la plupart des substances albuminoïdes. Quand on dissocie dans une goutte de cette solution un nerf tel que le sciatique de la Grenouille prélevé sur le vivant, on voit que les noyaux du milieu des segments interannulaires se colorent en rouge, le cylindre-axe en rose vif, tandis que la myéline des segments cylindro-coniques reste incolore. — La préparation, abandonnée à elle-même pendant vingt-quatre heures dans la chambre humide, subit au bout de ce temps des modifications remarquables. Au lieu de présenter l'aspect homogène qu'elle avait la veille, la moelle y apparaît granuleuse, formée d'une substance uniformément teinte en rose franc parsemée de gouttes incolores, d'inégal diamètre et qui se touchent toutes. Ce sont là des gouttes de graisse, qui ne préexistait pas comme telle dans la substance des segments cylindro-coniques. RANVIER (2) le montre par une autre expérience faite sur les fibres nerveuses du poumon de la Grenouille. Il les colore vivantes par une solution alcoolique de bleu de quinoïléine : leur gaine de myéline se teint en *gris de lin*, uniformément. Quand ensuite on les conserve dans la glycérine pendant vingt-quatre à quarante-huit heures, cette même gaine est semée de gouttes colorées en *bleu intense*, c'est-à-dire se comportant comme les graisses ordinaires vis-à-vis du réactif. La myéline s'est donc dédoublée en graisses qui, une fois mises en liberté, prennent naturellement la forme de gouttelettes sphériques, et en une substance ayant les réactions générales des matières protéiques. Les gouttelettes graisseuses se touchent toutes, et étant plongées dans la substance protéique issue comme elles du dédoublement de la myéline, si on les dissout par l'éther il restera naturellement cette substance disposée en un réseau plus ou moins régulier répondant à un système d'alvéoles.

Telle me paraît être l'origine du réseau décrit par EWALD et KÜHNE (3) dans la gaine de myéline des fibres nerveuses fixées d'abord par l'alcool absolu (24 heures), puis reprises par l'alcool bouillant (2 heures), et enfin soumises à l'action de l'éther pendant vingt-quatre heures (fig. 681). L'acide osmique ne colore plus rien en noir d'encre de Chine sur de pareilles fibres. Il n'y a plus — tout comme dans les fibres traitées par l'eau — ni segments cylindro-coniques, ni incisures. D'un étranglement annulaire à l'autre, tout l'espace entre le cylindre-axe et la gaine de Schwann est occupé par un réseau d'apparence alvéolaire, dont les

(1) Je rappellerai que les graisses de certains poissons se teignent en rouge brique tout comme l'hémoglobine par l'éosine, et en noir par l'acide osmique.

(2) L. RANVIER, *Leçons sur l'histologie du système nerveux*, t. I, p. 290-291.

(3) EWALD et KÜHNE, Die Verdauung als histologische Methode (*Verhandl. der Natur. hist. medicin. Vereins z. Heidelberg*, p. 451, 1877).

points nodaux sont plus épais que les travées et qui limite des loges plus ou moins régulièrement polyédriques, de grandeurs très inégales et variant en des points rapprochés de la longueur de la fibre. L'éosine colore ce réseau en rose vif (GEDOELST), exactement comme celui résultant de l'action de l'eau sur une fibre nerveuse vivante. — Sous la gaine de Schwann, ce réseau se continue avec celui de LANTERMAN. Il forme là une couche réticulée régulière dont les travées sont toutes perpendiculaires à la surface externe de la fibre : c'est la « couche cornée externe » (*äussere Hornscheide*) de KÜHNE et EWALD. Ces auteurs et, après eux, RUMPF, WALDSTEIN et WEBER (1) ont également décrit une couche réticulée semblable limitant la moelle du segment interannu-

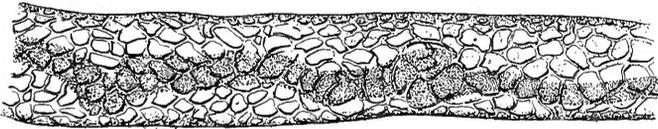


FIG. 681. — Réseau de neurokératine de KÜHNE et EWALD. (D'après KÖLLIKER, fig. empruntée à DÉJÉRINE.)

laire autour du cylindre-axe : « couche cornée interne » (*innere Hornscheide*). Le réseau entier, formé de la sorte par la continuité de trois assises, est constitué, pour KÜHNE et EWALD, par de la *neurokératine*. Il existe, en effet, tout aussi bien sur les fibres nerveuses digérées par le ferment pancréatique que sur celles fixées vivantes par l'alcool. En outre, on peut le développer sans faire intervenir de réactif coagulant : par exemple, par l'action prolongée du glycocholate de soude, qui enlève la myéline, suivie d'une digestion par la trypsine.

L'observation de KÜHNE et EWALD a une réelle importance, parce qu'elle semblerait indiquer que les éléments constitutifs de la gaine de myéline sont étrangers au tissu conjonctif et, au contraire, se rapprochent de ceux des cellules ectodermiques. Mais, en dehors de là, les histologistes sont actuellement à peu près tous d'accord pour admettre que le « réseau corné » est un produit entièrement artificiel, résultant de l'action de réactifs qui disloquent d'emblée les segments cylindro-coniques et dédoublent en même temps leur myéline en une substance azotée coagulable et en graisse. La question me paraît, du reste, jugée par les observations concordantes de HESSE, de PERTIK, de WALDSTEIN et WEBER, qui ont fait voir que si on laisse vermiculer la myé-

(1) WALDSTEIN et WEBER, Études histochimiques sur les tubes nerveux à myéline (*Arch. de Physiologie*, t. X, p. 1, 1882).

line sur l'extrémité rompue d'une fibre nerveuse, le bouchon myélinique, fixé par l'alcool puis ensuite traité par l'éther, reproduit un réseau semblable à celui décrit par KÜHNE et EWALD.

c) **Incisures de Lanterman.** — Sur les fibres nerveuses fixées par l'acide osmique à l'état de parfaite tension, les incisures se montrent bien développées dans les intervalles des segments cylindro-coniques. Ce sont des bandes claires interposées aux segments cylindro-coniques successifs. Leur largeur est plus grande sous la gaine de Schwann qu'au voisinage du cylindre-axe. De plus, quand la tension de la fibre est portée à son maximum, la gaine de Schwann ne s'infléchit pas à la base de chacune d'elles en suivant ce mouvement d'extension. Ceci montre que, contrairement à l'avis de KÜHNE, les incisures ne sont pas occupées par des membranes en forme d'entonnoir, tendues entre le filament axile et la gaine de Schwann (*Zwischenmarkscheide*). Comme l'a indiqué LÉO GERLACH (1), elles sont remplies par une substance sans structure jouant le rôle d'un ciment, mais non pas tel que celui des épithéliums, car il ne se colore pas en noir par le nitrate d'argent. Il ne s'agit pas non plus d'un liquide tel que la lymphe, comme l'a soutenu SCHOU. La myéline des segments cylindro-coniques conformés en entonnoir ou en sablier s'y insère, en effet, solidement sur le pourtour de l'évasement particulier à ces deux espèces de segments. Elle dessine en s'étirant de petites languettes d'où partent des plis qui se poursuivent sur la face profonde du segment cylindro-conique jusqu'au voisinage du cylindre-axe. La tension dessine aussi des plis analogues à la surface externe des segments figurant des perles. En revanche, les segments cylindro-coniques tiennent solidement au cylindre-axe qui les enfile. Ils ne s'écartent pas de lui, même quand on tend la fibre au maximum. Je crois qu'il faut les considérer, avec RANVIER, comme des expansions du protoplasma de la cellule individualisée par le noyau du milieu des segments. Mais il s'agit ici d'un protoplasma condensé, analogue à celui qui unit et sépare les fibrilles élémentaires des cellules musculaires (protoplasma intercontractile); il redevient granuleux lorsque le noyau du milieu des segments se divise et donne naissance à un grand nombre de noyaux-fils dans un même segment (par exemple, dans le bout périphérique des nerfs sectionnés). Dans cette conception, qui est celle de RANVIER, les segments cylindro-coniques seraient des formations du protoplasma séparées les unes des autres par des lames protoplasmiques différenciées, non pas qu'elles soient, — (je tiens dès à présent à le faire remarquer) — analogues à celles qui séparent, dans une cellule adipeuse non mûre, les diverses boules graisseuses; mais on pourrait les comparer à celles séparant

(1) LEO GERLACH, Zur Kenntn. d. markhalt. Nervenfasser (*Tagebl. d. 51 Versamml. deutsch. Naturf.*, p. 261, 1878).

les cylindres primitifs d'une cellule musculaire lisse et qui sont hyalines et tenaces, tout en se continuant avec le fuseau de protoplasma granuleux entourant le noyau.

Entonnoirs de Golgi. — En 1880, GOLGI (1) fit connaître un détail intéressant de la structure des incisures de Lanterman. Il consiste dans l'existence de filaments spiraux qui, partant du pourtour du cylindre d'axe, s'enroulent en hélice entre les segments cylindro-coniques de plus en plus lâchement en allant vers la gaine de Schwann, où ils se terminent. Ces « entonnoirs » spiraux (*imbuti* de GOLGI) sont mis en évidence par la méthode du chromate d'argent. Pour la plupart, ils s'emboîtent les uns dans les autres comme les segments

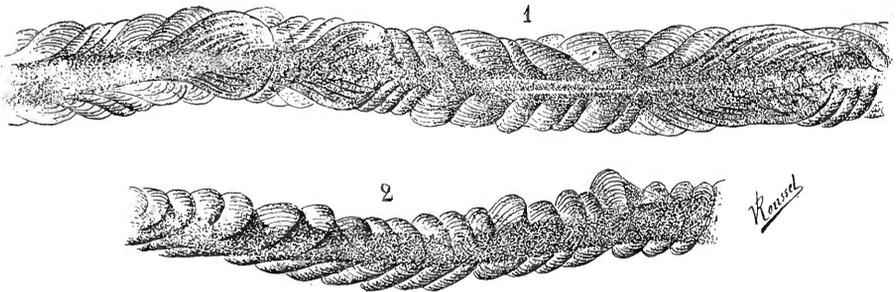


FIG. 682. — Entonnoirs (*imbuti*) de GOLGI et filaments spiraux dessinés sur deux fibres nerveuses à myéline 1 et 2. (D'après KÖLLIKER; figure empruntée à DÉJÉRINE.)

cylindro-coniques qu'ils semblent maintenir en les ficelant (fig. 682). Certains pourtant se regardent soit par leur extrémité étroite (voisinage du noyau du milieu des segments), soit par leur ouverture élargie. Il est extrêmement difficile de se prononcer actuellement sur la valeur, tant histologique que morphologique, d'une pareille figuration. Dans les fibres à moelle des nerfs périphériques, elle ne répond pas en tout cas à une disposition pectinée de la surface des segments cylindro-coniques. Elle ne répond pas non plus aux plis développés par la tension extrême de la fibre dont j'ai parlé plus haut. REZZONICO (pour les fibres à myéline des centres) (2), puis CEGI, MONDINO et enfin CATTANI en ont fait une partie intégrante du « réseau corné » de la fibre nerveuse. C'est là une simple hypothèse. Il faudrait même isoler le filament spiral pour être sûr qu'il s'agit bien là d'une « formation »

(1) GOLGI, Sulla struttura delle fibre nervose midollate periferiche e centrali (*Arch. p. le scienze mediche*, t. IV, p. 221, 1881).

(2) REZZONICO, Sulla struttura delle fibre nervose del midollo spinale (*ibid.*, t. IV, p. 78, 1881).

histologique véritable et non d'une simple « figuration » telle que, par exemple, les stries de Frommann du cylindre d'axe.

d) **Gaine de Schwann.** — La gaine de Schwann, présentant constamment un double contour, est une membrane de tout point semblable au sarcolemme des fibres musculaires striées. Quand la fibre nerveuse est parfaitement tendue, elle est lisse et dépourvue de plis; quand cette fibre est en relâchement, la gaine de Schwann se replie comme un tube. Dans la concavité des inflexions, on voit alors une série de plis transversaux incomplets. C'est à ces plis qu'est dû le chatoiement d'un fascicule nerveux observé dans son entier et non tendu.

La gaine de Schwann est absolument sans structure et ne se colore avec élection par aucun réactif, tout comme le sarcolemme ou la capsule d'une vésicule adipeuse. Et, en réalité, *c'est une capsule* : celle de la cellule dont le noyau est celui du milieu du segment interannulaire. Une mince couche de protoplasma, prolongement du protoplasma granuleux renfermant le noyau, la double en dedans comme le protoplasma d'une vésicule adipeuse double la membrane anhiste de celle-ci. Quand on soumet pendant vingt minutes un nerf vivant et dénudé du Lapin à l'arrosement par l'eau salée à 1 pour 100, il continue à vivre, mais ses étranglements annulaires se développent à force d'absorber l'eau, s'engorgent, deviennent « trop complets » et démasquent le cylindre-axe sur une certaine hauteur, la myéline étant refoulée de chaque côté de l'anneau. On voit alors apparaître, entre le cylindre d'axe qui se gonfle légèrement et la membrane de Schwann, une substance granuleuse semée de vacuoles : c'est-à-dire présentant l'apparence exacte d'une lame protoplasmique gonflée par l'eau. D'autre part, quand, dans le segment périphérique d'un nerf sectionné, les noyaux se multiplient, le protoplasma granuleux s'étend partout sous la gaine de Schwann dans les limites du segment interannulaire intéressé. On peut donc considérer cette membrane comme doublée d'un manteau protoplasmique qui recouvre l'étui de myéline.

La gaine de Schwann est formée d'une seule lamelle disposée en tube, et non pas de deux assises dont l'interne envoie des prolongements dans les incisures comme l'avait cru ADAMKIEWICZ. Il n'y a aucun noyau dans son épaisseur. Le noyau unique du milieu de chaque segment la double seul en dedans. A sa surface, reposent parfois des cellules fixes du tissu conjonctif que la dissociation permet toujours d'en séparer. Sur les très grosses fibres à moelle, telles que celles du sciatique ou du médian du Cheval (fig. 683), elle s'épaissit, comme je l'ai dit plus haut, aux extrémités des segments interannulaires. L'épaississement répond au point où la myéline dessine son renflement en bourse. Cet épaississement de la gaine de Schwann est homogène, très réfringent sur les fibres traitées par l'acide osmique. Il fixe l'éosine de façon à figurer parfois la coupe optique d'un noyau; mais c'est là une

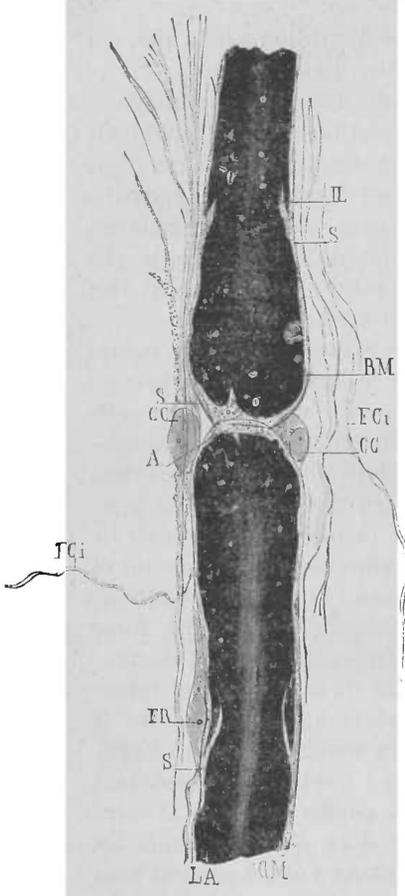


FIG. 683. — Un étranglement annulaire pris sur une des grosses fibres à myéline du nerf médian de l'Ane. — Fixation par l'acide osmique en solution à 1 p. 100; dissociation avec les aiguilles sur la lame de verre, coloration par l'éosine à 1 p. 100, conservation dans la glycérine éosinée additionnée de sel marin. — (Très fort grossissement).

A, anneau de l'étranglement; — S,S,S, gaine de Schwann et son épaissement au voisinage de l'étranglement; — BM, bourse formée par le reflet de la myéline au-dessus et au-dessous de l'étranglement; — CC, CC, cellules du tissu conjonctif intra-fasciculaire: celle à gauche du lecteur envoie librement ses prolongements protoplasmiques dans le tissu conjonctif, celle à droite du lecteur est bloquée sur un côté de l'étranglement et lui adhère entièrement, c'est une cellule qui formera un segment court intercalaire; — FCi, FCi, faisceaux conjonctifs; — FR, fibre de Remak; — IL, incisures de la myéline.

simple apparence La membrane de Schwann redevient mince au niveau de l'anneau; son profil se termine en bec, même sur les fibres nerveuses du Cheval ou de l'Ane bien fixées à l'état de tension. Il en résulte une sorte d'encoche ou de rigole circulaire répondant à la jonction des segments interannulaires entre eux. Cette encoche est souvent occupée par une cellule qui la comble: le noyau répondant à la surface externe de l'anneau et le corps cellulaire épousant la forme de celui-ci, circulairement en dehors de lui et sur tout son pourtour. Je reviendrai plus loin sur cette disposition qui donne la clef de la formation des « segments courts intercalaires ».

La réduction du nitrate d'argent sur l'anneau de chaque étranglement semble bien répondre à une ligne de ciment et, par suite, indiquer que la gaine de Schwann n'est pas une et continue tout le long de la fibre nerveuse à moelle, mais qu'elle résulte de la soudure d'une série de capsules allongées répondant chacune à un segment interannulaire. Telle est la conception de RANVIER. Cette manière de voir n'a pas été partagée par BOLL, RAWITZ et JACOBI. De fait, aucun procédé de dissociation n'a permis jusqu'ici de résoudre la gaine de Schwann en une série de manchons cylindriques répondant chacun à un segment interannulaire. On peut donc discuter encore sur ce point, après tout d'importance, je crois, secondaire.

e) Le cylindre-axe dans la traversée des segments interannulaires et des anneaux.

— Le cylindre d'axe occupe l'axe de la fibre nerveuse et de chaque segment inter-

annulaire. Il traverse les segments successifs en leur milieu en les enfilant comme des perles. A l'égard de la myéline, il forme également l'axe des segments cylindro-coniques. Sur une fibre qui a été fixée à l'état d'extrême tension, on voit que les extrémités amincies de ces segments répondant aux pointes des perles et à celles des cônes, se prolongent sur le cylindre-axe de façon à ne pas le laisser à nu au fond des incisures, qui sont alors déployées. L'espèce de pellicule de myéline forme un tube qui adhère fortement à la périphérie du cylindre-axe, mais qui ne se confond pas avec sa substance. En effet, quand il a été dégagé sur une certaine longueur à l'extrémité d'une fibre rompue, il se montre sous forme d'un fil cylindrique et à surface lisse.

Dans la traversée de l'étranglement annulaire, il est nu et, de plus, il se rétrécit notablement comme il a été dit plus haut. Il le fait comme un fil qui s'atténuerait progressivement pour se renfler derechef symétriquement au-dessus et au-dessous de l'étranglement. La portion la plus atténuée répond au renflement biconique et conséquemment à l'anneau. Le cylindre d'axe s'effile sur une longueur d'autant plus grande que la fibre est davantage tendue, et toujours au niveau des étranglements. Il est donc là plus extensible que dans la portion moyenne des segments interannulaires.

Quand on le met en liberté après fixation par l'acide osmique, le cylindre axe n'emporte ni trace des minces gaines de myéline répondant aux pointes des segments cylindro-coniques, ni de reliefs incolores, de membranules, etc., ayant les caractères de la substance hyaline, homogène et élastique qui occupe les incisures. On est par suite forcé de conclure qu'il n'y a pas de continuité entre le protoplasma périaxile (gaine de Mauthner) et les diverses formations protoplasmiques que j'ai appelées « exaxiles ». Toutefois, comme l'a fait remarquer RANVIER, à la surface de la zone claire marginale du cylindre d'axe on trouve souvent des granulations très fines qu'on peut rapporter, si l'on veut, à la « gaine de Mauthner », mais qui représentent effectivement la limite de la formation cellulaire spéciale réalisée par le noyau du milieu des segments et son protoplasma au sein duquel sont plongés les segments cylindro-coniques de myéline. — Ce corps cellulaire est traversé par le cylindre d'axe, mais non pas continu avec la substance propre de celui-ci.

Quand une fibre nerveuse est rompue en travers dans sa continuité, mais que le cylindre-axe ne s'est point cassé, il se montre tendu fortement entre les deux traits de rupture, lesquels répondent presque toujours à une incisure. Fixé dans cet état par les vapeurs osmiques et examiné dans l'eau, il montre très nettement sa structure fibrillaire (fig. 684). Les fibrilles élémentaires apparaissent comme des fils noirs parallèles ou ressemblant à ceux d'un écheveau plus ou moins tordu.

Marginalement on voit une bande claire homogène et réfringente répondant au protoplasma périaxile, et à la surface le semis de granulations constituant le manteau protoplasmique ou « gaine de Mauthner ». A l'intérieur du cylindre d'axe, les fibrilles nerveuses sont noyées dans une substance claire continue avec le protoplasma périaxile marginal, tout comme sont noyés les cylindres primitifs d'une fibre musculaire lisse dans le protoplasma intercontractile. Il en résulte une constitution homogène pour l'ensemble, du moins en apparence. C'est de là que vient la façon de s'incurver et de se replier comme un tube que possède le cylindre d'axe, ainsi que l'a observé RĚMAK, et aussi son élasticité parfaite. Mais on ne peut plus soutenir aujourd'hui, avec RĚMAK, que le cylindre d'axe soit un tube, ni avec F BOLL qu'il soit formé d'une substance liquide ne renfermant aucun élément fibrillaire préexistant. L'opinion de KUPFFER n'est pas davantage soutenable. Il considère le cylindre d'axe comme formé essentiellement d'un liquide albuminoïde et coagulable — le « nervenserum » — au sein duquel flotteraient librement les fibrilles nerveuses. Il est facile de démontrer qu'il n'en est pas ainsi. Isolé par dissociation dans son propre plasma, ou bien dans la solution de sel marin à 7 pour 1000 (où les nerfs continuent à vivre et demeurent excitables), le cylindre-axe des fibres à myéline se fend, comme l'a vu RANVIER,

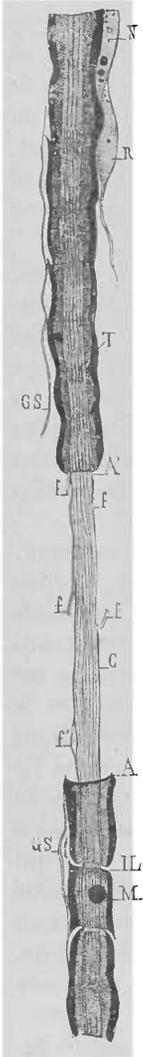


FIG. 684.

Fig. 684. — Une grosse fibre nerveuse à myéline prise dans une dissociation d'un faisceau du nerf médian du Cheval fixé par l'acide osmique à 1 p. 100. Coloration par l'éosine soluble dans l'eau. Conservation dans l'eau phéniquée légèrement éosinée. (Très fort grossissement.)

La fibre, fixée extrêmement tendue, a cédé et entre A et A' les segments cylindro-coniques se sont écartés en dégageant le cylindre-axe C, nettement fibrillaire et dont on voit les fibrilles rompues en *f, f. R n'*, une fibrille est soulevée sur le bord du faisceau cylindraxile fibrillaire. On voit la fibrillation se poursuivre sous le manchon de myéline.

N, noyau du milieu du segment, entouré de boules de myéline; — GS, GS, gaine de Schwann rompue; — A, M, segments cylindro-coniques séparés les uns des autres par la tension et montrant leur forme en perspective sur leurs extrémités; — IL, incisures élargies; — R, une fibre de Remak longeant la fibre nerveuse à moelle.

quand il a été touché par les aiguilles. Il s'étale ensuite sous forme d'un ruban vaguement fibrillaire, sans qu'on puisse jamais mettre largement en liberté les fibrilles, ce qui arriverait forcément si elles flottaient librement dans un liquide.

Les fibrilles nerveuses gardent toutefois leur complète individualité

dans le cylindre axe des fibres à myéline des nerfs périphériques. On peut s'en convaincre par la méthode du chromate d'argent qui, dans ces mêmes fibres quand elle les atteint, met en évidence seulement le cylindre d'axe sous forme d'un écheveau de fils très fins de direction générale parallèle, mais se croisant entre eux de diverses façons. C'est là, du reste, ce qu'avait déjà montré RANVIER par l'étude des nerfs amyéliniques de la cornée au moment où ils se dégagent des fibres à myéline. Il a constaté que les fibrilles nerveuses, réunies dans un même cylindre d'axe, peuvent provenir de diverses sources et par conséquent de cellules ganglionnaires différentes. — On ne peut donc aucunement considérer le cylindre d'axe comme l'équivalent, dans tous les cas, d'un filament de Deiters unique. Il représente, au contraire, le plus souvent un faisceau de fibres nerveuses appartenant à des cellules ganglionnaires distinctes, et simplement groupées temporairement dans une même formation cylindrique pour se porter au loin et effectuer leur trajet de conserve à travers les tissus. Bref, il s'agit ici d'un simple dispositif de distribution. Autrement dit, le cylindre-axe d'une fibre nerveuse est lui-même déjà un cordon nerveux. Au voisinage de leur terminaison, les nerfs sont d'ailleurs le plus souvent réduits à une seule fibre à myéline; cette fibre unique peut même être entourée d'une gaine lamelleuse formée d'un assez grand nombre de lamelles.

Signification morphologique du segment interannulaire. — Le tube nerveux à myéline est constitué, de son origine à sa terminaison, par des segments interannulaires placés bout à bout et traversés par le cylindre d'axe qui les enfle comme les grains d'un chapelet. Quelle est maintenant la signification morphologique de ces segments? Il est évident qu'ils constituent chacun une individualité anatomique. En procédant par comparaison, RANVIER a démontré, dès 1872, leur nature cellulaire. Chaque segment est une cellule modifiée pour des fonctions spéciales, et que RANVIER a comparée à une cellule du tissu conjonctif transformée en une vésicule adipeuse non encore arrivée à maturité, mais déjà munie de sa capsule ou membrane propre.

On sait que, dans une telle cellule, le protoplasma forme une mince couche au-dessous de la capsule (fig. 685). Cette couche renferme le noyau. Il en part des travées protoplasmiques délicates séparant les boules de graisse neutre non encore fusionnées en un globe unique. — Tel le segment interannulaire, si l'on met à part le cylindre d'axe. Voici textuellement la description de RANVIER (1) : « Supposons une cellule adipeuse allongée, remplie de cette graisse particulière que nous appelons la myéline, et traversée par un corps qui lui est étranger, le cylindre d'axe. La membrane de la cellule est représentée par la

(1) L. RANVIER, *Leçons sur l'histologie du système nerveux*, t. 1, p. 119.

membrane de Schwann. Au niveau de l'étranglement annulaire, cette membrane est soudée avec celle du segment voisin, comme semble le démontrer l'anneau noir manifesté par le nitrate d'argent. Au-dessous de cette membrane et aplati contre elle, se trouve le noyau cellulaire (noyau du segment), compris dans une lame de protoplasma. Ici, comme dans la cellule adipeuse, cette lame n'est pas limitée aux environs du noyau ; elle double la membrane de Schwann dans toute

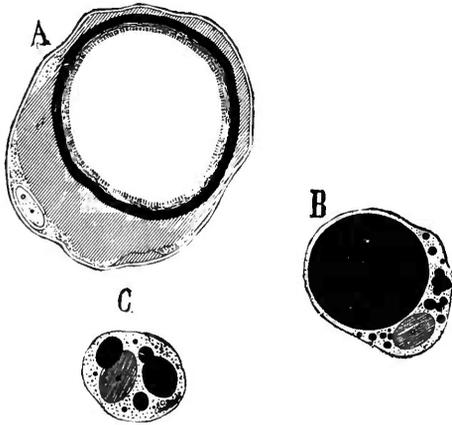


FIG. 685.

A, vésicule adipeuse du tissu conjonctif du Chien fixée par l'injection interstitielle de nitrate d'argent à 1 p. 1000 et entourée de sa capsule ; — B, C, cellules adipeuses jeunes, non capsulées, fixées par l'acide osmique qui a coloré la graisse en noir.

son étendue. Arrivée au niveau de l'extrémité du segment, elle se réfléchit sur le cylindre-axe et le tapisse dans toute sa longueur. A son point de réflexion, la lame protoplasmique de l'un des segments s'adosse à celle du segment voisin tout autour du cylindre-axe, et c'est de cet adossement que résulte le renflement biconique. » — On voit quelle est la simplicité et en outre l'élégance de cette conception générale. Dans le détail, les segments cylindro-coniques seraient les homologues des boules graisseuses encore distinctes de la vésicule adipeuse, ramenées ici en vue du but fonctionnel à l'état de formations de configuration définie. Les incisures répondraient aux travées protoplasmiques séparant les boules. La réflexion du protoplasma le long du cylindre-axe correspondrait au manteau de Mauthner. Seule, la signification attribuée au renflement biconique paraît hasardeuse. J'ai montré plus haut qu'il s'agit là d'une formation distincte et spéciale, non pas d'un simple amas protoplasmique de pur remplissage entre deux reflets en sens inverse. Ce point réservé, je pense qu'on doit adopter la manière de voir de RANVIER. Chaque segment interannulaire répond à une cellule dont la membrane de Schwann est la membrane propre de formation secondaire, ou la « capsule ». Le noyau de cette cellule est celui du milieu du segment ; les segments cylindro-coniques sont des édifications protoplasmiques de cette même cellule, étrangère au cylindre-axe et que, pour plus de simplicité, on pourrait désigner sous le nom de *cellule exaxile* ou encore de *cellule segmentale*.

Cette cellule répond à l'un des types les plus élevés de la cellule

individualisée et transformée en un véritable organe unicellulaire adapté dans ses parties à des fonctions définies. Quelles sont maintenant ces fonctions? La membrane de Schwann est évidemment un organe de séparation, de protection et de soutien dans la continuité du segment interannulaire. Elle joue le rôle d'une formation squelettale. Au niveau de l'étranglement, là où la myéline s'interrompt et où la gaine de Schwann s'infléchit comme une manche retournée en dedans, elle retient la moelle nerveuse et l'empêche de s'écouler dans les étranglements annulaires. Elle ne joue nulle part le rôle d'un dialyseur par rapport au cylindre d'axe. Le chemin de la nutrition pour ce dernier, c'est l'anneau, répondant au contact entre les gaines de Schwann (capsules) des segments interannulaires successifs. Le bleu de méthylène qui gagne le cylindre-axe du nerf vivant passe par l'anneau, gonfle le corps biconique comme une éponge, et de là diffuse à droite et à gauche dans le filament axile. Il ne teint ni le reste de la substance claire de l'anneau, ni les incisures. Ces dernières ne jouent donc pas un rôle actif dans la nutrition du cylindre d'axe. Elles ne conduisent pas vers lui les matières colorantes en solution dans l'eau ou dans le plasma. Sur le nerf vivant, elles ne se teignent pas davantage par elles que ne le fait le noyau de la cellule segmentale elle-même. C'est encore une raison pour les considérer comme une portion différenciée du protoplasma de cette cellule, cloisonnant la myéline et présidant aux échanges de celle-ci comme le protoplasma d'une cellule adipeuse à ceux des sphères graisseuses qu'il sépare. Et il n'y a, semble-t-il, rien de « neural » dans la cellule segmentale annexée au cylindre-axe sur son parcours, puisqu'elle ne fixe avec élection ni le bleu de méthylène sur le vivant, ni le chromate d'argent dans la fibre nerveuse traitée par la méthode de Golgi-Cajal.

La gaine de myéline, incompressible comme tous les liquides, sert évidemment à répartir dans tous les sens, les pressions subies par la fibre nerveuse. Les actions locales sont de la sorte atténuées, et la portion essentielle de la fibre nerveuse — le cylindre d'axe — échappe aux vulnérations extérieures. Le cylindre-axe enfin, plongé dans un milieu liquide assez dense et dont la masse est cloisonnée par les incisures, subit une poussée égale au volume de myéline qu'il déplace. Il perd de la sorte une partie de son propre poids comme un véritable corps flottant : condition éminemment favorable au maintien de sa structure, qui est complexe et formée d'éléments fibrillaires très délicats. De plus, il est possible et probable même que la myéline joue, par rapport au filament axile conducteur des ondes nerveuses, le rôle d'une enveloppe isolante, analogue à celui des enveloppes de gutta-percha qui isolent les fils électriques en même temps qu'elles les protègent.

Segments courts intercalaires. — Les segments interannulaires sont ordinairement de longueur égale sur une portion très étendue du parcours des fibres nerveuses qu'ils concourent à former. De plus, ces fibres sont, dans les mêmes limites, d'égal diamètre, ce qui revient à dire qu'elles sont formées de segments interannulaires successifs et d'égale dimension. Telle est la règle bien connue, mais elle offre des exceptions. Chez les animaux avancés en âge dont les cordons nerveux renferment à peu près constamment, à côté des fibres à myéline saines, d'autres fibres où la myéline est segmentée en boules, et aussi chez les jeunes animaux dont les nerfs sont encore en voie de croissance, comme l'a vu depuis VIGNAL, on trouve, s'interposant entre les segments interannulaires de longueur et de diamètre normal, ce que j'ai appelé des *segments courts intercalaires* (1). Voici comment se disposent ces segments dans les intervalles des autres, par exemple chez le Cheval (fig. 686), où je les ai découverts en 1881. Un gros tube à myéline est formé de segments interannulaires successifs de même longueur et de même diamètre : au niveau d'un étranglement naît un segment interannulaire de diamètre et de longueur moindres que le précédent. La gaine de myéline de ce segment est peu épaisse, mais régulièrement constituée par des segments cylindro-coniques séparés par des incisures. Le cylindre-axe s'effile dans sa traversée.

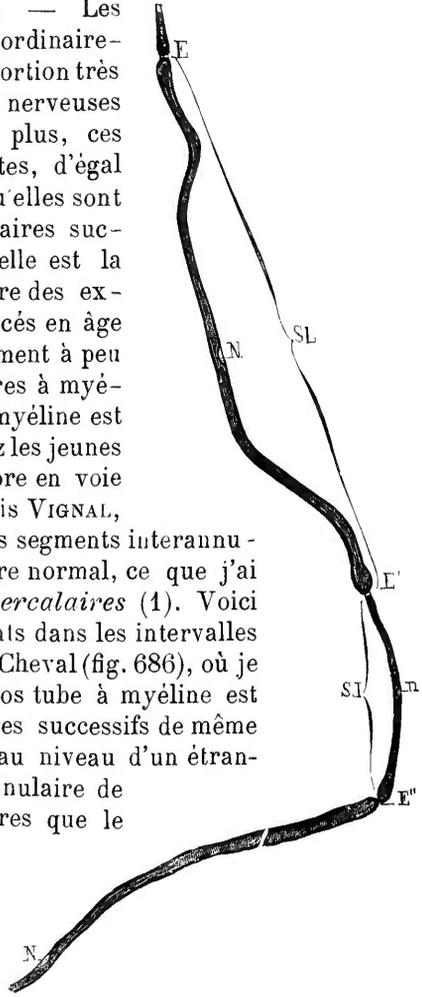


FIG. 686. — Segment court intercalaire sur la continuité d'une grosse fibre à moelle du nerf médian du Cheval. Acide osmique; coloration par l'éosine; conservation dans la glycérine salée éosinée. — (Faible grossissement, chambre claire.)

N, N, noyau du milieu des segments interannulaires entre lesquels s'est développé le segment court intercalaire S, I; — n, noyau du milieu du segment court intercalaire; — E, E' étranglements annulaires limitant le segment interannulaire long supérieur S, L. Ce segment est lui-même moins long (d'un quart environ) que le segment long inférieur; il a eu probablement pour origine, lui aussi, un segment court intercalaire; — E', E'', espace où s'est développé le segment court intercalaire, et répondant primitivement à l'étranglement annulaire situé entre les deux segments longs supérieur et inférieur. De ces deux segments longs, S, L est le plus périphérique.

Les accolades donnent une idée de la longueur relative des segments court et long embrassés par chacune d'elles.

(1) J. RENAUT, Recherches sur quelques points de l'histologie des nerfs (*Arch. de physiologie*, 1881).

Le segment est court et mesure moitié, un tiers, un quart et même un cinquième des précédents ; il possède un noyau unique en son milieu exact. Quelquefois il est suivi d'un segment grêle et court semblable à lui, plus rarement de plusieurs. Le plus souvent, après lui, la fibre nerveuse revient à ses dimensions antérieures : les segments interannulaires reprennent la longueur et la largeur qu'ils avaient au-dessus du ou des segments courts intercalaires.

Souvent, les « segments courts intercalaires » alternent avec des segments de longueur et de largeur ordinaires de façon que, dans une même fibre, on en compte deux ou trois séparés par des segments larges et longs ; puis la fibre nerveuse se poursuit en reprenant ses dimensions antérieures.

Il s'agit évidemment ici de segments interannulaires jeunes, que les fibres nerveuses produisent incessamment pour s'étendre vers la périphérie afin de remplacer les parties extrêmes dont l'évolution est parvenue à son terme. Nous savons déjà que les nerfs peuvent végéter par leur extrémité comme une plante qui pousse. L'existence des segments courts intercalaires démontre un autre fait : c'est que l'accroissement peut aussi se faire *dans la continuité* des fibres nerveuses, par élongation du cylindre-axe en un point de son trajet entre son origine et sa terminaison, et par formation secondaire, autour de lui, de segments interannulaires nouveaux. VIGNAL a démontré comment cette élongation s'opère au niveau d'un étranglement annulaire, ainsi que je l'expliquerai à propos du développement et de la croissance des cordons nerveux.

Trajet et divisions des fibres nerveuses à myéline. — Pendant longtemps, les anatomistes ont cru que les fibres à myéline, partant d'un centre nerveux, étaient des fils conducteurs simples, étendus de leur origine à leur terminaison. De cette façon, un gros tronc, comme le sciatique, renfermerait à son origine tous les filaments de ses branches secondaires, tertiaires, etc., et terminales, réunis en faisceaux comme les fils d'un écheveau se dégageant un à un à diverses hauteurs. Ce n'est nullement de cette façon que s'opèrent les divisions et subdivisions, soit au voisinage des ganglions spinaux, soit sur le parcours des cordons nerveux. Il est facile d'observer les divisions et subdivisions des fibres nerveuses qui parcourent les membranes minces, telles que l'épiploon gastro-splénique choisi pour objet d'étude à ce point de vue par RANVIER, ou bien celles des petits nerfs contenus dans des coupes épaisses de la peau, fixés dans leur forme et imprégnés par l'injection interstitielle de liquide osmio-picro-argentique. Quand une fibre à myéline se subdivise, c'est toujours au niveau d'un étranglement annulaire que la branche fille prend naissance. Elle est ordinairement greffée latéralement sur la branche mère de manière à figurer, au niveau de son insertion, une sorte de T ou d'Y (fig. 687). C'est

pourquoi RANVIER a donné à l'ensemble le nom de « tubes en T ». La fibre nerveuse, d'où émane la ramification, poursuit ordinairement sa marche première : de telle sorte que, des deux segments interannulaires qui naissent d'un même étranglement, l'un se reconnaît facilement pour la continuation de la fibre nerveuse mère, l'autre pour sa branche de bifurcation ou sa branche latérale. Parfois, cette branche latérale contourne la fibre nerveuse mère à la façon d'une hélice. Cette disposition est même assez fréquente dans les anastomoses nerveuses en forme de chiasma.

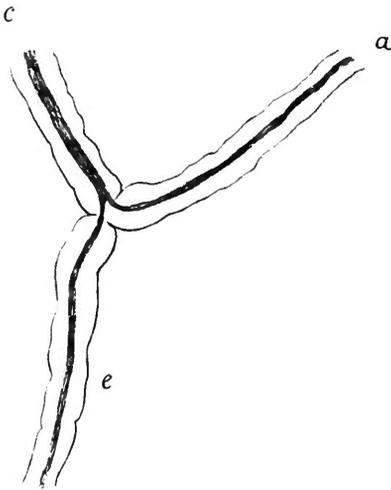


FIG. 687. — Tube nerveux en T, pris dans une coupe d'un ganglion des paires rachidiennes du Chien. — Fixation par le bichromate d'ammoniaque à 2 p. 100; coloration au picro-carminé; conservation dans la résine Dammar après passage successif dans l'alcool fort, l'essence de girofle et l'essence de bergamote.

c, branche mère; — a et e, branches filles.

Il arrive aussi que ce mouvement tournant se continue après que la fibre nerveuse fille a quitté le voisinage de la fibre mère : on trouve souvent de telles fibres hélicines dans le derme cutané de la pulpe des doigts de l'Homme. Quant au cylindre d'axe, il se branche également en Y ou en T pour passer de la branche mère dans la branche fille. A l'aide de l'imprégnation par le bleu de méthylène opérée soit sur le vivant, soit par le procédé de DOGIEL (imprégnation directe), on peut reconnaître qu'au niveau de la bifurcation les fibrilles nerveuses élémentaires passent les unes dans la branche fille, les autres continuant leur chemin dans la branche mère du filament axile. D'autres enfin, disposées en anse, passent de la branche mère dans la branche fille et réciproquement. Il s'agit donc d'un chiasma complet, tel que ceux observés par RANVIER dans les cylindres d'axe nus se ramifiant dans les lames de l'organe électrique des torpilles (1). Ces dispositions ont en anatomie générale leur intérêt, mais en physiologie leur importance est encore plus considérable. Elles montrent bien que, comme je l'ai déjà fait remarquer plusieurs fois, le cylindre d'axe est non pas un fil conducteur unique, mais un faisceau de

(1) L. RANVIER, *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 20 décembre 1875.

fil conducteur, interchangeable entre les fibres nerveuses qui, par exemple, présentent entre elles des anastomoses.

Dispositions préterminales. — Les fibres à myéline, au fur et à mesure qu'elles approchent de leur terminaison, deviennent composées de segments interannulaires de plus en plus courts et en même temps le diamètre de ces segments interannulaires diminue progressivement. D'une façon générale, ce diamètre peut varier entre 0^{mm}002 et 0^{mm}03 et au delà. Entre ces deux dimensions extrêmes on trouve tous les intermédiaires ; de telle sorte que ranger, comme on l'a fait autrefois, les tubes nerveux à moelle sous trois catégories comprenant des tubes *larges*, *moyens* et *minces*, c'est faire une distinction inutile, parce que les termes en sont vagues, et que, d'autre part, il n'y a aucune différence histologique entre la plus grosse fibre à myéline et la plus grêle, — si ce n'est toutefois que dans les fibres grêles le cylindre-axe est formé d'un moins grand nombre de fibrilles nerveuses élémentaires. Hors de là, les segments interannulaires ont une constitution identique à celle qu'on peut observer dans les fibres de grande dimension.

A l'extrémité des fibres à myéline, les cylindres d'axe qu'elles renferment deviennent nus et poursuivent leur marche en cet état au delà du dernier segment interannulaire. Le plus ordinairement alors, la couche de myéline finit non plus par un reflet en forme de bourse, mais en s'effilant comme la pointe d'un entonnoir le long du cylindre-axe. Exceptionnellement elle cesse brusquement, et l'extrémité du dernier segment interannulaire semble se terminer par une cassure de la myéline en travers : c'est le cas pour les fibres à moelle des lames électriques de la Torpille (RANVIER). Le sort de la gaine de Schwann n'est pas exactement déterminé dans ce cas. Quelquefois elle se poursuit au delà du dernier segment interannulaire à la surface du cylindre-axe dégagé, du moins durant un certain parcours. Je reviendrai sur ce point demeuré obscur de l'étude analytique des fibres nerveuses à moelle en parlant des terminaisons nerveuses en général.

§ 2. — FIBRES NERVEUSES SANS MYÉLINE, OU FIBRES DE REMAK DES CORDONS NERVEUX

On donne le nom de *fibres de Remak* aux fibres nerveuses amyéliniques entrant dans la constitution des cordons nerveux périphériques. Elles ont en effet été décrites en 1838 par REMAK (1), et

(1) REMAK, *Observationes anatomicæ et microscopicæ de systematis nervosi structura*, Berolini, 1838.

nettement distinguées par lui des faisceaux conjonctifs engagés dans les intervalles des fibres nerveuses à moelle. Il a également signalé et figuré leur disposition plexiforme en mailles allongées dans l'axe du nerf qui les contient, et l'existence de noyaux irrégulièrement appliqués le long des travées qui forment ces mailles, noyaux

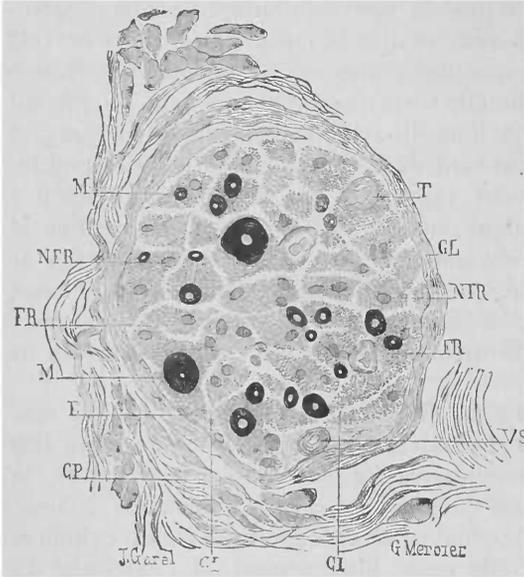


FIG. 688. — Coupe transversale d'un petit faisceau nerveux engagé dans le derme de la phalange du Cheval. Fixation par l'acide osmique; durcissement par la gomme et l'alcool; coloration au picro-carminate; conservation dans la glycérine.

M, M, fibres à myéline; — FR, FR, fibres de Remak: elles sont groupées en fascicules séparés par les cloisons CI, CI, du tissu conjonctif intra-fasciculaire; — T, fibres à myéline coupées au niveau d'un étranglement, et entourées par la gaine de Schwann épaissie (mais non lamellaire comme le dessin le ferait supposer): en leur milieu on voit le cylindre-axe déformé; — NFR, noyaux des fibres de Remak; — G L, gaine lamellaire; — E, endothélium de la cavité vaginale; — VS, vaisseau sanguin; — CP, tissu conjonctif pérfasciculaire.

appartenant aux travées elles-mêmes et non pas au tissu conjonctif ambiant. Après beaucoup de discussions sur leur nature (1), on est aujourd'hui d'accord sur le caractère purement nerveux des fibres de Remak et sur les traits principaux de leur constitution histologique. Mais on l'est infiniment moins sur leurs relations avec les fibres à myéline et aussi sur leur signification morphologique comparative à celle de ces mêmes fibres à moelle. RANVIER, en particulier, admet qu'il s'agit de deux espèces anatomiques différentes. Je reviendrai un peu plus loin sur ce sujet.

Les fibres de Remak sont surtout abondantes dans les nerfs organiques; le pneumogastrique, le grand sympathique en contiennent plus que les nerfs mixtes. Elles manquent dans les nerfs spéciaux et dans les nerfs moteurs électriques. Les cordons nerveux qui en renferment une grande proportion ne sont plus analogues à des fils d'un blanc lacté; ils sont grisâtres et d'apparence gélatineuse comme l'a

(1) Voy. l'histoire de cette question dans les *Leçons sur l'histologie du système nerveux* de RANVIER, t. I, p. 134-138.

indiqué HENLE. Si l'on fait des coupes transversales d'un de ces nerfs après l'avoir immergé tendu dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100 pendant vingt-quatre heures, et après avoir achevé convenablement son durcissement par la gomme et l'alcool, on voit qu'entre les sections circulaires des fibres nerveuses à myéline existent des espaces stellaires remplis par un granulé particulier, que l'acide osmique a laissé incolore ou a faiblement teinté en brun clair. Ce granulé se colore en rouge comme le cylindre d'axe sur les préparations traitées, soit par le picrocarminate, soit par l'éosine soluble dans l'eau. Il répond à la section en travers de fibres de Remak réunies par petits paquets, répondant chacun à la coupe transversale d'une travée. Ces paquets ou îlots de fibres amyéliniques sont séparés les uns des autres par des faisceaux de tissu conjonctif qui restent entièrement incolores. Ils renferment un nombre variable de noyaux appartenant aux fibres de Remak, et ordinairement placés sur un des côtés du petit champ réfringent répondant à la coupe en travers de chaque fibre dans la travée (fig. 688).

Disposition plexiforme des fibres de Remak au sein des cordons nerveux. — Si maintenant on divise le nerf (tel le pneumogastrique du Chien) fixé par l'acide osmique, en opérant avec des aiguilles de manière à écarter simplement ses fibres et à pratiquer entre elles des fenêtres analogues aux fentes qui séparent les brins tressés d'un panier, on met en évidence d'emblée la constitution plexiforme des fibres de Remak au sein du faisceau nerveux. La coloration du nerf ainsi dissocié, faite à l'aide de l'éosine soluble dans l'eau ou de la pyrosine (1), distingue immédiatement les travées de fibres de Remak, et aussi celles de ces fibres qui ont été isolées par les aiguilles, des faisceaux du tissu conjonctif ambiant. Les faisceaux conjonctifs sont des fibres de toute longueur, qui ne se divisent ni ne s'anastomosent entre elles; ils sont en outre totalement incolores. Les travées et les fibres de Remak sont colorées en rose-rouge magnifique. Elles forment un rets à mailles allongées dans le sens de la marche du nerf en échangeant, chemin faisant, incessamment des fibres ou des fascicules de fibres entre elles. L'examen de coupes en série, trans-

(1) Le nerf étant dissocié de la façon qui vient d'être indiquée, c'est-à-dire de manière à créer une série de fentes ou d'écartés entre ses fibres à myéline, on colore pendant quelques minutes avec une solution forte, à 1 pour 100 par exemple, d'éosinate de potasse dans l'eau. Quand, sous un faible grossissement, on voit que les cylindres d'axe, qui ont été mis en liberté par la dissociation, sont fortement colorés en rouge ainsi que les noyaux du milieu des segments, on recouvre d'une lamelle qu'on fixe aux quatre coins par la paraffine; puis on fait pénétrer lentement de la glycérine saturée de sel marin légèrement éosinée. Les noyaux du milieu des segments, les travées de Remak sont fortement teints en rouge. Les faisceaux conjonctifs restent incolores.

versales, d'un autre fragment du même nerf conduit à cette même conclusion. On est en ce dernier cas bien certain que l'action des aiguilles n'est pour rien dans la disposition plexiforme des travées de fibres amyéliniques.

Les travées un peu épaisses, dégagées par simple écartement des fibres à moelle, se montrent dans les intervalles de celles-ci, vaguement striées en long et semées de noyaux allongés dans le sens de la travée. Mais la dissociation en dégage d'autres avec l'apparence de rubans plats et souvent d'une extrême minceur. On reconnaît facilement que ces rubans sont formés de fibres juxtaposées et parallèles comme les fils d'un écheveau, soudées ensemble par une substance réfringente qui se colore faiblement en rose tandis que la fibre et ses noyaux sont teints énergiquement en rouge pourpre. Le réseau des travées de Remak apparaît de la sorte résulter d'un passage incessant d'une portion des fils constitutifs de l'une d'elles dans une travée voisine et réciproquement. Ainsi prend naissance un vaste entrelacs de rubans ou de cordons anastomotiques les uns des autres, formés eux-mêmes de fibres nerveuses amyéliniques sur le trajet desquelles on trouve, de distance en distance, des noyaux dont beaucoup sont situés dans l'épaisseur de la travée. Ce double caractère : noyaux intérieurs et anastomoses fréquentes, joint à la coloration élective par les réactifs qui teignent les cylindres d'axe, différencie de prime abord toute travée de fibres de Remak d'un faisceau de tissu conjonctif. Enfin, un dernier fait, absolument étranger à l'histo chimie des faisceaux conjonctifs, est que les fibres de Remak présentent sur leur trajet une série de vacuoles, quand on a traité pendant quelque temps les nerfs par les solutions (1) chromiques faibles (RANVIER).

Constitution histologique des fibres de Remak. — La dissociation faite à l'aide des aiguilles dégage le plus souvent, du moins sur un certain parcours, quelques fibres amyéliniques qui, de prime abord, paraissent être des fibres nerveuses élémentaires, tant elles sont minces. Ce sont des fils réfringents comme les cylindres d'axe des fibres à moelle, mais au sein desquels on ne distingue pas de fibrilles. Ces fils se teignent en rouge par le carmin et en rose pourpre foncé par l'éosine ou la pyrosine. Sur leur trajet, on voit de distance en distance un noyau (voy. fig. 684, R) que le réactif colore un peu plus intensément que le fil de la fibre et qui, habituellement, occupe par rapport à cette dernière une position tangentielle. Plus rarement on voit la fibre se bifurquer au-dessus et au-dessous du noyau, en l'encadrant comme d'un anneau très mince. Les noyaux sont allongés dans le sens des fibres. Ils ont un éclat gras et ressemblent beaucoup à ceux des *grains*

(1) Bichromate d'ammoniaque à 1 pour 200, — acide chromique à 1 pour 1000, ou liquide de Müller.

des centres myélocéphaliques. Toutefois, sur leurs deux pôles, on peut observer une lame de protoplasma se distinguant de la substance de la fibre, soit par sa réfringence, soit par son aspect un peu granuleux. Régulièrement (Ane, Cheval, Bœuf), au sein de ce petit amas protoplasmique répondant à *un corps cellulaire individualisé par le noyau*, on trouve des boules de myéline parfois toutes petites, d'autres fois assez volumineuses pour sauter aux yeux, même sous un faible grossissement (1). Le long des fibres de Remak, les noyaux ne sont nullement équidistants ; parfois, sur l'une d'elles qui paraît unique, deux noyaux fusiformes se touchent par leurs pentes disposées en sens inverse. Mais alors il est aisé de se convaincre qu'on a affaire à deux fibres de Remak qui, étroitement accolées, donnent l'illusion d'une fibre unique. En un mot, les fibres de Remak véritablement élémentaires, réunies toujours en grand nombre dans les travées même les plus étroites où elles suivent momentanément le même chemin, ont une constitution histologique essentiellement différente des cylindres d'axe des fibres nerveuses à myéline. Chacune d'elles répond à un filament nerveux primitif comparable, par exemple, au filament de Deiters d'une cellule ganglionnaire — ou, si l'on veut encore, à un filament protoplasmique d'une de ces mêmes cellules qui resterait indivis sur un assez long trajet. Seulement, ici, le filament nerveux présente de distance en distance des noyaux individualisant des corps cellulaires à protoplasma réduit — capable toutefois d'emmagasiner des grains ou des gouttes d'une substance histochimiquement semblable à la myéline. Une observation très intéressante de RANVIER permet même de supposer que le protoplasma de ce corps cellulaire s'étend comme un vernis à la surface de chaque fibre. En effet, dans le bout périphérique d'un nerf sectionné, la surface des travées de Remak apparaît semée de gouttelettes graisseuses, ce qui semble montrer qu'elle est doublée dans toute son étendue par une pellicule de protoplasma distincte du cylindre-axe.

Mais pour se rendre compte, du moins en un sens général, de la signification des noyaux des fibres de Remak et de leur situation par rapport à la partie de la fibre représentant un prolongement nerveux (réceptif ou projectif) d'une cellule nerveuse ganglionnaire, il faut abandonner un instant leur étude au sein des nerfs périphériques et les étudier à l'état de liberté dans les tissus, au delà des cordons nerveux renfermant les deux ordres de fibres.

(1) Pour bien observer ces boules, il est indispensable de monter d'abord sans aucune coloration les préparations dans la glycérine ordinaire après avoir fixé les nerfs par l'acide osmique. Le même réactif doit être employé (glycérine salée et éosinée), après coloration par l'éosine. Si, en effet, on veut monter dans le baume, les gouttes de myéline, très petites, se dissolvent souvent dans l'alcool employé pour deshydrater la préparation.

Arborisations plexiformes de fibres de Remak. — Dans la portion superficielle, sous-épithéliale de la cornée transparente du Lapin, par exemple, ou bien dans le tissu conjonctif interlobulaire, périlobulaire et intralobulaire de la glande lacrymale, il est aisé de mettre en évidence des plexus formés de fibres de Remak et étalés en surface, faciles par conséquent à observer, soit imprégnés par la méthode de l'or, soit par celle du bleu de méthylène direct, ou enfin par celle du chromate d'argent. Ici encore, le plexus affecte dans son ensemble la figure d'un rets dont les mailles sont formées par des travées de fibres de Remak échangeant entre elles ces mêmes fibres, de manière à intercepter au niveau des points nodaux ce qu'on appelle des « chiasmas complets ». Des travées principales, se dégagent des trabécules également formées de fibres de Remak peu nombreuses, également aussi anastomotiques les unes avec les autres. Au delà, se poursuivent les « arborisations fibrillaires » préterminales et terminales. A ce dernier niveau, il n'y a plus de noyaux le long des fibres nerveuses qui, le plus souvent, affectent l'état perlé, soit dans toute l'étendue de leur trajet, soit seulement au voisinage de leur terminaison. Ceci prouve que cet état est lui-même susceptible de variations étendues. Dans les préparations faites au chlorure d'or et par la méthode de Golgi, il répond à ce que les auteurs ont de tout temps décrit sous le nom d'« état variqueux » des fines fibres nerveuses.

Cela posé, voici ce que l'on peut observer. Avec la méthode du chromate d'argent, dans un plexus formé de fibres de Remak, on ne voit rien que des fils nerveux continus, branchés, subdivisés et entrelacés pour intercepter des chiasmas : chacun gardant sa complète individualité à côté des autres. Le long d'eux, il n'y a aucun noyau ni renflement indiquant la présence d'un corps cellulaire. Les noyaux des fibres de Remak ne sont donc pas des noyaux de cellules nerveuses. — Avec la méthode de l'or, les noyaux des fibres de Remak sont imprégnés, comme les filaments nerveux eux-mêmes, en violet plus ou moins foncé ; et leur petite masse protoplasmique est également indiquée par des granulations violettes de nombre et de volume variables. Comme, d'autre part, les cellules du tissu conjonctif ambiant sont également alors dessinées par l'imprégnation avec leur forme stellaire, on pourrait supposer que les noyaux des fibres de Remak appartiennent à des cellules empruntées au tissu conjonctif pour former aux fibres une sorte de manteau ou de gaine cellulaire ; mais l'imprégnation par le bleu de méthylène montre qu'il n'en est rien. Avec le bleu de méthylène, aucune cellule du tissu conjonctif n'est colorée, tandis que les filaments nerveux (répondant aux cylindres d'axe) des fibres de Remak sont teints en bleu intense et que les noyaux de ces fibres et leur petite masse de protoplasma sont également colorés en bleu. On est donc forcé de conclure que les noyaux échelonnés le long des fibres

de Remak appartiennent à des corps cellulaires particuliers, spécialisés pour servir d'agents de soutènement, peut-être d'isolement dans la traversée des tissus et aussi présidant à la nutrition intime des fibres nerveuses sur leur trajet. Ce sont là des éléments jusqu'à un certain point comparables à ceux de la névroglie des centres. — Je n'entends pas cependant indiquer par là que je les considère comme identiques aux cellules de la névroglie. Jusqu'ici, en effet, on ne peut dire absolument rien sur leur développement histogénétique. On sait seulement qu'ils accompagnent au loin les fascicules de fibres nerveuses élémentaires groupés sous forme de cylindres d'axe ; car on les voit reparaître quand ceux-ci, dégagés de certaines fibres à myéline, forment ce que j'ai appelé des « arborisations cylindraxiles nues » (Ex. : — noyaux de l'arborisation des éminences terminales dans les muscles striés).

L'étude des préparations au bleu de méthylène est très instructive, non seulement parce qu'elle sert à résoudre le problème précédent, mais encore parce qu'elle fournit certaines données sur le rôle des noyaux et du protoplasma satellites des fibres de Remak dans la nutrition intime de ces fibres. Quand on a fixé le bleu par le picrate d'ammoniaque, comme le fait DOGIEL, et que l'on conserve les préparations pendant un certain temps, il s'effectue à la longue des modifications dans la répartition de la matière colorante le long des travées et des fibres. Les filaments nerveux, répondant chacun à un cylindre-axe primitif, se décolorent peu à peu. Ils ne conservent qu'une teinte faible et l'on voit le bleu se disposer à leur surface, tout le long d'eux, sous forme de fines gouttelettes. Celles-ci sont plus nombreuses et plus serrées autour des noyaux, lesquels restent longtemps colorés en bleu pâle, tandis que les fibres elles-mêmes sont devenues à peu près incolores. Il semble donc que le bleu soit emmagasiné, puis conduit et enfin distribué par le protoplasma des corps cellulaires dont les noyaux des fibres de Remak sont les centres, puisque ce protoplasma le retient en dernier lieu avec élection. On voit également ainsi que le protoplasma de ces cellules annexes se poursuit dans les intervalles des cylindres d'axe unis pour former une travée de Remak et à la surface des fibres isolées. Il se comporte comme une sorte de ciment qui est en même temps une voie de la nutrition, comparable en cela au protoplasma hyalin et comme desséché, qui unit et sépare les cylindres primitifs d'un faisceau musculaire strié.

Dans la corne transparente (Grenouille, par ex.), le plexus superficiel ou « plexus de Hoyer » étalé sous l'épithélium antérieur, est formé de fibres de Remak dont les travées sont entourées d'une gaine endothéliale — ou « gaine de Henle » — qui se divise et se subdivise comme les mailles du plexus. Mais le nitrate d'argent ne dessine à la surface des travées rien qui rappelle les anneaux des fibres à myéline,

ni des traits intercellulaires qu'on puisse rapporter aux limites des cellules répondant aux noyaux satellites des fibres de Remak. Je répéterai que ces noyaux ne sont pas équidistants le long des fibres amyéliniques qu'ils accompagnent. Enfin, sur aucune fibre ni faisceau de fibres de Remak, le nitrate d'argent ne dessine les stries de Frommann. Dans les cordons nerveux, les travées de Remak sont plongées, comme les fibres à myéline elles-mêmes, dans le tissu conjonctif intrafasciculaire. Aucune d'elles n'est entourée d'une gaine de Henle.

Comparaison entre les fibres à myéline et les fibres de Remak. — Tout ceci montre qu'il existe entre les deux ordres de fibres nerveuses — fibres à myéline et fibres de Remak — des différences histologiques et même morphologiques essentielles. Ces différences ont conduit RANVIER à en faire deux espèces anatomiques tout à fait distinctes. Les fibres à myéline se divisent et se subdivisent comme les branches d'un arbre et ses rameaux ou ses ramuscules, même après avoir perdu leur myéline (arborisation cylindraxile des plaques motrices des muscles striés, — arborisation terminale des nerfs électriques). Au contraire, les formations plexiformes du type de Remak peuvent être comparées à des faisceaux cylindraxiles qui éparpilleraient incessamment et rassembleraient derechef pour les dissocier encore, leurs filaments nerveux primitifs pour les faire entrer dans la constitution d'un rets où se font incessamment des accolements et des échanges nouveaux de fibres nerveuses élémentaires. Les deux types sont donc en réalité bien différents. Mais, après les dissemblances, voici les analogies. — Tout d'abord, il est évident que les filaments nerveux des travées de Remak et les fibrilles élémentaires du cylindre-axe fasciculé des fibres à myéline ont une signification identique : ce sont des prolongements, indivis ou subdivisés, de cellules nerveuses ganglionnaires. En second lieu, ce qui donne à leur rassemblement la valeur morphologique d'une *fibre de cordon nerveux* , ce sont les cellules particulières qui leur sont annexées, et qui les suivent sur leur parcours en jouant le rôle de formations de soutien ou d'agents de nutrition, peut-être d'isolement. Dans les fibres à myéline, ce sont les cellules des segments interannulaires ; dans les fibres de Remak, ce sont les cellules répondant aux noyaux des travées et à ceux des fibres grêles, formées de l'accolement de deux ou de trois filaments nerveux. — Au delà, prend naissance l' « arborisation fibrillaire », préterminale et nue ; il n'y a plus à proprement parler là de cordon nerveux. Le trajet dans les tissus est achevé ; les fibrilles nerveuses se dégagent en liberté pour satisfaire à leurs fonctions réceptives des impressions, ou projectives des incitations motrices musculaires, motrices glandulaires et aussi peut être « trophiques ».

Tout aussi bien que les cellules des segments interannulaires, les cellules des travées et des fibres de Remak ont la propriété de sécréter

la myéline. Seulement, cette propriété reste rudimentaire dans les secondes, tandis qu'elle prend dans les premières son développement complet. En revanche, les cellules des travées de Remak sont dans toutes leurs parties des agents de nutrition pour les prolongements nerveux qu'elles accompagnent, soutiennent et probablement isolent tout à la fois des tissus ambiants et les uns des autres dans une même travée. La forme *fibre de Remak* apparaît ainsi comme la moins élevée et la moins différenciée sous laquelle se présente le cordon nerveux. En fait, c'est aussi la seule forme affectée par ce dernier chez les animaux inférieurs. Tous les nerfs périphériques des invertébrés et tous ceux des cyclostomes répondent au type de Remak. Ils sont, sauf de rares exceptions, tous formés de cordons plexiformes, constitués par la réunion de fibres nerveuses amyéliniques présentant le long de leurs parcours des noyaux latéraux aux fibres ou occupant les points nodaux répondant à leurs chiasmata.

Multiplication des fibres de Remak au sein des cordons nerveux.—

Une question intéressante serait de savoir si, dans les cordons nerveux, des fibres de Remak peuvent faire suite à des fibres à myéline dont les cylindres d'axe, après s'être dégagés, entreraient dans la constitution d'un rets de fibres nerveuses amyéliniques au lieu de continuer à se brancher comme les pousses d'un arbre: cela dans la continuité même des nerfs. Or, si l'on voit aisément des fibres à myéline se diviser, au niveau d'un étranglement annulaire, soit en T pour envoyer un rameau dans une branche collatérale, soit en Y à branches juxtaposées et parallèles cheminant de conserve plus loin, en revanche, on n'en voit pas où le cylindre-axe perde sa gaine de myéline (ou du moins je n'ai jamais réussi à observer cette terminaison sur les fibres en marche dans le nerf). Cependant chez l'Ane, le Cheval et les autres ongulés, on voit que les nerfs mixtes, accolés au métacarpien et à la phalange, subissent une modification remarquable à partir du point où ils n'ont plus à fournir aucun filet aux muscles striés. Au delà et sur un assez long trajet, ils ne renferment que des fibres nerveuses sensitives ou destinées aux muscles lisses des vaisseaux ou du derme. Chaque faisceau primitif ne contient plus dès lors qu'un petit nombre de fibres à myéline. Du même pas, les travées de fibres de Remak deviennent beaucoup plus nombreuses (fig. 689), vérification faite par la comparaison des coupes transversales, qu'elles ne l'étaient plus haut dans ce même faisceau primitif. Plus on avance vers la terminaison, moins il y a de fibres à myéline, plus il y a de fibres de Remak.

Il faut donc admettre, de deux choses l'une: ou qu'un certain nombre de fibres à myéline se sont terminées par des fibres de Remak, ou que les réseaux de fibres de Remak ont subi un accroissement par une sorte de végétation qui leur serait propre. Cette végétation pourrait consister, par exemple, dans la multiplication des divisions

et subdivisions des fibres nerveuses qui constituent leur partie essentielle.

Il convient enfin de faire remarquer que, si les réseaux de fibres de Remak, nombreux dans le trisplanchnique et dans tous les

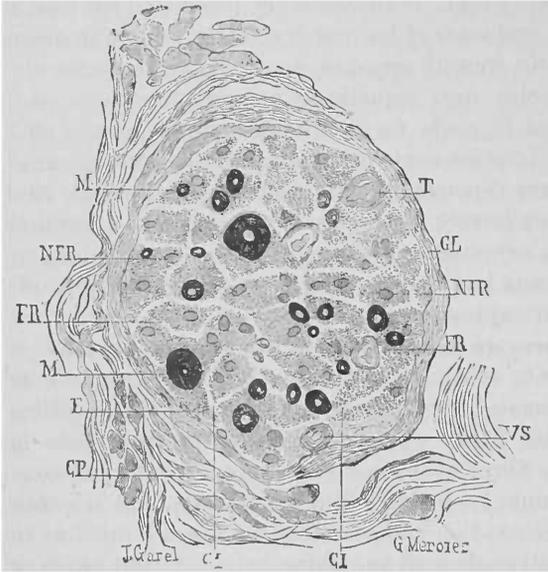


FIG. 689. — Coupe transversale d'un petit faisceau nerveux engagé dans le derme de la phalange du Cheval. — Fixation par l'acide osmique; durcissement par la gomme et l'alcool; coloration au picro-carminate; conservation dans la glycérine.

M, M, fibres à myéline; — FR, FR, fibres de Remak : elles sont groupées en fascicules séparés par les cloisons CI, CI, du tissu conjonctif intra-fasciculaire; — T, fibres à myéline coupées au niveau d'un étranglement, et entourées par la gaine de Schwann épaissie (mais non lamellaire comme le dessin le ferait supposer) : en leur milieu on voit le cylindre-axe déformé; — NFR, noyaux des fibres de Remak; — GL, gaine lamelleuse; — E endothélium de la cavité vaginale; — VS, vaisseau sanguin; — CP, tissu conjonctif perifasciculaire.

nerfs viscéraux, semblent surtout destinés à la vie organique tandis que les fibres à myéline paraissent plus spécialement en rapport avec la vie de relation, la division fondamentale de BICHAT, ainsi justifiée dans sa généralité, n'en était pas moins trop absolue. Nous verrons plus loin que ce qui fait d'un cordon ou d'un plexus nerveux un nerf organique ou un centre nerveux périphérique, c'est la présence de cellules ganglionnaires qui viennent mêler leurs prolongements nerveux à ceux issus de cellules ganglionnaires renfermées dans le névraxe.

§ 3. — TEXTURE DES CORDONS NERVEUX TISSU CONJONCTIF ET VAISSEAUX DES NERFS

Nous connaissons maintenant les parties constitutives des cordons nerveux; il importe d'étudier l'arrangement et les rapports réciproques de ces parties, c'est-à-dire la *texture* des nerfs.

Un gros nerf — tel que le sciatique — peut être comparé à un arbre. Il comprend un tronc volumineux qui émet chemin faisant

des branches, des rameaux divisés et subdivisés, et enfin des ramuscules terminaux. Il est aisé de reconnaître que le tronc d'un tel nerf, ainsi que ses branches et ses rameaux, sont formés par la réunion de faisceaux juxtaposés les uns aux autres parallèlement dans le nerf, et parfaitement individualisés au sein du tissu conjonctif qui les unit et les sépare (fig. 690).

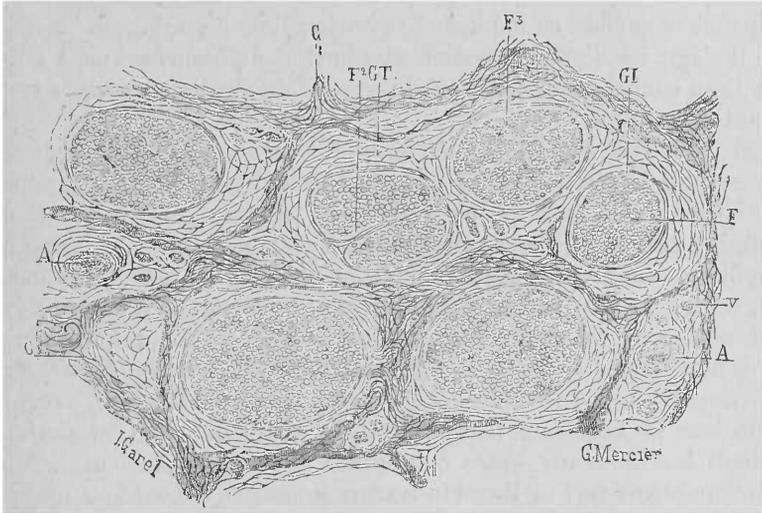


FIG. 690. — Coupe transversale du nerf sciatique de l'Ane, faite pour montrer la constitution pluri-fasciculaire du nerf et la distribution du tissu conjonctif lâche interfasciculaire. Pour cela, on a fait une injection interstitielle de gélatine colorée par le bleu de Prusse soluble; puis on a durci par l'alcool fort. (Coloration par l'éosine soluble dans l'eau. Conservation dans la glycérine. Faible grossissement.)

La marche de l'injection dans le tissu conjonctif répond aux bandes plus foncées C, C, circonscrivant chacun des faisceaux nerveux à distance et ne pénétrant pas leur gaine tendineuse G T.

G l, gaine lamelleuse proprement dite (colorée en rouge sur la préparation); — GT, gaine tendineuse; — F, tissu connectif intra-fasciculaire régnant entre les fibres nerveuses; — F₂, cloisons de refend des faisceaux nerveux qui vont se brancher à l'intérieur du nerf; — F₃, cloisons divisant chaque faisceau en fascicules; — A, A, artères; — v, petits vaisseaux sanguins engagés dans le tissu conjonctif périfasciculaire.

Les *faisceaux nerveux* se montrent, sur un segment du nerf fixé par l'acide osmique puis ensuite incisé longitudinalement avec des ciseaux, comme de gros fils noirs parallèles. On saisit aisément l'un quelconque de ces faisceaux par son extrémité à l'aide d'une pince; on le tire et on l'isole en l'arrachant. Si maintenant on le débarrasse des filaments longitudinaux de tissu conjonctif qui adhèrent en plus ou moins grand nombre à la surface, on le voit apparaître comme un cylindre noir enveloppé d'une pellicule mince à reflets irisés. Cette pellicule est la *gaine lamelleuse*, bien connue depuis les travaux

de RANVIER et qui limite le faisceau nerveux. Rien n'est plus facile maintenant que de dégager le faisceau de sa gaine lamelleuse en saisissant celle-ci près de l'extrémité sectionnée du faisceau, puis en la retournant à l'envers comme une manche d'habit (en opérant sur le photophore et sous l'eau). Une fois isolée et retournée à l'envers, la gaine lamelleuse flotte dans le liquide comme un petit tube dont la lumière ne s'affaisse pas, et qui revient sur lui-même quand on déprime sa surface en la touchant avec la pointe d'une aiguille mousse. — Il s'agit ici d'une formation absolument différenciée tout à la fois du tissu conjonctif ambiant et du groupe de fibres nerveuses constituant le faisceau.

Si enfin l'on dissocie ce faisceau lui-même, après l'avoir dégagé de sa gaine lamelleuse, on met en évidence ses fibres à myéline, ses fibres de Remak et, en outre, des faisceaux conjonctifs et des cellules fixes — le *tissu conjonctif intra-fasciculaire*, — enfin des capillaires sanguins. Tout cela aussi bien quand il s'agit d'un rameau nerveux constitué par un seul faisceau, que lorsqu'on a affaire à l'un des nombreux faisceaux réunis dans le tronc ou les branches d'un gros nerf tel que le médian et le sciatique. *Gaine lamelleuse et tissu conjonctif intra-fasciculaire* pénétré par les vaisseaux sanguins dans tous les faisceaux nerveux, *tissu conjonctif périfasciculaire* reliant les faisceaux entre eux quand il y en a plusieurs réunis dans un même nerf : telle est la texture sommaire des cordons nerveux jusqu'au point où ils se résolvent en leurs ramuscules préterminaux.

Gaine de Henle. — Comme les plus gros troncs, les plus minimes filets nerveux sont de forme régulièrement cylindrique ; leurs éléments sont donc unis entre eux par un agent de contention disposé à leur périphérie. Ces nerfs sont entourés, en effet, d'une mince gaine transparente, décrite pour la première fois par HENLE et disposée sous forme de manchon à leur pourtour (1).

Cette gaine est hyaline ; elle semble de prime abord absolument anhiste, mais il n'en est rien. Elle est semée de noyaux disposés régulièrement comme ceux de l'endothélium d'un capillaire sanguin (voy. la fig. 675, p. 807). — A l'aide de l'imprégnation par le nitrate d'argent, on peut aisément démontrer que chaque noyau appartient à une grande cellule endothéliale à côtés peu nombreux et rectilignes, soudée à ses voisines par un ciment qui a réduit l'argent en noir. La gaine de Henle est donc formée par un endothélium continu, dont les cellules sont soudées entre elles de manière à constituer une couche de revêtement comme l'a indiqué HOYER, pour la première fois en

(1) HENLE, Anatomie générale (*Encyclopédie Anatomique*, trad. franc., t. VII, p. 164, 1843).

1865, sur les nerfs de la Grenouille et les rameaux nerveux aboutissant aux corpuscules de Pacini (1).

Pour bien se rendre compte de la constitution de la gaine de Henle et de la façon exacte dont elle se comporte par rapport aux petits

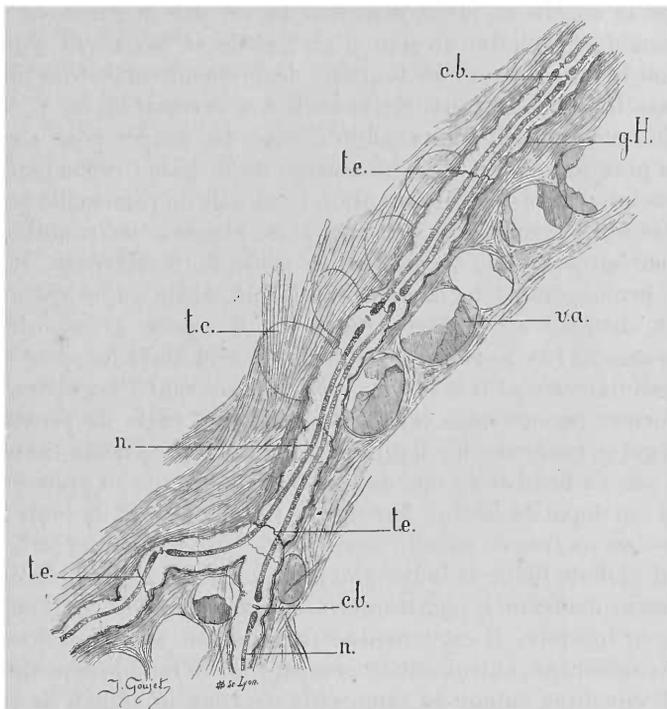


FIG. 691. — Un petit troncule nerveux parcourant le derme muqueuse de la lèvre supérieure de l'Homme. Injection interstitielle du mélange osmio-picro-argentique dans le lambeau enlevé sur le vivant; baume au xylol. — (Obj. 2, ocul. 1 de Véric. Chambre claire).

g H, gaine de Henle fixée à l'état de distension parfaite; — *te, te, te*, traits de ciment marquant les limites des cellules endothéliales de la gaine de Henle; — *n, n*, fibres nerveuses à moelle contenues dans la gaine de Henle; — *cb, cb*, corps biconiques des fibres nerveuses au niveau des étranglements annulaires; — *tc*, tissu conjonctif; — *va*, vésicules adipeuses.

ramuscules nerveux réduits à quatre, trois ou deux, et même à une fibre à myéline ou à des travées de fibres de Remak, il faut pouvoir l'observer fixée dans sa forme, imprégnée d'argent et déployée du même coup dans son attitude normale autour du nerf. On y arrive aisément en pratiquant une injection interstitielle du mélange osmio-picro-argentique dans un lambeau de peau qui vient d'être retranché sur le vivant. On achève le durcissement par l'alcool fort et on colore

(1) HOYER, Ein Beitrag zur Histologie bindegewebiger Gebilde (*Arch. f. Anat. u. Physiol.*, p. 204, 1865).

par le carmin aluné les coupes, qu'il faut pratiquer un peu épaisses pour qu'elles renferment des ramuscules nerveux se poursuivant sur une certaine étendue.

Dans ces conditions, on voit (fig. 691) les fibres nerveuses à myéline occuper le centre du large manchon formé par la gaine de Henle. Elles semblent y flotter au sein d'un liquide et marchent soit accolées, soit le plus souvent en tournant légèrement comme les fils d'un écheveau librement tordus. Souvent elles se divisent en un Y dont les branches poursuivent leur chemin à côté des autres pour s'engager un peu plus loin dans une subdivision de la gaine répondant à une branche latérale ou à une bifurcation terminale du ramuscule nerveux. On peut ainsi reconnaître que, pour la plupart, les ramuscules se résolvent en des filets formés d'une seule fibre nerveuse, entourée par un prolongement de la gaine de Henle. Cette gaine est toujours tenue à distance de la fibre unique ou du petit groupe de fibres qu'elle enclôt. Les noyaux de ses cellules endothéliales, dont les plaques cellulaires sont très larges, sont très souvent irréguliers, lobés, multiformes comme tous ceux ayant subi des effets de pression. De fait, la gaine renferme un liquide particulier, que l'acide osmique ne colore pas en brun et au sein duquel il ne détermine ni précipité granuleux, ni dépôt de fibrine fibrillaire. Enfin — détail de toute importance — on ne trouve au sein de ce liquide, dans l'état normal, jamais un seul globule blanc de la lymphe et du sang. La gaine de Henle n'est donc pas un manchon lymphatique, *et le liquide qu'elle renferme n'est pas de la lymphe*. Il est constitué par de l'eau tenant en dissolution des sels minéraux, autrement dit comparable au liquide céphalo-rachidien. Il constitue autour du ramuscule nerveux un milieu de suspension protecteur concourant au maintien de l'intégrité de la fibre engagée dans les tissus, parce qu'il est à la fois élastique et absolument incompressible. Le ramuscule nerveux s'y tend, revient sur lui-même, s'y divise et s'y subdivise en toute liberté; et les actions de force venues du dehors ne l'atteignent qu'après s'être épuisées en se répartissant d'une façon homogène dans le manchon liquide que limite la gaine.

L'importance de la gaine de Henle, considérée en tant que formation annexe des fibres nerveuses, apparaît d'elle-même quand on étudie, non plus les nerfs à myéline des vertébrés ordinaires, mais les nerfs tous *amyéliniques* des cyclostomes. Dans le tronc court du nerf acoustique du Pétromyzon, par exemple, chaque fibre nerveuse, dépourvue de myéline, est entourée par une gaine de Henle qui lui appartient en propre. Cette gaine prend naissance sur le point exact où la fibre nerveuse se dégage du névraxe. Elle ne se poursuit pas dans ce dernier; elle est donc de nature et de signification connectives. De son côté, la fibre nerveuse, dès qu'elle est entourée par la gaine de Henle

et non plus par la névroglie, augmente brusquement de volume. D'un mince fil qu'elle était, elle devient un gros cylindre qui continue son

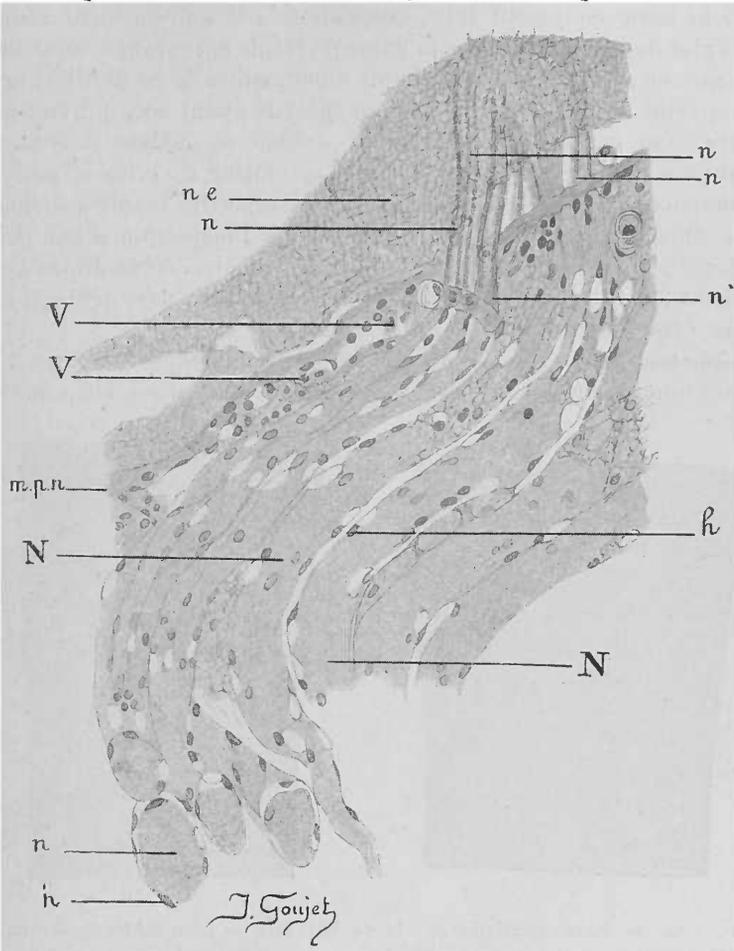


FIG. 692. — Coupe du point d'entrée du nerf acoustique dans le névraxe du *Petro-myzon marinus*, pratiquée parallèlement au sens de marche des fibres nerveuses. (Durcissement dans le liquide de Müller pendant un an; coupe à main levée; coloration à la purpurine.)

N, N, fibres nerveuses hors du névraxe; — n, n, les mêmes dans le névraxe; — n', point où au sortir immédiat du névraxe, elles se renflent et prennent subitement un diamètre double ou triple en même temps qu'elles se revêtent d'une gaine propre; — h, h, noyaux des cellules endothéliales de cette gaine; — ne, névraxe; — m. p. n, vitrée (*membrana prima*) du névraxe, devenue ici épaisse et multilamellaire; — n'', fibres nerveuses de l'acoustique sectionnées en travers: leur coupe montre une ponctuation répondant à la section transversale des fibrilles nerveuses parallèles qui les parcourent.

V, V, vaisseaux sanguins refoulant la vitrée pour s'engager dans le névraxe.

chemin avec un diamètre uniforme, parfois quadruple ou quintuple de celui du fil engagé dans le névraxe (fig. 692). Dans la gaine de

Henle, la nutrition de la fibre nerveuse est donc conditionnée tout autrement qu'au sein de la masse neuro-névroglique. Comme, d'autre part, le tissu conjonctif intra-fasciculaire est extrêmement réduit, il est aisé de reconnaître que la gaine de Henle entourant chaque fibre nerveuse ne résulte pas d'une simple modification de ce dernier, mais bien qu'elle répond à une formation spéciale ayant son individualité propre. Son revêtement endothélial double en dedans une mince membrane anhiste, élastique, disposée en forme de tube, et non pas un simple entre-croisement de faisceaux connectifs tassés à distance de la fibre comme on pourrait le croire à l'inspection d'une gaine de Henle engagée dans le tissu conjonctif ordinaire. Nous allons voir, d'ailleurs, que la gaine de Henle peut être d'autre part définie : *une gaine lamelleuse devenue unilamellaire*.

Gaine lamelleuse. — J'ai dit que les nerfs filiformes composés d'un certain nombre de fibres nerveuses à moelle, tout aussi bien que les

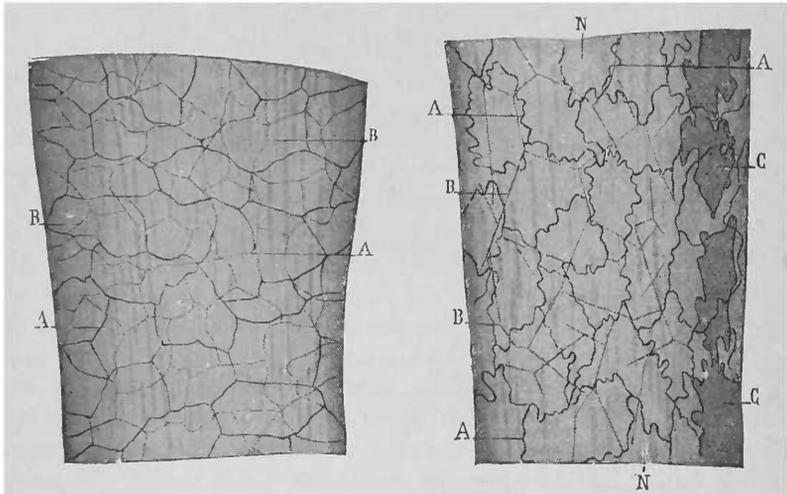


FIG. 693. — Nerf sciatique de la Grenouille commune imprégné d'argent (conservation dans la glycérine). Ce nerf, bien qu'important, est mince comme un fil.

A, A, endothélium du dernier espace interlamellaire; — B, B, endothélium disposé à la face interne de la dernière lamelle et revêtant la cavité vaginale.

Les espaces interlamellaires plus externes ne montrent point de revêtement endothélial continu.

Les fibres nerveuses sont vues vaguement par transparence.

FIG. 694. — L'un des troncs nerveux qui traversent la citerne rétropéritonéale de la Grenouille, imprégné d'argent et conservé dans la glycérine.

A, A, assise endothéliale externe répondant au reflet de l'endothélium lymphatique à la surface du nerf filiforme : les cellules sont découpées en jeu de patience; — B, B, endothélium de la gaine propre du nerf : les cellules sont à arêtes rectilignes; — C, C, grands chromoblastes; — N, N, fibres nerveuses vues vaguement par transparence.

ramuscules préterminaux et que les nerfs composés d'une seule fibre, sont entourés d'une gaine endothéliale répondant à la défi-

dition de la gaine de Henle. Prenons maintenant un tronc nerveux plus gros, tel par exemple que le sciatique de la Grenouille (fig. 693). Imprégné d'argent sur le vivant, puis examiné ensuite dans la glycérine, ce nerf se montre entouré de deux gaines endothéliales superposées, formées chacune de grandes cellules plates soudées par leurs bords rectilignes. Les bords droits de ces cellules, dessinés par l'argent, forment deux systèmes de dessins endothéliaux. En abaissant l'objectif, on reconnaît que ces deux couches se poursuivent tout autour du nerf. Prenons un tronc nerveux plus gros encore — l'un de ceux d'où émanent le sciatique ou les troncs lombaires qui traversent la grande citerne lymphatique rétro-péritonéale. Ces troncs seront entourés de trois gaines endothéliales superposées. La plus superficielle (fig. 694) est formée par des cellules à bords découpés en jeu de patience : elle répond donc à un petit manchon extérieur fourni au nerf par l'endothélium de la cavité lymphatique traversée par lui (fig. 695). Les deux autres, à cellules plates polygonales, répondent à une double gaine de Henle. Le nerf est donc ici entouré de gaines emboîtées les unes dans les autres, affectant la disposition lamelleuse. De la gaine simple de Henle nous passons ainsi à la *gaine lamelleuse de Ranvier* (1), dont les feuillet profonds ont un endothélium particulier et ici caractéristique, tandis que *l'assise superficielle reproduit les caractères des tissus traversés par le nerf*. Ce dernier feuillet endothélial sera représenté, dans les cordons nerveux ordinaires, par une disposition particulière du tissu conjonctif.

A. *Gaine lamelleuse des nerfs unifasciculaires*. — Considérons un nerf composé d'un seul faisceau de fibres nerveuses, tel que le pneumogastrique du Chien (2). Sur les coupes transversales, perpendiculaires à l'axe du nerf, on reconnaît sous un faible grossissement,

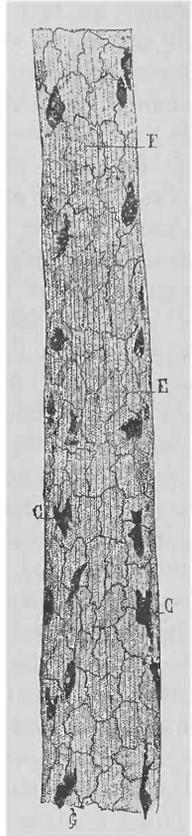


FIG. 695. — Un petit nerf lombaire engagé dans la citerne lymphatique de la Grenouille et imprégné très faiblement d'argent. (Faible grossissement.)

F, fibres nerveuses; — E, endothélium lymphatique entourant le tronculé et seul atteint par l'imprégnation superficielle; — C, C, C, chromoblastes.

(1) L. RANVIER, Rech. sur l'histologie et la physiologie des nerfs (*Arch. de Physiol.*, 1871-1872, p. 433 et 438).

(2) Ce nerf est convenablement durci dans l'acide chromique à 1 pour 1000, ou le bichromate d'ammoniaque à 1 pour 200, ou mieux encore il est fixé par les vapeurs d'acide osmique, dans la chambre humide, puis achève de durcir par le liquide de

après coloration soit au carmin, soit à l'hématoxyline et l'éosine, que le faisceau nerveux unique est circonscrit par un cercle rouge très régulier, qui sert de limite à son contour à peu près arrondi. Dans l'aire du cercle, on voit la coupe des fibres nerveuses à moelle affectant la forme de petits anneaux d'inégal diamètre juxtaposés, et çà et là des champs répondant à la section transversale des fibres de Remak : c'est le *faisceau nerveux*. En dehors du cercle, on voit une couronne de faisceaux conjonctifs groupés en fascicules plats, et de plus en plus rubanés et ordonnés en une sorte d'enveloppe feuilletée à mesure qu'ils se rapprochent de la surface externe du cercle rouge. Tous ces faisceaux, assez semblables à ceux des tendons, sont sectionnés en travers : c'est la *gaine tendiniforme* doublant la « gaine lamelleuse proprement dite ou hyaline », laquelle répond exactement à l'anneau coloré en rouge par le carmin ou l'éosine au pourtour (fig. 690) du faisceau nerveux. Mêmes dispositions autour de chaque faisceau quand le cordon nerveux en renferme plusieurs (fig. 696).

A l'aide d'un fort grossissement, on peut voir que la gaine lamelleuse proprement dite est composée, non pas d'une substance anhiste comme le pensait Ch. ROBIN (qui en faisait un élément anatomique, le *périnévre*), mais bien d'un grand nombre de lames superposées concentriquement. Ces lames se comportent comme les feuillets d'une main de papier roulée en cylindre. Elles sont serrées les unes contre les autres de façon à constituer une enveloppe complexe dont la disposition rappelle celle des membranes hydatiques. Sur les préparations fixées par l'acide osmique, puis colorées soit par le carmin aluné et l'éosine, soit par l'hématoxyline et l'éosine, on voit d'emblée qu'entre les feuillets concentriques prennent place des séries de cellules, dont les noyaux sont colorés et dont les minces corps protoplasmiques dessinent, entre les lamelles, des lignes granuleuses étroites. Il en résulte des cercles rouges, concentriques dans l'épaisseur de la membrane, séparés par des zones incolores. Les zones incolores répondent à des lames conjonctives ayant la forme de cylindres creux et contenant des faisceaux connectifs disposés parallèlement à la direction du nerf, intriqués et unis entre eux par une substance cimentante amorphe. Au fur et à mesure qu'elles deviennent plus voisines de la surface du faisceau, ces zones sont d'épaisseur moindre. Dans les plus minces d'entre elles on constate l'existence de réseaux et de grains élastiques que l'éosine teint en pourpre foncé, le picrocarminate

Müller. Après quoi on en fait des coupes transversales qu'on colore soit au carmin aluné, soit et mieux avec l'éosine hématoxylique forte en éosine et très faible en hématoxyline. On conserve dans la glycérine salée éosinée ou mieux dans le baume au xylol.

en jaune d'or. La membrane conjonctive, répondant à chaque lamelle, devient donc de plus en plus mince, dense et élastique, elle diffère d'autant plus du tissu conjonctif ordinaire qu'elle se rapproche davantage du faisceau nerveux qu'elle enclôt.

Les lignes granuleuses interlamellaires répondent bien à des traînées

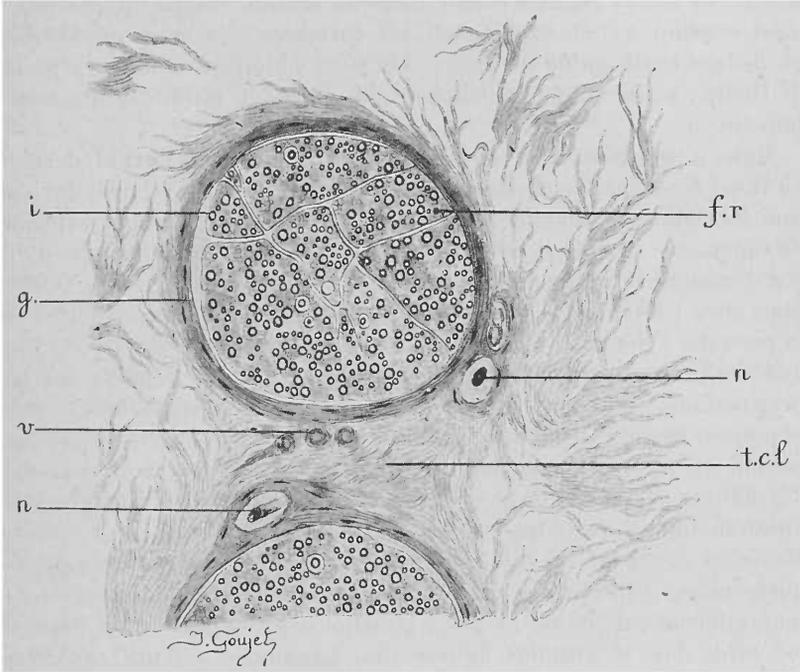


FIG. 696. — Faisceaux nerveux pris dans une coupe transversale du nerf facial du Cheval. Fixation par l'acide osmique à 1 p. 100; achèvement du durcissement par l'alcool fort; coupes à main levée; coloration par le picrocarmine; conservation dans la glycérine picrocarminée. (Faible grossissement.)

g, gaine lamelleuse proprement dite; — *i*, fibres à myéline coupées en travers tranchant sur de nombreuses fibres de Remak; — *n, n*, petits nerfs unitubulaires répondant à des branches collatérales qui se détachent des faisceaux nerveux et s'entourent d'un prolongement de la gaine lamelleuse; — *t. c. l*, tissu conjonctif interfasciculaire; — *v*, vaisseaux sanguins.

On voit la subdivision du faisceau nerveux en fascicules par les minces cloisons de refend *f. r*, formées par le tissu conjonctif intra-fasciculaire.

de cellules, car elles sont semées de noyaux disposés en file et sensiblement équidistants comme s'ils appartenait à une couche de revêtement endothélial. De fait, si l'on imprègne d'argent, par les méthodes ordinaires, soit un nerf unifasciculaire comme le vague, soit un faisceau enlevé avec sa gaine lamelleuse sur un nerf formé de plusieurs faisceaux tel que le sciatique (1), ou bien si l'on observe

(1) Pour avoir de bonnes imprégnations de la gaine lamelleuse, il convient d'em-

un petit nerf unifasciculaire engagé dans les tissus après l'avoir imprégné et fixé tout à la fois par une injection interstitielle de liquide osmio-picro-argentique, on reconnaît aisément qu'à la surface interne de la gaine, entre elle et le faisceau nerveux, et, à partir de là, toujours dans le premier espace interlamellaire qui fait suite en dehors et moins régulièrement dans le second, règne un endothélium continu ayant exactement les caractères de celui qui double en dedans toute gaine de Henle. On peut donc bien définir la gaine de Henle : « une gaine lamelleuse simplifiée et réduite à une seule lamelle. »

Mais, à partir de là, de dedans en dehors, sauf dans l'avant-dernier où il est constant, l'endothélium des espaces interlamellaires devient une formation histologique contingente. Dans le pneumogastrique du Chien, on compte il est vrai autant de plans endothéliaux qu'il y a d'espaces interlamellaires, comme l'a indiqué RANVIER (fig. 697); mais chez l'Ane, le Cheval, dans les petits nerfs unifasciculaires de la peau de l'Homme, je n'ai jamais pu observer plus de trois plans endothéliaux superposés et concentriques. Plus en dehors, sur les préparations faites avec le liquide osmio-picro-argentique, puis exposées ensuite pendant plusieurs heures à la lumière diffuse, au second ou au troisième plan endothélial parfait, on voit succéder des figures stellaires larges, réservées en blanc et à prolongements anastomotiques ou entre-croisés, caractéristiques des *faux endothéliums* occupant les intervalles de toutes les lames connectives quelconques superposées en ordre serré. Au voisinage de la zone tendiniforme qui double la gaine lamelleuse proprement dite, l'aspect est celui des « grandes figures de Langhans » d'un endartère imprégné d'argent. — En revanche, dans certains cas particuliers où la gaine lamelleuse a pris un développement spécial, comme par exemple au niveau de la capsule des corpuscules de Pacini, dans toute l'épaisseur de celle-ci on voit se succéder des plans endothéliaux parfaitement continus et réguliers répondant à tous les espaces interlamellaires sans exception.

ployer le liquide osmio-picro-argentique (voy. t. II, p. 128) en injection interstitielle. Le meilleur objet d'étude est la gaine lamelleuse du vago-sympathique du Chien, nerf formé d'un seul faisceau. Cette gaine est doublée d'une très mince gaine tendiniforme. On la pique obliquement avec une fine canule trocart de platine iridié, et l'on pousse l'injection lentement. Elle finit par pénétrer, si l'opération est bien faite, dans la cavité vaginale. On suspend alors le segment du nerf dans une grande quantité d'alcool fort, et au bout de quarante-huit heures on peut faire des préparations : — coupes, délamellations ou dissociations — qu'il est facile de colorer au carmin aluné et de conserver montées dans le baume du Canada. Quand, après réduction convenable à la lumière, elles sont bien à point, on les conserve sous des verres jaunes afin qu'elles ne subissent pas une réduction de l'argent trop étendue et qui nuirait à leur beauté. La figure 697 a été faite par cette méthode.

Sur une gaine lamelleuse fendue en long, puis dégagée du faisceau nerveux et étalée à plat en orientant en haut sa face interne, il est aisé de colorer les noyaux et d'observer les variations de leur forme d'espace interlamellaire en espace interlamellaire. En élevant et en

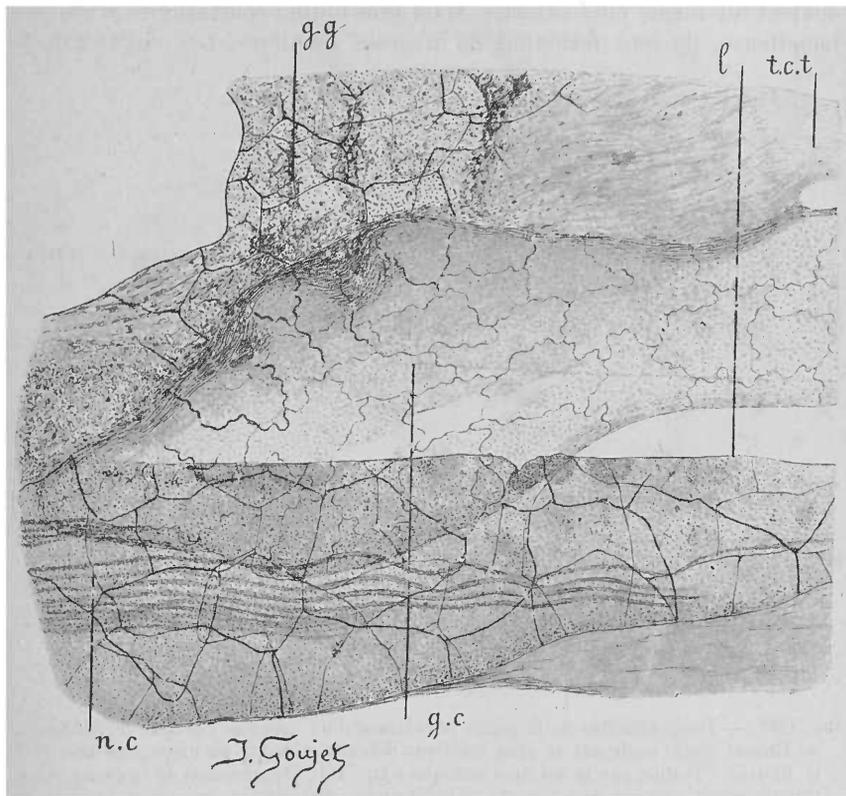


FIG. 697. — Portion d'une coupe épaisse de la gaine lamelleuse du vago-sympathique du Chien au voisinage d'un renflement ganglionnaire. Injection interstitielle du [mélange osmio-picro-argentique; conservation dans le baume au xylol. — (Ocul. 1, obj. 6 de Véric. Chambre claire.)

g, g, gaine lamelleuse dont tous les espaces interlamellaires sont occupés par un plan endothélial continu; — *n. c.*, un petit nerf collatéral entouré par sa gaine de Henle distendue au maximum, *l*; — *g. c.*, ampoule lymphatique venant buter contre la gaine lamelleuse dans l'angle répondant à la naissance de la fibre nerveuse collatérale et de sa gaine de Henle; — *t. c. t.*, tissu conjonctif de la gaine tendineuse du vago-sympathique.

abaissant l'objectif, on parcourt, en effet, toute l'épaisseur de la gaine. On voit alors que dans les deux ou trois plans les plus internes, où ils occupent le milieu des grandes cellules endothéliales dessinées par l'argent, les noyaux ont une configuration typique et qui, à elle seule, suffit à caractériser les lames juxta-fasciculaires de la gaine

lamelleuse. Ils sont, en effet, *multiformes* (fig. 698), affectant la figure de reins, de croissants, de doubles croissants fondus par leur convexité, de croix simples ou doubles. Ils deviennent ensuite d'autant plus réguliers que l'espace interlamellaire auquel ils appartiennent devient lui-même plus externe. Mais dans toute l'épaisseur de la gaine lamelleuse, ils sont festonnés de diverses manières. Les noyaux des

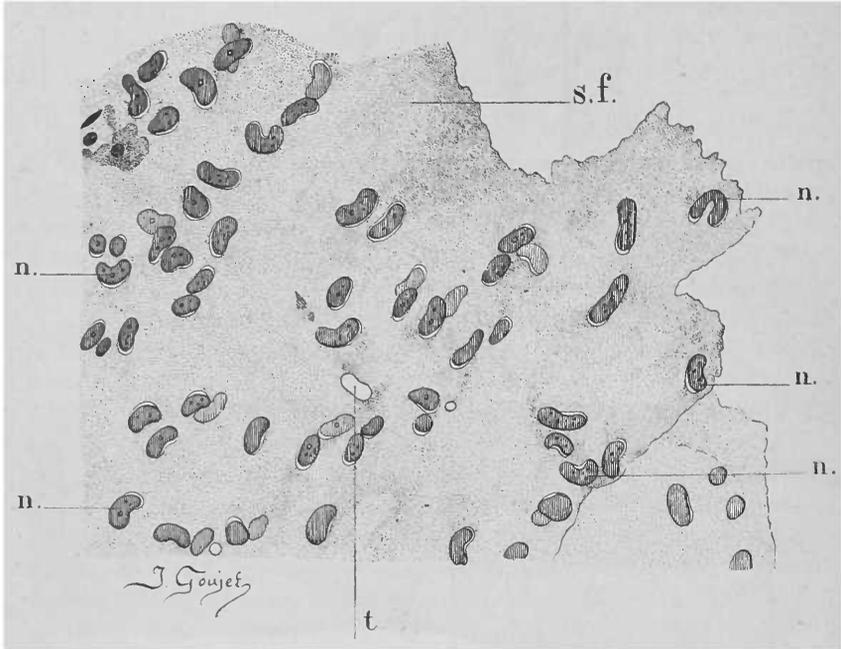


FIG. 698. — Deux lamelles de la gaine lamelleuse d'un faisceau nerveux du médian du Cheval (celle occupant le plan inférieur déborde à droite du lecteur au bas de la figure). Fixation par la solution osmique à 1 p. 100. Dégagement de la gaine par retournement comme une manche d'habit, puis dissociation ménagée avec les aiguilles. Coloration au carmin aluné et conservation dans le baume du Canada.

s. f., substance fondamentale de la lamelle; — t, trous préformés; — n, n, n, n, noyaux multiformes, affectant surtout en ce point des configurations en rein. Les noyaux de la lamelle profonde, vus par transparence, sont figurés plus clairs.

cellules du tissu conjonctif tendiniforme qui double la gaine lamelleuse sont tout différents : ils ressemblent à ceux des cellules d'un tendon ; les corps cellulaires qui les renferment sont parcourus par des crêtes d'empreinte, parallèles à la direction des faisceaux fibreux longitudinaux dont ils occupent les intervalles (fig. 699).

Il est facile de dégager par la dissociation, du moins sur une certaine étendue, les lamelles qui, par leur superposition forment la gaine lamelleuse tout entière. On voit qu'elles sont constituées chacune par une pellicule d'autant plus mince que la lamelle est plus interne

(fig. 700). Leur stroma est formé par un treillis de faisceaux conjonctifs de petit diamètre dans les lamelles les plus externes, grêles

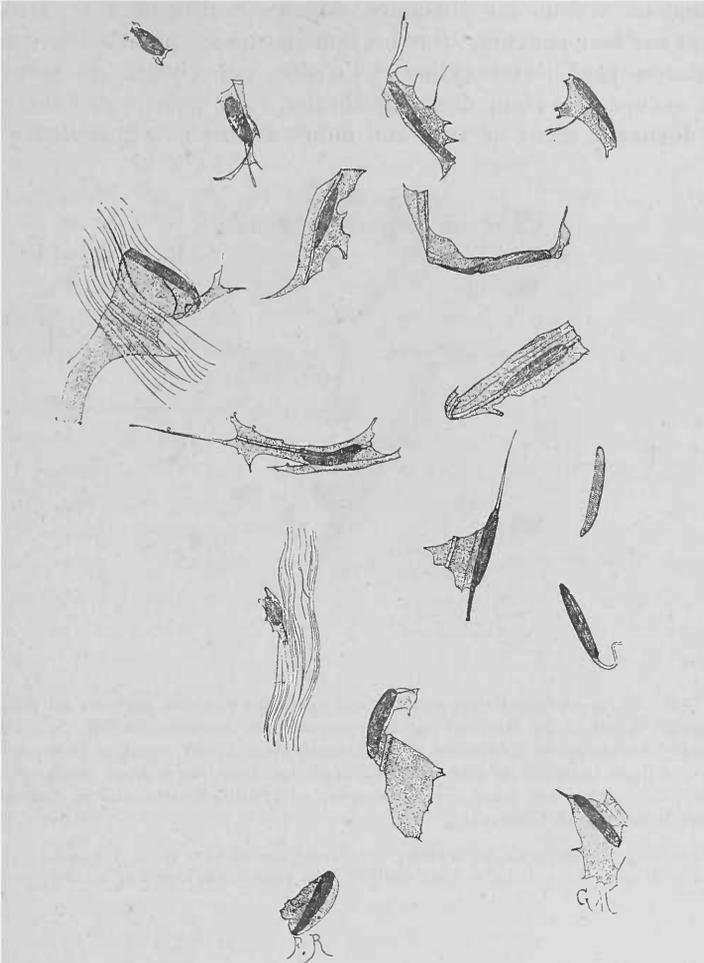


FIG. 699. — Cellules fixes de la portion tendiniforme de la gaine lamelleuse des fascicules nerveux du nerf médian de l'Ane. (Fixation par l'acide osmique en solution à 1 p. 100; dissociation sur la lame de verre; coloration à l'éosine soluble dans l'eau; conservation dans la glycérine salée faiblement éosinée — 400 diamètres.)

Les cellules fixes sont de forme plus irrégulière que les cellules tendineuses; elles portent des crêtes d'empreinte très accusées; leur protoplasma est pelliculaire et transparent; leurs noyaux sont colorés en rouge intense et tranchent sur le protoplasma réduit à une lame mince et coloré très faiblement en rose pâle.

au delà de toute comparaison dans les plus internes, et noyés dans une substance fondamentale qui les fonde en une membrane continue. Cette membrane, répondant à la lamelle, n'est pas pleine; de distance

en distance on y voit des trous qui font communiquer sa face superficielle avec sa face profonde. Ces trous sont arrondis ou ovalaires; souvent on voit un ou plusieurs noyaux multiformes se replier à cheval sur leur pourtour. Sur les lamelles fixées par l'acide osmique et colorées par l'hématoxyline et l'éosine, ces noyaux, de même que ceux occupant le plein de la membrane, sont colorés en violet et autour de chacun d'eux on voit une mince atmosphère granuleuse rose,

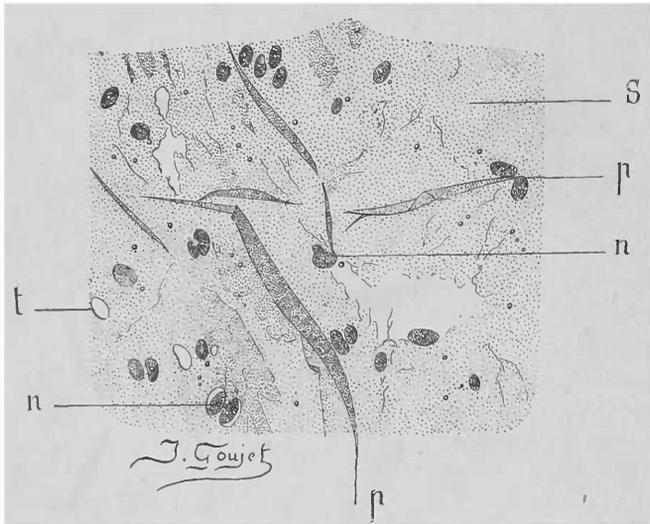


FIG. 700. — Gaine lamelleuse proprement dite d'un faisceau nerveux du médian du Cheval, dégagée du faisceau par retournement en manche d'habit, puis fendue et semi-dissociée après coloration par le carmin aluné, pour montrer la superposition de très fines lamelles les unes sur les autres. Les lamelles à demi dégagées forment des plis comme des pans d'étoffe souple. — (Faible grossissement. Conservation dans le baume du Canada.)

S, substance fondamentale des lamelles, parcourues par de fines fibres connectives et semées de grains élastiques; — t, trous des lamelles; — n, noyaux disposés à la surface ou occupant des trous.

répondant à la lame de protoplasma correspondante. On reconnaît ainsi les cellules fixes de l'une et l'autre face de la lamelle communiquent les unes avec les autres en se réfléchissant sur le bord des trous. Quelquefois, on trouve une ou plusieurs cellules lymphatiques arrêtées et occupant l'aire de certains trous comme l'a bien indiqué RANVIER. Les éléments mobiles de la lymphe peuvent ainsi cheminer d'espace interlamellaire en espace interlamellaire en passant par les trous, et parcourir toute l'épaisseur de la gaine lamelleuse. En outre, on peut bien observer, dans les lamelles les plus internes, les grains élastiques colorés en rouge pourpre par l'éosine. Ils sont très petits et forment des groupes d'où partent des traînées de grains disposées

en réseau et d'où se dégagent de fines fibres élastiques, tout comme au sein de la substance fondamentale d'un cartilage aryténoïde qui commence à devenir réticulé. Les grains et les plaques de grains sont moins serrés et moins nombreux dans les lamelles successives comptées de dedans en dehors. Dans les plus externes on trouve seulement des réseaux de fines fibres élastiques.

Voyons maintenant comment les lamelles emboîtées concentriquement les unes aux autres sont reliées entre elles : si l'on pratique une coupe longitudinale de la gaine lamelleuse et qu'on la dissocie légèrement, on voit, comme l'a constaté RANVIER, que les lamelles ne répondent pas simplement à des tubes concentriques superposés. Elles sont, au contraire, disposées à la façon des lames d'un gâteau feuilleté. C'est-à-dire que d'une lamelle donnée part à angle aigu une lamelle secondaire qui se fond avec elle à son origine, puis qui, de là, va se fondre avec une autre occupant un étage plus superficiel ou plus profond. Les lamelles, constituant par leur ensemble la gaine du faisceau nerveux, ne sont donc pas simplement superposées à son entour comme les feuillets d'une main de papier tournée en rouleau et dont on aurait affronté les bords ; elles sont solidaires les unes des autres, comme le seraient les feuillets de cette même main de papier si l'on avait semé entre eux des gouttes de colle. Les feuillets seraient en effet, dans ce cas, irrégulièrement accolés et séparés, mais en définitive tous reliés entre eux. Toutefois, il importe de faire remarquer que dans le schéma que je viens de produire, la jonction résulterait d'un simple accollement ; tandis qu'en réalité, dans la gaine lamelleuse, l'union se fait par fusion des lamelles obliques avec les lamelles concentriques. C'est là ce que RANVIER appelle « un système de tentes (1) ».

Signification morphologique de la gaine lamelleuse. — Ainsi constituée, la gaine lamelleuse proprement dite est d'ailleurs formée par un nombre variable de lamelles dans les différents nerfs. On peut aisément compter ces lamelles sur les coupes transversales et l'on reconnaît que, de façon générale, elles sont d'autant plus nombreuses que le faisceau nerveux est plus gros. La gaine est aussi plus développée quand les nerfs, bien que formés de faisceaux nerveux de petit diamètre, sont soit situés superficiellement, soit traversent des régions soumises à des pressions et à des frottements. Tels sont les collatéraux des doigts et des orteils, les nerfs de la paume des mains et de la plante des pieds. Toutefois dans les gros cordons nerveux, tels que le médian, le sciatique du Cheval et de l'Ane, du Bœuf, etc., où sont réunis des faisceaux nerveux de diamètre très variable, on trouve

(1) Voy. à ce sujet la description de RANVIER (*Leçons sur l'hist. des nerfs*, t. I, p. 156 à 232).

toujours de très petits faisceaux entourés de gaines lamelleuses épaisses, à côté d'autres qui sont limités par une gaine paucilamellaire. J'ai même vu la gaine lamelleuse présenter une grande épaisseur et comprendre huit ou dix lamelles, alors que le fascicule nerveux entouré par elle s'était réduit à deux, parfois même à une seule fibre à myéline accompagnée par un faisceau de fibres de Remak. Exceptionnellement il n'y a que des fibres de Remak dans le faisceau.

La gaine lamelleuse proprement dite, qu'on peut dégager du tissu connectif ambiant et, d'autre part, du faisceau nerveux en la retournant comme une manche d'habit, est une formation particulière du tissu conjonctif modelé (tissu lamelleux ou engainant). Mais je ne crois plus qu'on puisse continuer à la comparer à une séreuse cloisonnée, devenue lamellaire et résultant de la superposition concentrique, autour du faisceau nerveux, par exemple d'une formation telle que le mésopéricarde du Chien : c'est-à-dire à des lames revêtues d'endothélium continu sur leurs deux faces, mais étroitement tassées les unes sur les autres de façon à constituer une membrane tubulaire disposée en « système de tentes ». Il me semble que la gaine lamelleuse a une tout autre origine. Le rapprochement des feuillettes au contact, la fusion de leur trame connective en membranes d'autant plus minces qu'on se rapproche du nerf, ainsi que l'apparence multiforme et les empreintes que prennent du même pas les noyaux des cellules fixes, enfin la réduction de celles-ci à l'état de revêtement endothélial parfait seulement dans les espaces interlamellaires les plus voisins de la surface interne de la gaine et au niveau de celle-ci, sont autant de raisons pour faire admettre qu'il s'agit ici d'une formation fibreuse ayant pris sa configuration définitive en vertu de purs *effets de pression*. Les éléments cellulaires, engagés entre des surfaces qui tendent sans cesse à se juxtaposer plus étroitement sont, on le sait, déformés en même temps qu'ils s'aplatissent. Il est très probable que la réduction des noyaux à l'état multiforme et celle des rangées les plus internes de cellules fixes interlamellaires à l'état endothélial, prend son origine dans l'augmentation rapide, à un moment donné, du volume du faisceau nerveux que la gaine circonscrit. Cette augmentation semble ici principalement due à la formation du manchon de myéline autour de la majorité des fibres nerveuses. Sur un fœtus humain de dix à douze semaines, en effet, la gaine lamelleuse des collatéraux des doigts est formée de lamelles concentriques lâches séparées par des lignes de cellules à protoplasma assez abondant et grenu. A ce moment, le faisceau nerveux ne renferme le plus souvent que des cylindres d'axe nus, tous serrés les uns contre les autres. Quand la myéline apparaît quelques semaines après, au contraire, la superposition des lamelles de la gaine devient immédiatement serrée, comme si les lames avaient été aplaties de *dedans en dehors* par le gonflement rapide du faisceau dû au

développement de la moelle nerveuse autour de chacune de ses fibres.

Le mouvement d'expansion du faisceau nerveux, suscité par le passage des fibres de l'état amyélinique à celui de fibres à moelle, développe, on le conçoit, une force qui atteint son maximum près de sa surface pour décroître au delà avec la distance, de lamelle en lamelle. Ceci explique parfaitement le fait de la réduction à l'état endothélial d'un nombre variable d'assises cellulaires interlamellaires à partir de la plus interne. La production d'un endothélium résulte ici, en effet, d'un aplatissement des cellules fixes s'opérant progressivement jusqu'à ce que leurs masses, exprimées par la pression, viennent à des contacts réciproques (RANVIER). L'endothélium n'est, en conséquence, parfait que là où les lames superposées de la gaine ont été serrées les unes sur les autres au maximum : soit au voisinage immédiat du faisceau nerveux. En exposant de nouveau ici cette théorie des effets de pression, j'ai à peine besoin de faire remarquer que ceux-ci ne doivent pas toutefois être ramenés à des actions purement mécaniques, mais bien à ce fait général : que des éléments, cellulaires ou non mais déjà formés et mis en place, continuent à se développer dans les espaces restreints disponibles, et y accusent des effets de pression comme si en réalité ils avaient subi des actions de force ayant pour résultat de les déformer. Leur croissance se modèle sur l'espace développable, comme une cire molle emplit les creux d'un moule.

La gaine lamelleuse, dans cette conception, se rapproche donc beaucoup plus des formations de tissu conjonctif modelé, telles que les tendons et surtout les aponévroses, que des séreuses cloisonnées telles que le mésopéricarde. Elle circonscrit toutefois autour du faisceau nerveux une cavité dans laquelle ce dernier est contenu à peu près comme le névraxe l'est dans celle des méninges : c'est ce que j'appellerai la *cavité vaginale*. Pour discuter la signification morphologique et histologique de cette cavité, il faut d'abord avoir étudié le tissu conjonctif intrafasciculaire du faisceau nerveux.

Tissu conjonctif intrafasciculaire. — Les intervalles des fibres nerveuses à myéline et des travées de Remak sont occupés, au sein du faisceau nerveux, par des faisceaux conjonctifs grêles, affectant tous une direction longitudinale parallèle à l'axe du nerf, mais non pas cependant disposés par séries parallèles exactes, ni ordonnés entre eux dans cette situation comme dans les tendons. Ces faisceaux, en effet, tout en marchant parallèlement à la direction du nerf, changent fréquemment de position et de plan; ils interceptent des emmêlements variés dans le sens longitudinal. Dans leurs intervalles, mais non pas appuyés à leur surface de façon à former des chaînes régulières, on trouve les cellules fixes rameuses, caractéristiques du tissu conjonctif lâche. Certaines, pourtant, ont reçu l'empreinte

des faisceaux conjonctifs voisins. Il n'y a là ni réseaux, ni grains, ni fibres élastiques au sein de ce tissu connectif; et ses éléments, n'étant ni ordonnés entre eux, ni solidaires les uns des autres, réalisent par leur concours une formation de tissu conjonctif diffus. Comme l'a montré RANVIER, une injection interstitielle de bleu de Prusse soluble dissocie aisément les uns des autres les tubes nerveux, les faisceaux conjonctifs et les travées de Remak. Sur une coupe transversale du nerf injecté, on voit les sections en travers des fibres à moelle, des travées de Remak et des faisceaux conjonctifs, séparées les unes des autres par le bleu, comme le seraient les éléments du tissu conjonctif lâche par le liquide d'un œdème. On peut ainsi se convaincre que les espaces du tissu conjonctif ne sont pas ici préformés, déterminés dans leur configuration, comme ceux d'un tissu conjonctif modelé. D'autre part, il n'y a là rien qui rappelle le tissu réticulé. Les espaces du tissu conjonctif intrafasciculaire renferment toujours un certain nombre de cellules lymphatiques et des capillaires sanguins. Enfin (fait très important), *à la surface du faisceau nerveux on ne voit pas de revêtement endothélial*. Ce faisceau n'est donc pas disposé dans la gaine lamelleuse comme le névraxe dans sa gaine dure-mérienne. Il ne glisse pas dans la cavité vaginale comme dans une séreuse; il est au contraire relié à la gaine lamelleuse et plus ou moins cloisonné par des prolongements de celle-ci, qui se poursuivent à son intérieur avec les vaisseaux sanguins qu'ils soutiennent (1).

Cavité vaginale et dispositif de soutènement intravaginal. — Les faisceaux nerveux de bon nombre de nerfs (tels que par exemple le médian, le facial, le collatéral palmaire interne du Cheval et de l'Ane, les collatéraux des doigts de l'Homme, etc.), ne remplissent pas tous exactement la cavité vaginale. Le tissu connectif intrafasciculaire est relié à la paroi de la gaine par une multitude de petits mésos (fig. 701) formés de fins faisceaux conjonctifs soit isolés, soit nattés ou entrecroisés de façon à constituer de minuscules membranes fenêtrées, entées les unes sur les autres comme les feuillettes d'un mésopéricarde en miniature. Leurs lames se poursuivent, en effet, dans une série de plans. Quand les vaisseaux passent de la gaine lamelleuse dans le faisceau nerveux, ils suivent le chemin de ces mésos, qui s'épaississent autour d'eux pour leur former une sorte de gaine. Tout ceci a été décrit en premier lieu par RANVIER. A la surface des mésos sont disposées des cellules plates, qui semblent continuer l'endothélium occupant la surface interne de la gaine lamelleuse. Mais ces cellules ne forment pas là un revêtement endothélial vrai; elles envoient des prolon-

(1) L. RANVIER, Recherches sur l'histologie et la physiologie des nerfs (*Arch. de physiologie*, 1871-1872, pages 433 et 438, pl. XVI, fig. 2, b).

gements protoplasmiques rameux en divers sens, comme celles du tissu conjonctif lâche. Enfin, les mailles comprises dans l'écartement des mésos sont occupées par un liquide particulier différent de celui qu'on trouve dans la gaine de Henle, car il est coagulable par l'acide osmique. On ne saurait dire cependant qu'il s'agit ici d'un petit amas de lymphes; le liquide ne renferme point de cellules lymphatiques et ne se

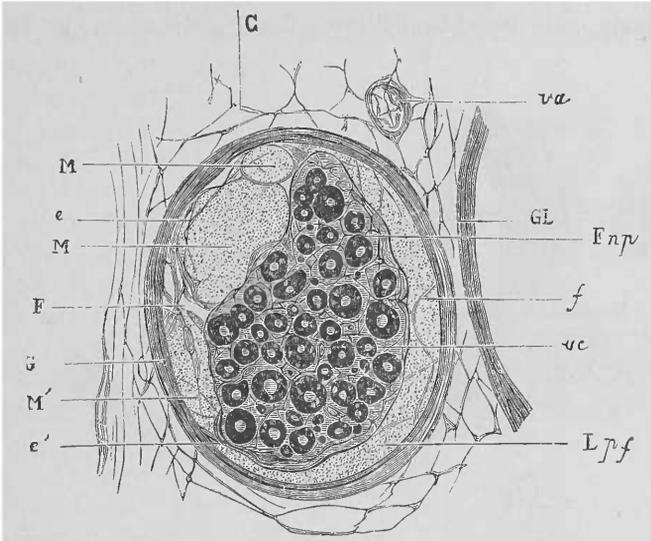


Fig. 701. — Un faisceau nerveux du facial de l'Ane, montrant les mésos fibrillaires et les loges alvéolaires du dispositif de soutènement intra-vaginal. — (Fixation par l'acide osmique en solution à 1 p. 100; coloration à la pyrosine; conservation dans la glycérine saturée de sel marin.)

C, tissu connectif tendiniforme périfasciculaire, doublant la gaine lamelleuse proprement dite ou hyaline du faisceau; — G L, gaine lamelleuse d'un faisceau voisin; — F, mésos fibrillaires séparant et limitant les mailles alvéolaires M, M', occupées par un liquide qui s'est coagulé en masse granuleuse; — M', alvéole cloisonné par des faisceaux conjonctifs fins; — f, mésos fins reliant le faisceau nerveux à la gaine lamelleuse à travers le liquide intravaginal; — e, e', cellules endothéliiformes des parois alvéolaires; — L p f, liquide périfasciculaire occupant la cavité vaginale.

F n p, faisceau nerveux, renfermant des fibres à myéline grosses et petites coupées en travers; — v c, vaisseau capillaire sanguin intrafasciculaire; — v a, artériole du tissu conjonctif périfasciculaire.

comporte pas non plus à la façon de la lymphe coagulée: Il ne se rétracte pas en formant une masse festonnée.

Sur des coupes en série d'un même faisceau nerveux primitif et de sa gaine, on reconnaît aisément que le liquide précité, d'abord répandu diffusément entre les mésos, se creuse — au milieu de certains d'entre eux et plus ordinairement sur un seul côté du faisceau — des loges dont la section transversale est arrondie ou elliptique (fig. 701 et 702, M). Le treillis de fibres connectives grêles se tasse autour de chaque globe du coagulum (sur les pièces fixées par l'acide osmique) et

se dispose en une paroi, laquelle est revêtue d'un rang de cellules plates arrangées à la façon d'un endothélium. Dans l'épaisseur de cette même paroi, on voit d'autres cellules se disperser concentriquement aux premières, tout en restant discontinues. Un peu plus loin, on remarque que parmi les cellules rangées en série endothéliforme, certaines — les plus internes — montrent des boursouffures de leur protoplasma, puis deviennent libres à demi, godronnées sur leur por-

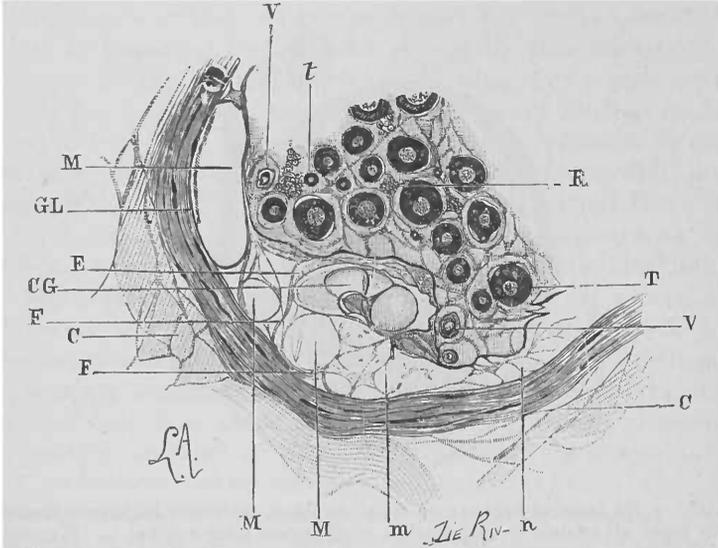


FIG. 702. — Une portion d'un grand faisceau nerveux de la portion sous-musculaire du nerf médian de l'Ane. (Acide osmique, picrocarminaté, glycérine.)

GL, gaine lamelleuse du faisceau; — C, tissu conjonctif périfasciculaire; — M, M, alvéoles du tissu hyalin de soutènement intravaginal; — F, faisceaux rétifformes cloisonnant les mailles alvéolaires; — m, un de ces faisceaux fins coupé en travers; — n, les mêmes faisceaux formant des mailles serrées entre la gaine lamelleuse et le faisceau nerveux;

E, enveloppe d'une cellule godronnée CG.

t, tube nerveux à moelle; — R, îlot de fibres de Remak; — V, vaisseaux sanguins intrafasciculaires.

tion non adhérente. Enfin, ordinairement au milieu de chaque loge, on trouve une grande cellule godronnée typique emprisonnée dans le coagulum; elle est reconnaissable à son noyau bizarrement contourné et à son protoplasma hyalin élégamment gaufré en corolle. Je continue à penser, contrairement à BLOCC et MARINESCO, qu'il ne s'agit point du tout ici de cylindres d'axe déformés, mais bien d'une modification particulière des cellules fixes des parois des mailles du tissu de soutènement intra-vaginal. Ce sont bien là des formations du tissu fibro-hyalin, tel que je l'ai défini antérieurement (1). En effet, rien n'est plus aisé que soit de dégager les cellules godron-

(1) Voy. t. I, p. 347.

nées avec leur protoplasma corolliforme, soit de les observer en place à la surface interne de la gaine lamelleuse fendue en long, séparée du faisceau puis étalée à plat. On voit bien alors que ces cellules ne sont pas placées en séries longitudinales comme le seraient les segments déformés d'une fibre nerveuse à moelle qui, après avoir perdu sa myéline, se serait morcelée et dont la gaine de Schwann chiffonnée aurait pris l'aspect d'une corolle autour du reste du cylindre-axe contourné sur lui-même.

Les cellules godronnées (fig. 703) augmentent progressivement de nombre; elles se touchent, leurs godrons s'intriquent. En même temps, la paroi de la maille occupée par elles s'épaissit, se stratifie. Elle envoie dans le nodule des cloisons, qui à son intérieur, se subdivisent et limitent des amas plus ou moins nombreux de cellules godronnées venues au contact. Il en résulte, sur un parcours plus ou moins étendu et sur un côté constamment le même du faisceau nerveux, l'existence d'une petite formation de soutien que j'ai découverte il y a déjà plusieurs années et décrite sous le nom de « nodules hyalins » et de « tiges hyalines de soutien ». SCHULTZE (1), puis VAN LAIR et enfin DÉJERINE,

leur ont ensuite donné mon nom (*nodules hyalins de Renaut*).

Nodules fibro-hyalins et tiges fibro-hyalines de soutien. — Les nodules fibro-hyalins sont des formations de soutien particulières développées de distance en distance, là où l'exige la fonction de soutien et d'appui, au sein du petit dispositif intravaginal constitué par les mésos. Comme ceux-ci résultent de l'échange de travées conjonctives entre le tissu connectif intrafasciculaire et celui de la gaine lamelleuse, il en résulte que le nodule est relié, sur les limites de son

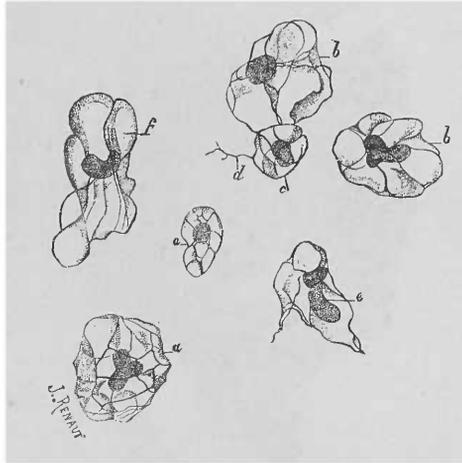


FIG. 703. — Cellules godronnées du tissu hyalin de soutien du nerf médian de l'Ane. — (Fixation par l'acide osmique à 1 p. 100; dissociation; coloration par la solution aqueuse de pyrosine à 1 p. 300; conservation dans la glycérine salée.)

a, c, cellules à godrons alvéoliformes; — *b, b*, cellules en corolle; — *b, c*, deux cellules dont les godrons s'intriquent et qui sont restées jointes; en *d*, la cellule *c* a emporté avec elle un fragment d'une autre cellule godronnée; — *e, f*, cellules godronnées à noyau contourné dans plusieurs plans et ayant acquis la configuration multiforme (400 diamètres).

(1) SCHULTZE, Ueber circumscribte Bindegewebshyperplasie oder Bindegewebsind. Nodules hyalins de Renaut (*Arch. de Virchow*, 1892, t. CXXIX).

parcours, à la gaine lamelleuse et au faisceau. Ce dernier est donc suspendu dans la cavité vaginale par une sorte de manchon formé par le système des mésos qui règne sur tout son pourtour, mais dont le développement est variable. En emprisonnant un liquide analogue à la mucine et au sein duquel se développent des cellules godronnées plus ou moins nombreuses, le système des mésos constitue autour du

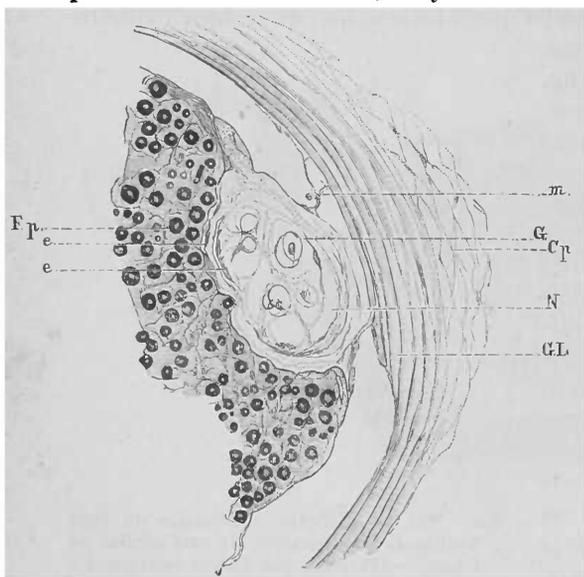


FIG. 704. — Portion d'un grand faisceau de la portion sous-musculaire du nerf médian de l'Ane, montrant la coupe en travers d'une tige hyaline intravaginale. — (Fixation par l'acide osmique à 1 p. 100, coloration au picrocarminate, conservation dans la glycérine picrocarminée.)

N, nodule répondant à la section de la tige hyaline; — m, mésos reliant la tige hyaline à la gaine lamelleuse coupée obliquement en GL; — e, e, cellules plates à la surface du faisceau creusé en gouttière et à la surface correspondante du nodule hyalin; — CG, cellules godronnées du nodule hyalin; — F p, fibres nerveuses du faisceau, tassées au contact étroit à sa périphérie; — C p, tissu conjonctif tendiforme périfasciculaire.

faisceau un milieu semi-liquide, par conséquent à la fois incompressible, élastique et résistant, qui le protège efficacement contre les actions extérieures.

En outre, pour recevoir les nodules ou les tiges fibro-hyalines de soutènement plus ou moins allongées qui, de distance en distance, prennent place au sein des mésos, le faisceau primitif se creuse d'une encoche qui se poursuit, dans le sens de sa longueur, sous forme d'une gouttière latérale. La rigole dont le faisceau nerveux est ainsi creusé est occupée, lorsqu'elle est un peu étendue, non plus par un nodule fibro-hyalin arrondi, mais par une tige fibro-hyaline renflée à son centre, effilée à ses extrémités, formant au

niveau de son plein un ventre qui déprime le faisceau en dedans et qui soulève en dehors la gaine lamelleuse (fig. 704). Quand, ce qui n'est pas habituel, il y a au même niveau plusieurs tiges hyalines disposées autour du faisceau, la section transversale de celui-ci, au lieu de figurer un croissant embrassant la tige hyaline, prend la forme d'une étoile parce qu'il est creusé latéralement d'une série d'encoches. — Les nodules volumineux sont constitués le plus souvent par la réunion de nodules plus petits ayant à leur centre

chacun un amas de cellules godronnées, et à leur périphérie des lames concentriques de tissu conjonctif. Ils sont eux-mêmes réunis et fondus en un seul par des lames connectives concentriques. Les tiges de soutènement, dont quelques-unes atteignent plus d'un centimètre chez l'Ane et le Cheval, sont constituées de la même façon : c'est-à-dire par des nodules conglomérés et fondus les uns dans les autres par des enveloppements concentriques. Nodules et tiges ont à peu près la consistance du corps vitré de l'œil et jouissent d'une élasticité parfaite.

On sait que, là où les faisceaux nerveux se préparent à se brancher, ils sont cloisonnés par des bandes de tissu conjonctif qui les subdivisent en fascicules et servent aussi de chemin aux vaisseaux sanguins. Très souvent, les éléments du tissu fibro-hyalin et les cellules godronnées se poursuivent le long de ces bandes. Ils entourent les vaisseaux et dessinent autour d'eux des alvéoles renfermant un liquide offrant la consistance d'une gelée. D'autre part, le tissu fibro-hyalin accom-

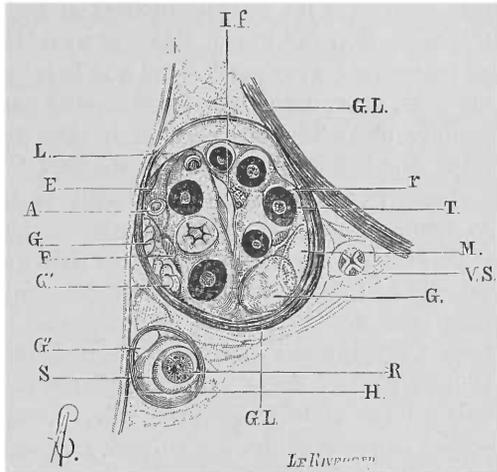


FIG. 705. — Deux nerfs grêles du facial de l'Ane avec leur manchon hyalin intravaginal. (Même préparation que pour la fig. 704.)

G L, gaine lamelleuse; — L, liquide intravaginal dans une loge semi-lunaire; — E, cellules plates de la surface du faisceau; — I f, cloison intrafasciculaire subdivisant en deux le petit faisceau; — G, G, cellules godronnées formant au faisceau une série de coussinets latéraux qui en sont séparés par des cellules plates F; — R, nerf nnifasciculaire uniquement formé de fibres de Remak; H, sa gaine unilamellaire; — S, tissu hyalin stratifié entourant le faisceau de Remak à l'intérieur de sa gaine propre.

pagne souvent les petits nerfs, qui se dégagent latéralement des faisceaux assez souvent en traversant une tige de soutènement. La gaine lamelleuse de ces petits fascicules nerveux, provenant d'une subdivision de celle du faisceau, est en ce cas occupée, du moins sur un certain parcours, par un prolongement du système des mésos dans les alvéoles duquel on trouve un plus ou moins grand nombre de cellules godronnées. Certains fascicules nerveux, ainsi entourés d'une gaine lamelleuse multilamellaire dont la cavité vaginale renferme un tissu de soutènement compliqué, sont formés de trois, deux ou même d'une seule fibre à myéline. Il en est quelques-uns qui sont exclusivement réduits à une travée de fibres de Remak (fig. 705. — R.)

Signification générale du tissu de soutènement intravaginal des cordons nerveux. — Le système des mésos cloisonnant la cavité vagi-

nale se poursuit, avec un développement variable, tout le long des faisceaux nerveux. Il devient plus accusé dans ceux des nerfs qui, comme les collatéraux des doigts de l'Homme, du Chien, etc., sont davantage exposés aux pressions extérieures. Il devient tout à fait accusé dans les gros nerfs des animaux de haute taille, au niveau de la traversée des masses musculaires puissantes. C'est là qu'apparaissent seulement les nodules hyalins et les tiges fibro-hyalines de soutènement chez le Cheval, l'Ane et aussi le Bœuf. Quand on sectionne en travers un gros nerf — tel que le médian — engagé au milieu des muscles, on voit que tous les faisceaux nerveux qui le composent sont doublés de nodules hyalins ou de tiges hyalines *sur un même côté* : celui répondant à la périphérie du nerf. Ou du moins, si le faisceau a plusieurs tiges de soutènement autour de lui, il y en a au moins une en dehors. Comme, d'autre part, les nodules hyalins se retrouvent sur tous les nerfs des grands animaux tels que ceux, par exemple, qu'on sacrifie à l'École vétérinaire de Lyon, j'en ai conclu qu'ils ne constituent pas des formations pathologiques, mais bien des pièces adventives d'adaptation appartenant au tissu fibro-hyalin, et que développe le tissu fibreux de la gaine lamelleuse proprement dite entre sa surface interne et le faisceau nerveux, lorsque ce dernier doit être protégé et soutenu contre les vulnérations extérieures indéfiniment répétées, telles que celles résultant de l'énorme moment d'inertie des muscles puissants du bras, de l'épaule, de la mâchoire. Chaque fascicule possède alors une petite corde dorsale en miniature. Si les muscles sont moins puissants, comme chez l'Homme ou chez le Chien, le Mouton, etc., la petite formation de soutien, n'étant pas motivée par la fonction, ne se développe pas. A l'appui de cette conception, viennent les observations des histologistes qui, comme SCHULTZE, ont mis l'existence des nodules hors de conteste dans des nerfs tout à fait normaux et dans certains cas particuliers chez l'Homme (1).

(1) Je dois mentionner une autre interprétation : KOPP, LANGHANS, TRZEBINSKI, ont vu que les nodules hyalins se développent d'une manière constante le long des faisceaux nerveux chez les animaux privés de corps thyroïde et, à titre exceptionnel, dans plusieurs autres cas. VANLAIR les considère comme caractérisant la variété de névrite à laquelle il a donné le nom de périnévrite et de mésonévrite noduleuse. Il ajoute que les caractères cliniques de cette névrite particulière sont encore mal déterminés. Je suis d'autant plus porté à admettre que les nodules hyalins peuvent se développer sous l'influence de circonstances pathologiques, que j'ai, dès le début, relevé ce fait : que chez les solipèdes où on les rencontre le plus développés, les faisceaux nerveux renferment toujours un certain nombre de fibres nerveuses dégénérées comme celles d'un segment périphérique d'un nerf sectionné et, à côté de celles-ci, d'autres fibres à moelle présentant sur leur trajet des « segments courts intercalaires ». Ce sont de vieux animaux pour la plupart et dont les grands muscles ont beaucoup travaillé, qui souvent ont été surmenés, — conséquemment ayant exercé des actions de force multipliées sur les nerfs voisins. Or, c'est là même la condition essentielle, à mon sens, de la formation des nodules hyalins. La cachexie strumiprive

Tissu conjonctif périfasciculaire. — Quand les cordons nerveux sont formés de plusieurs faisceaux, ceux-ci sont reliés par une formation connective dont les faisceaux et les fibres élastiques sont entremêlés dans tous les sens, comme dans le tissu conjonctif lâche sous-cutané. Les cellules fixes ne sont pas ordonnées par rapport aux faisceaux conjonctifs. C'est là le tissu connectif « interfasciculaire » ou « périfasciculaire », qui est diffus et sert de voie aux vaisseaux sanguins du cordon nerveux. Ces vaisseaux se distribuent au nerf dans le sens de sa direction axiale et, chemin faisant, ils émettent des réseaux destinés au tissu conjonctif interfasciculaire. Dans nombre de ces réseaux décourants, se développent des pelotons adipeux allongés eux aussi suivant la longueur du nerf et qui sont surtout nombreux à la périphérie de celui-ci, — jouant ainsi de leur côté le rôle de coussinets protecteurs à l'encontre des actions de force venues du dehors.

Dans ce tissu conjonctif diffus, sont plongés les faisceaux nerveux enclos chacun par sa gaine lamelleuse doublée de la gaine tendineuse. Il faut maintenant décrire celle-ci en détail. Immédiatement en dehors du cercle plus ou moins épais répondant à la gaine lamelleuse (cercle coloré en rouge sur les coupes en travers traitées par le picrocarminate ou l'éosine), on voit que le tissu conjonctif s'est modelé, mais sans passer au type lamelleux ou engainant. Il a pris peu à peu l'aspect d'un tendon. La gaine lamelleuse est doublée par une ligne de tendons plats, entés les uns sur les autres en rangées concentriques, ou plutôt de rubans fibreux ressemblant à des tendons vrais quand on les coupe en travers, mais dont les espaces interfasciculaires ne renferment pas de chaînes de Ranvier. Les cellules fixes prennent l'empreinte des faisceaux tout comme les cellules tendineuses, mais elles ne sont pas soudées bout à bout par des lignes de ciment. Plus en dehors, le relief individuel des petits trousseaux fibreux engagés dans la gaine tendineuse devient plus accusé. — Si l'on pratique dans un gros cordon nerveux, tel que le sciatique de l'Ane, une injection interstitielle de

agirait autrement. On sait qu'elle s'accompagne d'un développement exubérant de la substance fondamentale du tissu conjonctif aboutissant au myxœdème. On pourrait supposer que, dans ce cas, les nodules hyalins doivent leur existence à une sorte de myxœdème de la gaine des faisceaux nerveux exagérant et compliquant, dans le sens de ses aptitudes évolutives, le dispositif intravaginal normal et constant, qui est celui des mésos périfasciculaires que j'ai fait connaître et qui, lui, est plus ou moins développé, mais ne manque jamais entre la gaine lamelleuse et le faisceau nerveux qu'elle enclôt. — Quant à la cavité vaginale, on ne peut pas la considérer, ainsi que l'ont proposé A. КЕУ et G. RЕТЗИУС, comme un prolongement de la cavité arachnoïdienne. Ce n'est pas là, en effet, une séreuse vraie, puisque le faisceau nerveux — pas davantage dans le plus gros nerf que dans le plus petit limité seulement par une gaine de Henle — ne porte à sa surface un endothélium continu représentant un feuillet séreux viscéral.

bleu de Prusse soluble en piquant le tissu conjonctif interfasciculaire, le bleu remplit exclusivement le tissu conjonctif lâche. On voit alors sur une coupe en travers chaque faisceau nerveux avec sa gaine tendiniforme, isolé sous forme d'un îlot arrondi plus ou moins festonné sur sa marge. Les festons répondent à la coupe en travers des bandelettes les plus externes de la gaine tendiniforme, que le bleu ne pénètre pas, sauf quand on a exagéré la pression de façon considérable. Dans

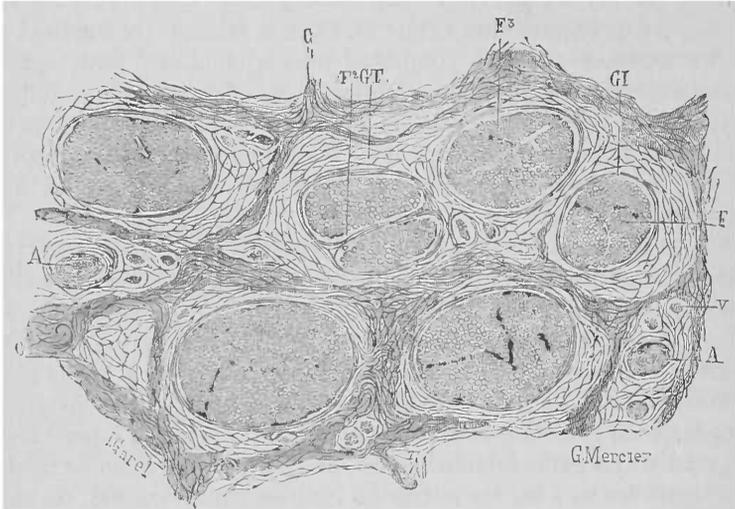


FIG. 706. — Coupe transversale du nerf sciatique de l'Ane, faite pour montrer la constitution plurifasciculaire du nerf et la distribution du tissu conjonctif lâche interfasciculaire. Pour cela, on a fait une injection interstitielle de gélatine colorée par le bleu de Prusse soluble; puis on a durci par l'alcool fort. Coloration à l'éosine soluble dans l'eau. Conservation dans la glycérine. (Faible grossissement.)

La marche de l'injection dans le tissu conjonctif répond aux bandes plus foncées C, C, circonscrivant chacun des faisceaux nerveux à distance et ne pénétrant pas leur gaine tendiniforme G T.

G1, gaine lamelleuse proprement dite (colorée en rouge sur la préparation); — G T, gaine tendiniforme; — F, tissu connectif intrafasciculaire régnant entre les fibres nerveuses; — F2, cloisons de refend des faisceaux nerveux qui vont se brancher à l'intérieur du nerf; — F3, cloisons divisant chaque faisceau en fascicules; — A, A, artères; — r, petits vaisseaux sanguins engagés dans le tissu conjonctif périfasciculaire.

ce dernier cas, le bleu de Prusse file entre les bandes tendiniformes et développe leurs intervalles de moins en moins facilement, sous forme de nappes bleues qui viennent mourir contre la gaine lamelleuse proprement dite. Celle-ci n'est jamais pénétrée, quelle qu'ait été la pression sous laquelle ait été faite l'injection interstitielle (fig. 706).

La surface générale d'un cordon nerveux plurifasciculaire est en outre limitée par une membrane fibreuse continue, le *névrilemme* des anatomistes. Le névrilemme envoie, dans l'épaisseur des gros nerfs,

des cloisons de refend, qui les divisent et les subdivisent en circonscrivant des espaces occupés par le tissu conjonctif interfasciculaire, au sein duquel prennent place les faisceaux nerveux. Cette sorte de « formation cloisonnante » peut être à bon droit rapprochée de celle des tendons composés. Elle constitue le squelette général des cordons nerveux d'un certain volume.

Vaisseaux sanguins des cordons nerveux. — Il n'y a guère que les ramuscules nerveux réduits à quelques fibres ou à une seule, et enclos dans une gaine de Henle, qui soient dépourvus de vaisseaux san-

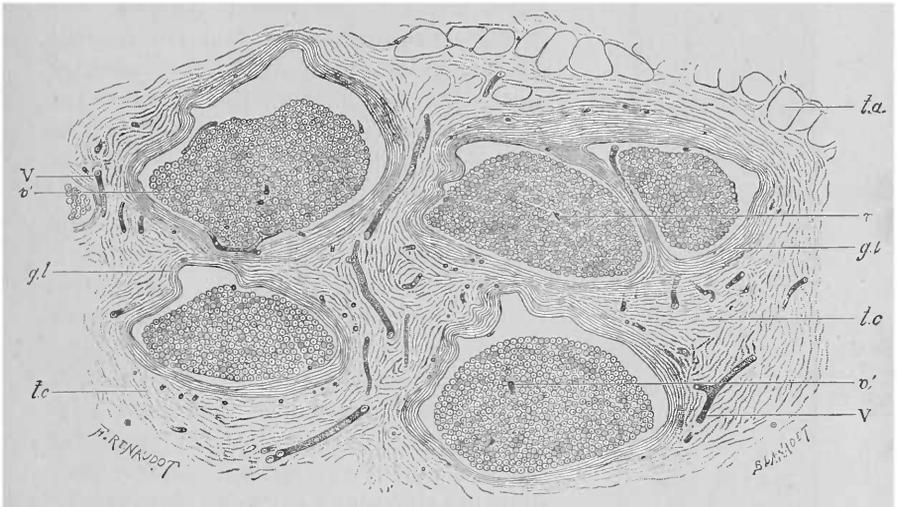


FIG. 707. — Coupe transversale de la pulpe du doigt d'un Lapin, montrant les nerfs sectionnés en travers, injectés avec une masse de gélatine et de bleu de Prusse. (Conservation dans le baume du Canada.)

V, V, V, vaisseaux sanguins interfasciculaires ; — v', v', v', vaisseaux sanguins intrafasciculaires — gl, gl, gaine lamelleuse des fascicules nerveux proprement dite ; — tc, gaine tendineuse ; — ta, tissu adipeux de la périphérie du nerf. (Injection des vaisseaux avec une masse de gélatine au bleu de Prusse soluble dans l'eau ; conservation de la préparation non colorée dans la glycérine.)

guins (fig. 707). Les gros faisceaux nerveux, le sciatique de la Grenouille ou le filet saphène externe du même nerf chez le Cobaye (RANVIER), contiennent des artères, des capillaires et des veines.

Les veines et les artères sont allongées dans le sens du nerf. Les capillaires entourent les fibres à myéline, prises par fascicules, de mailles polygonales ressemblant grossièrement à celles d'un filet. Dans les détails, le réseau capillaire offre cette particularité que ses vaisseaux, à l'extrémité des mailles qu'il forme pour envelopper plusieurs fibres, se recourbent en U comme un tube de verre infléchi. De la convexité de cet U part un capillaire qui se poursuit longitudinalement et forme l'un des côtés d'une maille placée plus haut ou

plus bas que la première ; puis il s'infléchit en U à son tour. Le réseau capillaire tout entier du faisceau nerveux est donc schématiquement

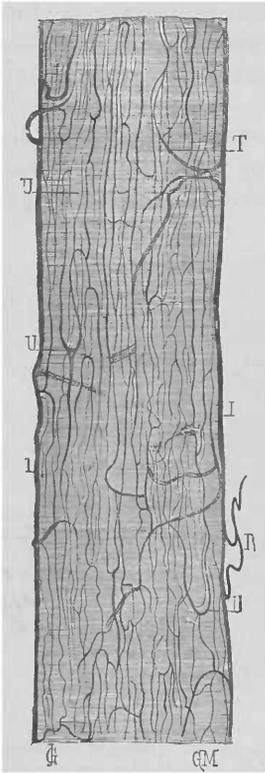


Fig. 708. — Segment d'un petit nerf dont les vaisseaux sanguins ont été remplis par une masse à la gélatine et au carmin. Conservation dans le baume du Canada. (Faible grossissement.)

I, I, vaisseaux de distribution longeant le nerf ; — T, troncs artériels donnant naissance aux vaisseaux capillaires pénétrant le nerf ; — V, V, branchements de ces capillaires pour former les mailles caractéristiques ; — R, rameaux vasculaires anastomotiques avec ceux du tissu conjonctif circonvoisin.

comparable à celui qui résulterait de la soudure d'une série de tubes en U, butés les uns sur les autres de façon que les branches des uns fussent soudées au milieu de la courbure des autres : toutes les branches montantes restant d'ailleurs parallèles dans ces U superposés. Cette disposition (fig. 708) est absolument typique ; elle permet de reconnaître au plus faible grossissement, sur une préparation injectée et montée dans le baume, que les vaisseaux sanguins appartiennent à un nerf dont on ne voit pas les fibres nerveuses. — Il résulte aussi de cette disposition que, sur les coupes transversales d'un nerf injecté, on voit surtout des capillaires coupés en travers et occupant les intervalles des fibres nerveuses ; mais de distance en distance on les voit réunis, même alors qu'ils sont assez éloignés les uns des autres, deux à deux par un capillaire courbe marchant dans l'épaisseur de la préparation. Ou bien, d'une seule section d'un capillaire partent deux branches en Y qui s'enfoncent dans la profondeur du cordon nerveux, puis deviennent ensuite parallèles après s'être plus ou moins écartées l'une de l'autre.

Les petites artères, les artérioles et aussi les petites veines, possèdent, dans les faisceaux nerveux, des tuniques musculaires très développées. C'est là une disposition en relation avec l'activité de la circulation sanguine dans le petit nerf élémentaire. Les artérioles, les capillaires vrais et les veinules sont accompagnés par une couche rameuse périvasculaire typique, comparable à celle de ces mêmes vaisseaux engagés dans le tissu conjonctif lâche. Toutefois, les capillaires seuls sont complètement entourés

par le tissu conjonctif lâche intrafasciculaire qui les sépare constamment des fibres nerveuses ; les artérioles et les petites veines sont au contraire engagées dans les cloisons qui font suite aux mésos et

aux tractus intravaginaux, et qui subdivisent incomplètement le faisceau nerveux en une série de fascicules. Au sein de ce squelette conjonctif plus solide, la diastole artérielle et la distension des petites veines s'effectuent librement, sans exercer d'effets nocifs sur les

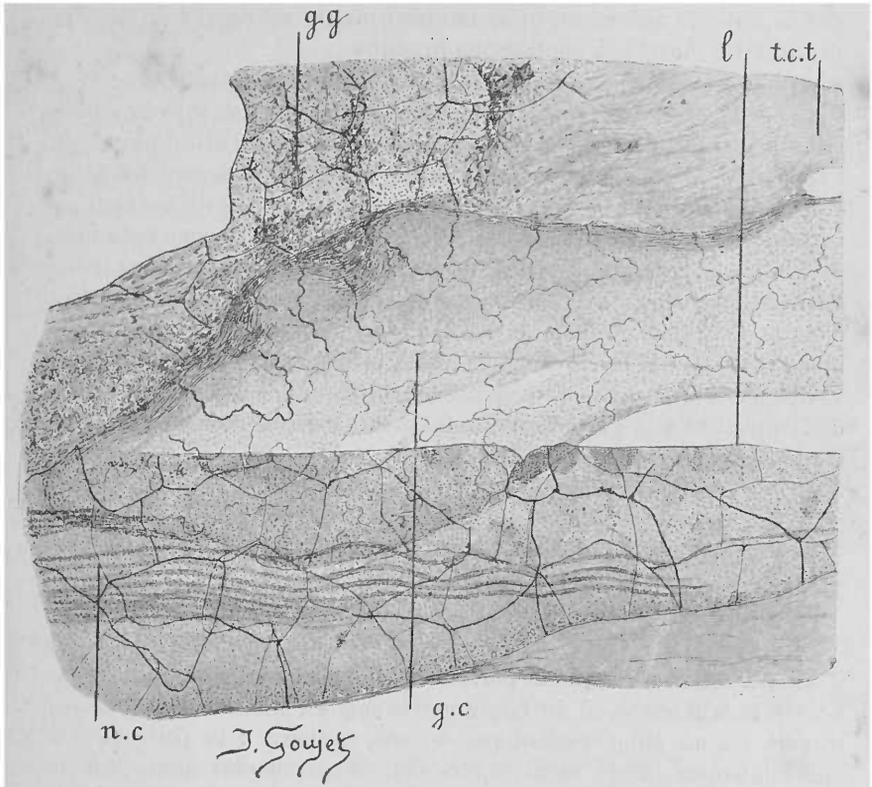


FIG. 709. — Portion d'une coupe épaisse de la gaine lamelleuse du vago-sympathique du Chien au voisinage d'un renflement ganglionnaire. Injection interstitielle de mélange osmio-picro-argentique; conservation dans le baume au xylol. — (Ocul. 1 obj. 6 de Véric. Chambre claire.)

g, g, gaine lamelleuse dont tous les espaces interlamellaires sont occupés par un plan endothélial continu; — *n. c.*, un petit nerf collatéral entouré par sa gaine de Henle distendue au maximum; — *g. c.*, ampoule lymphatique venant buter contre la gaine lamelleuse dans l'angle répondant à la naissance de la fibre nerveuse collatérale et de sa gaine de Henle; — *t. c. t.*, tissu conjonctif de la gaine tendiniforme du vago-sympathique.

fibres nerveuses du faisceau. Celles-ci sont plongées dans le tissu conjonctif lâche et en relation avec des capillaires vrais, où seulement les variations de tension vasculaire s'opèrent toujours progressivement et avec ménagement. — L'existence des vaisseaux sanguins à l'intérieur des faisceaux nerveux, mise hors de conteste dès 1872 par

RANVIER, doit faire entièrement renoncer à la conception ancienne de CH. ROBIN, qui assimilait la gaine lamelleuse au sarcolemme et les fibres nerveuses aux fibrilles (ou plutôt aux cylindres primitifs) des faisceaux musculaires striés. Si l'on veut continuer à comparer le muscle au nerf, c'est dans ce dernier la fibre à myéline, limitée par la gaine de Schwann, qu'il faudrait mettre en regard du faisceau primitif des muscles à contraction brusque.

Lymphatiques des cordons nerveux. — Ils n'existent que dans le tissu périfasciculaire. Quand on fait dans ce dernier une injection interstitielle de bleu de Prusse, on détermine, comme je l'ai dit plus haut, l'apparition d'un manchon de matière colorante occupant les intervalles des faisceaux nerveux et se poursuivant le long du nerf sur une certaine étendue. De ce manchon, qui répond au tissu conjonctif lâche distendu par la masse injectée, on voit fréquemment partir des troncs lymphatiques nouveaux. Ceux-ci, se dégageant à angle aigu, marchent dans la direction du nerf et le long de lui ; on peut les suivre jusqu'aux ganglions. En revanche, on ne voit aucun trajet lymphatique s'engager dans la gaine lamelleuse (fig. 709). De même, il n'y a point de lymphatiques à l'intérieur du faisceau, c'est-à-dire dans le tissu conjonctif lâche intrafasciculaire.

§ 4. DÉGÉNÉRATION ET RÉGÉNÉRATION DES NERFS SECTIONNÉS HISTOGÉNÈSE DES CORDONS NERVEUX PÉRIPHÉRIQUES

Dégénération du segment périphérique d'un nerf sectionné. — Un nerf mixte (le sciatique du Lapin par exemple), est sectionné par son travers en un point quelconque de son parcours : la patte devient immédiatement inerte et insensible (1). Si maintenant nous excitions soit mécaniquement, soit à l'aide de l'électricité, le segment périphérique séparé des centres, nous déterminerons des mouvements dans la sphère de distribution du nerf au-dessous de la section. Il semble même que, deux ou trois heures après celle-ci, le segment périphérique soit plus excitable qu'au moment où la division a été opérée (RANVIER). Cette excitabilité se maintient pendant un temps variable au bout duquel elle est irrévocablement perdue, mais qui

(1) Le segment périphérique du nerf sectionné est enlevé sur une certaine étendue à partir du point de section. On le place dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100, pendant vingt-quatre heures. Il est ensuite lavé à l'eau distillée, puis dissocié et coloré dans la chambre humide, soit par le picrocarminate, soit par le carmin aluné. Il est bon de faire l'examen dans l'eau ou dans le picrocarminate affaibli, pour éviter les effets de ratatinement dus à l'action de la glycérine, même après fixation par l'acide osmique.

diffère chez les divers animaux. Chez le Chien, le nerf reste excitable jusqu'à la fin du quatrième jour ; mais chez la Grenouille, l'inexcitabilité n'est complète qu'au bout d'un mois et davantage, chez les Raies, qu'au bout de plus de six semaines (1). Il semble que, plus la vitalité de l'animal qui sert à l'expérience, décroît, plus la perte des fonctions du segment de nerf séparé des centres soit longue à se produire. Pour le démontrer, RANVIER coupe sur un Lapin fort et bien portant le sciatique *droit* : quarante-huit heures après, l'excitabilité est perdue dans le segment périphérique, et l'animal a la fièvre. On coupe alors le sciatique *gauche* de ce Lapin malade et affaibli. Le segment périphérique du nerf reste excitable quelquefois pendant plus de trois jours. L'affaiblissement de la vitalité retarde donc la perte des fonctions du segment périphérique après la section. C'est probablement là pourquoi, chez les animaux à sang froid où les échanges organiques sont lents, l'excitabilité du segment périphérique dure plus longtemps et sa dégénération s'effectue également avec une lenteur extrême.

Voici maintenant quelles sont les étapes de cette dégénération, qu'on appelle souvent « dégénération wallérienne », parce qu'elle a été observée en premier lieu par AUG. WALLER. — Au bout d'une heure après la section, chez le Lapin, on voit au niveau de celle-ci du sang épanché, des cellules lymphatiques animées de mouvements amiboïdes, des cellules fixes du tissu conjonctif déjà modifiées par l'inflammation naissante : c'est-à-dire revenues à l'état granuleux. Certaines cellules lymphatiques ont déjà absorbé des gouttes de myéline provenant des fibres nerveuses à moelle coupées en travers, puis qui ont vermiculé. En même temps, les noyaux du milieu des segments de ces fibres sont légèrement gonflés, et leur nucléole est brillant. Mais pour observer des faits d'altération bien positifs, il faut attendre la vingt-quatrième heure.

a) *Segmentation de la myéline*. — Au niveau de chacune des incisures de Lanterman, la myéline est échancrée en forme de nacelles. Dans ces nacelles est accumulé le protoplasma, maintenant étendu sous la gaine de Schwann en une lame granuleuse : il est devenu plus abondant dans le segment et y occupe tous les espaces développables. L'étui médullaire prend alors un aspect moniliforme. Chaque étranglement de la myéline correspond à un feston du protoplasma saillant à l'intérieur du tube nerveux. Bientôt, la moelle, comme maniée et remaniée par le protoplasma qui s'accroît et végète contre elle, s'étrangle de plus en plus ; peu à peu elle est divisée en boules d'inégal volume. Le noyau est à ce stade véritablement hypertrophié, plein et rond. Ensuite le filament axile est attaqué à son tour. Chez le Lapin, c'est vers la cinquantième heure. A partir de là, l'exci-

(1) RANVIER, *Leçons sur l'histologie du système nerveux*, t. I, p. 280 et suiv.

tabilité du segment périphérique, séparé des centres, est irrévocablement perdue.

b) *Section et morcellement du cylindre d'axe.* — Le cylindre-axe est, comme l'a montré RANVIER (1), rongé et coupé de distance en distance vers la fin du troisième jour, comme on peut s'en convaincre par l'examen des coupes, soit longitudinales, soit transversales, faites même après simple durcissement dans le bichromate d'ammoniaque et colorées par n'importe quelle méthode, pourvu que celle-ci teigne le cylindre d'axe et les noyaux. Sur les coupes transversales, l'aire des fibres à myéline paraît ou complètement vide (le cylindre-axe ayant disparu à ce niveau), ou remplie par un cylindre-axe énorme, élargi, parce qu'en se rompant il est revenu sur lui-même et s'est tassé comme un fil élastique aminci par la tension, puis qui se rétracte après avoir été rompu. Pour ce même motif, on voit souvent un segment du cylindre-axe au milieu du tube nerveux avec l'apparence d'une sorte de bâtonnet tortueux (2). Si la coupe est épaisse, en en parcourant toute la hauteur on peut voir paraître et disparaître le cylindre d'axe du milieu des fibres, et se convaincre ainsi qu'il est morcelé en tronçons de longueur variable : les uns restés en place, les autres déplacés, infléchis, affectant parfois la forme serpentine. Les dissociations corroborent ces premières données. Elles montrent le cylindre d'axe englobé dans des boules de myéline allongées ou traversant une série de boules, sous forme de fragments discontinus, rectilignes ou sinueux. Entre chaque goutte de myéline renfermant ou non un fragment de cylindre d'axe, on voit une masse protoplasmique grenue, contenant ou non des noyaux et occupant, de l'un à l'autre bord, tout l'espace limité par la membrane de Schwann conservée.

c) *Multiplication des noyaux et dégénération de la fibre.* — Vers le quatrième jour après la section, les fibres à myéline du segment périphérique sont profondément modifiées chez le Lapin et le Pigeon. Leurs segments interannulaires n'ont plus seulement un noyau unique situé en leur milieu. Ces noyaux se sont multipliés par division. Les noyaux nouveaux résultant de mitoses, se disséminent

(1) L. RANVIER, *ibidem*, p. 323.

(2) J'ajouterai qu'en mettant l'objectif au point à la surface de la coupe, on peut voir l'aire de section de plusieurs tubes dépourvue à son centre de cylindre d'axe. En abaissant l'objectif, il peut arriver qu'on voie que : 1° le cylindre-axe manque dans toute la hauteur de la coupe, sur un tube nerveux donné; 2° qu'un tube qui en était dépourvu à la surface, en montre un plus bas, se continuant dans toute l'épaisseur de la coupe; 3° que l'objectif, mis au point, tant à la surface supérieure de la coupe qu'à l'inférieure, n'y montre pas de cylindre-axe, mais que ce dernier paraît recroquevillé, ou élargi, entre ces deux points extrêmes. Ces faits montrent que le cylindre-axe est effectivement réduit à l'état de tronçons séparés au sein des fibres nerveuses à moelle.

rapidement au sein du protoplasma limité par la gaine de Schwann et noyant les boules de myéline et les segments du cylindre d'axe morcelé. Il est donc probable que le protoplasma, redevenu actif, est le siège de mouvements incessants qui répartissent les noyaux de nouvelle venue dans toute l'étendue du segment interannulaire.

A ce moment, la myéline est complètement divisée en boules de dimensions variables, et que l'acide osmique teint avec des différences d'intensité. Quelques unes sont presque incolores; d'autres sont d'un noir d'encre de Chine caractéristique. Il n'y a plus, bien entendu, aucune trace de la disposition de la moelle nerveuse en segments cylindroconiques. Les différences de coloration des boules par l'acide osmique, très accusées à partir du dixième jour, sont de leur côté dues à des modifications chimiques progressives de la myéline, qui perd vraisemblablement peu à peu sa graisse de composition et avec elle la propriété de réduire intensément l'osmium en noir. — Du vingtième au trentième jour, la dégénération est complète. Sur les coupes transversales, on ne trouve plus qu'un très petit nombre de fibres renfermant un segment plus ou moins étendu du cylindre-axe. La gaine de Schwann, qui persiste intacte, est alors un tube rempli par du protoplasma qui devient de moins en moins granuleux, semble se raréfier et montre ainsi qu'il n'est plus le siège d'échanges ni de mouvements actifs. Les noyaux s'aplatissent contre la gaine de Schwann et beaucoup d'entre eux s'atrophient. Quelques boules minimes de myéline, qui ont subsisté de distance en distance, donnent au tube nerveux détruit un aspect moniliforme et servent à le faire reconnaître au milieu du tissu conjonctif intrafasciculaire. Toute trace du cylindre-axe a disparu, les segments résultant de son morcellement ont été résorbés. C'est quand cette résorption est entièrement achevée, que le protoplasma de la cellule segmentale et les noyaux néoformés reprennent l'attitude histologique du repos.

d) *Dégénération des travées de fibres de Remak. — Modifications du tissu conjonctif du nerf sectionné.* — La dégénération atteint tout aussi bien, dans le segment périphérique, les fibres de Remak que celles à myéline. Vers le cinquième jour (Lapin, Rat, Cobaye et Pigeon) leurs noyaux donnent des signes d'activité (RANVIER). De plus, à la surface des travées et des fibres isolées, apparaissent de nombreuses vacuoles, puis de fines granulations graisseuses. Les noyaux se divisent et se multiplient. Au terme de la dégénération, on ne trouve plus de fibres de Remak du tout. Comme on a vu plus haut que leurs noyaux et la couche de protoplasma disposée à leur surface ou sur celle des travées représentent morphologiquement les cellules des segments interannulaires, on constate aussi que dans ce cas elles se comportent sensiblement de la même manière par rapport au cylindre-axe, lorsque ce dernier a été séparé de sa cellule ganglionnaire d'origine.

En même temps que les fibres nerveuses dégèrent, le tissu connectif intrafasciculaire du segment périphérique du nerf sectionné subit d'importantes modifications. L'endothélium des vaisseaux sanguins se gonfle, devient vacuolaire et enfin se montre parsemé de granulations graisseuses. Les cellules endothéliales et les cellules fixes de la gaine lamelleuse, éprouvent à un moindre degré des modifications analogues (RANVIER). Enfin, les cellules connectives avoisinant les fibres nerveuses en cours de dégénération se chargent, dans les quatre ou cinq premiers jours qui suivent la section, de nombreuses gouttelettes graisseuses. Cette surcharge graisseuse a sans doute son origine dans la résorption de la myéline fragmentée en boules au sein des fibres nerveuses dégénérées. Il est probable que cette substance, sous l'influence de l'activité considérable et devenue phagocytaire du protoplasma du segment interannulaire, subit une première digestion telle que la graisse qui en fait partie devient soluble parce qu'elle est transformée en un savon organique. Elle est dès lors dialysable à travers la gaine de Schwann; puis elle est ensuite reprise par les cellules fixes du tissu conjonctif intrafasciculaire, par celles de la gaine lamelleuse et par les cellules endothéliales des vaisseaux. Le protoplasma de ces diverses cellules transformerait ensuite la matière grasse soluble en vertu de son action propre, de façon à mettre derechef la graisse en liberté; c'est-à-dire qu'il la réduirait dans son sein en granulations insolubles.

Signification du processus de la dégénération du segment périphérique d'un nerf sectionné. — Il y a quelques années, on a beaucoup discuté pour établir la véritable signification physiologique et histologique, et aussi le mécanisme précis du processus de dégénération, que je viens d'exposer tel qu'il a été dégagé des incertitudes antérieures par les remarquables recherches de RANVIER. Un fait aujourd'hui évident, c'est que tout prolongement d'une cellule nerveuse ayant la signification d'un cordon conducteur parti de celle-ci, dégénère entre la section et son extrémité. Cette notion constitue le principe même de la méthode dite « wallérienne » sur laquelle je n'ai pas à insister ici. Le prolongement nerveux sectionné se comporte au fond comme le fait un fragment du corps protoplasmique d'une Amibe séparé par section de la partie qui renferme le noyau. Coupé de ses communications avec le corps cellulaire dont il n'est qu'une expansion, au bout de peu de temps il est voué à la destruction quand bien même il a continué quelque peu à vivre de sa vie individuelle. Celle-ci est assurée, dans le prolongement nerveux, par le dispositif des étranglements annulaires qui suffit à l'entretien de sa nutrition sur son long parcours. Au niveau de chaque anneau, durant un temps court, le cylindre-axe peut recevoir puis fixer des éléments nutritifs issus du plasma ambiant, et rejeter dans ce plasma ses propres dé-

chets. La cellule ganglionnaire correspondante est en effet trop loin pour suffire par elle-même à la nutrition de détail de ses expansions : elle semble se réduire en conséquence à commander le jeu fonctionnel et l'incitation vitale propre de celles-ci, comme l'avait supposé dès le début AUG. WALLER. Elle exerce donc sur le cordon nerveux une véritable action « trophique ».

Cette manière de comprendre la nutrition des cordons nerveux et l'action générale de la cellule ganglionnaire sur ceux-ci, est la seule qui explique pourquoi-le nerf (c'est-à-dire le cylindre-axe du segment périphérique) ne perd pas du coup son excitabilité ou même peut paraître quelquefois plus excitable dans les premières heures qui suivent la section. VULPIAN, puis ensuite COSSY et DÉJÉRINE (1), ont émis l'opinion que peu après le cylindre d'axe subit une altération particulière, en vertu de laquelle il se fragmente ou du moins devient incapable de résister à l'action expansive du protoplasma de la cellule du segment ramené à l'état d'activité. De fait, au quatrième jour, cette cellule est en pleine prolifération et revenue de l'état différencié à l'état indifférent. Elle se nourrit activement, végète; sa masse s'accroît, et ses noyaux deviennent multiples par suite d'une série de divisions du noyau primitivement unique du milieu du segment. Son protoplasma a récupéré la motilité puisque les noyaux néoformés, résultant de la multiplication de celui du milieu du segment, sont rapidement transportés du centre de ce dernier à sa partie moyenne ou à ses extrémités. Cela revient à dire que ces noyaux ont été conduits souvent à une distance de leur point d'origine égale à quarante ou cinquante fois leur longueur (2). C'est là une force mécanique considérable, et elle s'exerce naturellement tout aussi bien contre le cylindre-axe séparé de sa cellule d'origine. Celui-ci, qui pourrait encore vivre parce que de distance en distance il est nourri par la voie des étranglements annulaires, cède cependant et se fragmente. Ensuite, il est morcelé de plus en plus, digéré et détruit par l'action phagocytaire de la cellule du segment, ramenée à l'état actif et vivant désormais pour elle-même. Dans ce mouvement, il se comporte sinon comme un élément mort, du moins comme un élément doué d'une vitalité faible et qui est devenu incapable de résister au phagocytisme.

Or, on sait maintenant par les recherches de GOMBAULT qu'en dehors de la section des nerfs en travers et des névrites parenchy-

(1) COSSY et DÉJÉRINE, Recherches sur la dégénérescence des nerfs séparés de leurs centres trophiques (*Arch. de Physiol.*, 1876).

(2) Pour prendre une comparaison, la force mécanique développée pour les transporter ainsi est proportionnelle à celle qui serait nécessaire pour entraîner un homme, de taille et de poids moyens, d'un point donné à un autre distant du premier de plus de 80 mètres.

mateuses suraiguës dans lesquelles le cylindre-axe est fragmenté, morcelé et résorbé par la cellule segmentale tout comme après une section, il existe une autre variété de névrite. C'est la névrite segmentaire périaxile dans laquelle la cellule du segment revient à l'état actif sans que, pour cela, le cylindre-axe soit érodé, fragmenté et résorbé. Il résiste au contraire et, les choses rentrant dans l'ordre au bout d'un certain temps, la cellule du segment peut rectifier les dispositions anormales et le retour à l'état normal s'opérer. Après la section nerveuse, ou dans la névrite parenchymateuse grave, peut-être par suite de la réaction à distance sur la cellule ganglionnaire, le cylindre d'axe devient donc bien, comme l'avaient pensé COSSY et DÉJÉRINE, un élément affaibli, vivant mal et n'opposant aucune résistance effective au mouvement d'attaque qui s'opère à son encontre et dont le protoplasma de la cellule segmentale est l'agent actif.

Il faut donc admettre que, lorsque le cylindre-axe a été séparé de sa cellule ganglionnaire d'origine, de suite il perd toute propriété de se défendre contre les actions pathogènes quand bien même il se nourrit encore sur son parcours et peut même être excité. Mais de suite aussi tout le système des cellules périaxiles — comme s'il cessait d'un coup d'être subordonné à titre de formation annexe et de s'entretenir régulièrement ainsi — se met à vivre pour son propre compte et d'une vie exubérante qui, cessant d'être *fonctionnelle* et de maintenir le dispositif histologique adéquat à son rôle physiologique, devient purement *cellulaire* et indifférente à toute fonctionnalité : sauf celle qui consiste dans sa nutrition, sa prolifération etc., personnelles. Bref, les actions vitales n'ont plus dans ces éléments, *ni but déterminé, ni direction exacte*. Ce qui le prouve, c'est que les cellules des segments détruisent les segments cylindro-coniques de myéline, rongent et résorbent le cylindre d'axe, répandent leur protoplasma et leurs noyaux néoformés dans tout l'espace limité par la gaine de Schwann. Puis la moelle et le filament axile étant complètement détruits, absorbés et disparus, le protoplasma ne peut plus trouver à sa portée de quoi continuer à se nourrir et à s'accroître. Il s'atrophie alors sans redevenir capable de réédifier rien, contrairement à ce qui se passe dans une névrite segmentaire périaxile qui guérit. Vers le trentième jour après la section, l'on ne trouve plus, chez le Lapin, que des gaines de Schwann vides, doublées de noyaux plats entourés d'un protoplasma comme desséché (RANVIER).

Il semble donc que l'influence régulatrice du système nerveux, admise depuis longtemps par CL. BERNARD, soit la seule force organique en vertu de laquelle, dans un cordon nerveux, la nutrition s'opère d'une façon déterminée. C'est sous cette influence que les matériaux d'assimilation se distribuent avec régularité et proportion-

nalité dans les divers éléments constitutifs du segment interannulaire. Le nerf étant coupé, on voit, dans la sphère de distribution de ses filôts, s'abolir les fonctions spécialisées des éléments anatomiques, s'exalter au contraire leurs fonctions communes : l'excitabilité propre, la nutritivité, la motilité. Bref, il s'agit ici d'un processus réactionnel actif, réalisant une véritable *névrite parenchymateuse* suraiguë et destructive.

Modifications du bout central d'un nerf sectionné. — Dans les fibres myéliniques coupées en travers, le cylindre d'axe ne subit aucune dégénération ni aucun morcellement. Il est conservé jusqu'au niveau de la section et il s'y montre élargi, nettement fibrillaire. Le plus ordinairement, comme l'a indiqué RANVIER, la myéline subit par contre une dégénération granuleuse particulière dans l'étendue du segment interannulaire tranché. Cette dégénération s'arrête au premier étranglement annulaire au-dessus de la section. Sur les préparations traitées par l'acide osmique, entre le cylindre d'axe intact et la membrane de Schwann on voit la moelle fragmentée sous forme de boules, de gouttelettes et de granulations ressemblant à une émulsion. De plus, un certain nombre de cellules lymphatiques ayant pénétré dans la gaine de Schwann à son point de section, on les retrouve sous forme de corps arrondis et nucléés placés entre la gaine et le cylindre-axe. Leur protoplasma est semé d'une multitude de granulations grasses très fines. Ce sont là des cellules migratrices devenues sédentaires et occupées à résorber la myéline émulsionnée. A côté d'elles on trouve fréquemment des globules rouges, probablement entraînés mécaniquement. En même temps, le noyau du milieu du segment sectionné, s'il est placé plus haut que le trait de section, se divise et donne naissance à des noyaux de nouvelle formation. Le protoplasma redevient abondant, granuleux et se répand entre la membrane de Schwann et le cylindre-d'axe. La cellule segmentale blessée par la section de la fibre nerveuse redevient donc de son côté active. Elle réagit comme dans le segment périphérique; mais son mouvement réactionnel n'aboutit pas à la destruction du cylindre d'axe immergé dans la myéline émulsionnée et entouré de protoplasma actif. Bien au contraire, vers le dix-huitième jour la fibre nerveuse sectionnée commence à bourgeonner avec activité, et la *régénération* commence.

Régénération des fibres nerveuses après leur section. — La régénération (1) débute vers le vingtième jour chez le Lapin, et elle est

(1) A. WALLER croyait que la régénération des nerfs était due à un bourgeonnement parti du bout central, chacun des tubes nerveux de ce segment donnant naissance à un nouveau tube. Jusqu'aux travaux de REMAK (1862), on pensait généralement que, dans chacune des anciennes gaines de Schwann, reparaisait purement et

complète au cent soixantième jour. Entre le soixantième et le soixantedixième jour, les phénomènes sont assez marqués pour être analysés avec fruit. A ce moment (par exemple sur le pneumogastrique fixé par l'acide osmique), on peut voir que le segment supérieur ou central, coloré en noir intense par l'acide osmique, se renfle au voisinage de la section pour former un bourgeon également coloré en noir, mais d'une teinte beaucoup plus pâle (*bourgeon central*). Le segment inférieur ou périphérique, très faiblement coloré en noir, se termine également par une extrémité renflée (*bourgeon périphérique*). Entre les deux bourgeons s'étend la cicatrice ou *segment cicatriciel* de RANVIER. Etudions ces trois segments.

a) *Segment périphérique*. — Le segment périphérique (1) contient des gaines de Schwann vides, semées de noyaux lenticulaires et renfermant parfois, çà et là, de petites boules colorées en noir ou en bistre. Ce sont des boules de myéline non encore résorbées mais déjà modifiées. A côté de ces gaines, on en voit d'autres toutes semblables: sauf qu'à leur intérieur sont contenues une, deux et jusqu'à dix ou douze fibres à myéline de nouvelle formation, minces comme des fils et dont les segments interannulaires sont courts comme chez les jeunes animaux. Enfin, entre les gaines de Schwann soit vides, soit habitées par des fibres à myéline néoformées, parfois s'enroulant autour d'elles comme des lianes et parfois libres dans le tissu conjonctif, on trouve un grand nombre de jeunes fibres à moelle qui marchent droit, ou se nattent les unes avec les autres et se branchent plus ou moins fréquemment en Y sur leur trajet. Toutes sont des fibres à myéline parfaites,

simplement un nouveau cylindre-axe entouré d'une nouvelle gaine de myéline. REMAK montra qu'il n'en est pas ainsi, et que souvent deux, trois ou plusieurs fibres à moelle minuscules, entourées de gouttes de myéline fragmentée au moment de la dégénération, remplissent les anciennes gaines de Schwann dans le segment périphérique régénéré. L'origine de ces fibres à myéline multiples engagées dans les vieilles gaines de Schwann vides, a été découverte de 1871 à 1873 par RANVIER (*De la dégénérescence des nerfs après leur section*, Comptes rendus de l'Académie des sciences, 1871, — *De la régénération des nerfs sectionnés*, *ibid.*, 1873). RANVIER a fait voir que le cylindre-axe coupé en travers se comporte, sur son point de section, non comme un poil ou un cheveu qui repousse, mais comme un arbre taillé au pied et qui donne des rejets multiples. Ces faits sont aujourd'hui acceptés par tout le monde, sauf des détails qui n'ont d'importance qu'en histologie pathologique. Je n'étendrai donc pas cet historique au delà des travaux de mon maître RANVIER.

(1) PRÉPARATION. — Les segments périphérique et central sont enlevés après avoir été arrosés en place, ainsi que le segment cicatriciel qui les relie, avec une solution à 1 pour 100 d'acide osmique, ou mieux avec le liquide osmio-picro argentique (liquide B). Puis on les laisse de douze à vingt-quatre heures dans une solution d'acide osmique à 1 pour 200. On lave à l'eau distillée; et l'on colore les préparations, obtenues par une dissociation minutieuse, soit avec le picocarminate ou le carmin aluné, soit, ce qui est plus rapide et tout aussi avantageux, par l'éosine soluble dans l'eau qui met en évidence les noyaux et colore en rouge les cylindres d'axe.

avec des étranglements équidistants et un seul noyau au milieu de chaque segment interannulaire.

b) *Segment cicatriciel*. — Avant de s'engager dans le segment périphérique et de suivre la voie des gaines de Schwann vides ou leurs intervalles, toutes les petites fibres à myéline de nouvelle formation traversent le segment cicatriciel. Celui-ci (vers le centième jour après la section, par ex.), ressemble à première vue à un ruban de tissu conjonctif mince et tout à fait transparent. L'acide osmique y révèle aisément l'existence d'innombrables fibres nerveuses à myéline grêles, qui le parcourent en long en s'y embrouillant comme les fils d'un écheveau qu'on aurait mêlé. En réalité, les fibres nerveuses forment là un nombre considérable de petits faisceaux entourés d'une gaine de Henle. Chacune de ces gaines de Henle renferme un nombre variable de fibres à moelle et de fibres de Remak. Les fibres de Remak sont d'abord plus nombreuses que celles à myéline; elles prédominent dans le sciatique du Lapin jusqu'au cinquantième ou soixantième jour après la section (RANVIER). Vers le centième jour, au contraire, ce sont les fibres à myéline qui sont devenues plus nombreuses. Il semblerait donc que les fibres pâles se puissent transformer en fibres à myéline par suite des progrès du développement. Je reviendrai un peu plus loin sur ce sujet.

c) *Segment central*. — En dissociant le bourgeon central fixé par l'acide osmique, on reconnaît maintenant avec la plus grande facilité que l'origine des fibres nerveuses de nouvelle formation, engagées dans le segment cicatriciel et le segment périphérique, est due à un bourgeonnement des cylindres d'axe restés en rapport avec les centres. Nous avons vu que la myéline est détruite plus ou moins complètement jusqu'au niveau du premier étranglement annulaire placé au dessus de la section. C'est de cet étranglement que proviennent les petits tubes régénérés. Ils y prennent naissance de diverses façons : — Ou bien, il part de l'étranglement un cylindre-axe nu qui reste indivis et file droit dans la cicatrice; ou bien ce cylindre-axe nu se branche à une certaine distance, et ses deux rameaux s'entourent ensuite de myéline. Ils donnent chacun naissance à une fibre à moelle grêle, dont les segments interannulaires sont très courts. Dans un autre cas, il part de l'étranglement trois fibres à myéline et parfois même quatre, disposées comme un bouquet ou un faisceau de rejets nés du tronc d'un arbre taillé. Ces faits ont été observés par RANVIER et il ont une grande importance. Ils montrent que de la végétation d'un seul cylindre-axe, peuvent provenir un grand nombre de fibres nerveuses nouvelles. Car non seulement ce cylindre-axe peut à lui seul en émettre un bouquet représentant des rejetons multiples; mais, chemin faisant, les jeunes fibres se branchent en Y successifs et fournissent au segment périphérique régénéré plus de fibres nerveuses qu'il n'en renfermait avant la section.

La portée physiologique d'un tel fait, échappait complètement avant qu'on connût le phénomène de réaction à distance que j'ai signalé plus haut. Je rappellerai qu'il consiste en ce que l'altération d'une fibre nerveuse dans sa continuité et parfois même sa section pure et simple (en certaines conditions), entraînent l'altération consécutive, voire l'atrophie et la mort de la cellule ganglionnaire correspondante. En pareil cas, la fonctionnalité pourra être restituée aux organes par la végétation surabondante des cylindres d'axe sectionnés appartenant à des cellules ganglionnaires du même centre nerveux, fonctionnellement équivalentes à celles ayant subi l'atrophie, mais qui au contraire, ont résisté. La suppléance fonctionnelle est même assurée

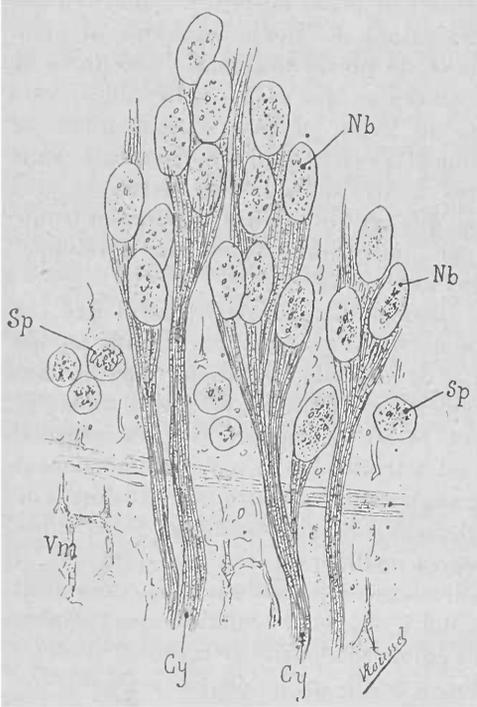


FIG. 710. — Un groupe de jeunes cellules nerveuses (neuroblastes) de la corne antérieure de la moelle et leurs fibres radiculaires chez un embryon humain d'environ quatre semaines. (W Hiss; fig. empruntée à DÉJÉRINE).

N b, corps des jeunes cellules motrices; — C y, leur cylindre-axe; — S p, cellules névrogliales spongioblastes; — V m, voile marginal.

ganglionnaires projetés au loin, elles se développent, puis s'accroissent toujours à partir de la cellule vers leur point fonctionnel de terminaison. La cellule étant considérée comme leur centre, elles végètent

au maximum, puisqu'en général chaque cylindre-axe qui subsiste fournit un grand nombre de fibres nerveuses distribuables aux tissus. — Au point de vue cytologique pur, il est, d'autre part, extrêmement intéressant de voir un élément anatomique tel que la cellule nerveuse, c'est-à-dire vulnérable au plus haut point et, de plus, inapte à revenir à l'état embryonnaire et à se multiplier quand il est parvenu à l'état adulte, se comporter à la façon d'une plante dont la végétation subit un regain d'activité quand on l'a rasée au pied, pour fournir un grand nombre de rameaux à la place de la tige unique sectionnée.

Histogenèse des fibres nerveuses périphériques. —

Les fibres nerveuses étant essentiellement des prolongements des cellules

donc de là vers la périphérie, comme les branches ou les racines d'une plante à partir du tronc. Ce fait a été mis hors de doute par les recherches de KÖLLIKER(1), de BIDDER et KUPFFER(2) et enfin de VIGNAL(3). Toutes ces fibres sont à l'origine amyéliniques. Chez les seuls cyclostomes, elles restent telles à jamais et achèvent leur développement sur ce même type, le seul réalisé chez les invertébrés. Ceci répond à la *phase embryonnaire* du développement des cordons nerveux chez les vertébrés ordinaires. Ultérieurement, chez ceux-ci, le départ se fait entre les fibres nerveuses qui doivent rester amyéliniques et celles à myéline. Les fibres à myéline prennent leur organisation typique dans la *phase fœtale* du développement du système nerveux, répondant à la période où les tissus et les organes cessent d'être de simples ébauches pour prendre leur constitution anatomique définitive. Enfin, tout à fait tardivement, s'ouvre la *période de croissance*, durant laquelle on voit les fibres nerveuses des deux ordres, déjà séparées et bien différenciées les unes des autres, continuer à se développer pour arriver à l'état adulte.

a) *Phase embryonnaire*. — Chez l'embryon humain de la fin du premier mois (His), et plus facilement sur les embryons de Mouton de 12 à 15 millimètres, on peut voir partir les fibres radiculaire

des neuro-
moteurs
des cornes
antérieures
de la moelle
sous forme
de faisceaux
de filsténus,

plongés
dans une
substance
finement
granuleuse.

Hors de la moelle, ces fibres nerveuses se réunissent pour former la racine antérieure embryonnaire. Elles prennent naissance sur les cellules ganglionnaires par un cône d'émergence fibrillaire (fig. 710) ; puis elles marchent entre la moelle et le ganglion rachidien comme un cordon de fils parallèles, le long desquels on ne voit aucun noyau. Ce sont donc là des prolongements de Deiters groupés purement et simple-

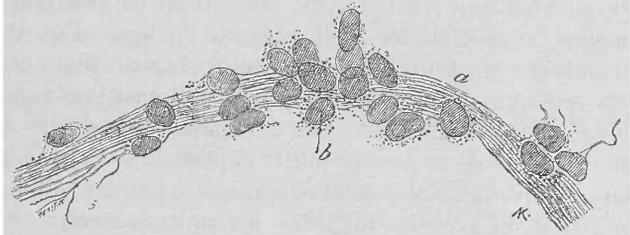


FIG. 711. — Coupe longitudinale d'un faisceau du sciatique d'un embryon de vache, long de 25 millimètres (d'après W. VIGNAL; fig. empruntée à DÉJÉRINE).

a, fibres nerveuses grêles noyées dans une substance homogène; — b, cellules connectives embryonnaires recouvrant la périphérie du faisceau.

(1) KÖLLIKER, *Traité d'Embryologie*, etc. (traduct. française, p. 617, Paris, 1882).
(2) BIDDER et KUPFFER, *Untersuchungen ueber das Rückenmark*, Leipzig, 1857.
(3) W. VIGNAL, *Développement des éléments du système cérébro-spinal*, etc., Paris, 1889.

ment. A la périphérie du faisceau, règne une mince enveloppe formée par une seule rangée de cellules du tissu conjonctif. Au delà (par exemple, dans les trous de conjugaison primordiaux, alors que le jeune nerf rachidien a reçu sa racine postérieure), on voit se dessiner un mouvement de fasciculation du petit cordon nerveux. Il a pour origine des cellules mésodermiques qui, disposées d'abord toutes à la surface du nerf (fig. 711), se multiplient activement par division indirecte en même temps qu'elles s'engagent entre les fibrilles et les subdivisent en faisceaux. Du même pas, on voit les cellules conjonctives pénétrer dans les faisceaux eux-mêmes et y prendre une disposition parallèle à la marche des fibres nerveuses nues. Ce sont des cellules délicates et d'une grande longueur bien décrites par VIGNAL (1). Elles ont un noyau volumineux, ovalaire, montrant souvent des figures de division indirecte. Leur protoplasma est hyalin et souple; extrêmement plastique, il tend à s'appliquer sur les fibres nerveuses, de façon à leur adhérer bientôt intimement comme un vernis et ensuite à les envelopper par groupes. Chaque groupe distinct est ainsi choisi, pris et enveloppé, tout le long de sa ligne de croissance, par une série de « cellules de Vignal » dont le protoplasma se soude à lui-même sur le pourtour. Ce groupe devient de la sorte le *cylindre d'axe composé* d'une future fibre nerveuse à moelle. De leur côté, les cellules mésodermiques, ainsi différenciées et spécialisées, sont chacune l'origine d'un corps cellulaire répondant à un futur segment interannulaire. Dans cet état, la fibre nerveuse embryonnaire à moelle est déjà constituée et individualisée au sein du faisceau nerveux. Son cylindre d'axe résulte du groupement des filaments de Deiters primitifs captés et fasciculés par le mouvement d'enveloppement méthodique opéré par les cellules connectives. En dissociant avec des aiguilles les petits faisceaux nerveux délicats du sciatique ou du médian d'un embryon humain de la fin du troisième mois (fixés par les vapeurs osmiques dans la chambre humide), on met en évidence les futures fibres nerveuses à moelle sous la forme de filaments parallèles entre eux, semés de noyaux distants les uns des autres ou au contraire couplés. Certains noyaux, plus volumineux que les autres, montrent des figures de division indirecte ou offrent les caractères de noyaux jeunes. Dans ce dernier cas, ils sont petits, couplés, et se teignent énergiquement par le carmin aluné. Tous ces noyaux occupent la surface de la fibre. Le cylindre d'axe de celui-ci, teint énergiquement par l'acide osmique, est beaucoup plus nettement fibrillaire que le cylindre-axe des fibres adultes: — C'est là une trace de l'indépendance originelle des fibrilles constitutives, groupées par le choix de la « cellule de Vignal » laquelle n'est autre chose qu'une cellule segmentale embryonnaire (fig. 712).

(1) VIGNAL, *loc. cit.*, p. 11.

Dans la conception très élégante de VIGNAL, on voit donc que les cellules connectives qui prennent part à la constitution d'un cordon nerveux, subissent trois différenciations secondaires: — *a*) les unes donnent naissance aux éléments cellulaires du squelette du nerf (enveloppe générale, — gaines lamelleuses des faisceaux représentées tout d'abord par une seule ligne de cellules ou gaine de Henle); — *b*) d'autres forment le tissu conjonctif intrafasciculaire; — *c*) enfin, la différenciation la plus élevée et aussi la plus tardive répond au groupement des filaments de Deiters primordiaux en faisceaux cylindriques. Les cellules enveloppantes fourniront ultérieurement la gaine de Schwann individualisant chaque fibre. Individualiser, enclore, séparer, créer les conditions d'entretien nutritif des prolongements des cellules nerveuses sur leur long trajet: tel est, en cette manière de voir, le rôle essentiel du tissu conjonctif des cordons nerveux dans tout leur parcours. Pour satisfaire à cette fonction, la cellule connective subirait une série de flexions morphologiques dont la plus originale serait réalisée par la cellule segmentale. Elle serait l'agent commun, progressivement différencié, de l'individualisation du cordon nerveux tout entier, puis de celle de ses faisceaux et enfin de celle de ses fibres.

Des cellules spéciales très analogues viennent également se disposer à la surface des faisceaux de fibres nerveuses qui doivent rester amyéliniques. Elles individualisent celles-ci sous forme de travées anastomotiques entre elles, mais qu'on distingue d'emblée des fibres à myéline embryonnaires par leur disposition plexiforme, dès le début caractéristique.

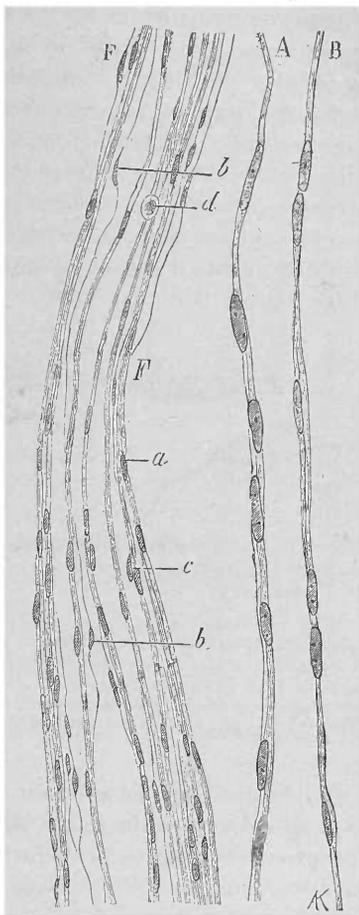


FIG. 712. — Fibres nerveuses d'un embryon de brebis, long de 155 millimètres; (W VIGNAL; fig. empruntée à DÉJÉRINE).

A, B, deux fibres nerveuses d'un faisceau nerveux du sciatique, isolées par la dissociation; — F, faisceau du même nerf, dont les éléments ont été dessinés sous un plus faible grossissement.

a, fibres nerveuses; — *b*, longues cellules connectives occupant les intervalles des fibres nerveuses; — *c*, cellules connectives (?) appliquées sur les fibres nerveuses et dont on ne voit plus que les noyaux; — *d*, cellules lymphatiques.

b) *Phase fœtale.* — Dans le courant du quatrième mois, chez l'embryon humain, les fibres à moelle embryonnaires édifient progressivement leur gaine de myéline et leur gaine de Schwann. Les « cellules de Vignal » ou cellules segmentales sont à ce moment disposées, autour du cylindre-axe très fibrillaire, comme des tuiles courbes dont les bords opposés se sont affrontés puis fusionnés. On peut les dégager sous cette forme soit complètement, soit à demi, par une dissociation minutieuse des faisceaux nerveux. Elles ressemblent alors beaucoup à des cellules tendineuses mises en liberté; mais le nitrate d'argent ne marque pas en noir leurs traits de soudure bout à bout par le travers des fibres nerveuses (fig. 713).

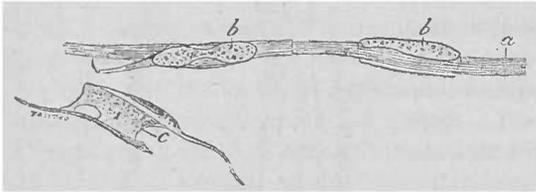


FIG. 713. — Fibres nerveuses d'un embryon de Mouton de 28 centimètres (d'après VIGNAL; fig. empruntée à DÉJERINE).

a, fibre nerveuse; — *b, b*, cellules des segments enveloppant les trois quarts de la fibre (celle à gauche du lecteur va se diviser et est en partie détachée du faisceau de fibrilles nerveuses répondant au cylindre-axe composé de la fibre nerveuse); — *c*, une cellule des segments séparée de la fibre nerveuse et affectant la forme d'une tuile courbe.

La myéline fait son apparition à la fin du quatrième mois, d'une manière générale du centre à la périphérie: le centre répondant, pour chaque fibre nerveuse, à la cellule ou mieux au groupe de cellules ganglionnaires dont le cylindre d'axe est le prolongement. Il semble donc que la cellule nerveuse règle le développement de la

cellule segmentale en agissant sur cette dernière de proche en proche. Si donc celle-ci est bien une cellule du tissu conjonctif, elle a perdu la propriété de diriger son évolution d'une façon indépendante: je reviendrai un peu plus loin sur ce sujet. La myéline apparaît tout d'abord le plus souvent non sous forme de gouttelettes distinctes (sauf au voisinage immédiat du noyau), mais bien sous celle d'une bande continue, mince et homogène, que l'acide osmique teint en gris noir et qui forme un manchon entre la surface et le cylindre d'axe de la fibre. Sur une fibre observée en long, la coupe optique du manchon s'accuse par deux bandes noires étroites, effilées à leurs extrémités opposées situées à droite et à gauche du cylindre d'axe et à distance de lui et de la surface de la fibre. Pour ce motif, celle-ci prend d'ores et déjà un double contour.

Comme, d'autre part, les cellules segmentales ou de Vignal sont semées irrégulièrement le long de la fibre nerveuse et qu'elles ne sont pas toutes de même étendue, on voit souvent entre elles des portions du cylindre d'axe assez considérables et qui paraissent nues: soit parce que, en effet, elles n'ont pas été encore entourées

par le protoplasma ; soit et plus souvent parce que la mince lame protoplasmique enveloppante, dans laquelle il ne s'est pas encore développé de myéline, leur adhère à la façon d'un vernis. A ce niveau et dans l'un et l'autre cas, la fibre s'étrangle ; tandis que là où il y a déjà de la myéline développée, elle se renfle légèrement en fuseau. Elle prend de ce chef une apparence moniliforme ou « variqueuse » sur laquelle chacun insiste depuis qu'elle a été signalée par VALENTIN. L'aspect moniliforme s'accuse encore au fur et à mesure que s'accroît l'épaisseur du manchon de myéline et que celui-ci prend ses dispositions définitives. Dans les limites d'une même cellule segmentale, on voit alors une série de petits renflements de la myéline se dessiner avec des reliefs inégaux, ce qui donne à chacun d'eux l'apparence de gouttes, de perles longues, ou de varicosités artificielles. En réalité, les renflements répondent bien à un dispositif histogénétique, qui est précisément celui des segments cylindro-coniques. On peut s'en assurer en observant, sur des fœtus de Mouton un peu âgés, les fibres nerveuses à moelle en voie de développement dans les divers feuilletts du mésentère, alors que les tissus sont encore vivants et qu'on n'a fait agir aucun réactif. La configuration ne change pas quand on saisit ensuite la membrane (tendue) par une solution ou par les vapeurs d'acide osmique : elle était donc bien préexistante (fig. 714).

Comme l'a fait observer VIGNAL, la myéline devient de plus en plus parfaite au fur et à mesure que le développement se poursuit et s'approche de l'état adulte. En même temps, la croissance des cellules segmentales se régularise ; elles prennent progressivement une longueur égale dans une même région de la continuité de la fibre nerveuse. Pendant longtemps toutefois, le manchon de moelle nerveuse reste effilé aux deux extrémités ; de telle sorte que les étranglements annulaires, répondant à la jonction des effilements opposés, sont peu distincts. En revanche, le noyau prend rapidement sa position définitive au milieu exact du jeune segment. Ce segment est toujours

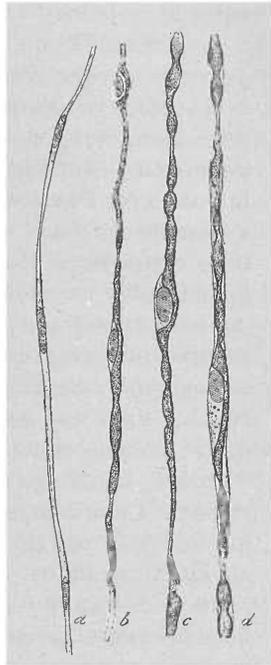


FIG. 714. — Quatre fibres nerveuses du sciatique d'un embryon de Mouton de 340 millimètres (d'après VIGNAL ; fig. empruntée à DÉJÉRINE).

a, fibre sans myéline portant à sa surface des noyaux ; — *b*, *c*, fibres où la myéline a fait son apparition le long du cylindre d'axe : on ne distingue de protoplasma qu'au pourtour des noyaux ; — *d*, stade plus avancé : le protoplasma est plus abondant et on commence à voir l'ébauche de segments cylindro-coniques en perles. Le protoplasma circumnucléaire renferme en outre des granulations de myéline.

primitivement court. Autour du noyau, le protoplasma reste abondant, granuleux et fréquemment semé de boules de myéline petites ou volumineuses. Le protoplasma périaxile est également très abondant entre le cylindre d'axe et la myéline, comme l'a fait observer RANVIER.

La différenciation de la gaine de Schwann autour de la jeune fibre nerveuse marque la clôture de son développement fœtal. Elle s'effectue à la surface de chaque cellule segmentale et dans les limites exactes de celle-ci, tout comme il arrive pour les *capsules* des vésicules adipeuses ou le sarcolemme des fibres musculaires striées. Ainsi que le fait observer PRENANT (1), le processus de son apparition n'a pas été « examiné en détail » non plus du reste que celui des autres formations capsulaires. Il est, en effet, très difficile de déterminer cytologiquement le mécanisme de formation d'une membrane entièrement anhiste. Autant que j'ai pu m'en rendre compte, il s'agirait ici d'une densification progressive du protoplasma de la surface de la cellule segmentale : densification très comparable d'ailleurs à celle d'où résulte, dans une cellule endothéliale du péritoine, la différenciation de la « plaque cellulaire », sur les bords de laquelle se réduit le nitrate d'argent, tandis que le protoplasma subjacent reste granuleux et rameux. Cette comparaison vient d'ailleurs à l'appui de la conception qui fait de la cellule segmentale une cellule conjonctive modifiée. On aurait ainsi affaire à une cellule endothéliale particulière, dont la gaine de Schwann représenterait le champ et qui deviendrait, pour la fibre nerveuse, ce qu'est l'élément cellulaire de la gaine de Henle par rapport au fascicule nerveux. De fait, au niveau des anneaux des nerfs, les gaines de Schwann qui concourent pour former l'étranglement se soudent bout à bout par un trait de ciment tout comme les cellules endothéliales par les bords de leurs champs ou plaques cellulaires, et comme les cellules fixes des chaînes tendineuses. On connaît, d'autre part, la comparaison de RANVIER. Il homologue la cellule segmentale à une cellule adipeuse encapsulée, et la myéline à un produit de l'activité sécrétoire du protoplasma tel que la graisse sécrétée par cette même cellule adipeuse. KÖELLIKER, au contraire, admet que la myéline est une production du protoplasma cylindraxile ; et à l'appui de sa conception vient cette observation bien connue de v. LENHOSSÉK, de l'existence de grains myéloïdes à l'intérieur des jeunes cellules nerveuses. On pourrait ainsi supposer que la cellule ganglionnaire forme la substance destinée à fournir la myéline, puis qu'elle la distribue ensuite de proche en proche aux cellules segmentales échelonnées le long des fibres nerveuses à moelle. Je ne pense pas cependant qu'il en soit ainsi : car en ce cas le stade fœtal (celui caractérisé par l'apparition de la myéline) serait ou précédé ou accompagné d'une

(1) PRENANT, *Eléments d'embryologie*, etc., liv. II, p. 388.

augmentation appréciable de la substance myéloïde de LENHOSSÉK dans le protoplasma des cellules ganglionnaires répondant aux fibres nerveuses qui se transforment. Il n'en est rien. En revanche, à cette époque et surtout un peu auparavant, on voit augmenter dans une large proportion le nombre des cellules lymphatiques chargées de granulations graisseuses. Cette *phase de leucocytose graisseuse* survient subitement et dure peu (1). Dès qu'elle est close, on trouve régulièrement que des nerfs qui étaient amyéliniques auparavant renferment un nombre déjà très considérable de jeunes fibres à myéline.

Je pense donc, avec RANVIER, que c'est bien la cellule du segment interannulaire qui sécrète sa myéline tout comme la cellule adipeuse sécrète sa graisse. Je pense aussi que les matériaux de cette sécrétion lui sont distribués non par les cellules ganglionnaires, mais probablement par les cellules lymphatiques qui parcourent le tissu conjonctif. Je dois ajouter que l'analogie s'arrête là et qu'il ne s'agit plus ici d'un simple résultat de l'activité sécrétoire, mais bien d'une *édification histologique* intracellulaire complexe. A celle-ci, le produit élaboré (la myéline) prend part, il est vrai, mais non pas sous forme de matériel mobilisable comme sont les produits de sécrétion ordinaire. Autrement dit, le dispositif fixe et entretenu par la nutrition des segments cylindro-coniques, des incisures, du filament (?) spiral de Golgi, etc., représentent, pris ensemble, en anatomie générale une formation définie ayant valeur d'un organe de la cellule qui les a construits. Ceci, on l'avouera, est tout autre chose qu'une série de boules de graisse, de zymogène ou de mucigène, formées au sein du protoplasma d'une cellule glandulaire qui s'en débarrasse pour les reformer incessamment.

c) *Période de croissance.* — Une fois constituées, les fibres nerveuses tant à moelle qu'amyéliniques continuent à se développer par croissance continue de leur cylindre d'axe, qui soit pousse par son extrémité (comme le rameau ou la racine d'une plante), pour aller gagner d'autres connexions plus loin, soit subit une élévation dans sa continuité entre son origine et sa terminaison, pour conserver ses connexions quand la crue de l'organisme tend sans cesse à augmenter les distances entre les deux.

La croissance par l'extrémité, alors qu'il s'agit de fils nerveux

(1) J'ai observé cette extraordinaire abondance de cellules migratrices chargées de granulations graisseuses, au cours de mes recherches déjà anciennes sur les éléments cellulaires du sang (*Arch. de physiologie*, 1881), et c'est alors que j'ai pu voir qu'elle coïncide sensiblement avec la première apparition de la myéline dans les fibres nerveuses. Mais c'est, je crois, F. BOLL qui a signalé le premier ce phénomène. Je ne puis citer son texte exact parce que je n'ai pu le retrouver, bien que j'aie inscrit le fait dans mes notes comme ayant été signalé d'abord par lui.

amyéliniques très fins, est facile à observer dans certains nerfs intra-épidermiques tels que ceux du groin de la Taupe. Les extrémités engagées dans les assises d'abord malpighiennes, puis devenues épidermiques, se résolvent en boules et se désagrègent au sein de l'épiderme desquamant. La croissance continue du nerf maintient néanmoins le dispositif des fibrilles nerveuses terminales dans l'assise malpighienne de nouvelle venue (RANVIER). Dans la lame natatoire des têtards d'anoures (1), on peut aussi très aisément constater les faits suivants : les nerfs, engagés dans l'épaisseur du tissu conjonctif muqueux, partent des côtés latéraux de l'axe notocordien. Si l'animal est assez jeune, ils sont tous amyéliniques et dessinent dans le plan de la lame natatoire des dispositions plexiformes. Les fibres nerveuses se dirigent d'abord comme des fusées, et obliquement d'avant en arrière, vers les bords latéraux de la lame natatoire. Ces fibres sont formées exactement à la façon des travées de Remak, c'est-à-dire par des fibrilles cylindraxiles réunies en faisceau et parallèles entre elles. Après un certain trajet, les fibres de la fusée se branchent en Y; au niveau de ce branchement, il y a un chiasma complet (2). Il se fait de cette façon des bifurcations successives et, tout à fait à la périphérie, les ramifications se terminent par des pointes libres.

Le long des fusées principales et sur leurs branchements de second, troisième ordre, etc., on voit des noyaux absolument semblables à ceux des fibres de Remak, appliqués à des intervalles inégaux à la surface de la travée cylindraxile. Puis, à l'extrémité des travées, naît l'arborisation fibrillaire terminale, formée de filaments nerveux nus et grêles, divisés et subdivisés, le long desquels on ne voit plus aucun noyau. La gaine de Henle suit les travées tant qu'elles

(1) Pour bien voir les nerfs de la lame natatoire des têtards, il faut d'abord dépouiller celle-ci de ses couches épidermiques. Pour cela, on projette le têtard vivant dans une solution de nitrate d'argent à 1 pour 100. Au bout de quelques instants il blanchit, devient roide et meurt. On le lave rapidement à l'eau distillée, largement; puis on le porte dans un grand cristalliseur plein d'eau distillée, et on l'y laisse à l'abri de la lumière, afin que l'action du sel d'argent ne se poursuive pas dans les tissus subjacents. Au bout de vingt-cinq à trente minutes, l'épiderme devient caduc et avec le pinceau on peut l'enlever comme un gant. On sectionne la lame natatoire et on la porte dans l'acide osmique, à 1 pour 100, ou dans la solution osmio-picrique. Au bout de quelques heures, elle est fixée rigide; ses nerfs à myéline sont imprégnés par l'acide osmique. On clive alors la lame natatoire en deux feuillets, ce qui se fait avec la plus grande facilité. Les deux feuillets sont transparents comme du verre légèrement enfumé. On les colore soit avec le picro-carminate, soit avec le carmin aluné, ou encore avec l'éosine hématoxylique faible; et l'on monte les préparations dans la glycérine ou mieux dans la résine Dammar, après passage successif dans l'alcool, l'essence de girofles et l'essence de bergamote.

(2) C'est-à-dire, composé de fibres qui entrent dans les deux branches, et de fibres qui passent d'une branche de bifurcation dans l'autre.

gardent le type de Remak; on ne peut plus la distinguer le long des branches grêles de l'arborisation fibrillaire.

Plus tard, les fusées principales et certaines de leurs branches se montrent formées de segments interannulaires : elles ont donc passé, *par évolution ici lente et progressive*, du type de Remak au type segmentaire et myélinique. Il est extrêmement facile de se rendre compte que les cellules segmentales proviennent des cellules satellites des arborisations du type de Remak. Là où la transformation est en cours, c'est-à-dire sur les points où des fibres déjà devenues à moelle se continuent par des branches restées amyéliniques, on peut voir des boules de myéline accumulées en grand nombre autour des noyaux voisins du dernier segment interannulaire. Un peu plus loin ces boules sont moins nombreuses, et dans les jeunes branches voisines de la périphérie il n'y en a plus du tout. Celles-ci seront pourtant atteintes et transformées à leur tour. Bref, nous pouvons déduire de cette étude — et c'est pour cela que je l'ai faite ici, — une série de corollaires d'une portée générale. 1° Un nerf à myéline, dont l'évolution lente rend permanents pendant un certain temps les stades de transformation, commence par réaliser le type des fibres de Remak (1). — 2° Les noyaux du milieu des segments des fibres à myéline et ceux de la surface des fibres de Remak appartiennent à des cellules de même ordre, satellites de fascicules de filaments de Deiters, qu'elles groupent et individualisent en cylindres d'axes composés. De la seconde forme peut sortir la première par une évolution qui, nous venons de le constater, est relativement brusque puisqu'à peine voyons-nous, entre le dernier segment interannulaire court et l'arborisation du type de Remak qui s'en dégage, un début de la formation de la myéline autour des noyaux satellites des faisceaux cylindraxiles. — 3° La croissance du nerf à son extrémité se fait par une poussée de fibrilles arborisées, absolument nues tout d'abord, puis qui progressivement prendront des cellules satellites si le nerf continue à s'accroître par son extrémité et à se transformer de son origine vers celle-ci. C'est ici le lieu de se demander positivement d'où lui viendront ces nouvelles cellules exaxiles?

Il ne s'agit plus ici, en effet, d'un développement tumultueux et dont les stades se succèdent avec une rapidité qui les rend difficiles à

(1) Le type fibres de Remak est ici réalisé sauf en ce qui concerne les anastomoses répétées de travée à travée, ce qui est un détail morphologique d'ailleurs d'ordre très secondaire, mais qui, peut-être, est lui-même la raison majeure de la non-transformation des fibres de Remak des nerfs périphériques en fibres à myéline. En effet, la structure de celle-ci ne se prêterait plus aux échanges incessants de fibres de travée à travée, nécessités sans doute par la fonction et restant permanents dans les rets de fibres de Remak définitifs qui entrent dans la constitution des cordons nerveux.

saisir et surtout à distinguer comme dans les jeunes cordons nerveux des mammifères. La croissance est peu active et aboutira même bientôt à un mouvement régressif. Les phases larvaires sont lentes, se fixent et durent. Or, malgré cela, on est réduit à des suppositions. KÖLLIKER considère comme hors de doute que les cellules satellites de l'arborisation nerveuse soient « des cellules amiboïdes du voisinage qui sont venues s'appliquer sur place contre le cylindre d'axe » (1). Or, il faut avouer qu'on ne voit ni mouvement d'application des cellules ordinaires du tissu conjonctif parcouru par les nerfs à la surface de leurs branches, ni de mouvement leucocytaire dans la région de l'arborisation en voie de croissance, ni enfin de formes intermédiaires entre les cellules lymphatiques et celles des fines travées de l'arborisation de Remak. La conclusion est qu'il faut peut-être garder une sage réserve quant à la nature essentielle de ces corps cellulaires, et surtout faire à leur sujet de nouvelles recherches. En revanche, nous savons que les *fibres nerveuses à myéline croissent à leur extrémité par des arborisations cylindraxiles du type de Remak, auxquelles font suite des terminaisons fibrillaires.*

La croissance des nerfs par leur continuité n'est pas moins importante et elle est même peut-être encore plus active que par leur extrémité. Car la poussée de celle-ci n'a plus même de raison d'être dans une fibre qui a gagné ses connexions terminales chez un enfant (terminaisons motrices, par exemple), dont la taille au contraire devient plus ou moins rapidement double ou triple. Les éléments du cylindre-axe subissent alors une élongation continue entre l'origine et la terminaison de ce dernier : c'est là un phénomène de croissance qui, semblerait-il tout d'abord, peut s'effectuer librement au sein des fibres à myéline, que le cylindre-axe parcourt comme une lame son fourreau. Mais il faut aussi que la continuité des segments interannulaires subsiste et se maintienne d'un pas égal. A cette nécessité, satisfait d'abord la croissance individuelle des segments interannulaires. Leur longueur étant 1 chez le fœtus, devient à peu près 3 chez l'adulte (RANVIER). Mais l'accroissement total du nerf étant dans ce cas sensiblement dans les proportions de 1 à 5, pour quintupler la longueur du nerf fœtal la croissance des segments interannulaires ne suffit pas. C'est alors qu'intervient le *segment intercalaire*, et largement (pour les deux cinquièmes de l'allongement total du nerf).

J'ai déjà parlé des segments courts intercalaires que j'ai découverts en 1881 (2). Dans les nerfs tels que le médian et le sciatique des

(1) PRENANT, *Eléments d'embryologie, etc.*, liv. II, p. 386,

(2) J. RENAULT, Recherches sur quelques points particuliers de l'histologie des nerfs. La gaine lamelleuse et le tissu de soutènement intra-vaginal (*Arch. de Physiologie*, 1881.)

grands animaux (solipèdes) avancés en âge et ayant longtemps travaillé, on trouve constamment des fibres nerveuses à moelle dégénérées, comme l'a indiqué SIGMUND MAYER. En revanche, on ne trouve point, dans les gaines de Schwann vides ou occupées par des boules de myéline résultant de la dégénération, de fibres nerveuses nouvelles, telles que celles qu'on peut si aisément observer dans le segment périphérique d'un nerf sectionné. En revanche, un grand nombre de fibres à myéline et ordinairement les plus grosses dans chaque faisceau, celles donc qu'on peut considérer comme ayant atteint le maximum de leur croissance au milieu des autres, présentent de distance en distance entre leurs segments interannulaires de longueur et de largeur maxima, des segments interannulaires à la fois courts et grêles, mais d'ailleurs parfaitement développés (voy t. II, p. 686, fig. 834). Ils peuvent n'avoir que le quart ou le cinquième des dimensions des segments entre lesquels ils sont interposés. J'en ai même trouvé de tout à fait courts, ressemblant chacun à une perle oblongue intercalée aux deux segments de longueur normale. Inversement, il peut y avoir entre ces deux segments, deux et jusqu'à trois ou même quatre segments intercalaires grêles qui se succèdent. La fibre ressemble alors à un chapelet de longues et grosses perles cylindriques présentant, de distance en distance, des perles courtes et grêles intercalées une à une ou par séries aux autres. J'en ai conclu d'emblée qu'arrivées au point culminant de leur évolution, certaines fibres à myéline — de distance en distance et toujours au niveau d'un étranglement annulaire pris en particulier, — voient leur cylindre d'axe subir sur place et en ce point précis, une croissance rapide. — Et il se développe là aussi un ou plusieurs segments interannulaires pour envelopper le cylindre-axe élongé entre les deux grands segments interannulaires préexistants. Ceci démontrait un fait de toute importance et alors absolument nouveau : *la croissance des fibres nerveuses à moelle par leur continuité, s'opérant au niveau de certains étranglements annulaires.*

Peu après, W VIGNAL (1) retrouva dans les nerfs des jeunes ani

(1) W. VIGNAL, *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 13 avril 1883.

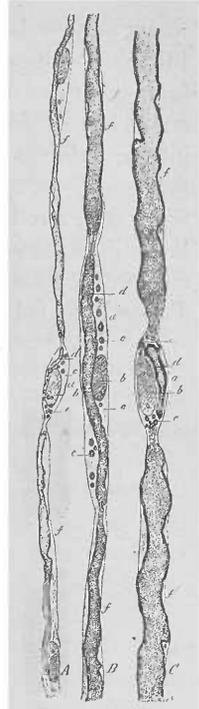


FIG. 715. — Segments intercalaires à divers états de développement (VIGNAL; fig. empruntée à DÉJERINE).

A et B, fibres nerveuses prises sur un embryon de Mouton de 47 centimètres; — C, fibre d'un nerf pris sur un enfant âgé de dix jours.

a, segment intercalaire; — b, noyau; — c, protoplasma; d, myéline développée dans le protoplasma de la nouvelle cellule segmentale; — f, f, f, segments interannulaires ordinaires en deçà et au delà des segments intercalaires.

maux en voie de croissance, des segments tout semblables qu'il nomma, lui aussi, « segments intercalaires » (fig. 715), et dont il étudia le développement pas à pas. « Chez les embryons des mammifères et les jeunes sujets (dit-il), des cellules conjonctives s'interposent entre deux segments interannulaires, au niveau de l'étranglement annulaire ; et sous leur influence, le cylindre-axe croît plus rapidement que la gaine de Schwann, que le protoplasma et la myéline des segments interannulaires limitant les étranglements : de sorte qu'elles arrivent à se mettre en contact avec le cylindre-axe et qu'elles l'entourent. » — On voit d'abord une cellule à protoplasma clair et à gros noyau venir se blo-

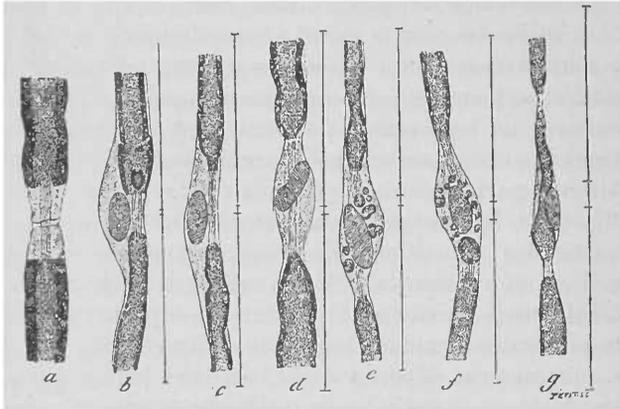


FIG. 716. — Les différentes phases de la formation des segments intercalaires chez l'embryon de Mouton, de 47 centimètres de long (Les lignes placées au voisinage des segments indiquent la longueur relative des segments intercalaires et des deux segments interannulaires voisins). (D'après W VIGNAL).

a, étranglement annulaire normal ; — *b*, un étranglement annulaire sur lequel est appliquée une cellule connective intimement soudée à l'extrémité des deux segments interannulaires qui limitent l'étranglement ; — *c, d*, deux étranglements annulaires plus allongés que le précédent : la cellule connective est nettement interposée aux deux segments interannulaires, *c* est vue de profil, *d*, de face ; — *e* et *f*, la myéline s'est développée en gouttelettes dans la cellule segmentale nouvelle ; — *g*, segment court intercalaire complètement formé.

quer sur un côté de l'étranglement annulaire, puis y adhérer et se mouler sur l'encoche de la fibre répondant à l'étranglement, enfin envelopper ce dernier sur tout son pourtour. En même temps, le cylindre d'axe s'allonge dans l'étranglement, et l'étendue de ce dernier enveloppé par la nouvelle cellule segmentale s'agrandit. La croissance parallèle de la cellule segmentale et du cylindre-axe se poursuit. Du même pas, le protoplasma de la première commence à sécréter la myéline sous forme de boules d'abord peu nombreuses, qui apparaissent au voisinage du noyau puis se fusionnent ensuite. Bref, de ce mouvement, il résulte un segment interannulaire nouveau, intercalé aux deux segments interannulaires adultes préexistants (fig. 716). Quand, à son tour, ce jeune segment est arrivé au terme de sa croissance, la

fibre nerveuse a pris un augment en longueur, mesuré par celle du segment intercalé (1). Elle a crû de cette longueur par sa continuité, son origine et sa terminaison restant fixes.

Le mouvement de croissance par le mécanisme de l'interposition de segments intercalaires aux segments interannulaires préexistants se continue longtemps chez l'enfant, et même chez l'adulte jusqu'à ce que sa taille ait pris sa mesure définitive. Chez le nouveau né (VIGNAL) on en trouve encore de très courts. J'ai pu observer de mon côté des segments intercalaires très courts chez les vieux animaux surmenés, et en outre la disposition suivante : — Sur le trajet d'une grosse fibre nerveuse, au niveau d'un étranglement annulaire, naissent côte à côte deux fibres grêles parallèles, ressemblant à un refend de la fibre et cheminant accolées. Si l'on suit ces deux fibres, on voit que l'une d'elles, après avoir fourni trois ou même quatre segments intercalaires grêles et courts consécutifs, se continue par une série de segments interannulaires de dimensions normales. C'est donc là une « fibre grêle intercalaire multi-segmentaire ». L'autre branche se poursuit indéfiniment comme fibre grêle. Au niveau d'un seul et même étranglement annulaire, la fibre nerveuse s'est donc allongée dans sa continuité. Elle a d'autre part poussé une collatérale de nouvelle formation : puisque d'emblée celle-ci prend les caractères d'une fibre jeune, à segments courts et grêles, tout pareils à ceux de la fibre intercalaire multi-segmentaire. Comme je l'ai affirmé tout d'abord, la production des segments courts intercalaires peut donc être rapportée à une poussée des fibres nerveuses anciennes vers la périphérie, en vue de remplacer par des tubes nerveux de même origine ganglionnaire ceux dont l'évolution est terminée. Si la dégénération n'est pas suivie de régénération (ce qui arrive quand la réaction à distance a tué la cellule d'origine d'une fibre nerveuse), les cellules ganglionnaires homologues et de même fonctionnalité peuvent ainsi la remplacer par le mécanisme que j'ai découvert (2).

Un point très intéressant et qui n'a été mis en lumière ni par mes premières recherches, ni par celles de VIGNAL, c'est que tandis que

(1) Soit un millimètre environ chez l'Homme, le Chien, etc.

(2) VIGNAL était un histologiste de grande valeur et dont j'ai plus que quiconque regretté la perte prématurée, parce que j'avais pour lui beaucoup d'estime et d'amitié personnelles. Quand il a décrit les *segments intercalaires* et étudié leur développement, il ignorait que j'avais découvert les *segments courts intercalaires*, et que je leur avais donné leur nom même et déterminé leur signification fonctionnelle. Leur description, très courte, et insérée dans un mémoire ayant pour objet la gaine lamelleuse et le système hyalin de soutènement intra-vaginal des nerfs, lui avait échappé. Il a fait lui-même alors la rectification à la Société de Biologie. A ce sujet, il émet l'hypothèse que mes segments courts intercalaires pourraient n'être que des segments formés chez l'animal jeune et arrêtés dans leur développement. Je viens de répondre à cette objection dans le texte.

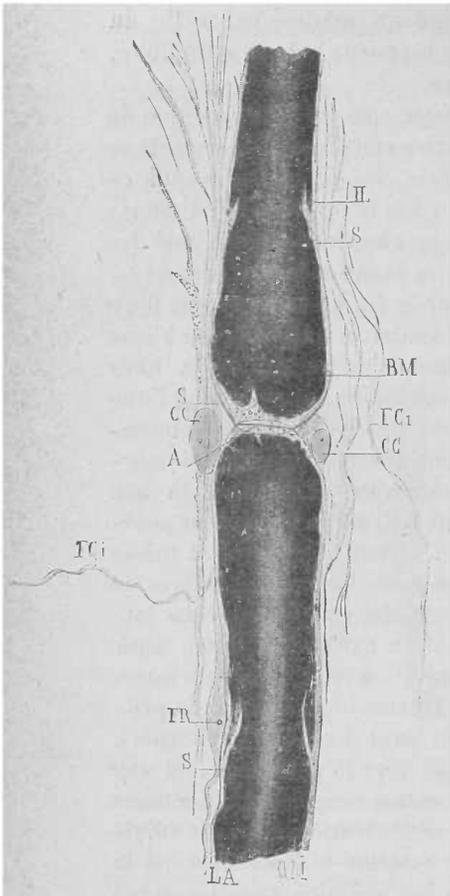


FIG. 717. — Un étranglement annulaire pris sur une des grosses fibres à myéline du nerf médian de l'Ane. — Fixation par l'acide osmique en solution à 1 p. 100; dissociation avec les aiguilles sur la lame de verre, coloration par l'éosine à 1 p. 100, conservation dans la glycérine éosinée additionnée de sel marin. — (Très fort grossissement.)

A, anneau de l'étranglement; — S, S, S, gaine de Schwann et son épaississement au voisinage de l'étranglement; — BM, bourse formée par le reflet de la myéline au-dessus et au-dessous de l'étranglement; — CC, CC, cellules du tissu conjonctif intrafasciculaire: celle à gauche du lecteur envoie librement ses prolongements protoplasmiques dans le tissu conjonctif, celle à droite du lecteur est bloquée sur un côté de l'étranglement et lui adhère intimement, c'est une cellule qui formera un segment court intercalaire; — FCi, FCi, faisceaux conjonctifs — FR, fil de Remak; — IL, incisures de la myéline.

la croissance des nerfs par leur extrémité, lorsqu'elle a motif de s'effectuer, le fait par une poussée *continue*, comme celle des rameaux d'une plante, la croissance par leur continuité est au contraire *discontinue*. Elle ne se fait qu'au niveau des étranglements annulaires, exactement comme la bifurcation des fibres nerveuses. Au niveau des étranglements désignés en quelque sorte par les actions trophiques pour devenir le siège de ce mode de croissance, le cylindre d'axe s'accroît dans les limites de l'étranglement, entre les extrémités opposées des deux segments que son élongation semble repousser en sens inverse. Il en résulte que si l'accroissement dépasse les limites de l'enveloppement possible par une seule cellule segmentale, il s'en forme deux, ou trois ou quatre. On a alors non plus un seul segment intercalaire grêle et court, mais plusieurs se succédant bout à bout entre les segments, c'est-à-dire une *fibre grêle intercalaire* formée d'un nombre variable de segments.

Il est également facile d'observer chez le Cheval avancé en âge de grosses fibres à myéline qui, au niveau de certains de leurs étranglements annulaires, montrent des cellules particulières qui ne sont autre chose que des *cellules segmentales d'attente*. Ce sont des corps cellulaires qui ressemblent tellement au renflement d'une fine fibre de Remak répondant à son noyau, qu'il faut une dissociation minutieuse et un examen

très attentif pour faire la distinction. En effet, nombre de fines travées de Remak longent les grosses fibres à myéline, et moulent souvent le renflement répondant à leur noyau sur un côté de l'encoche répondant à un étranglement annulaire. Mais alors, on voit plus ou moins facilement le fil nerveux se dégager de la surface de la fibre à moelle au-dessus et au-dessous de l'étranglement. Les cellules segmentales d'attente ont, au contraire, un protoplasma transparent et clair coulé comme du verre fondu dans l'encoche, adhérent, et n'émettant aucun prolongement (fig. 717). Ce protoplasma est coloré en rose clair par l'éosine, avec un éclat vitreux tout comme celui entourant les noyaux des fibres de Remak. On ne peut détacher les cellules d'attente de la fibre, même quand on rompt celle-ci. En contraste de leur ressemblance avec les cellules satellites des fibres et des travées de Remak, elles se distinguent d'emblée des cellules fixes du tissu conjonctif intra-fasciculaire qui sont granuleuses ou à protoplasma endothélioforme et n'adhèrent fixement à rien. Tout ceci justifie une fois de plus ce que j'ai dit plus haut de l'équivalence histologique de la cellule satellite d'une travée de Remak avec la cellule segmentale embryonnaire, et sur les réserves à faire quant à la signification connective absolue de celle-ci. Quoi qu'il en soit, il semble bien que, comme le soutient VIGNAL, ce soit sous l'influence trophique et excitatoire de la cellule segmentale de nouvelle venue que s'effectue la croissance du cylindre d'axe. Son élongation n'a lieu que là où cette cellule s'est préalablement fixée, puisqu'on peut trouver, dans les nerfs adultes, des cellules d'attente sans que le cylindre-axe soit élongé encore à leur niveau. D'un autre côté, tous les étranglements annulaires n'ont pas de cellule d'attente : certains seulement sont choisis par les cellules segmentales pour devenir des points de croissance de la fibre nerveuse dans sa continuité. De même, par elles, un choix avait été fait dans l'écheveau de fibrilles constituent le nerf embryonnaire, pour fasciculer certaines d'entre elles en cylindres d'axe composés et individualiser les premières *fibres nerveuses* proprement dites — toutes amyéliniques au début, et dont, grâce à elles et à leur évolution myélinique, certaines deviendront des fibres nerveuses à moelle.

Croissance des fibres nerveuses suivant l'épaisseur. — Les cylindres d'axe des grosses fibres nerveuses sont beaucoup plus volumineux que ceux des petites, qui répondent à un état jeune ou à un développement incomplet du fascicule nerveux que représente chacune d'elles. Sur les gros cylindres d'axe de fibres adultes, la striation est formée d'un nombre beaucoup plus grand de fibrilles que dans les fibres similaires chez l'enfant. Il semble donc qu'il y ait là multiplication des fibrilles. C'est l'opinion de KÆLLIKER. Il pense qu'il se produit de nouveaux filaments nerveux pendant la période de croissance, et qu'ils

empruntent le trajet des fascicules cylindraxiles pour marcher de conserve avec eux. ROUGET (1) a, au contraire, admis une division et des subdivisions longitudinales par refend du filament axile primitivement unique. En réalité, quand le chromate d'argent met — ce qui est exceptionnel il est vrai — en évidence un gros cylindre-axe d'une fibre à myéline, on peut constater qu'il est formé de fils qui se divisent de distance en distance et suivent ensuite une marche parallèle aux autres ou s'embrouillent avec eux. Comme, d'autre part, je viens de montrer (par l'exemple des fibres nerveuses intercalaires grêles et collatérales grêles jumelles parties d'un seul et même étranglement annulaire) qu'un nerf, fût-il même adulte, peut à la fois s'élonger dans sa continuité et donner naissance à des branches nouvelles sur son trajet, il en résulte que l'on doit admettre que les fils nerveux du cylindre-axe peuvent subir une multiplication par branchements successifs s'opérant tout le long de leur trajet.

De plus, on doit réfléchir que des fils nerveux d'une ténuité extrême, réunis dans un seul et même filament axile et noyés dans son protoplasma interfibrillaire et périaxile de façon à ne pouvoir y être individuellement distingués, deviennent distincts dans un cylindre-axe adulte par le seul et unique fait de la nutrition sur place (assurée par les dispositifs déjà étudiés plus haut), qui les développe d'une façon pour ainsi dire autonome. C'est ainsi que, chez les cyclostomes, on voit chaque fibre nerveuse non seulement tripler ou quadrupler brusquement de volume au point précis où elle sort du névraxe pour s'engager dans la gaine de Henle, mais encore devenir aussi nettement fibrillaire que l'est un faisceau du tissu conjonctif bien développé. Les fibrilles nerveuses réunies en un faisceau grêle et hyalin pour former le cylindre d'axe, tout-à-coup nourries individuellement, autrement et intensément sur place, subissent alors un accroissement de volume considérable, et apparaissent par suite distinctes en grand nombre comme si elles s'étaient multipliées brusquement.

(1) ROUGET, Mémoire sur le développement des nerfs dans les larves de batraciens (*Arch. de Physiologie normale et pathologique*, 1875, p. 801).

CHAPITRE XI

CENTRES NERVEUX PÉRIPHÉRIQUES

On sait depuis bien longtemps que les cellules nerveuses ne sont pas toutes comprises dans le névraxe. Un grand nombre d'entre elles, constituant par leur réunion les ganglions des paires rachidiennes ou ceux du grand sympathique, donnent tout naturellement à ces petits organes la valeur de « centres nerveux périphériques ». Nous savons en effet, maintenant, que toute cellule nerveuse ganglionnaire constitue un centre par rapport à ses prolongements. Au point de vue physiologique, il est d'ailleurs facile de justifier ce terme de centres nerveux périphériques, qui de prime abord paraît paradoxal. Par l'expérience classique de Cl. BERNARD, on sait que le ganglion sous-maxillaire peut, après la section de la corde du tympan, provoquer la sécrétion de la salive sous-maxillaire quand il vient à être excité. Si, en revanche, on excite un cordon nerveux quelconque se rendant à une glande salivaire sans passer par un ganglion, l'excitation reste absolument inefficace et la glande ne sécrète rien. Il existe donc à la périphérie de véritables centres d'action nerveuse constitués par les *ganglions*.

En second lieu, sur le trajet de certains nerfs, on trouve de petits groupes de cellules nerveuses semblables à celles des ganglions, soit réunies pour former le long d'eux des ganglions en miniature, appendus à leurs branches comme des fruits sur des rameaux, soit isolées et constituant de petits ganglions unicellulaires distincts. Enfin, avant d'arriver à leur terminaison, d'autres nerfs fournissent des plexus aux points nodaux ou le long des travées desquels on rencontre des éléments cellulaires plus ou moins analogues aux cellules nerveuses des centres. C'est ce que j'ai depuis longtemps désigné sous le nom de « centres périphériques plexiformes ». Interposé sur le trajet d'un nerf moteur (exemple : œsophage), entre son origine dans le névraxe et sa terminaison, le centre périphérique plexiforme exerce, à la façon

d'un rideau, une action modificatrice sur le mouvement et soustrait sa mise en jeu à l'action directe du système nerveux central (1).

Le report d'un grand nombre de cellules nerveuses ganglionnaires à la périphérie, non seulement sous forme d'amas distincts ayant la valeur d'organes (ganglions périphériques), mais encore tout le long du trajet des cordons nerveux prenant leurs racines dans le névraxe, constitue du reste une disposition qu'on peut considérer comme primitive. Sans parler des invertébrés, où cette disposition est développée au plus haut degré, il suffit pour s'en convaincre d'examiner chez les vertébrés les plus inférieurs, les cyclostomes, les nerfs qui parcourent les espaces compris entre les arcs cartilagineux viscéraux homologues des côtes. Ce sont des nerfs sensitifs formés de fibres nerveuses énormes, amyéliniques et réduites conséquemment à un gros cylindre d'axe entouré individuellement d'une gaine lamelleuse distincte et stratifiée. De distance en distance, on voit sur le trajet de ces cylindres d'axe un corps cellulaire de cellule nerveuse, qu'enveloppent comme d'une gerbe les fibrilles cylindraxiles qui se reforment en cylindre d'axe au pôle opposé. Chaque fibre nerveuse répond ainsi à une cellule bipolaire, puis se projette en deçà et au delà, c'est-à-dire vers le névraxe et vers la périphérie, avec des caractères cylindraxiles. De tels cordons nerveux renferment à peu près toutes leurs cellules ganglionnaires échelonnées sur leur parcours, et c'est probablement la raison pour laquelle les racines des nerfs rachidiens du système dorsal ou sensitif sont en ce cas d'une extrême gracilité (2).

Il faut tout d'abord se poser la question : d'où vient ce report d'un grand nombre de cellules nerveuses ganglionnaires vers la périphérie? Ont-elles émigré du myélocéphale; ou bien se sont-elles développées de certains points de l'ectoderme vers la profondeur, pour se mettre secondairement en rapport avec des prolongements nerveux émanés du névraxe? Sans entrer ici dans des détails d'embryologie comparée qui m'entraîneraient trop loin, je spécifierai d'abord que le second mode, c'est-à-dire le développement de certaines cellules nerveuses aux dépens d'éléments de l'ectoderme non compris primitivement dans le névraxe, semble mis hors de conteste par ce qu'on sait présentement de la *cellule neuro-épithéliale olfactive*. Cette cellule, comprise dans le neuro-épithélium olfactif régnant à la surface des cornets,

(1) Ainsi, dans l'œsophage, la contraction des muscles striés, bien que commandée par des plaques motrices ordinaires, devient involontaire.

(2) J'ai signalé il y a près de vingt ans cette disposition chez les Petromyzontes (J. RENAUT, article NERVEUX (SYSTÈME) du *Dictionnaire encyclopéd. des sciences médicales*, p. 417). On sait que chez ces cyclostomes les fibres nerveuses motrices et les fibres nerveuses sensitives sont séparées les unes des autres, non seulement à leur origine dans le névraxe, mais encore dans toute l'étendue de leur trajet périphérique.

reste engagée dans l'épithélium et fournit, d'autre part, les cylindres d'axe du nerf olfactif, lesquels se terminent dans le bulbe olfactif par une arborisation en rapport avec celle des cellules mitrales de RAMÓN Y CAJAL, — celles-ci d'origine neuraxiale. Mais chez les vertébrés supérieurs c'est le premier mode, c'est-à-dire un report réel d'éléments du névraxe primitif vers la périphérie, qui fournit la plupart des centres ganglionnaires périphériques ou du moins les principaux d'entre eux : ganglions des paires rachidiennes, craniennes et très probablement aussi ganglions sympathiques.

§ 1. — GANGLIONS CÉRÉBRO-RACHIDIENS

Je comprends sous ce titre les ganglions des paires rachidiennes, placés sur le trajet des racines postérieures, et les ganglions des nerfs craniens sensitifs vrais, tels que le ganglion de Gasser du trijumeau ou le ganglion acoustique ; car ils ont exactement la même signification morphologique et prennent naissance de la même façon. Au point de vue histologique, les racines dorsales et les racines ventrales des paires rachidiennes diffèrent entre elles d'une façon frappante. Une racine ventrale (ou antérieure) d'un embryon de Mouton de 12 à 15 millimètres, est entièrement formée par un faisceau de fils nerveux répondant à des prolongements de Deiters groupés : ce sont ceux des cellules motrices embryonnaires. Il n'entre pas dans leur constitution un seul élément cellulaire. La racine dorsale, au contraire, a la forme d'un fuseau attenant par l'une de ses extrémités à la région dorsale du névraxe et par l'autre à la racine ventrale. Dans ce fuseau, on ne voit que des cellules tout à fait semblables à celles du neuro-épithélium neuraxial et, tout à fait à l'origine, pas un seul filament de Deiters distinct. Il s'agit là non d'un cordon nerveux, mais d'une masse ganglionnaire embryonnaire. Voici maintenant quelle est l'origine de ce petit ganglion.

Premier développement des ganglions des paires cérébro-rachidiennes. — On sait que dès que la gouttière médullaire s'est fermée, une mince bandelette cellulaire continue apparaît aux deux côtés de la moelle future, en connexion avec le tube neural. C'est la « crête neurale » de MARSHAL et de BALFOUR (fig. 718), appelée plus justement par SAGEMEHL « crête ganglionnaire », dont j'ai déjà parlé plus haut. Elle provient manifestement d'un épaissement particulier des lèvres de la gouttière médullaire au point de jonction de celle-ci avec l'ectoderme qui restera tégumentaire. On peut aisément observer cet épaissement sur une coupe transversale de la région caudale de l'embryon de Poulet du troisième jour (52^e heure). Le

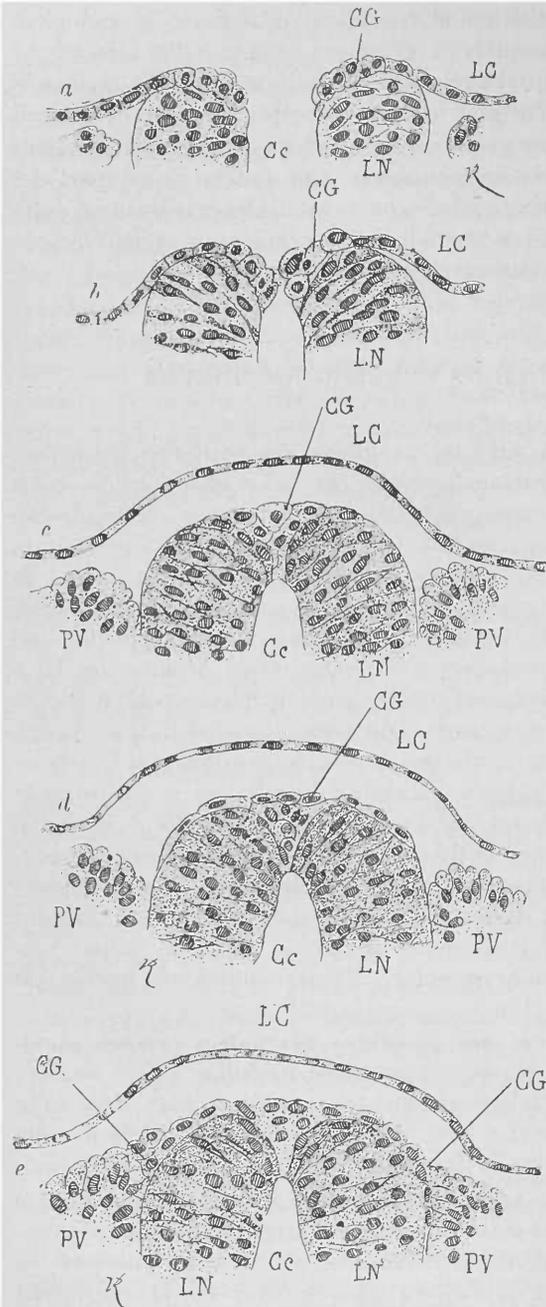


FIG. 718. — Coupes transversales du tube neuraxial d'un embryon humain à treize protovertèbres de 2 millimètres et demi (quatorze à seize jours). — D'après VON LENHOSSÉK (fig. empruntée à DÉJÉRINE).

neuro-épithélium dorsal, qui devra former les cellules nerveuses ganglionnaires commandant les nerfs sensitifs périphériques, se trouve ainsi dès le début distingué du reste, et réalise une formation embryonnaire particulière.

Née de cette origine aussi juxta-tégumentaire que possible, la crête ganglionnaire se développe, de haut en bas, entre le tube neural et le feuillet corné sus-jacent, comme un bourrelet continu faisant saillie de chaque côté du pôle dorsal du névraxe fermé. Ceci tout aussi bien pour les nerfs crâniens, tels que le trijumeau ou l'acoustique, que pour les paires rachidiennes. La crête ganglionnaire arrive ainsi jusqu'au bord supérieur des segments primordiaux, au contact des

Le cordon ganglionnaire se distingue par sa teinte claire au pôle dorsal du névraxe.

Les coupes répondent à diverses hauteurs : — *a*, au-dessous de protovertèbres ; — *b*, au niveau de l'occlusion de la moelle ; — *c, d, e*, neuvième, huitième et troisième protovertèbre.

Cc, canal central ; — CG, cordon ganglionnaire ; — LC, lame tégumentaire, — LN, lames neurales de l'ectoderme ; — PV, protovertèbres.

protovertèbres. Elle est, à ce stade, indivise (cordon pré-ganglionnaire). C'est de là que part ensuite la végétation des ébauches des ganglions. Celle-ci résulte d'un bourgeonnement de chaque partie de la crête qui correspond à un segment primordial (fig. 719) ; tandis que celles répondant aux intervalles des segments primordiaux consécutifs cessent de croître, puis s'atrophient. Les bourgeons, dont la grosse extrémité pend de chaque côté du névraxe comme une sorte de gland, se développent à leur tour de haut en bas et s'engagent entre le tube neural et les segments primordiaux. Ils ont la forme d'une larme dont la pointe effilée, formée de cellules allongées et fusiformes, se continue avec le neuro-épithélium du névraxe et dont la tête descend sur ses

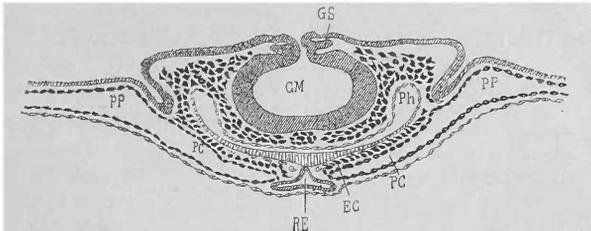


FIG. 719. — Coupe transversale d'un embryon de Poulet de la 26^e heure, passant au niveau de la fosse cardiaque. (D'après MATHIAS DUVAL, figure empruntée à DÉJÉRINE.)

CM, Canal neural presque fermé à son pôle dorsal; — GS, ébauche du ganglion spinal; — EC, premier rudiment des cellules du tube endothélial du cœur; — PC, portion péricardique de la cavité pleuro-péritonéale; — Ph, pharynx; — pp, cavité pleuro-péritonéale; — RE, poche ectodermique de la face inférieure de la tête.

côtés, à la rencontre de la racine ventrale qui se développe du même pas. Quand la racine ventrale et la tête du bourgeon ganglionnaire se sont rejointes, le bourgeon ganglionnaire accuse sa forme en fuseau. Des deux pointes de ce fuseau, se dégagent de fins fils nerveux dont les uns entrent dans le névraxe avec les cellules neuro-épithéliales du pédicule ; les autres se poursuivent dans le cordon nerveux constituant le nerf rachidien formé par la jonction de ses deux « racines », dont la ventrale est seule un nerf d'emblée et dont la dorsale est surtout un ganglion. Le centre nerveux périphérique embryonnaire est de la sorte constitué (fig. 720) : une portion du neuro-épithélium primitif a été séparée du reste et reportée vers la périphérie.

Chez les embryons de Mouton entre 15 et 35 millimètres, on peut constater que les ganglions rachidiens émettent par leurs deux pôles un grand nombre de filaments nerveux ressemblant à des cylindres d'axe. Les uns entrent dans le névraxe au niveau du voisinage de son pôle dorsal, les autres s'engagent dans le nerf rachidien qui commence à se fasciculer par le mécanisme indiqué plus haut. Enfin, le ganglion est entouré par une enveloppe de tissu conjonctif qui s'est différen-

ciée du tissu muqueux ambiant, déjà parcouru par de nombreux vaisseaux dont quelques-uns seulement abordent la masse ganglionnaire. Pour celle-ci, la phase fœtale commence. Au sein de la masse neuro-névroglique formée de cellules neuro-épithéliales plexiformes ou anastomotiques entre elles, dessinant des chaînes arquées de proliféra-

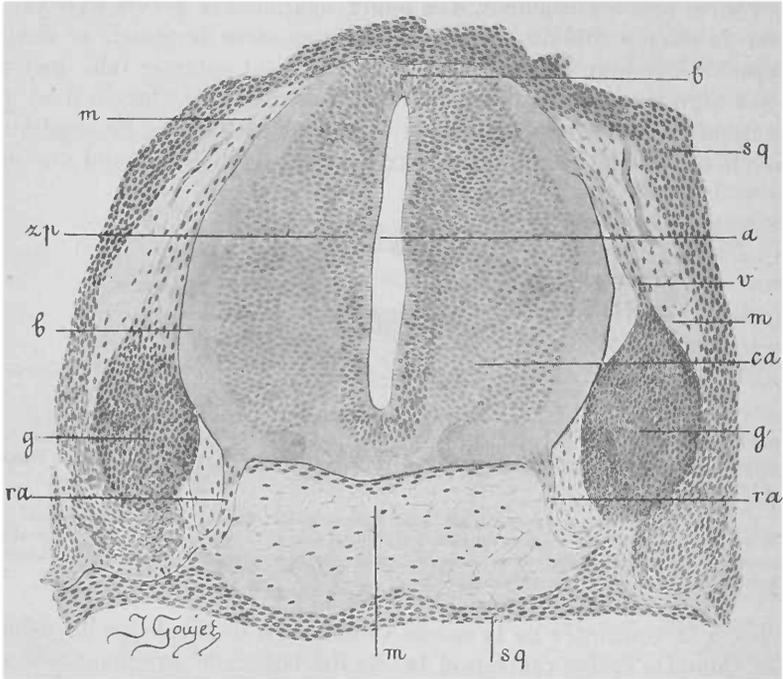


FIG. 720. — Coupe transversale de la moelle d'un embryon de Brebis de 12 millimètres (région dorsale). — Fixation par le liquide de Müller; coloration au carmin aluné et à l'éosine. — (Ocul. 1, obj. 2 de Véricq, chambre claire.)

m, m, m, tissu muqueux périneuraxial formant une masse pleine, déjà parcourue par des vaisseaux longeant les racines postérieures; — *z p*, zone de prolifération épendymaire (chaînes de prolifération partant de l'épendyme qui borde le canal central *a*); — *ca*, cornes antérieures; — *b*, cône épendymaire postérieur; — *b*, chemins de la substance blanche déjà parcourus par les fibres nerveuses en cours de végétation; — *ra, ra*, racines antérieures des nerfs spinaux; — *g g*, ganglions des paires rachidiennes, reliés au névraxe par la racine postérieure *v*, déjà vascularisée; — *sq, sq*, tissu fibreux embryonnaire du centrum vertébral et des arcs vertébraux.

tion dans le sens de l'axe du ganglion fusiforme, on voit apparaître un certain nombre de jeunes cellules nerveuses reconnaissables à leurs caractères ordinaires et qui *toutes sont bipolaires*. Chez l'embryon de Bœuf long de 12 centimètres, elles sont à la fois nombreuses et très développées alors que les cellules de la corne antérieure, bien qu'ayant fourni tous les cylindres d'axe de la racine antérieure qui sont déjà fasciculés, sont à peine différenciées au milieu

des autres. Le système sensitif prend donc le pas sur le système moteur dans le développement.

Les cellules nerveuses bipolaires fœtales des ganglions rachidiens sont volumineuses, à gros noyau vésiculeux formé d'une substance chromatique disposée en rets lâche au sein d'un suc nucléaire clair, et à nucléole très développé. Le corps protoplasmique a la forme d'un fuseau, et de chacun des deux pôles il se dégage un prolongement indivis. L'un, plus fin, marche vers la moelle et l'ensemble de tels prolongements forme la racine postérieure fœtale; l'autre un peu plus gros, rejoint la racine antérieure. Chaque cellule (fig. 721) commande donc un nerf, à deux prolongements de caractère histologiquement cylindraxile et marchant droit vers leurs connexions terminales en sens inverse: l'un vers le névraxe, l'autre vers la périphérie tout comme dans les nerfs engagés entre les arcs cartilagineux viscéraux des cyclostomes. Ce dispositif réalise le type sensitif par excellence et l'on voit ainsi qu'il est très tranché et d'un autre côté primitif. En effet, sauf chez les poissons, il variera pour faire place en majeure partie à un autre qui de prime abord semble très différent. En majorité, les cellules bipolaires prendront progressivement une configuration qui semble les réduire à l'état de *cellules unipolaires*. Ce sont

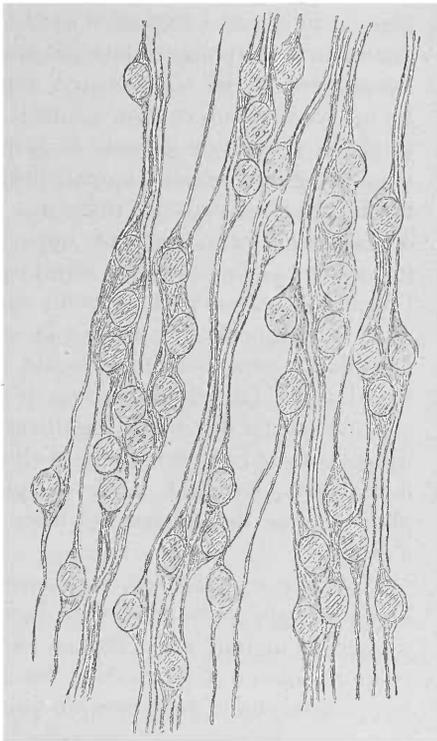


FIG. 721. -- Cellules et groupe de fibres d'un ganglion spinal d'un embryon humain, de quatre semaines et demie (W HIS; fig. empruntée à DÉJÉRINE). Toutes les cellules nerveuses sont bipolaires.

ces dernières cellules qui donnent leur caractéristique majeure aux ganglions cérébro-rachidiens des vertébrés supérieurs, oiseaux et mammifères. Seuls chez eux, les ganglions de Scarpa et spiral de l'acoustique — nerf sensoriel — sont formés exclusivement de cellules bipolaires.

Il y a longtemps que RANVIER a fait remarquer que les cellules en apparence unipolaires des ganglions des paires rachidiennes sont en réalité bipolaires. Il a montré que leur prolongement unique se divise

en T après un certain parcours, et qu'il renferme la somme des fibrilles nerveuses des deux branches de subdivision. En réalité donc, tout se passe comme si la cellule bipolaire, pour prendre l'apparence unipolaire, s'était repliée en arc en accolant ses deux cônes d'émergence opposites et la fibre nerveuse qui fait suite à chacun d'eux, pour faire marcher d'abord celles-ci de conserve, puis les laisser diverger derechef en Y ou en T. His, par des méthodes embryologiques, puis VON LENHOSSÉK et G. RETZIUS, par la méthode du chromate d'argent appliquée aux ganglions cérébro-rachidiens fœtaux des mammifères et des oiseaux, ont montré la réalité de cette conception. Ils ont vu qu'à un certain moment le corps des cellules bipolaires se renfle, et devient de la sorte de fusiforme globuleux. Puis l'accroissement du globe devient inégal, prépondérant sur un seul côté qui se renfle progressivement, ramenant comme sous lui les deux cônes d'émergence primitivement opposites. Ceux-ci se rapprochent, se fusionnent par accollement étroit; puis ils continuent à croître avec l'apparence d'un prolongement unique bifurqué plus loin en T, et dont la longueur augmente: la croissance du corps de la cellule dont ils forment ainsi le pédicule s'accusant de plus en plus dans le sens latéral. La transformation de la cellule primitivement bipolaire en une autre de même signification essentielle, mais d'apparence unipolaire, se comprend ainsi d'elle-même. Les cellules, transformées de la sorte, tiennent moins de place dans le ganglion, en prenant place comme des sphères les unes à côté des autres en un minimum d'espace.

C'est sur ces données, très importantes d'ailleurs, qu'a été fondée l'opinion aujourd'hui courante du « neurone sensitif », homologue du « neurone moteur » des cornes antérieures de la moelle, mais extérieur à celle-ci et placé dans les ganglions cérébro-rachidiens. Par son prolongement périphérique qui a la valeur d'une tige d'arborisation protoplasmique, il recueille les impressions; par son prolongement central qui a la valeur d'un prolongement de Deiters, il va à son tour impressionner d'autres cellules nerveuses dans le névraxe. Toutefois, les choses ne sont pas aussi simples que le supposerait ce schéma anatomo-physiologique très élégant, qui est celui de VAN GEHUCHTEN. DISSE (1) a tout d'abord signalé, dans les ganglions spinaux des amphibiens, l'existence de cellules multipolaires. LENHOSSÉK retrouva ces mêmes cellules dans les ganglions de l'embryon de Poulet du quatorzième jour (2). Enfin SPIRLAS et SCLAVUNOS (3) ont

(1) DISSE, Ueber d. Spinalgangl. der Amphibien (*Anatomischer Anzeiger*, Suppl., 2. VIII, 93).

(2) LENHOSSÉK, Der feinere Bau des Nervensystems, 1895.

(3) SPIRLAS et SCLAVUNOS, *Anat. Anzeiger*, vol. XI.

constaté ; sur l'embryon de Chevreau (9 centimètres), au stade où débute la transformation des bipolaires en unipolaires, des faits très intéressants et jetant un grand jour sur la constitution ultérieure des ganglions adultes. Outre leurs deux prolongements principaux, les cellules bipolaires fœtales émettent des prolongements secondaires. Ce sont donc là, en réalité, à l'origine des cellules multipolaires. Les prolongements secondaires s'observent sur l'un ou l'autre pôle ; mais ils paraissent plus constants et davantage ramifiés sur le périphérique. De plus, l'un ou l'autre des prolongements principaux, polaires, peut se diviser à courte distance du corps cellulaire en deux rameaux de valeur égale ; de telle sorte qu'on rencontre un certain nombre de cellules qui paraissent pourvues de trois prolongements. Ces cellules deviennent par la suite d'apparence unipolaire comme les autres, seulement leur prolongement axile se subdivise en trois fibres nerveuses et non plus en deux. Ces faits donnent l'explication de dispositions de haute importance, découvertes par DOGIEL dans les ganglions parvenus à l'état adulte.

Cellules nerveuses des ganglions adultes. — Pour prendre tout d'abord une idée juste des cellules nerveuses des ganglions cérébro-rachidiens, et partant de ce fait qu'elles restent bipolaires dans ceux des poissons et deviennent unipolaires en majorité dans ceux des mammifères et de l'Homme, il y a avantage à choisir pour point de départ un ganglion du type amyélinique renfermant des cellules bipolaires et des cellules unipolaires réunies en deux groupes distincts, comme c'est le cas pour le ganglion acoustique du *Petromyzon*. On peut alors étudier librement ces deux variétés de cellules sans être embarrassé par la myéline, déterminer leurs analogies et leurs différences, et enfin se rendre compte des rapports qu'elles ont entre elles au sein d'un même ganglion.

Les *cellules bipolaires* du ganglion acoustique de la Lamproie (*P. marinus*) forment par leur ensemble un long faisceau transversal ou arciforme tendu entre les crêtes acoustiques formées par l'épithélium sensoriel, et le névraxe dans lequel les prolongements centraux pénètrent par un trajet direct, en s'effilant brusquement dès qu'ils s'engagent dans la névroglie. Le corps cellulaire se montre sous forme d'un renflement en fuseau de grosseur proportionnelle à celle des fibres parties des pôles. Le noyau est vésiculeux, volumineux, souvent revenu sur lui-même et comme chiffonné même après fixation exacte par l'acide osmique. Il est entouré d'un protoplasma, renfermant des grains de pigment, qui paraît spongieux après l'action lente du bichromate d'ammoniaque et auquel l'acide osmique donne au contraire une apparence homogène avec un éclat vitreux. Il est donc formé d'éléments noyés dans une substance qui a le même indice de réfraction que le leur propre ; car c'est également

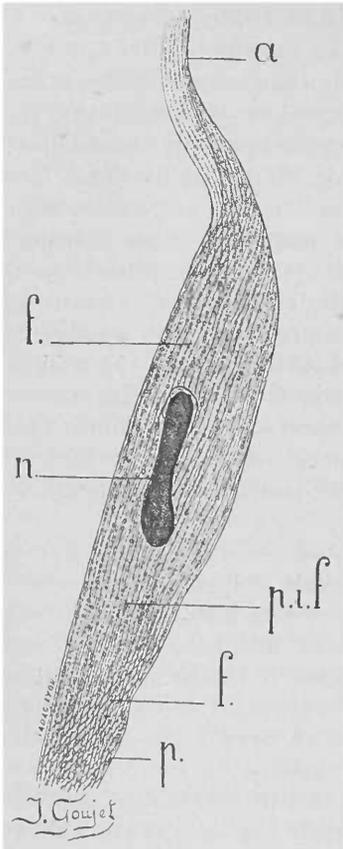


FIG. 722. — Une cellule bipolaire de la moelle de la grande Lamproie (*Petromyzon marinus*) obtenue par dissociation dans une solution de nitrate d'argent à 1 pour 100. — Conservation dans la glycérine. — (Ocul. 2, obj. 9 à immers. homogène de Nachet. L'objectif est mis au point à la surface de la cellule).

ff, fibrilles nerveuses parallèles entre elles et laissées incolores par le réactif; elles se croisent aux deux extrémités du corps cellulaire dont les prolongements ont été tordus sur leur axe dans les manœuvres de dissociation; — *pi f*, lignes du protoplasma interfibrillaire, sur lequel le sel d'argent s'est réduit en noir comme sur un ciment intercellulaire; — *n*, noyau; — *α*, prolongement grêle, axile de la bipolaire; — *p*, son prolongement réceptif plus épais.

ainsi, — homogènes et réfringentes, — qu'apparaissent les cellules bipolaires isolées sur le vivant et observées dans leur propre plasma. Pour se rendre compte de la véritable structure, il convient de dissocier le ganglion vivant dans une goutte de solution de nitrate d'argent à 1 pour 100. On lave ensuite à l'eau distillée et l'on observe dans la glycérine après quelques minutes d'exposition à la lumière. On voit alors, exactement comme dans les bipolaires de la moelle, les deux prolongements, central et périphérique, magnifiquement striés par des fibrilles parallèles qu'on pourrait compter, marquées par la réduction de l'argent. Ces fibrilles, aux pôles de la fibre, s'écartent comme le fil d'un écheveau au centre duquel on aurait placé un corps ovoïde. Tout à fait à la surface (fig. 722), elles filent droit d'un pôle à l'autre comme des fils lâches, continus de l'un à l'autre prolongement. Un peu plus profondément elles marchent également droit (fig. 723), mais avec une ordonnance plus serrée, parallèle et d'une régularité admirable. Tout à fait à l'intérieur du globe protoplasmique et jusqu'au noyau (le plus souvent alors rétracté), elles existent aussi, mais embrouillées, onduleuses comme une masse de cheveux frisés, toutefois avec une direction générale très nette d'un pôle à l'autre. Les lignes de réduction de l'argent qui les séparent sont très granuleuses. — A l'extrême surface de la cellule et de ses prolongements, et aussi loin d'elle quand ces prolongements ont pris le caractère nettement cylindraxile, règne une mince pellicule de protoplasma incolore, où l'argent ne se réduit sur

aucune granulation : c'est le protoplasma périaxile. Ces faits, que j'avais déjà énoncés plus haut (voy. t. II, p. 643), ont une importance cytologique considérable. Ils montrent que les fils nerveux élémentaires des deux prolongements d'un neurone bipolaire se scindent en trois groupes. Les superficiels passent droit d'un prolongement à l'autre en enveloppant le corps cellulaire comme d'une gerbe à brins lâches. Les moyens se comportent de même en apparence; mais, comme ils sont très fins et manifestement en nombre de beaucoup supérieur aux fils nerveux des deux prolongements, ils proviennent donc de la division et de la subdivision de ceux-ci à un pôle pour se réduire derechef à l'autre pôle en un plus petit nombre. Enfin les fils profonds, embrouillés comme des cheveux, sont innombrables. Et comme les trois plans sont continus entre eux, il en faut conclure que dans toute son étendue le protoplasma de la cellule nerveuse donne des différenciations fibrillaires. Parmi celles-ci, certaines seulement sont continues d'un pôle à l'autre; tandis que d'autres, en continuité avec les premières suivant un dispositif soit d'arborisation, soit de rets (on ne peut du tout préciser lequel), s'agent au sein du corps cellulaire et autour du noyau comme des fils fins autour d'une bobine. — C'est entre ces fibrilles que règne le protoplasma chargé de substance chromatique, de grains pigmentaires, etc. Et c'est ce protoplasma qui se teint aussi par le bleu de méthylène. Il se poursuit par traînées, bandes ou lames irrégulières, tout le long des prolongements central et périphérique, à la façon de celui d'une fibre musculaire striée, traitée par l'or, qui constitue le prétendu « réseau de Gerlach ». J'ai autrefois montré cette particularité à HERMANN FOL et elle l'avait vivement intéressé. — Le fait a du moins cette valeur, qu'il fait voir d'emblée qu'en

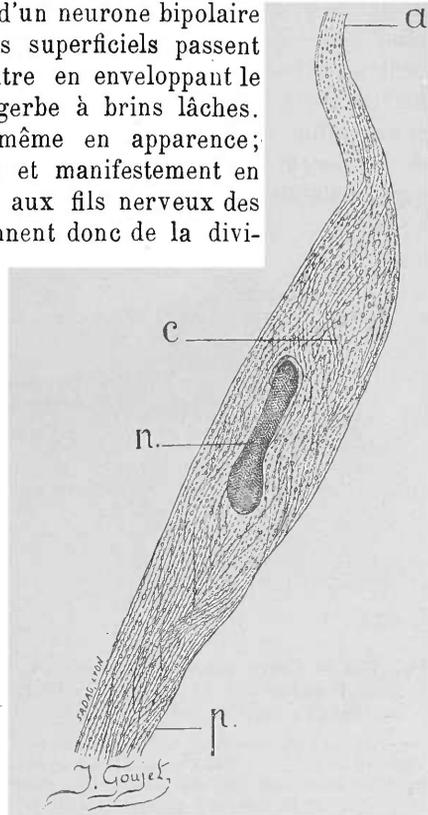


FIG. 723. — La même cellule bipolaire que celle représentée dans la fig. 722, l'objectif étant au point de façon à montrer la coupe optique de cette cellule au tiers environ de son épaisseur. — (Ocul. 2, Obj. 9 à imm. homog. de Nachet.)

n, noyau; — a, prolongement grêle, axile de la bipolaire; — p, son prolongement opposé, protoplasmique et réceptif; — c, intrication des fibrilles nerveuses en divers sens dans la zone profonde.

réalité, le corps cellulaire se poursuit sur une très grande étendue de la fibre nerveuse en deçà et au-delà du noyau, puisque son protoplasma s'y prolonge tel qu'il était autour de ce noyau. — Constamment, le prolongement central est, à sa sortie du corps cellulaire, plus grêle que le prolongement périphérique, et par les méthodes ordinaires je ne l'ai pas vu se diviser avant son entrée dans le névraxe. En revanche, le prolongement périphérique, plus puissant, reste tel et ne s'effile un peu pour se subdiviser ensuite en un grand nombre de rameaux, qu'au voisinage immédiat de la crête acoustique. Il représente donc bien ici une arborisation protoplasmique; tandis que

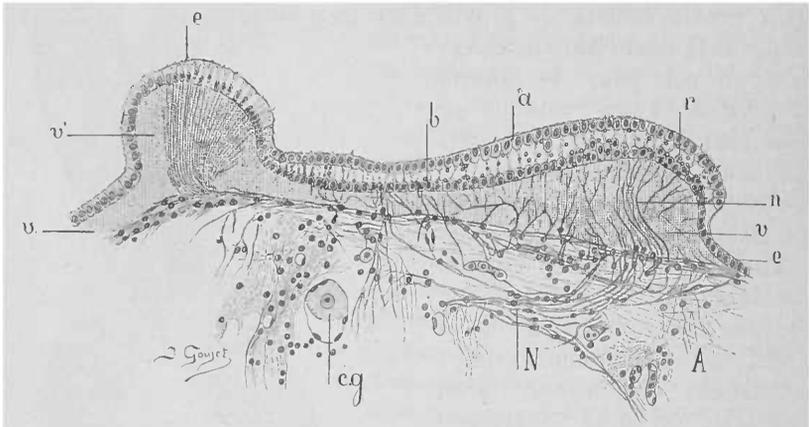


FIG. 724. — Coupe transversale d'une des crêtes acoustiques du *Petromyscus marinus*. Fixation par le liquide de Müller. Gomme, alcool. Eosine hématoxylique. — (Faible grossissement.)

vv, vitrée énormément accrue d'épaisseur sous la crête et au niveau du relief *e* qui occupe son côté interne; — *A*, tissu connectif subjacent à la crête acoustique, et limitant la masse du ganglion acoustique dont une seule cellule ganglionnaire, *cg*, a été dessinée; — *v'*, disposition rayonnante de la substance propre de la vitrée au sein du relief occupant son côté interne.

a, cellules sensorielles (auditives); — *b*, cellules de soutien; — *r*, intrication formée par les fibres nerveuses et les expansions des cellules de soutien entre le corps de celles-ci et celui des cellules auditives.

N, faisceau de nerfs partis du ganglion acoustique et s'arborisant sous forme de fibres de Remak dans la vitrée avant de pénétrer dans l'épithélium sensoriel.

le prolongement central répond à un filament de Deiters — ou plutôt au cône d'émergence de celui-ci prolongé très au loin.

Sur le pourtour de toutes ces cellules bipolaires géantes règne une gaine de Henle caractérisée par ses noyaux endothéliaux multiformes. Cette gaine ne cesse d'exister que : 1° au point où le prolongement central s'engage dans la moelle: là, aussitôt qu'il a quitté la gaine de Henle, son diamètre se réduit des deux tiers au moins; 2° au point où les branches de subdivision du prolongement périphérique s'engagent dans la vitrée épaisse de la crête acoustique. Dans le trajet ascendant à travers cette vitrée, les branches nerveuses se divisent et

se subdivisent un grand nombre de fois; et le long d'elles apparaissent pour la première fois des noyaux semblables à ceux d'un nerf de la lame natatoire du têtard, c'est-à-dire en voie de croissance et encore amyélinique. Ce sont des noyaux du type de Remak (fig. 824). Enfin parvenues dans le neuro-épithélium, les fibres nerveuses perdent ces noyaux et se résolvent en fibrilles d'apparence granuleuse. Celles-ci forment une intrication compliquée dans l'écart des cellules sensorielles et des cellules de soutien.

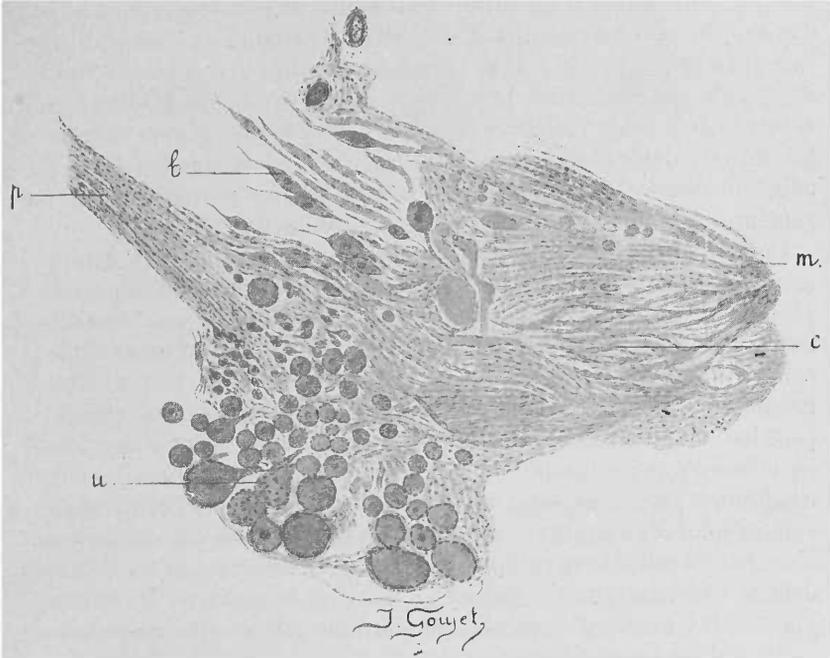


FIG. 725. — Ganglion acoustique du *Petromyzon marinus* adulte. Fixation lente par le bichromate d'ammoniaque à 2 p. 100, coupes à main levée; coloration à l'éosine hématoxylique; conservation dans la glycérine, faiblement chargée d'éosine hématoxylique et saturée de sel marin. — (Œcul. 1, obj. 1 de Nacet (ancien), chambre claire.)

b, groupe des cellules bipolaires (acoustiques): il est incomplet, le groupe entier occupe tout l'espace vide au-dessus de *p*, répondant au faisceau ventral de la racine du ganglion auditif; — *m*, fibres nerveuses, répondant aux prolongements réceptifs des bipolaires qui vont s'engager dans le neuro-épithélium acoustique le plus voisin; — *c*, prolongements nerveux comprenant des fibres réceptives (de signification dendritique) fournies les unes par les bipolaires, les autres par les unipolaires de diverse taille formant le groupe ventral *u* du ganglion.

Dans cet état, les cellules nerveuses bipolaires, qui sont ici des neurones sensoriels, réalisent un véritable schéma du neurone sensitif recueillant des impressions multiples par ses prolongements périphériques multiples aussi, bientôt sommés en une seule fibre qui les conduit à la cellule. Celle-ci projette le résumé de l'impression reçue

par elle sur un prolongement plus grêle, qui lui-même ira impressionner les cellules ganglionnaires du noyau sensoriel neuraxial.

Les *cellules nerveuses unipolaires* forment un groupe tout à fait distinct du faisceau transversal des cellules bipolaires. Ce groupe est situé au-dessous du faisceau des bipolaires (fig. 725), du côté ventral dans la capsule auditive cartilagineuse, au sein d'un tissu connectif mi-adipeux, mi-fibro hyalin particulier. C'est là en somme un second ganglion annexé à l'autre. Bien qu'il s'agisse ici d'un des vertébrés les plus inférieurs, il est formé d'éléments en tout semblables à ceux des ganglions cérébro-spinaux sensitifs des mammifères (sauf la myéline qui n'existe pas ici). Il ne faut donc pas dire que des deux formes de cellule ganglionnaire, la première qui apparaît, la bipolaire, soit réservée aux seuls vertébrés inférieurs. Son évolution vers la seconde forme, unipolaire, dépend tout simplement de nécessités fonctionnelles amenant dans chaque cas particulier la flexion morphologique qui ramène une cellule bipolaire à l'état de cellule unipolaire.

Comme on l'observera ensuite dans tous les ganglions cérébro-rachidiens formés de cellules unipolaires, celles-ci sont de dimensions variables. De plus — et c'est là un fait important — ces variations de volume apparaissent nettement ici comme le fait d'un arrêt de la cellule nerveuse à divers stades de son évolution. Il y a dans le même ganglion des cellules unipolaires réellement géantes, puisqu'on peut les voir à l'œil nu avec les dimensions d'un point d'imprimerie ou même d'une petite tête d'épingle. Il en est de toutes petites. Le noyau des toutes petites se teint intensément en violet par l'hématoxyline comme celui d'un grain : c'est un noyau jeune. Celui des moyennes et des grosses cellules se colore à peine en gris de lin : c'est un noyau de cellule nerveuse adulte. Entre les deux on trouve tous les intermédiaires. Il y a aussi des cellules, toujours de petite taille, qui ont deux noyaux dans un même globe de protoplasma (fig. 726). Enfin, parmi les cellules unipolaires de grande, moyenne et petite taille, il subsiste un grand nombre de cellules bipolaires à noyau et à globe protoplasmique soit exactement placés dans l'axe des deux prolongements, soit rejetés sur le côté. Ce sont là des formes intermédiaires comparables à celles d'un ganglion fœtal de mammifère, mais qui ont achevé leur forme en gardant le type larvaire. Par exception, quelques-unes de ces bipolaires ont grossi sans changer de type, et sont aussi développées dans le groupe des unipolaires que dans le tractus des bipolaires sensorielles.

Le corps protoplasmique des unipolaires adultes, disposé autour du noyau, est régulièrement sphérique. Dans les petites cellules à noyau jeune et actif, ce protoplasma (après fixation lente par les bichromates) présente une apparence spongieuse et renferme aussi des grains de pigment jaune doré ou brun. On voit le prolongement

unique de la cellule, nettement fibrillaire, s'épanouir en une gerbe de fils nerveux à la surface du corps protoplasmique un peu rétracté; mais ces fils ne le pénètrent pas. Sur les très grosses cellules unipolaires, il en est tout autrement. Non seulement on voit les filaments du prolongement unique s'épanouir en gerbe à la surface du protoplasma et monter comme des méridiens d'une finesse extrême autour de lui; mais encore il existe une série de faisceaux fibrillaires péné-

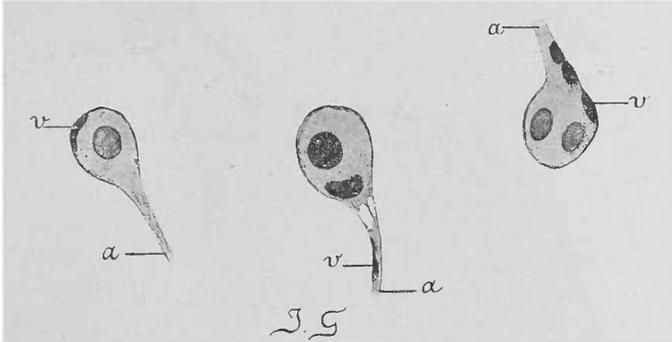


FIG. 726. — Jeunes cellules unipolaires du ganglion acoustique du *Petromyzon marinus*, prises dans la préparation répondant à la fig. 725. (Obj. 9, ocul. 1 de Leitz, chambre claire.)

a, a, a, prolongement axile; — v, v, v, noyaux capsulaires et vaginaux. La cellule placée à droite renferme deux noyaux à l'intérieur de son globe protoplasmique.

trants qui s'embrouillent avec les granulations en des sens divers, puis se résolvent en fascicules et en fibrilles isolées qui tournent et se perdent. Il est impossible, sur les coupes minces de tels corps cellulaires, de savoir si tous les grains sont dus à des sections frontales de fibrilles ou à un mélange de fibrilles et de granulations. Mais ce qu'on peut affirmer, c'est qu'il y a un empelotonnement compliqué de fibrilles à l'intérieur du protoplasma chargé de substance chromatique réduite ou dévoilée à l'état de grains par les réactifs coagulants. Une apparence générale concentrique ou tourbillonnaire vers le centre de la cellule résulte de cet empelotonnement (fig. 727). Comme v. LENHOSSÉK (qui du reste n'a pas fait cette observation sur les cyclostomes), j'ai souvent remarqué que le centre de ces tourbillons n'est pas toujours le noyau, mais le plus ordinairement un point du protoplasma extérieur au noyau et même souvent voisin de la surface. A ce centre, je n'ai pu savoir s'il y avait ou non un centrosome (1). Ce qui précède montre en tout cas que plus une cellule

(1) VON LENHOSSÉK (*Centrosome et sphères attractives dans les cellules des ganglions spinaux de la Grenouille*) avait cru trouver cette relation, niée bientôt après par FLEMING. Il fixait au sublimé, et colorait à l'hématoxyline ferrique et au

unipolaire est développée, plus est abondante la pénétration des fibrilles nerveuses — c'est-à-dire leur différenciation — au sein de son protoplasma nutritif.

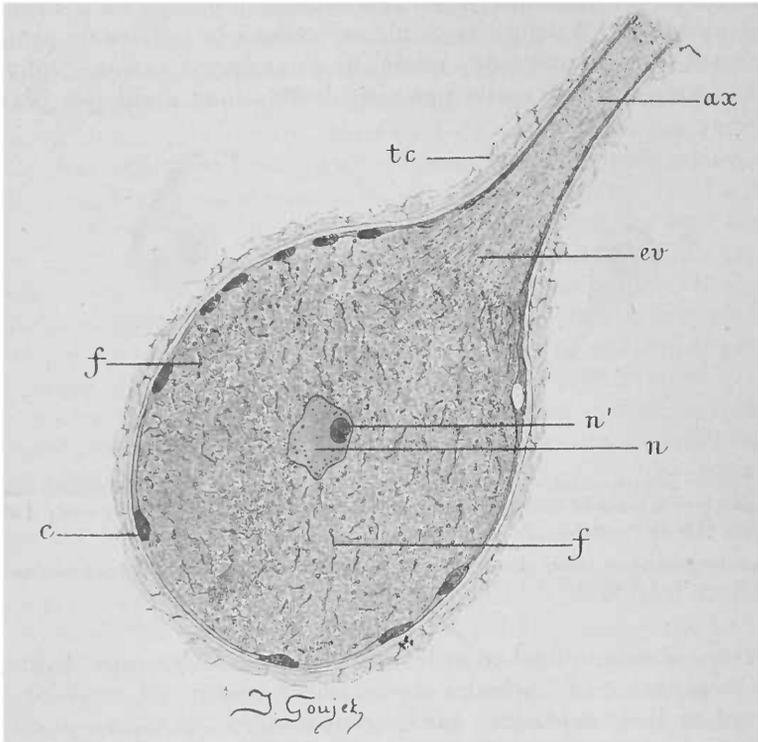


FIG. 727. — Une cellule unipolaire en T du ganglion du nerf acoustique du *Petro-myzon marinus* — fixation lente (un an) par le bichromate d'ammoniaque à 2 p. 100. Lavage à l'eau distillée. Coloration à l'éosine hématoxylique. Conservation dans la glycérine saturée de sel marin.

n, noyau; — *n'*, nucléole de la cellule ganglionnaire. Le globe de celle-ci est partout formé par un embrouillement inextricable de fibrilles au sein d'une substance protoplasmique granuleuse; — *f, f*, certaines de ces fibrilles vues obliquement sur l'étendue de leur parcours répondant à l'épaisseur de la coupe et se montrant sur le plan superficiel comme un petit cercle en section transversale; — *c*, capsule de la cellule ganglionnaire: elle est doublée de noyaux endothéliaux et se prolonge sur le cylindre-axe *ax*; — *tc*, tissu conjonctif.

ev, éventail de fibrilles nerveuses sortant de la cellule pour se résumer en fibrilles nerveuses parallèles tout le long du cylindre d'axe.

Obj. 8, ocul. 4, Reichert, chambre claire.

Quoi qu'il en soit, constamment tant sur les moyennes que sur les petites cellules unipolaires d'un pédicule ou cône d'émergence si

rouge de Bordeaux (*Arch. f. mikroskopische Anat.*, t. XLVI, 2, 1895, p. 345; et FLEMING, même vol.). Ma méthode n'est pas favorable à la recherche des sphères directrices, puisqu'il s'agit d'une fixation lente par le bichromate d'ammoniaque à 1 pour 200.

magnifiquement strié qu'on en peut compter les fibrilles, se dégage un cylindre d'axe unique, fibrillaire, auquel le globe cellulaire pend comme un grain, et qui se poursuit en une fibre nerveuse. Celle-ci, après un certain trajet, se branche en Y ou en T. L'une des branches,

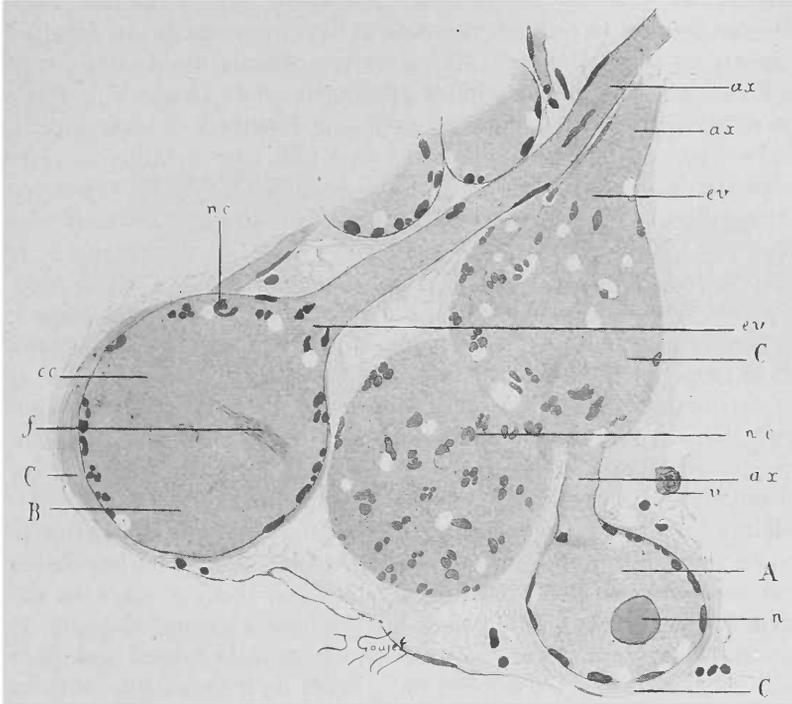


FIG. 728. — Coupe d'un ganglion acoustique du *Petromyzon marinus*, faite dans l'axe de la racine du nerf acoustique. — Durcissement prolongé (un an) par le bichromate d'ammoniaque à 2 p. 100. Coupes à main levée sans durcissement ultérieur. Lavage à l'eau distillée. — Coloration à l'éosine hématoxylique.

A, globe cellulaire d'une des unipolaires du ganglion; *n*, son noyau; — C, C, C, capsule, formée de couches concentriques, qu'on voit ici aisément parce que les capsules ont été coupées obliquement; — *nc*, noyaux de l'endothélium doublant la capsule: ils sont multiformes et se poursuivent avec ce caractère sur la gaine propre du cylindre-axe; — *nc'*, ces mêmes noyaux vus de champ sur une capsule mise au point à sa surface interne tandis que les autres sont vues en coupe optique; — *cc*, protoplasma du globe cellulaire; — *f*, fibrilles groupées en faisceau parcourant ce protoplasma: elles répondent à l'empelotonnement voisin du noyau; — *ax, ax, ax*, prolongement cylindraxile des unipolaires; — *ev, ev, ev*, épanouissement de ses fibrilles en éventail sur le globe cellulaire; — *v*, capillaire sanguin.

la périphérique, s'engage dans le faisceau des bipolaires en y remontant. La centrale marche vers le névraxe, où elle entre avec les fibres centrales des autres bipolaires en réduisant son diamètre de la même façon aussitôt qu'elle a perdu, au niveau précis de la vitrée, sa gaine de Henle.

La gaine de Henle est ici tout à fait semblable à celle entourant les

cellules bipolaires et leurs prolongements. Seulement, tandis qu'autour du corps des bipolaires elle se renfle seulement pour l'entourer sans modifier aucun de ses caractères, elle se différencie en une *capsule* au pourtour du globe des unipolaires. On suit facilement la transformation; car dans le groupe des unipolaires, entre la cellule toute petite et jeune et la cellule colossale arrivée au terme de son développement, on trouve tous les intermédiaires. Autour de la cellule toute petite et jeune règne un simple prolongement de la gaine de Henle qui enveloppe le globe et même parfois ne montre à ce niveau qu'un seul noyau. Autour des unipolaires de la plus grande taille, la gaine de Henle du cylindre-axe se poursuit également. Ses noyaux devenus nombreux, multiformes, font à la surface du globe cellulaire des empreintes qui apparaissent comme des nacelles claires après la légère rétraction de ce dernier sous l'influence de la fixation, parce que c'est là qu'il s'est formé tout d'abord des boules sarcodiques. Ce plan endothélial, qui fait ici manifestement suite à celui des noyaux de la gaine de Henle, est doublé d'une paroi capsulaire hyaline et sans structure (fig. 728), à éclat gras comme celui des vitrées, et qui croît d'épaisseur avec la taille de l'unipolaire, l'étendue et le nombre des noyaux endothéliaux. — C'est là, à n'en pas douter, une formation de l'endothélium. La capsule des cellules nerveuses unipolaires est donc une expansion et une différenciation de la gaine de Henle. Du moins elle apparaît telle manifestement, là où les unipolaires sont débarrassées des dispositifs myéliniques. Il n'y a dans ce cas aucun doute sur sa signification histologique ni morphologique. Il importe de faire remarquer en outre que la capsule devient nettement multilamellaire sur les cellules unipolaires de grande taille. Elle est formée alors de feuillettes concentriques d'une minceur extrême, entre lesquels on ne peut déceler aucun noyau.

Cellules bipolaires des ganglions myéliniques. — On peut comprendre maintenant très aisément la constitution des cellules bipolaires des ganglions cérébro-rachidiens des poissons (fig. 729), découvertes par BIDDER et étudiées depuis complètement par RANVIER (1). Le globe cellulaire, plus ou moins fusiforme mais souvent aussi à peu près sphérique, est constitué exactement comme celui des bipolaires amyéliniques. Seulement son noyau prend place, non au centre exact, mais au voisinage d'un des pôles, tout aussi bien du central que du périphérique. Ce globe occupe le milieu d'un segment interannulaire. La gaine de Schwann, doublée à ce niveau du noyau du milieu du segment, se poursuit à sa surface sans s'interrompre; mais la myéline cesse d'exister à une certaine distance en deçà et au delà. On voit donc la cellule et ses deux prolongements central et périphé-

(1) RANVIER, *Traité technique*, 2^e édition (pp. 544, 780, 797).

rique, le dernier en règle un peu plus volumineux, à nu dans la gaine renflée mais non épaissie en capsule à son pourtour. Les deux prolongements cylindraxiles sont opposites, fibrillaires, et leurs fibrilles s'épanouissent en gerbe à la surface du protoplasma de la cellule nerveuse. A peu de distance du cône d'émergence de chacun d'eux, la gaine de myéline reparaît de chaque côté par un segment cylindro-conique, auquel en succèdent d'autres jusqu'au premier étranglement en deçà et au delà de la cellule. Puis, les deux fibres centrale et périphérique se continuent par des segments interannulaires ordinaires.

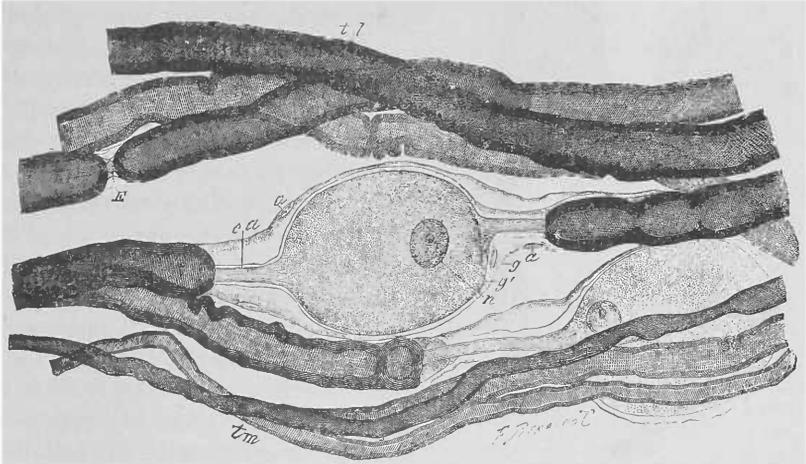


FIG. 729. — Ganglion spinal de la Raie (*Raja batris*), dissocié dans le sérum iodé après fixation de ses éléments par une injection interstitielle d'acide osmique à 2 p. 100. — (D'après RANVIER; fig. empruntée à DÉJERINE).

t, fibre nerveuse à moelle; — E, étranglement annulaire; — ca, cylindre-axe d'un tube nerveux à moelle présentant sur son trajet une cellule ganglionnaire et dépouillé de sa myéline au voisinage de celle-ci; — n, noyau de la cellule nerveuse bipolaire; — g, gaine secondaire; — g', gaine de Schwann épanouie sur la cellule; — a, noyau de la gaine secondaire.

La cellule nerveuse bipolaire occupe donc le milieu d'un segment et elle y est placée dans une lacune du manchon de myéline. Cette disposition, qui se reproduit pour les unipolaires des ganglions des vertébrés supérieurs, a donc une haute signification morphologique. D'autre part, elle semble répondre à un dispositif terminal important de certaines fibres nerveuses à la surface des cellules ganglionnaires, qui devient ainsi plus facile par la disparition de l'enveloppement myélinique.

Chez les plagiostomes tout comme chez les cyclostomes, chaque fibre nerveuse (tout aussi bien motrice que sensitive) est individuellement entourée par une gaine : la « gaine secondaire » de RANVIER. Cette gaine n'est autre chose qu'une gaine de Henle, semée de noyaux endothéliaux. Elle se poursuit en se renflant à la surface du corps

cellulaire des bipolaires ganglionnaires en leur formant un manchon lâche; tandis que la gaine de Schwann reste appliquée à la surface tant du globe cellulaire que de ses deux prolongements opposés, central et périphérique, tant qu'ils ne sont pas derechef enveloppés par la gaine de myéline.

Cellules unipolaires des ganglions cérébro-rachidiens des vertébrés supérieurs. — Les cellules unipolaires des ganglions cérébro-rachidiens des mammifères, des oiseaux,

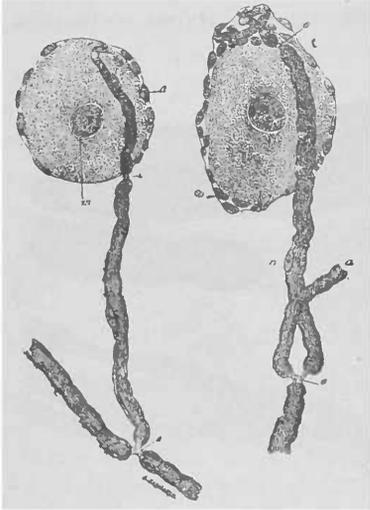


FIG. 730. — Deux cellules nerveuses des ganglions spinaux du Lapin, isolées par dissociation après injection interstitielle d'une solution d'acide osmique à 1 p. 200. Coloration par le picrocarminate; conservation dans la glycérine. — (D'après RANVIER; fig. empruntée à DÉJERINE).

e, étranglement du tube en T; — *n*, noyau du premier segment interannulaire de la branche cellulaire du T; — *e'*, premier étranglement annulaire de la branche cellulaire du T; — *m*, noyau de la cellule ganglionnaire; — *x*, noyau de l'endothélium capsulaire.

des reptiles et des batraciens, sont constituées sur un type général identique et qui, sauf la complication introduite par l'existence de la myéline, reproduit essentiellement celui des unipolaires des ganglions amyéliniques des cyclostomes décrits plus haut. On trouve également toujours dans un seul et même ganglion spinal, tel que celui du Lapin par exemple, des unipolaires de taille et de développement différents les unes à côté des autres. La taille du noyau, comme l'a fait remarquer RANVIER, est toujours proportionnelle à celle de la cellule.

Isolées par dissociation après qu'on a fixé par injection interstitielle, soit d'une solution d'acide osmique à 2 pour 100, soit de mélange osmio-picrique, les cellules unipolaires (fig. 730) se montrent sous la forme d'un globe assez régulièrement sphérique entouré d'une capsule doublée d'un rang de noyaux plus ou moins multiformes, disposés sur une seule rangée. Il s'en dégage une fibre nerveuse unique, formant le pédicule du corps cellulaire, et immédiatement revêtue d'une gaine de myéline. Après avoir présenté un premier étranglement et fourni un deuxième segment interannulaire, cette fibre se met en rapport avec une des fibres à myéline de la racine sensitive qu'elle aborde constamment par l'extrémité de son dernier segment au niveau d'un étranglement annulaire. Son filament axile se divise alors en un T dont l'une des branches file dans le segment central du tube nerveux radulaire pour former le cylindre-axe à marche vers la moelle

de celui-ci. L'autre branche forme le cylindre-axe de la fibre sensitive, qui fait suite en droite ligne à celui de la fibre radulaire et semble le continuer ; mais il ne s'agit ici que d'une apparence (fig. 731).

Le cylindre-axe de la branche cellulaire du T est à lui seul aussi gros que ceux de ses deux branches centrale et périphérique. L'on peut même voir que dans le nœud du T formé par le concours de l'extrémité de trois segments interannulaires, il se fend en fourche pour filer d'une part vers la périphérie, d'autre part vers la moelle — la branche centrale ou radulaire étant le plus souvent (v. LENHOSSÉK) plus grêle que la périphérique, mais pas toujours. C'est cette branche centrale qui est généralement considérée comme répondant au cylindre-axe de la cellule ganglionnaire ; tandis que la branche périphérique répondrait au prolongement réceptif et aurait de ce chef la signification d'un prolongement protoplasmique projeté à grande distance, et acquérant par cela même le caractère d'un élément de cordon nerveux.

Il convient toutefois de faire remarquer que, sur un grand nombre de branchements en T, on ne voit pas nettement le cylindre-axe venu de la cellule ganglionnaire se diviser simplement en

fourche. On observe alors un chiasma complet, c'est-à-dire que le point de concours des cylindres d'axe se montre alors formé : 1° d'un faisceau de fibres qui s'engagent à droite ; 2° d'un faisceau de fibres qui s'engagent à gauche ; 3° de fibres qui passent droit sous la fourche ou qui, en petit nombre, remontent dans le cylindre d'axe épais issu de la cellule ganglionnaire. On peut donc prévoir que la réalité du dispositif n'est pas toujours aussi simple que le supposerait, par exemple, le schéma de VAN GEHUCHTEN.

La branche à cylindre-axe épais répondant au pédicule de la cellule ganglionnaire est formée d'un nombre variable de segments interan-

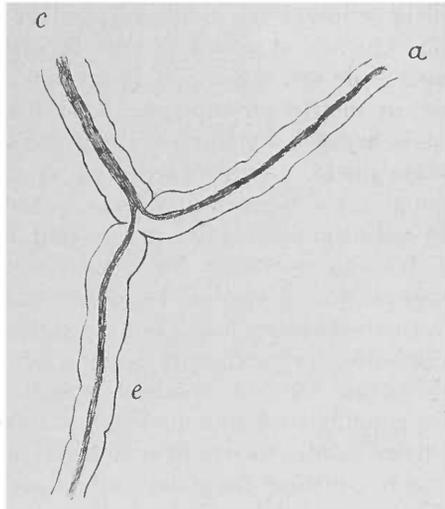


FIG. 731. — Tube nerveux en T, pris dans une coupe d'un ganglion des paires rachidiennes du Chien. Fixation par le bichromate d'ammoniaque à 2 p. 100 ; coloration au picrocarmine ; conservation dans la résine Damar après passage successif dans l'alcool, l'essence de girofle et essence de bergamote.

c, branche cellulaire ; — *a*, branche centrale (axile), s'engageant dans la racine postérieure ; — *e*, branche périphérique (dendritique) s'engageant dans le nerf mixte pour y constituer une fibre nerveuse sensitive.

nulaires (deux à trois), suivant que le corps de cette cellule a pris place plus ou moins loin de la bifurcation en T dans le ganglion. Ces segments interannulaires sont semblables à ceux des fibres nerveuses ordinaires et limités par une gaine de Schwann. Au moment où la branche pédiculaire aborde la capsule de la cellule nerveuse, elle se confond avec celle-ci, dit RANVIER, de telle façon qu'il considère la capsule comme un prolongement de la gaine de Schwann au pourtour de la cellule. Puis, ajoute-t-il, la fibre nerveuse, dépouillée de la gaine de Schwann et ayant pénétré la capsule, « chose curieuse, munie encore de son enveloppe de myéline, se contourne et se replie avant de se mettre en rapport plus intime avec le globe ganglionnaire. Mais avant de l'atteindre, elle perd complètement sa myéline, de telle sorte que le cylindre-axe est nu, comme dans la cellule bipolaire des ganglions spinaux des poissons, quand la fibre nerveuse pénètre dans la cellule ganglionnaire proprement dite (1) ».

D'un autre côté, O. FRAENTZEL (2) a montré que les noyaux de la capsule des unipolaires répondent chacun à une cellule endothéliale à bords rectilignes, tout à fait semblable à celle d'une gaine de Henle. Il est facile de répéter cette démonstration par une injection interstitielle de nitrate d'argent ou mieux de mélange osmio-picro-argentique dans les ganglions spinaux du Veau, par exemple. Chaque capsule péricellulaire montre un dessin endothélial parfaitement régulier régissant sur tout le pourtour des globes cellulaires (fig. 732). D'autre part, la capsule des unipolaires des ganglions amyéliniques est manifestement un prolongement de la gaine de Henle qui, chez les cyclostomes et les plagiostomes, entoure individuellement les fibres nerveuses dans les ganglions. Il est donc probable que dans les ganglions où les unipolaires ont pris le type myélinique, la capsule est plutôt une formation homologue de la gaine de Henle qu'une différenciation de la gaine de Schwann. Seulement, cette formation ne s'est développée que là où le dispositif nerveux a repris le type amyélinique : c'est-à-dire au pourtour du corps de la cellule ganglionnaire.

Au point de vue de leur structure intime, les unipolaires des ganglions cérébro-rachidiens ont donné lieu aux mêmes discussions que les cellules nerveuses en général. Je ne reviendrai sur ce sujet que pour relater l'opinion de DOGIEL (3), fondée sur ses recherches

(1) L. RANVIER, *Traité technique d'Histologie*, 2^e édit., p. 798.

(2) O. FRAENTZEL, Beitrag zur Kenntniss von Structur der spin. u. symp. Ganglienzellen (*Virchow's Archiv*. 1867, t. XXXVIII, p. 549).

(3) G. MARINESCO (*Comptes rend. de l'Acad. des sciences*, 12 avril 1897), après l'emploi de la méthode de Nissl, a établi une division parmi les cellules des ganglions spinaux d'après l'aspect de leur protoplasma, division qu'il illustra de considérations théoriques très ingénieuses sur le rôle respectif des diverses figurations mises en évidence par la méthode adoptée par lui. Il décrit : — « un premier type de cellules

par la méthode du bleu de méthylène, où intervient au minimum l'action perturbatrice et souvent fallacieuse des réactifs coagulants suivie de colorations électives qui portent trop souvent sur des figures artificielles. Dans le globe des unipolaires du Chat, DOGIEL

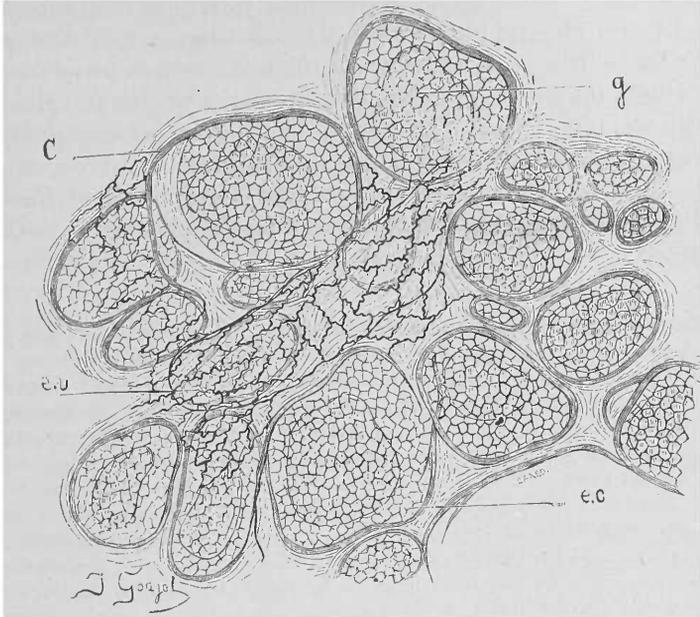


FIG. 732. — Coupe épaisse, pratiquée en travers d'un ganglion des racines postérieures du Veau (région dorsale), après injection interstitielle d'une solution de nitrate d'argent à 1 p. 100. Elle a été faite à main levée sans durcissement ultérieur, puis montée dans le baume du Canada par les procédés ordinaires. — (Faible grossissement.)

C, marge de la capsule, vue par transparence dans la coupe épaisse et formant une ombre large, mais qui ne répond pas à une membrane : on voit cette marge se poursuivre ici sur le pédicule de la cellule, répondant à l'origine de son prolongement cylindrique ; — g, globe de la cellule nerveuse rétractée dans sa capsule, laquelle, au contraire, est fixée en place dans sa forme ; — ec, endothélium capsulaire ; — ev, endothélium d'un vaisseau sanguin du ganglion (veinule).

décrit une fibrillation d'une ordonnance admirable. Un système de fibrilles en gerbe, épanouissement de celles du cylindre d'axe au niveau de son cône d'émergence, ou plutôt constituant l'origine de celles-ci, montent comme des méridiens pénétrants dans l'intérieur du globe.

volumineuses, à substance achromatique organisée formant un réseau à mailles assez larges, délimitées par des trabécules minces ou moyennes et à substance chromatique se présentant ordinairement sous forme de corpuscules polygonaux ; un deuxième type de cellules à réseau plus dense, à points nodaux nombreux ; enfin un troisième type présentant un feutrage de fibrilles épaisses qui peuvent être ondulées ou en tourbillons. Dans ces derniers cas, les éléments chromatophiles sont oblongs, ovoïdes ou fusiformes.

Un autre système forme, à la périphérie, une série de cercles parallèles très rapprochés qu'on peut suivre même dans une certaine étendue du cylindre d'axe. Ces deux ordres de fibrilles zonales et méridiennes, vues dans leur ensemble, se croisent sur la cellule comme le dessin du dos d'une montre. La substance chromatophile, qui prend avec élection et tout d'abord le bleu tandis qu'il faut pour colorer les fibrilles une action très prolongée, occupe les intervalles des fibrilles tant dans le globe que dans le cône d'origine du cylindre-axe. Elle se présente sous forme de très petits granules et plus exceptionnellement sous celle de petits amas anguleux (*Schollen*) dont la forme est commandée par celle des espaces interfibrillaires. Rien ne rappelle ici, comme on le voit, les figurations obtenues par la méthode de NISSL (1).

(1) CH. BONNE, un de mes élèves les plus distingués, vient de reprendre cette étude de la cellule unipolaire des ganglions spinaux non plus par une seule méthode, mais par des méthodes multiples en ne tenant compte que de leurs résultats convergents (*Recherches sur les éléments centrifuges des racines postérieures*, thèse de Lyon, juillet 1897). Il conclut que « la comparaison des résultats donnés par la méthode de Nissl avec ceux que fournit l'observation de ganglions traités par la méthode de Dogiel, ou tout autre procédé d'imprégnation directe par le bleu de méthylène avant fixation, porte à ne pas considérer comme véritablement préformés tous les aspects décrits plus haut, ainsi que, en général, les dispositions diverses des corpuscules chromatophiles des autres sortes de cellules nerveuses : corpuscules qui, observés à de forts grossissements, par leurs formes anguleuses, irrégulières, toujours commandées par la disposition des parties voisines (noyau, bords de la cellule, bifurcation d'un prolongement protoplasmique) sur lesquels ils se moultent, rappellent une coagulation subite avec bouleversement plus qu'une structure préformée ». — CH. BONNE a étudié analytiquement la production de ce bouleversement. Il l'a vu se produire à l'instant même où l'on fait arriver de l'alcool, une solution de sublimé, etc., sur une cellule colorée vivante par le bleu de méthylène; ou même non colorée et observée à un très fort grossissement. Le réactif de Bethe (molybdate d'ammoniaque) quoique beaucoup plus délicat, produit une action analogue sur le protoplasma des cellules de la rétine. Ce bouleversement, cette conglomération des granulations qui forment le chagriné fin et uniforme de la cellule colorée vivante ou, du moins, dans des conditions qui se rapprochent le plus de l'état vivant, cette fusion en blocs beaucoup plus gros et irréguliers, n'est d'ailleurs pas elle-même uniforme. Elle varie avec la nature de l'agent fixateur coagulant (alcool, sublimé, molybdate d'ammoniaque), suivant aussi la brusquerie de la fixation. On a alors ou bien un aspect fragmentaire uniforme, ou bien toutes les différentes variétés de chromatolyse centrale et périnucléaire ou périphérique qui est censée démasquer « la structure réticulaire du spongoplasma » telle qu'on l'a récemment décrite dans l'empoisonnement expérimental par l'alcool, l'arsenic, etc. Ce sont donc là des figurations artificielles sur lesquelles il ne convient de fonder aucune conception cytologique réellement solide.

Certainement, comme l'a fait remarquer DOGIEL, l'aspect homogène du protoplasma vivant ne prouve pas qu'il soit privé de granulations, c'est-à-dire de productions chimiquement différenciées et limitées dans son sein. Il suffit qu'elles aient le même indice de réfraction que le reste du protoplasma pour qu'elles soient invisibles dans l'état vivant. C'est ce que prouve le bleu de méthylène, qui teint certaines parties, dessine les perles, etc., dans des cellules et des prolongements de cellules homogènes

Tel est le type classique et jusqu'ici universellement accepté, des cellules ganglionnaires. Mais il existe en réalité, dans les ganglions cérébro-rachidiens, des variétés de cellules et de dispositif nerveux découvertes récemment et qui ont une grande importance, tant morphologique que probablement fonctionnelle.

Variétés des cellules unipolaires et dispositifs nerveux péri-cellulaires. — Un premier fait intéressant, bien mis en évidence par DOGIEL (1), c'est que les cellules unipolaires du type ordinaire, dont le prolongement unique se divise en T, peuvent donner des fibrilles nerveuses collatérales de ce prolongement, en amont toujours de sa subdivision en deux, c'est-à-dire entre le globe cellulaire et le nœud du T. C'est au niveau des étranglements annulaires qu'il a vu sortir ces collatérales, et il peut y en avoir aussi deux ou trois avant la bifurcation. De plus, celle-ci peut se faire non plus par deux branches, mais par trois. La bipolarité exacte de la cellule ganglionnaire n'existe donc

et transparents comme le verre s'ils n'ont été atteints par le bleu. Ce dernier exerce une coloration élective dans ce cas et non une action fixatrice comme l'ont soutenu HELD et FISCHER, par exemple. Des têtards de Grenouille peuvent en effet vivre plusieurs jours dans le bleu de méthylène et leurs éléments nerveux s'y teignent en bleu intense, sans cesser de fonctionner (A. FISCHER, Zur Kritik der Fixirungsmethoden. *Anat. Anzeiger*, Bd. IX). Les cils vibratiles des cellules teintées en bleu continuent de vibrer, les spermatozoïdes se colorent fortement sans perdre leur capacité vitale. Des œufs d'Oursin fortement colorés se divisent normalement jusqu'à la fin (K. BARDELEBEN, *Verb. Anat. Ges.*, 1891). Pour le moment, on ne connaît que le bleu de méthylène qui décèle ainsi dans le protoplasma des cellules nerveuses une substance chromatophile particulière, dont le chimisme est tel qu'il se fixe dessus. Il peut et il doit même y en avoir d'autres; mais actuellement nous ne connaissons pas l'état réel qu'elles affectent au sein du protoplasma des cellules nerveuses. Cette conclusion, toute modeste quelle soit, me paraît préférable à des conceptions fondées sur l'apparition de figurations consécutives à la dislocation du protoplasma, et à l'expression complexe de substances les unes préformées, les autres dues à la désorganisation des parties, dans les intervalles des portions coagulées du corps cellulaire.

Depuis longtemps RANVIER (*Traité techn. d'histol.*, 2^e édition, p. 801) avait remarqué la différence de teintes et de rétraction par départ de gouttes sarcodiques éprouvée par les diverses cellules d'un même ganglion spinal fixé par le bichromate d'ammoniaque. On peut faire la même observation dans les fixations les mieux soignées par l'acide osmique, par le liquide chromio-osmique et le sublimé (LENHOSSÉK, — FLEMING), par le liquide d'Hermann (CH. BONNE). Il existe des différences absolument contingentes soit entre les parties d'une même cellule, soit entre des cellules voisines: cela tout aussi bien dans les ganglions dont la racine a été sectionnée que dans ceux du côté sain. Il y a là, comme le fait remarquer RANVIER, une inconnue, qui probablement réside dans des différences de constitution individuelles, soit temporaires, soit permanentes des diverses cellules nerveuses; car le fait se reproduit pour celles du névraxe. En tout cas, ce qui précède permet largement de ne pas accorder de réelle importance aux descriptions récentes des lésions des cellules ganglionnaires après section des racines postérieures. Je souscris entièrement à cette conclusion de CH. BONNE.

(1) A. S. DOGIEL, Der Bau der Spinalganglien bei Säugethieren (*Anatomischer Anzeiger*, t. XII, p. 140, 1896).

plus. Cette cellule peut donner d'autres prolongements que le cylindre-axe de la fibre périphérique et le cylindre-axe de la fibre radulaire,

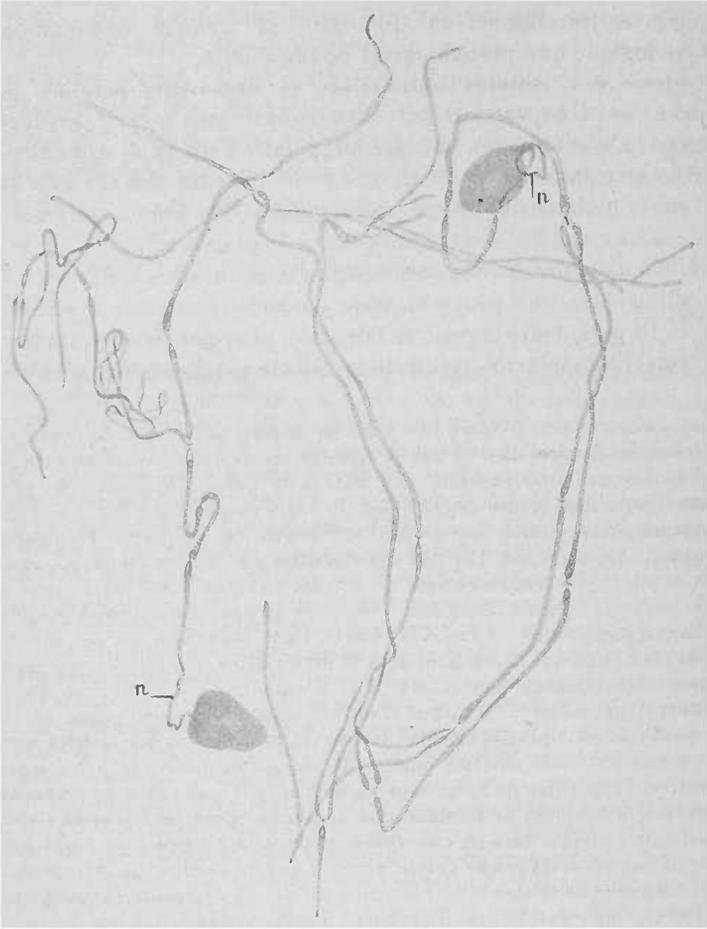


FIG. 733. — Deux cellules unipolaires du 2^e type de DOGIEL, prises dans un ganglion spinal du Chat. Elles diffèrent des cellules à prolongement en T ordinaires en ce que leur cylindre d'axe (*n, n,*) se divise en une série de fibres à myéline se distribuant dans le ganglion.

n, n, cylindre d'axe de la fibre nerveuse à myéline en T. Celle-ci, après avoir présenté sur son trajet un ou deux étranglements annulaires, se divise en deux fibres à myéline dont le trajet est compris tout entier dans le ganglion. — (D'après DOGIEL. Obj. 5 de Reichert, chambre claire). Préparation au bleu de méthylène direct.

sans qu'on puisse d'ailleurs se prononcer sur la question de savoir si les collatérales ou la troisième branche du T ont la signification de prolongements cylindraxiles ou de filaments d'origine protoplasmique. La seconde interprétation ramènerait, on le conçoit, les cellules

dites unipolaires à des cellules en réalité multipolaires, telles que les a décrites SPIRLAS dans les ganglions rachidiens fœtaux.

Mais la découverte principale de DOGIEL est celle des cellules unipolaires d'un « second type » (fig. 733). Leur prolongement unique, au lieu de se diviser en un T dont l'une des branches va à la moelle et l'autre à la périphérie, se divise et se subdivise un grand nombre de fois en Y, comme les fibres nerveuses ordinaires au niveau des étranglements annulaires, et cela sans sortir du ganglion. Ces branches multiples émettent ensuite des fibres amyéliniques qui elles aussi ne quittent pas le ganglion, et se terminent les unes interstitiellement, les autres autour des cellules du type ordinaire (c'est-à-dire à prolongement divisé en T), par des dispositifs péricellulaires très intéressants. — Ceux-ci sont de deux ordres : *péricapsulaires* et *intracapsulaires*. Dans le premier cas, on voit des branches à myéline gagner le globe d'une cellule unipolaire et former sur le pourtour de sa capsule un développement plus ou moins compliqué, en se divisant et se subdivisant en segments interannulaires courts pliés et repliés en divers sens. De là, se dégagent des fibres amyéliniques formant un rets autour et à la surface de la capsule. Dans le second cas, une fibre à myéline engage à l'intérieur de la capsule l'extrémité de son dernier segment interannulaire, de façon que le dernier étranglement visible et son corps biconique y soient compris. Puis le cylindre d'axe se résout, à la surface du corps cellulaire de l'unipolaire, en un lacis de fibrilles amyéliniques terminales que DOGIEL considère comme un réseau (fig. 724).

Les cellules unipolaires du second type — ou *cellules intra-ganglionnaires* de DOGIEL — sont, de leur côté, l'objet d'un enveloppement comparable, par des entrelacs terminaux ou rets de fibres amyéliniques formant l'épanouissement des branches de subdivision du cylindre-axe des fibres nerveuses entrées dans le ganglion par sa racine sympathique. Ce sont elles qui reçoivent aussi une impression venue du dehors directement par leur globe cellulaire, puis qui la reportent aux unipolaires en T par leurs corbeilles terminales propres, péricapsulaires ou intracapsulaires. Ces corbeilles (fig. 735) avaient été signalées pour la première fois par EHRLICH (1). Les cellules intraganglionnaires ont, dans le centre périphérique, une signification analogue à celle des amacrines ou mieux des cellules à cylindre-axe court de GOLGI dans les centres myélocéphaliques. Elles établissent un relai entre des cellules sympathiques situées hors du ganglion et les cellules à prolongement en T individualisant les neurones sensitifs. L'action propre de la cellule sympathique n'arrive au neurone

(1) EHRLICH, Ueber die Methylenblauraction der lebenden Nervensubstanz (*Deutsche med. Wochenschr.*, n° 4, 1896).

sensitif que par l'intermédiaire de la cellule intraganglionnaire. Sur celle-ci et sur la cellule unipolaire sensitive, la projection se fait par un enveloppement en rets du globe cellulaire, et probablement là, dans les deux cas, il existe un dispositif terminal (1).

C'est du moins ce que permettraient de supposer les observations

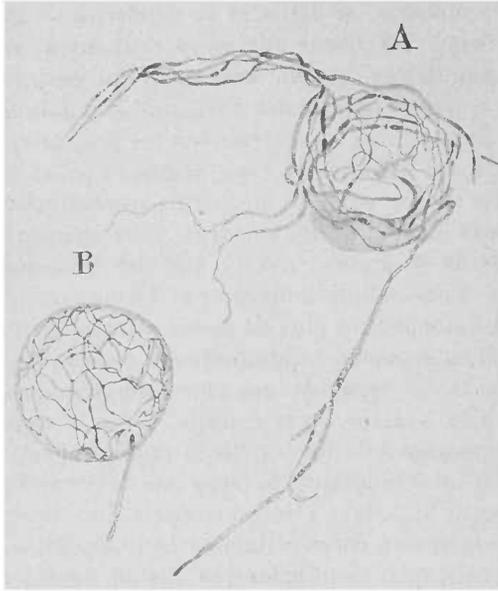


FIG 734. — Rets péricapsulaire et péricellulaire formés tous les deux par les divisions du cylindre-axe des unipolaires à branches de subdivision multiples et à distribution intra-ganglionnaire des ganglions spinaux du Chat. (D'après DOGIEL.) — Bleu de méthylène direct; fixation par le picrate d'ammoniaque; conservation dans la glycérine. — (Obj. 6 de Reichert, chambre claire.)

A, rets péricapsulaire formé par un entrelacs de fibres à myéline grêles; -- B, rets intracapsulaire issu d'une seule fibre à myéline et formé par une intrication de fines fibres amyéliniques.

très intéressantes de G. CARL HUBER (2) sur la Grenouille- Bœuf d'Amérique (*R. Catesbiana*). Il a constaté à l'intérieur des capsules des

(1) DAAE, admet que les cellules des ganglions spinaux du Cheval sont unipolaires, en ce sens que de chaque cellule part une grosse fibre nerveuse unique qui représente son prolongement. Mais ce n'est que dans quelques cellules que ce prolongement aborde directement et sans se diviser le globe cellulaire. Le plus souvent, il se diviserait, à l'intérieur de la capsule ou même en dehors de celle-ci, en plusieurs fibres à myéline pouvant se ramifier elles-mêmes et intercepter un rets en se contournant en plusieurs sens, pour se raccorder ensuite avec divers points du globe cellulaire. La cellule en apparence unipolaire serait donc en réalité multipolaire (*Arch. f. mikroskopische Anatomie*, t. XXXI).

(2) G. CARL HUBER, The spinal ganglia of Amphibia (Histol. laboratory, Univ. of Michigan, *Anat. Anzeiger* 1896, p. 417). — HUBER s'est lui-même servi d'une

arborisations amyéliniques, terminées par des branches libres élargies à leur extrémité en disques terminaux très semblables aux disques tactiles des fibrilles nerveuses intra-épidermiques du groin du Porc. Ces fibres se dégagent de fibres amyéliniques tournées et embrouillées en spirale tout autour du prolongement cylindraxile de l'unipolaire ; et HUBER en a figuré certaines qui naîtraient de ce cylindre-axe lui-

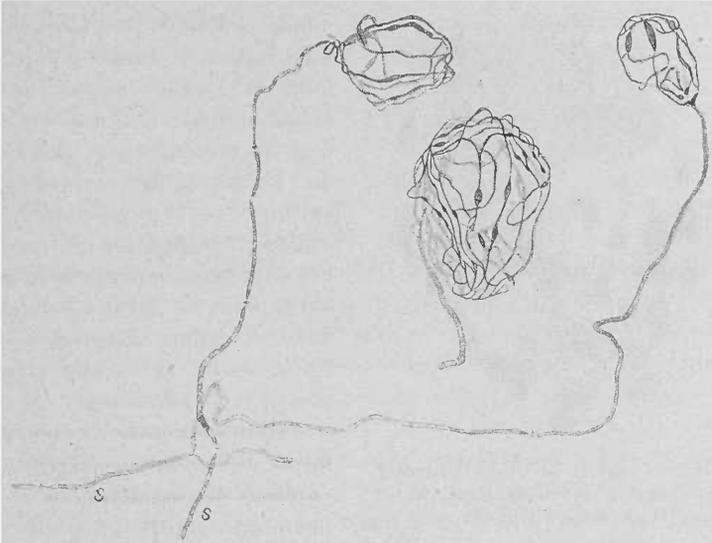


FIG. 735. — Fibres nerveuses sympathiques *s, s*, formant des rets péricellulaires autour des cellules nerveuses des ganglions spinaux du 2^e type de DOGIEL (dont le cylindre d'axe se distribue et se termine dans le ganglion après s'être subdivisé en plusieurs fibres à myéline). — Chat; procédé du bleu de méthylène direct, fixation par le picrate d'ammoniaque et conservation dans la glycérine. (D'après DOGIEL. — Obj. 6 de Reichert, chambre claire.)

même. Ce dernier fait, s'il était vérifié, aurait une grande importance théorique : non parce qu'il démontrerait que les unipolaires sont en réalité multipolaires, mais — il s'agit ici d'un dispositif réellement terminal — parce qu'il montrerait que des collatérales de la partie du prolongement unique de l'unipolaire répondant à son cylindre-axe, peuvent réfléchir sur la cellule une portion de l'influx nerveux issu d'elle-même ou qui vient de la traverser.

Les *disques terminaux* observés par HUBER s'étalent à l'intérieur de la capsule ou s'apposent à la surface du globe cellulaire qui alors

méthode vitale: bleu de méthylène et fixation par la méthode de BETHE. Il a étudié les dispositifs dont il est question dans le texte sur *Rana Catesbiana*, *Chelhydra serpentina* où les « disques terminaux » sont plus petits, et où les corbeilles cellulaires peuvent être mises en évidence par le bleu de méthylène, sans qu'on puisse les rattacher sûrement à leurs fibres nerveuses d'origine.

s'excave légèrement en forme de cloche (fig. 736), pour recevoir par sa face creuse l'arborisation cylindraxile. Autour de chaque disque adhérent au protoplasma de l'unipolaire, on voit un halo clair indicateur d'un état particulier et probablement, conséquence d'un chimisme spécial au point de contact. Je n'ai pu me procurer de Grenouilles-Bœuf pour vérifier les observations de HUBER, que

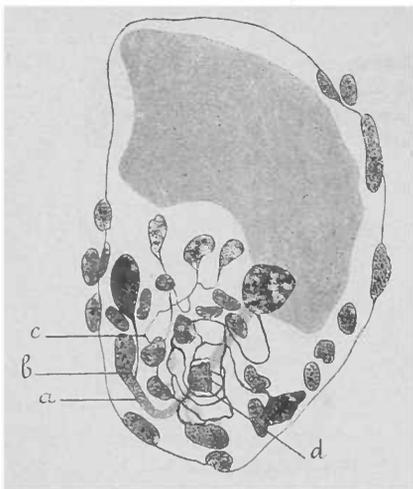


FIG. 736. — Cellule nerveuse unipolaire d'un ganglion spinal de *Rana Catesbiana*. (D'après CARL HUBER.)

a, cylindre-axe; — b, ramification secondaire du cylindre-axe avec son disque terminal; — c, branche secondaire, se divisant à l'intérieur de la capsule en trois rameaux plus fins; — d, branche secondaire tordue autour du cylindre-axe.

toutefois à cause de leur réelle importance je crois devoir relater ici. J'ajouterai que chez le même animal, il a observé au tour du prolongement unique et de l'arborisation amyélinique spirale des unipolaires, des noyaux n'appartenant pas à l'endothélium capsulaire et qu'il assimile aux « noyaux polaires » décrits depuis longtemps par COURVOISIER (1) et plus récemment par V. LENHOSSÉK (2).

Cellules bipolaires et multipolaires des ganglions cérébro-rachidiens des mammifères. — De même que dans les ganglions des cyclostomes, il y a toujours dans ceux du type myélinique un certain nombre de cellules bipolaires mélangées aux unipolaires (DOGIEL, chez le Chien, le Chat, le Cobaye, etc.), mais elles sont rares et peuvent être rapportées à des neurones dont le développement s'est achevé sur le type larvaire. Leur existence dans les ganglions ne semble avoir qu'une valeur purement morphologique et représentative. — Tout autre est l'importance des *cellules multipolaires*. Celles-ci, nombreuses chez les embryons (Poulet et Chevreau), se rencontrent aussi chez les mammifères adultes. Ce sont là des *cellules sympathiques*. Nous verrons un peu plus loin que les centres périphériques d'ordre sympathique procèdent embryologiquement de la crête neurale. Il n'est donc pas étonnant que quelques neurones de cet ordre soient restés dans

(1) COURVOISIER, Ueber die Quellen der Spinalganglien sowie der Sympathicus beim Frosch (*Archiv f. mikrosk. Anat.*, t. IV, 1868).

(2) VON LENHOSSÉK, Untersuchungen ueber die Spinal ganglien des Frosches (*ibid.*, t. XXVI, 1886).

le ganglion spinal. Pour la plupart, cependant, les cellules sympathiques restent en dehors de la capsule conjonctive entourant le ganglion. En revanche, on l'a vu déjà, le ganglion est abordé par de nombreuses fibres sympathiques venues du dehors. Celles-ci prennent leur terminaison à son intérieur par des dispositifs d'enveloppement des cellules intraganglionnaires de DOGIEL ; ou bien elles le traversent de part en part et vont plus loin : ce sont des fibres *nerveuses centrifuges* du ganglion cérébro-spinal.

Fibres nerveuses des ganglions spinaux. — Sur une coupe transversale passant par le névraxe, le ganglion spinal et les racines d'un embryon de Veau de 65 millimètres fixé par les vapeurs d'acide osmique, on peut aisément constater ceci : la masse du ganglion, formée de cellules toutes rapprochées les unes des autres, figure un fuseau. Des deux pôles du fuseau, se dégagent deux faisceaux de cylindres d'axe. Le faisceau issu du pôle dorsal contourne la moelle et aborde celle-ci tout à fait en haut. C'est la future racine postérieure. Le faisceau né du pôle ventral du ganglion se dirige vers la racine antérieure et la rejoint. Tous deux sont exclusivement formés de cylindres d'axe et ne contiennent pas une seule cellule (1). Le ganglion dans son ensemble est donc bipolaire comme l'est à l'origine chacune de ses cellules nerveuses prises en particulier. Il émet par ses pôles deux ordres de fibres : les dorsales qui vont dans la moelle, les ventrales qui, par la voie du nerf mixte, vont à la périphérie pour constituer les fibres sensibles des nerfs rachidiens. Le fait est alors évident.

A ce moment, en effet, toutes les fibres du faisceau dorsal, encore amyéliniques, représentent les prolongements centraux des cellules du ganglion, qui sont ou encore bipolaires, ou en train de se transformer en unipolaires (voy. fig. 733, p. 944). Toutes les fibres du faisceau ventral, également amyéliniques, répondent à des prolongements périphériques de ces mêmes cellules ganglionnaires.

Dans les ganglions spinaux des mammifères adultes, la *racine postérieure* ou « racine dorsale » du ganglion est essentiellement formée par les branches des fibres en T des cellules ganglionnaires répondant aux prolongements centraux. Le bref cordon d'union du ganglion à la racine antérieure réunit les branches des fibres en T répondant aux prolongements périphériques de ces mêmes cellules ganglionnaires devenues unipolaires. C'est là du moins la formule

(1) Il existe bien dans les ganglions des mammifères quelques cellules aberrantes, très contingentes, engagées exceptionnellement dans la racine postérieure, sur les confins de sa jonction au corps du ganglion. CH. BONNE (*loc. cit.*, p. 67) les a toujours trouvées, chez le Chien, cantonnées dans la racine sur une étendue de quelques millimètres au plus. Jamais elles ne dépassent les limites du quart interne de la racine et restent même toujours bien en deçà.

actuelle, issue de la conception de RANVIER (1) que VON LENHOSSÉK qualifie à bon droit de « géniale (2) ».

Les *racines postérieures*, renfermant tous les prolongements centraux des unipolaires du ganglion devenus chacun le cylindre-axe d'une fibre nerveuse à myéline, ont exactement la constitution d'un cordon nerveux périphérique dans leur parcours du ganglion à la moelle. Les fibres possèdent une gaine de Schwann, des étranglements équidistants, et conséquemment sont formées de segments interannulaires successifs. Elles sont en général plus grêles (Chien) que celles de la racine antérieure ou motrice du ganglion. Leurs cylindres d'axe sont considérés par les auteurs qui ont employé la méthode du chromate d'argent (v. LENHOSSÉK, G. RETZIUS, VAN GEHUCHTEN), comme en règle moins volumineux que ceux des fibres nerveuses sensibles périphériques, auxquels ils attribuent la signification de prolongements protoplasmiques. Ces fibres sont séparées les unes des autres par du tissu conjonctif intrafasciculaire ordinaire, et nourries par des vaisseaux sanguins en tout disposés comme dans les cordons nerveux. Enfin, elles abordent la moelle par le sillon collatéral postérieur. Les *racines antérieures* se comportent de la même façon, et sortent par le sillon collatéral antérieur. Mais leurs fibres se poursuivent dans la moelle à travers les cordons latéraux jusqu'aux cornes antérieures. Dans ce trajet intra-médullaire, elles perdent leur membrane de Schwann et se continuent sous forme de fibres à myéline du type neuraxial, c'est-à-dire dépourvues de segments interannulaires. Voici comment s'effectue cette continuation. La fibre nerveuse radiculaire traverse la pie-mère et s'engage dans la mince couche de névroglie sous-pié-mérienne qui règne sur tout le pourtour de la moelle. L'engagement ne répond pas en règle à l'extrémité, mais à un point quelconque du dernier segment interannulaire. Tantôt le noyau du milieu de celui-ci reste en dehors du névraxe : c'est ce qui arrive si le segment n'est engagé dans la moelle que de moins de sa moitié. Tantôt, on ne voit plus de gaine de Schwann ni de noyau placé dans une dépression en capsule de la myéline le long de la fibre engagée : c'est ce qui arrive quand l'engagement a dépassé la moitié de la longueur du dernier segment. En ce cas, on trouve bien à la surface de la fibre engagée quelquefois un noyau ; mais il fait saillie et est logé dans une masse de protoplasma enveloppant la myéline comme d'un manchon. C'est la caractéristique de la fibre à moelle des

(1) L. RANVIER, Des tubes nerveux en T et de leurs relation avec les cellules ganglionnaires (*C. R. de l'Acad. des sciences*, p. 1274, 1875).

(2) « Geistvolle Divination », ce n'est en effet que neuf ans après que v. LENHOSSÉK démontra, dans les ganglions spinaux de la Grenouille, qu'une des branches de division du T va à la périphérie, tandis que l'autre gagne la moelle (*Arch. f. mikroskopische Anatomie*, t. XXVI, p. 227, 1886).

centres. La gaine de Schwann cesse en effet d'exister net, comme l'a montré RANVIER, dans la traversée de la pie-mère ou un peu au delà. Les segments cylindro-coniques subsistent autour du cylindre d'axe, et celui-ci se poursuit directement dans le névraxe sous forme de filament axile d'une fibre nerveuse à myéline des centres (1).

Les cylindres d'axe des fibres radiculaires antérieures sont formés par les filaments de Deiters des cellules multipolaires des cornes antérieures de la moelle. Ils représentent chacun la partie essentielle d'une fibre nerveuse exclusivement motrice. Les cylindres d'axe des fibres radiculaires postérieures engagées dans la moelle pénètrent directement dans la portion externe du cordon postérieur. Là, ils se bifurquent en une branche ascendante et une branche descendante, qui deviendront l'une et l'autre le cylindre-axe d'une fibre nerveuse des cordons postérieurs. Les *branches descendantes* sont courtes; elles descendent quelque peu dans le cordon postérieur. Puis, elles se recourbent à angle droit ou presque droit sur elles-mêmes, et pénètrent horizontalement dans la substance grise pour y développer leur arborisation cylindraxile terminale. Les *branches ascendantes*, ou bien sont courtes et se comportent de la même façon; ou bien elles sont longues et peuvent aller se terminer semblablement dans la partie inférieure de la moelle allongée. Entre ces deux ordres de branches il y en a d'intermédiaires (fibres moyennes). Toutes ces fibres émettent sur leur trajet des collatérales qui pénètrent horizontalement dans la substance grise et s'y résolvent en arborisations terminales. Les collatérales sont longues ou courtes. Les longues, nées au voisinage de la

(1) RANVIER (*Traité technique d'histologie*, 2^e édition, pp. 823, 825), a mis ces faits en évidence sur le Chien. Il fixe d'abord un segment de moelle épinière, répondant à des racines et long de 1 centimètre environ, par l'acide osmique à 1 pour 100 pendant dix heures. Puis il enlève les racines par arrachement et les dissocie aisément. Il constate ainsi que les segments interannulaires finissent sur des points variables de leur longueur. Pour voir où finit la gaine de Schwann, il fait sur une moelle durcie par le bichromate d'ammoniaque des coupes dirigées dans le sens de l'entrée des fibres radiculaires dans le névraxe. Il les colore fortement au picrocarminate, puis il les traite pendant dix à douze heures par un mélange à parties égales d'alcool et d'acide formique. On voit alors la gaine de Schwann comme tracée à l'encre au pourtour des fibres, et l'on peut déterminer le point où elle cesse d'exister.

On arrive au même résultat très aisément en faisant dans la racine une injection interstitielle de mélange osmio-picro-argentique (liquide B) dirigée vers la moelle et poussée sous forte pression, afin de dissocier légèrement les fibres nerveuses avant de les fixer. On achève le durcissement par l'alcool fort; et vingt-quatre heures après on pratique des coupes épaisses ou minces, qu'on peut ou colorer par le carmin aluné en les traitant ensuite par l'acide acétique cristallisable ou l'acide formique, ou laisser incolores et enfin dissocier. On constate ainsi très aisément tous les faits déjà indiqués par RANVIER et, en outre, cet autre fait qu'à partir de l'engagement des fibres à myéline dans le névraxe, il n'y a plus sur le trajet du cylindre-axe aucun renflement biconique, — donc, plus un seul étranglement annulaire et conséquemment plus de gaine de Schwann.

bifurcation en T intra-médullaire de la fibre radulaire, se terminent entre les cellules nerveuses motrices de la corne antérieure. Les collatérales deviennent de plus en plus courtes au fur et à mesure qu'elles naissent plus loin de la bifurcation précitée, et elles se ramifient et se terminent dans les diverses régions de la corne postérieure (1).

Considérée d'après ces données, la cellule unipolaire à prolongement en T, — *cellule de Ranvier* — apparaît comme le centre du neurone sensitif périphérique par excellence dont les arborisations réceptives vont, à la périphérie, se terminer en des points multiples soit dans les épithéliums, soit dans les organes variés du tact et du toucher pour y recueillir des incitations d'ordre sensitif. Par la branche radulaire de sa bifurcation en T, ce même neurone va distribuer, à diverses hauteurs et dans toute la moelle au-dessus de la racine correspondante, et ainsi en une multitude de points du névraxe, des impressions ou sensitivo-motrices distribuées aux neurones moteurs des cornes antérieures, ou sensitives distribuées aux neurones sensitifs intra-médullaires. Dans cette conception, la « cellule de Ranvier » est le neurone sensitif qui fait pendant au neurone moteur : type représenté par la cellule multipolaire des cornes antérieures, d'où procèdent les cylindres d'axe des fibres motrices de la racine antérieure des nerfs spinaux.

À l'appui de cette manière de voir, vient plaider la méthode wallérienne. Quand on coupe la racine postérieure entre le ganglion et la moelle, le segment médullaire subit la dégénération en masse de ses fibres jusque dans la moelle : tandis que les fibres attenant au ganglion ne dégèrent que jusqu'au premier étranglement annulaire. Elles se comportent donc à l'égard des « cellules de Ranvier », comme de véritables cylindres d'axe, et c'est cette cellule qui les entretient à l'état actif et qui les anime. Quand cette cellule est détruite, elles dégèrent, ainsi du reste que la fibre sensitive correspondante du cordon nerveux périphérique. La cellule à prolongement en T est donc bien réellement bipolaire comme la bipolaire vraie des ganglions spinaux des poissons ou des embryons de mammifères (*cellule de Bidder*). Ses deux prolongements ont également la signification axile. Inversement, toute lésion ou retranchement du ganglion est sans influence sur les fibres de la racine antérieure. Celles-ci, après section, dégèrent toujours entre la périphérie et la section. La cellule nerveuse qui les commande est la cellule multipolaire de la corne antérieure. Ces faits sont bien connus, et également le fait que les fibres

(1) VAN GEHUCHTEN, *Anat. du système nerveux de l'Homme*, 2^e édit., p. 302. Tous ces faits ont été mis en évidence par la méthode du chromate d'argent sur des moelles fœtales. Ils ont une importance capitale ; c'est pourquoi, bien qu'ils appartiennent à la Systématique du système nerveux et non à l'Anatomie générale, je les rappelle ici brièvement.

sympathiques des nerfs mixtes pénètrent dans les ganglions par la racine antérieure de ceux-ci, qui reçoit le rameau communicant ou racine sympathique. De même, les racines antérieures reçoivent les fibres sensitives récurrentes. Mais en réalité, la constitution des racines postérieures est un peu plus complexe que ne l'indique le schéma précédent.

Éléments centrifuges des racines postérieures.— Aug. WALLER avait déjà constaté qu'après la section des racines postérieures entre la moelle et le ganglion, le segment médullaire renferme des fibres normales en très petit nombre, ne dépassant pas 3 pour 100 des fibres dégénérées (1). D'autre part, STRICKER (2) montra que l'excitation mécanique ou électrique du bout périphérique des racines postérieures du sciatique est, dans certaines conditions, suivie d'élévation de la température dans le territoire de ce nerf. Ce fait fut vérifié par DASTRE et MORAT et reconnu par eux exact. Il impliquait naturellement l'existence dans les racines postérieures de fibres à conduction centrifuge; mais la question, née dans le domaine de la physiologie, y resta cantonnée tant que la structure des racines postérieures ne fut pas complètement élucidée. Le premier, en 1890, RAMÓN Y CAJAL (3) put déceler et suivre par la méthode du chromate d'argent, chez l'embryon de Poulet, des cylindres d'axe qui, partis des racines postérieures, ne se divisent pas dans la moelle en deux branches, l'une ascendante et l'autre descendante, mais vont directement se perdre au milieu des cellules de la corne antérieure du même côté. V. LENHOSSÉK (4) relia ces mêmes fibres axiles à des cellules de la corne antérieure assez semblables aux autres, mais dont le cylindre-axe, au lieu de s'engager dans la racine antérieure, se dirige directement en arrière, traverse toute l'épaisseur de la substance grise, sort de la moelle par le sillon collatéral dorsal et passe par le ganglion spinal sans entrer en rapport avec les cellules de ce dernier. KÖLLIKER ne put retrouver ces fibres chez les mammifères; mais chez divers

(1) AUG. WALLER (*C. R. de l'Acad. des Sciences*, séance du 24 mai 1852, t. XXIV, p. 842).

(2) STRICKER, *Untersuchungen ueber die Gefassnervnwurzeln des Ischiadicus (Sitzungsberichte d. Wiener Akad. der Wissenschaften, 1876)*.

(3) RAMÓN Y CAJAL, Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moelle embryonnaire (*Anat. Anzeiger*, Jarg. V. 1890, p. 85). — A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moelle épinière du Poulet? (*ibid.*, p. 613).

(4) V. LENHOSSÉK, Ueber Nervefasern in den hinteren Wurzeln welche aus dem Vonderhorn entspringen (*Anat. Anzeiger*, t. V. 1890, p. 360). Les recherches de l'auteur furent confirmées par VAN GEHUCHTEN (Les éléments moteurs des racines postérieures: *Anat. Anzeiger*, t. VIII, 1893, p. 215), et par G. RETZIUS (*Biologische Untersuchungen*, 1893). Enfin J. MARTIN (*La cellule*, 1895) retrouva ces mêmes éléments dans la moelle épinière de la Truite.

amammaliens il put les suivre par la méthode du chromate d'argent jusque dans les ganglions sympathiques et les y voir former autour des cellules nerveuses de ceux-ci des dispositifs terminaux en corbeilles. L'existence de telles fibres de passage, venues de régions motrices de la moelle et ne faisant que traverser les ganglions spinaux après s'y être engagées par la voie de la racine postérieure, a cependant soulevé de nombreuses controverses jusqu'à ce que Ch. BONNE (1), dans un travail fait sous mes yeux et dirigé au point de vue physiologique par MORAT, eût tranché définitivement la question. Chez le Chien et après section de douze racines postérieures entre la moelle et le ganglion, il a trouvé : — *a*) dans le segment ganglionnaire un petit nombre de fibres dégénérées au milieu d'une grande majorité de fibres saines ; — *b*) dans le segment médullaire, un petit nombre de fibres saines au milieu d'une grande majorité de fibres dégénérées. *Il y a donc des fibres traversant le ganglion pour se poursuivre dans le nerf périphérique* ; elles répondent à des cylindres d'axe engagés dans la racine dorsale et dont la cellule nerveuse est dans la moelle. En effet, BONNE a constaté que, après les délais de dégénération, il y a tout aussi bien des fibres nerveuses dégénérées dans le bout transganglionnaire de la racine postérieure et dans l'origine du nerf mixte qu'entre le ganglion et le point de section de la racine postérieure. Enfin, BONNE a assisté, à partir du treizième jour après la section, à la régénération des fibres centrifuges. Elles bourgeonnent du bout central (médullaire), marchent dans le tissu de cicatrice, puis abordent le bout ganglionnaire où elles cheminent entre les fibres nerveuses restées saines. Le petit nombre des fibres qui dégèrent dans le segment en rapport avec le ganglion, ne met à la disposition des fibres régénérées que très peu de gaines de Schwann vides ; c'est pourquoi ces fibres ne prennent ordinairement pas cette voie de marche. Elles s'engagent dans les intervalles des fibres saines pour végéter vers la périphérie au delà du ganglion. Nulle lésion des cornes antérieures ne correspond à la dégénération ou à la régénération des fibres centrifuges des racines postérieures ; et quand le sympathique fut examiné par BONNE, il ne renfermait, dans les portions tributaires de la racine sectionnée, aucune fibre nerveuse en voie de dégénération.

Les fibres centrifuges passant par la racine postérieure et le ganglion spinal pour s'engager dans les nerfs périphériques, sont des fibres vaso-motrices. Comme l'avait indiqué MORAT (2), elles sont vaso-

(1) CH. BONNE, *Recherches sur les éléments centrifuges des racines postérieures* (thèse de Lyon, juillet 1897).

(2) MORAT, Les fonctions vaso-motrices des racines postérieures (*Arch. de Physiologie*, 1892) et *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, pp. 969, 972, 3 mai 1897.

dilatatrices; car après section de la racine postérieure et leur dégénération du centre à la périphérie, l'excitation du bout ganglionnaire ne détermine plus la rougeur congestive de la peau dans la sphère de distribution du nerf, ou bien il ne s'agit plus que d'une congestion très atténuée. De plus, ces mêmes fibres semblent exercer une action trophique bien mise en lumière par Ch. BONNE et qui parfois aboutit à des lésions pseudo-acromégaliques des pièces du squelette (1).

Fibres sympathiques. — Les fibres sympathiques abordent le ganglion par son pôle périphérique et prennent pour entrer la voie de la racine sympathique qui vient s'accoler à la racine antérieure sur son point de jonction au ganglion. Comme l'a montré DOGIEL, quelques-unes d'entre elles se terminent dans le ganglion. Ce sont des fibres à myéline. Elles se divisent un petit nombre de fois et se terminent par des dispositifs enveloppants péricellulaires au pourtour du globe des « unipolaires du deuxième type » — *cellules de Dogiel*, dont les branches multiples vont se terminer de la même manière autour du globe cellulaire des « unipolaires à prolongement en T » — *cellules de Ranvier* sans quitter le ganglion.

La capsule et le tissu conjonctif des ganglions spinaux ont une constitution variable avec les espèces et même suivant l'âge des animaux. Chez le Chien, la capsule est épaisse et envoie dans l'intérieur du ganglion des cloisons solides et très multipliées. Chez le Lapin et le Cobaye, la capsule est très mince surtout chez les jeunes sujets et les cloisons intra-ganglionnaires insignifiantes. Chez le Poulet, la charpente connective des ganglions est si délicate qu'on ne peut, même avec le plus de soin, faire une section de la racine postérieure sans désorganiser le ganglion (Ch. BONNE). — Les vaisseaux sanguins, disposés dans les racines et le bout transganglionnaire comme dans les cordons nerveux ordinaires, développent autour des cellules nerveuses un dispositif enveloppant très semblable à celui du tissu adipeux. Chaque cellule ganglionnaire est comprise dans une maille du réseau

(1) On a beaucoup discuté la question de savoir si, par les racines postérieures et le ganglion spinal, passent aussi des fibres motrices. C'est surtout chez les anoures (Grenouille) qu'on a cru les trouver; la physiologie n'a mentionné rien de semblable chez les vertébrés plus élevés. WATER (*Journ. of physiology*, 1885) vise surtout les vaso-moteurs des viscères. De plus, il mentionne qu'un fort courant appliqué aux 3^e, 4^e, 5^e et 6^e nerfs rachidiens à la sortie du canal fait contracter les portions supérieures du tube digestif. On conçoit qu'il puisse s'agir ici de fibres sympathiques. Même observation pour les résultats annoncés par GASKELL (*ibi l.*, 1886, vol. VII) et par STEINACH (*Motorische Functionen hinterer Spinalnervenwurzeln*, *Pflüger's Archiv.*, vol. LX, p. 593, 623). Les recherches de R. J. HORTON SMITH (On efferent fibres in the posterior roots of the Frog, *Journ. of physiol.*, mars 1897, p. 101 à 111) auraient une tout autre portée si elles étaient vérifiées. Il admet que les fibres efferentes des racines spinales ne sont pas constantes, mais que lorsqu'elles existent elles se rendent aux muscles squelettaux et non aux viscères, ce qui rompt positivement la loi de BELL.

de capillaires qui l'entoure d'un petit rets en dehors de sa capsule. Ici les mailles sont petites et serrées, ce qui indique une vie active par le sang (Chien, Lapin, Veau, etc.). Chez la Grenouille, au contraire, les mailles sont plus larges et entourent chacune un groupe de cellules ganglionnaires. De plus, chaque ganglion y est coiffé par un petit appareil vasculaire particulier : ce sont des veines sinueuses, anastomosées entre elles en une sorte de plexus où vont se jeter les veinules ganglionnaires. Ce dispositif semble bien être l'homologue des plexus veineux rachidiens des mammifères et des sinus de la dure-mère; il satisfait comme ceux-ci au besoin de décharge rapide éprouvé par les centres nerveux, dont la vie est très active. Les ganglions se débarrassent ainsi très vite du sang altéré par les échanges organiques, en même temps qu'arrive du sang artériel nouveau.

Fonctionnalité des ganglions spinaux. — Ceci suppose, comme dans les autres centres nerveux d'ailleurs, un haut degré de fonctionnalité; pourtant on ne connaît pas encore exactement les fonctions des ganglions spinaux. Les racines postérieures sont aussi sensibles au-dessus du ganglion qu'au-dessous de lui. Sectionnées au-dessus ou au-dessous puis excitées, elles sont également sensibles; et le temps perdu entre le début de l'excitation et celui de la réaction douloureuse est exactement le même (MORAT). L'excitation n'acquiert donc ici aucun caractère nouveau en traversant le centre, si toutefois on limite ce centre pour chaque fibre excitée à la portion globuleuse de l'unipolaire à prolongement en T qui renferme le noyau (cellule de Ranvier). Pour cette raison, MORAT a admis que cette portion du neurone n'a d'autre fonction que de présider à la nutrition du neurone entier; c'est-à-dire qu'elle exerce une fonction purement trophique.

RANVIER (1) avait formulé une tout autre hypothèse. Partant de ce fait qu'on trouve généralement les racines postérieures plus sensibles que les nerfs mixtes qui en proviennent, il avait été conduit à supposer que les cellules ganglionnaires agissent sur les fibres sensibles avec lesquelles elles sont en rapport, non pas pour aiguïser leur sensibilité, mais pour l'atténuer. En pareil cas, le temps perdu devrait être plus grand lorsqu'on excite l'origine du nerf mixte que lorsqu'on excite les fibres radiculaires entre la moelle et le ganglion; or, il n'en est pas ainsi (2). Rien ne s'oppose toutefois à modifier l'hypothèse en admet-

(1) L. RANVIER, *Traité technique d'histologie*, 2^e édition, p. 804.

(2) Il convient de faire remarquer que lorsqu'avec un courant d'égale intensité, l'on excite d'une part, soit les racines postérieures entre la moelle et le ganglion, soit d'autre part l'origine du nerf mixte, on n'est pas du tout, malgré l'apparence, dans les mêmes conditions. Dans le dernier cas, l'excitation se répartit sur un plus grand nombre de fibres nerveuses. Elle agit en effet sur les fibres motrices du nerf mixte et celles-ci en prennent leur part quand bien même, le nerf étant coupé au delà du ganglion, elles n'expriment l'action électrique reçue par rien du tout. En outre, il

tant que, bien que n'agissant pas sur *l'intensité* des impressions sensitives, les cellules à prolongement en T entrent du moins en jeu pour *modaliser* celles-ci. Le fait de la modalisation, par l'intermédiaire des cellules ganglionnaires, d'une impression reçue à la périphérie, saute du reste aux yeux quand on passe, par exemple, d'un ganglion spinal à un ganglion sensoriel tel que l'acoustique.

D'autre part, l'hypothèse de MORAT(1), qui reporte le véritable lieu du centre nerveux fonctionnel au point d'articulation des neurones entre eux et restreint dans chaque neurone l'activité du corps cellulaire à un rôle purement trophique, ne peut être acceptée en anatomie générale où l'on admet, et je crois avec raison, que l'individualité cellulaire est indivisible. A son encontre militent en outre des faits histologiques de premier ordre, dont le principal est l'existence de dispositifs terminaux d'autres neurones au pourtour des globes cellulaires des unipolaires. Ces cellules sont donc à ce niveau excitables et capables d'agir par la partie qui renferme leur noyau, sinon il n'y aurait point là de terminaisons nerveuses.

se perd de l'énergie dans les gaines du nerf. De tout cela il résulte que les fibres sensitives reçoivent alors, malgré les apparences d'égalité, une excitation beaucoup moindre que lorsqu'on porte la même excitation sur la racine sensitive, qui la reçoit dès lors sans partage et aussi avec moins de perte dans les enveloppes conjonctives, beaucoup plus minces à ce niveau qu'à l'origine du nerf mixte.

(1) P MORAT, Qu'est-ce qu'un centre nerveux? (centres fonctionnels et centres trophiques). *Revue scientifique*, 29 novembre et 1^{er} décembre 1894.

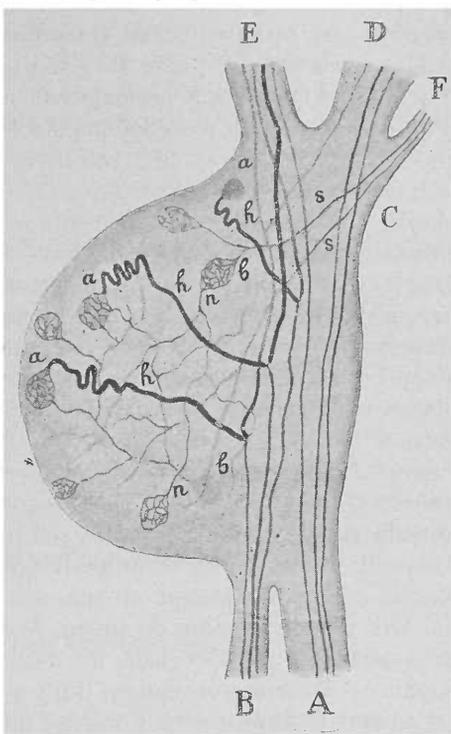


FIG. 737. — Schéma de DOGIEL pour les ganglions des paires rachidiennes.

A, racine antérieure; — B, racine postérieure; — E, faisceau sensitif; — D, faisceau moteur du nerf mixte C; — F, racine sympathique.

a, a, a, les cellules de Ranvier ou cellules à prolongement en T, entourées des corbeilles qu'elles reçoivent des prolongements n, n, des cellules de Dogiel bb; — h, h, h, prolongement en T des cellules de Ranvier. La grosse branche du T va dans le nerf mixte, la branche mince dans la racine postérieure et de là dans la moelle.

Autour du corps des cellules de Dogiel b, b, on voit les corbeilles fournies par les fibres sympathiques s, s, — En haut du schéma, on a figuré une cellule de Ranvier sans sa corbeille; en bas, est une cellule de Dogiel aussi dépourvu de sa corbeille.

Or, voici comment (fig. 737) on peut actuellement concevoir l'organisation d'un ganglion spinal, prise pour type de celle des ganglions des nerfs sensitifs cérébro-rachidiens en général. A part les quelques bipolaires (formes larvaires subsistantes) qu'il renferme, le ganglion est essentiellement constitué par deux ordres de cellules mises en relation entre elles dans son sein.

1° Les unipolaires à prolongement en T, « cellules de Ranvier », sont les équivalents morphologiques des cellules bipolaires des ganglions des poissons et des cyclostomes. *La cellule de Ranvier est une cellule à portée extra-ganglionnaire.* Elle projette à la périphérie, très loin, ses prolongements réceptifs qui se résument, à une certaine distance du corps cellulaire, en une branche formant le faisceau majeur des fibres du prolongement en T. Elle projette d'autre part également très loin, par la voie du faisceau mineur de son prolongement en T et de la fibre radiculaire y faisant suite, son pôle d'application subdivisé comme son pôle réceptif en une multitude de filaments terminaux. Elle distribue ceux-ci dans toute la substance grise de la moelle située au-dessus du point d'entrée de la fibre radiculaire, et dans une courte portion de celle située au-dessous. C'est là une véritable « fibre-cellule nerveuse » tout comme la longue bipolaire du ganglion acoustique des cyclostomes. Or, nous avons vu que dans celle-ci, autant qu'on en peut juger par les expansions du protoplasma central s'avancant au sein des deux prolongements jusqu'à une très grande distance du noyau, le corps cellulaire réel se continue en somme par ceux-ci bien au delà du renflement renfermant le noyau. — De cette conception, il n'y a pas très loin à admettre qu'en actionnant la fibre qui, à l'origine du nerf mixte, résume tous les prolongements périphériques et n'est elle-même qu'un prolongement du corps, on donne à sentir à la cellule tout ce qu'elle est apte à sentir et à projeter. On l'actionne directement et en bloc. Dans ces conditions, il n'est pas étonnant qu'une excitation équivalente, portée sur les fibres radiculaires, ait exactement aussi le même effet sur les terminaisons cylindraxiles intramédullaires. Car la cellule transmet, modalisé sous forme de mouvement cellulifuge, exactement ce qu'elle reçoit sous forme de mouvement cellulipète. En tout cas, elle est l'agent de cette transmission : puisque dans le cas particulier et très instructif des ganglions sensoriels, elle imprime au mouvement nerveux qui l'a traversée des modalités évidentes. Et, je le répète, la preuve que la cellule agit par son corps, c'est qu'il existe au niveau de celui-ci des dispositifs terminaux.

2° Ils lui sont fournis par des cellules d'un second genre: les unipolaires à prolongement d'abord unique, puis divisé en fibres multiples toutes distribuées dans le ganglion. Ce sont les « cellules de Dogiel ». Leurs branches d'application viennent former des corbeilles

péricapsulaires ou des terminaisons intracapsulaires sur le globe des unipolaires à prolongement en T, « cellules de Ranvier ». *La cellule de Dogiel est une cellule à portée intra-ganglionnaire.* Elle est elle-même actionnée par des terminaisons en corbeille disposées autour de son globe cellulaire, et toutes venues des fibres sympathiques entrées dans le ganglion par le rameau communicant. Les fibres sympathiques sont évidemment issues de cellules d'ordresensitif extraganglionnaires. Il y a donc un relai sensitif, dont la cellule de Dogiel est l'agent, entre les neurones sensitifs sympathiques et les neurones sensitifs des ganglions spinaux. Comme je ne crois pas du tout aux appareils de luxe dans l'organisme, je conclus que la cellule de Ranvier ainsi actionnée doit réagir, par une expression individuelle et projetée au loin, à l'excitation qu'elle reçoit alors. D'autre part, il me paraît peu probable qu'il s'agisse purement ici d'une excitation d'ordre trophique. Le dispositif à relais multiples ressemble au contraire singulièrement à celui d'un arc conscient, peut-être établi là en vue de transmettre au névraxe, le cas échéant, certains modes de la sensibilité viscérale par la voie — alors contingente et d'emprunt — des racines dorsales. En tout cas, c'est là un dispositif évident de modalisation de l'action propre et personnelle de la cellule de Ranvier (1). Cette action propre existe donc bien, puisqu'elle est l'objet de dispositions modificatrices nettement établies et même constantes.

§ 2. — GANGLIONS SYMPATHIQUES

BALFOUR (2) démontra le premier que le sympathique est, à son origine, en relation avec les nerfs cérébro-rachidiens (fig. 738) et qu'il dérive, par conséquent, comme ceux-ci de l'ectoderme. Il fit voir que, chez les sélaciens, les ganglions sympathiques constituent de légers

(1) Dans un autre ordre d'idées, on a vu que certains auteurs, tels que SPIRLAS, HUBER, DAARÉ considèrent les cellules à prolongement en T non plus comme des bipolaires modifiées, mais en réalité comme des cellules multipolaires. HUBER, ayant vu partir, du prolongement unique, des fibres arborisées finissant par des disques terminaux, a été conduit à résoudre la question de la multipolarité par l'affirmative. Toutefois, avant de conclure, il faudrait être sur qu'il ne s'agit là ni de collatérales de la portion du prolongement unique répondant au cylindre-axe, ni surtout de fibres spirales montant autour de lui et venues soit de cellules de Dogiel, soit de fibres sympathiques. Dans le premier cas, une collatérale du cylindre d'axe terminée par un disque pour ainsi dire tactile sur la cellule même d'où ce cylindre-axe tire son origine, se comprendrait difficilement. Il vaudrait mieux admettre que l'arborisation récurrente répond à un prolongement protoplasmique abortif, homologue de ceux de la périphérie (terminaisons tactiles) qui a achevé de se développer au voisinage de la cellule. Mais à quoi servirait-il dans ce cas ?

(2) BALFOUR, *Elements of comparative embryology*, t. II, p. 384.

renflements des troncs principaux des nerfs spinaux un peu au-dessous des ganglions des paires rachidiennes. ONODI (1) démontra ensuite que les ganglions sympathiques dérivent directement des ganglions spinaux dans les différentes classes de vertébrés étudiés à ce point de vue par lui. Chez les poissons, chaque ganglion spinal forme, par prolifération de son neuro-épithélium individuel, un petit renflement sur

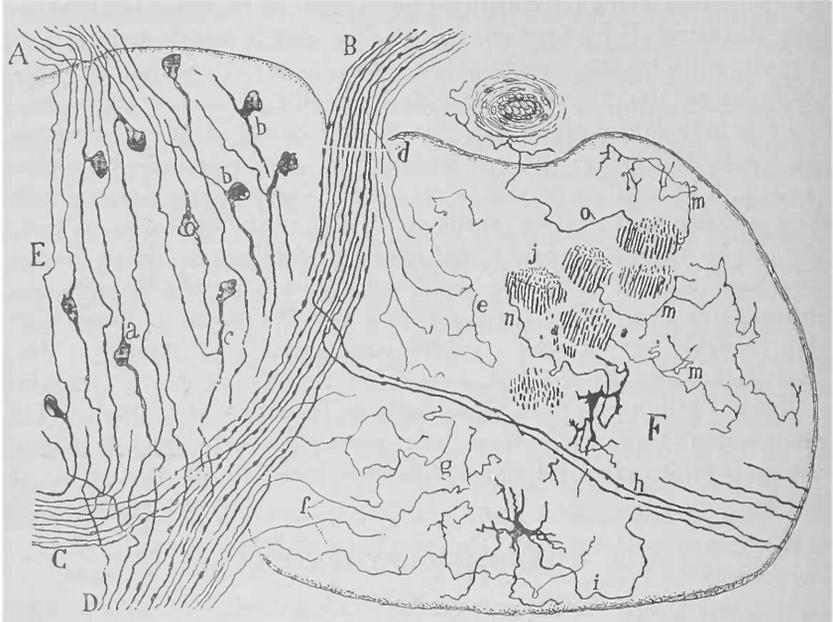


FIG. 738. — Ganglion cervical du sympathique adhérent à une racine antérieure et à un ganglion spinal. — Coupe horizontale d'un embryon de Poulet du quinzième jour (RAMÓN Y CAJAL; figure empruntée à DÉJÉRINE.)

A, racine postérieure; — B, racine antérieure; C, rameau postérieur de la paire rachidienne; — F, ganglion sympathique; — *n*, cellule bipolaire du ganglion spinal; — *c*, cellule devenue unipolaire; — *b*, *b'*, cellules de transition entre les bipolaires et les unipolaires; — *f*, fibre nerveuse grêle venant de la périphérie par le rameau antérieur et s'arborisant en *g* dans le ganglion sympathique; — *h*, fibre de la racine antérieure de la paire rachidienne se rendant dans un rameau du sympathique; — *j*, faisceau longitudinal de fibres nerveuses sympathiques dans lequel s'engage le cylindre-axe *n* d'une cellule sympathique multipolaire; — *m*, collatérale ramifiée d'une fibre longitudinale; — *o*, fibre nerveuse longitudinale s'arborisant autour d'une artère.

son extrémité ventrale. Ce renflement se sépare ensuite du ganglion spinal et constitue le rudiment d'un ganglion sympathique. Les ganglions sympathiques des divers segments du corps sont, de la sorte, isolés les uns des autres et du système nerveux cérébro-rachidien: le cordon sympathique est une formation secondaire. Pour édifier

(1) ONODI, Ueber die Entwicklung der Sympath. Nervensystems (*Arch. f. mikrosk. Anatomie*, t. XXVI, 1886).

celle-ci, les ganglions d'un même côté émettent des bourgeons qui se dirigent les uns vers les autres et finissent par s'unir. De là résulte la chaîne sympathique: C'est aux dépens de cette chaîne et de la même façon générale que prennent ensuite naissance les divers plexus et leurs ganglions. En ce qui concerne les ganglions cérébro-rachidiens, ce qui précède fait comprendre pourquoi ils renferment un certain nombre de cellules multipolaires du type sympathique: Ce sont là des éléments nerveux aberrants qui se sont achevés sur place au lieu d'émigrer au loin avec les autres. — Je décrirai successivement les *cordons sympathiques* et les *ganglions sympathiques*.

Cordons sympathiques. — Les cordons sympathiques relient entre eux les ganglions sympathiques pour former par l'ensemble des deux la chaîne sympathique bien connue. Ce sont des nerfs particuliers dont les fibres proviennent pour partie des cellules sympathiques, mais pour partie aussi du système nerveux cérébro-rachidien. Le système nerveux « végétatif » ou « de la vie organique » tel que l'entendait БИНАТ, tout en constituant un appareil jusqu'à un certain point indépendant de celui du névraxe, contracte avec ce dernier une multitude de connexions tant anatomiques que physiologiques.

Les cordons nerveux sympathiques ont été souvent appelés « nerfs gris », parce qu'au lieu de présenter un aspect franchement lacté comme les nerfs ordinaires, ils ont souvent une apparence grisâtre, translucide et gélatineuse. On a attribué en général ce fait à ce qu'ils seraient en majorité formés de fibres de Remak. RANVIER (1) a fait remarquer avec raison qu'il est loin d'en être toujours ainsi. Tout au contraire, chez le Chien, le Lapin, le Chat, etc., les cordons du sympathique cervical, tout aussi bien que les cordons latéraux thoraciques et abdominaux du sympathique, sont constitués en majeure partie par des fibres nerveuses à myéline. Seulement, ces fibres sont très grêles; conséquemment leurs étranglements annulaires, formant la limite de segments interannulaires courts tels que ceux des jeunes fibres à moelle, se succèdent à brefs intervalles. Pour se rendre compte de la différence des fibres à moelle sympathiques et cérébro-spinales, il suffit d'examiner une coupe en travers (2) du vago-sympathique du Chien dans la région du cou. Le pneumogastrique et le sympathique, réunis à ce niveau dans une seule et même gaine lamelleuse, forment un faisceau unique subdivisé en deux fascicules dont l'un ap-

(1) RANVIER, *Traité tech.*, 2^e édit., p. 787.

(2) On fixe le fragment du vago-sympathique en faisant agir l'acide osmique par la méthode ordinaire, ou mieux par les vapeurs d'acide osmique dans la chambre humide. Ce dernier procédé permet de faire des coupes en travers suffisamment minces sans achever le durcissement par l'alcool, qui empêche les colorations électives de s'opérer. On peut dans ce dernier cas employer sans difficulté le picro-carminate, qui rend évidentes les fibres de Remak au milieu des fibres à moelle coupées en travers.

partient au vague, l'autre au sympathique. Le fascicule du vague est formé de fibres à myéline de différents diamètres, dans l'écart desquelles on trouve la section d'une multitude de travées de Remak. Le fascicule sympathique est presque entièrement formé de fibres à myéline ; mais elles sont toutes de petit diamètre et, hors du voisinage des ganglions, on n'y trouve pour ainsi dire point de travées de Remak.

Celles-ci apparaissent dans les rameaux du sympathique qui se détachent, soit des cordons cervicaux, soit des cordons thoraciques ou abdominaux pour se porter aux organes. Elles sont d'autant plus abondantes qu'on s'approche du point de terminaison des rameaux. Si l'on dissocie ceux-ci après les avoir fixés par l'acide osmique (1), on peut observer facilement la transformation des fibres de myéline en fibres de Remak. Après un dernier étranglement annulaire, le segment interannulaire terminal finit par un manchon de myéline légèrement effilé, au delà duquel « la membrane de Schwann et le protoplasma qui la double, fondus avec le protoplasma péricylindraxile, se poursuivent seuls. La fibre nerveuse, dorénavant dépourvue de toute gaine médullaire, se perd dans le système plexiforme des fibres de Remak » (2).

Autour des cordons sympathiques d'un certain volume, on trouve une gaine lamelleuse tout à fait semblable à celle des nerfs ordinaires, sauf que tous ses espaces interlamellaires sont revêtus par un endothélium continu. Elle se résout en une gaine de Henle sur les plus petits. Au voisinage des ganglions situés sur le trajet des cordons, cette gaine lamelleuse se renfle pour envelopper le ganglion ; puis elle reprend au delà son volume pour entourer derechef le cordon faisant suite au renflement ganglionnaire. Mais par contre, ainsi que l'a indiqué RANVIER, le cordon sympathique ne disparaît pas dans l'intérieur du ganglion. Celui-ci lui est simplement accolé. Une petite partie seulement des fibres du cordon entre en connexion avec les cellules nerveuses du ganglion ; auparavant, ces fibres perdent leur gaine de myéline. C'est ce que montrent bien les coupes longitudinales des ganglions du sympathique cervical du Chien, faites en série. Dans les coupes transversales pratiquées un peu au-dessus ou un peu au-dessous du ganglion, on voit le faisceau sympathique se subdiviser en fascicules de fibres à myéline grêles toutes sectionnées en travers : ce sont là des fibres qui passent et qui vont plus loin. Dans l'écart des fascicules, on voit des nids de cellules ganglionnaires

(1) Il faut choisir de jeunes animaux, parce que chez eux le tissu conjonctif est moins résistant. Les colorations au picro-carminate ou à l'éosine soluble dans l'eau mettent au même titre en évidence les cylindres d'axe, les travées de Remak et les noyaux de celles-ci ou ceux du milieu des segments. L'emploi du second réactif est de beaucoup plus facile, car alors l'élection est à la fois plus complète et plus rapide.

(2) RANVIER, *Traité technique*, 2^e édition, p. 788.

répondant à des prolongements du ganglion dans les cordons. Les cellules sont toutes plongées au milieu de fibres de Remak coupées obliquement ou en travers et qui les séparent des fibres à myéline. Ce sont ces fibres qui appartiennent à la substance ganglionnaire, et qui seules abordent les cellules nerveuses ou se terminent soit à leur pourtour, soit dans leurs intervalles.

Ganglions et cellules nerveuses ganglionnaires — On sait que les ganglions sympathiques sont de configuration variable. Un certain nombre, comme les ganglions cervicaux, ou premier et deuxième thoracique du Chien, sont fusiformes. En tout cas, ils sont limités par la gaine lamelleuse, mince chez le Chien, qui renferme le ganglion, l'origine de ses rameaux afférents et efférents, puis se poursuit sur les cordons en deçà et au delà de chaque ganglion. De la gaine lamelleuse partent des travées conjonctives minces, qui cloisonnent la masse ganglionnaire et subdivisent les cellules nerveuses en une série de groupes irréguliers. Ces travées, entremêlées aux fibres nerveuses amyéliniques du ganglion, rendent la masse de ce dernier homogène et difficile à dissocier. Sur les coupes, les cellules nerveuses, de volume extrêmement variable, paraissent de la sorte comme des globes ou des fuseaux renflés renfermant un seul noyau (Homme, Chien, etc.) plongés au sein d'une fibrillation inextricable. En particulier chez le Lapin, elles se distinguent de prime abord tant des cellules des ganglions spinaux que de celles du névraxe, par ce fait signalé par REMAK et toujours confirmé depuis, qu'elles possèdent toutes deux noyaux ordinairement accolés : on peut ainsi les reconnaître de prime abord, et par elles caractériser la nature sympathique d'un ganglion. Quand on les a isolées par dissociation (1), les cellules des ganglions sympathiques du Lapin apparaissent sous forme de renflements globuleux émettant des prolongements multiples, soit par leurs pôles opposites, soit par une série de points de leur pourtour. On voit quelques prolongements se brancher ; mais tous étant rompus à une petite distance de la cellule et, d'autre part sur les coupes, ces mêmes prolongements se perdant aussitôt dans un embrouillement de fibres, on ne peut suivre leur distribution au loin par les méthodes

(1) On doit choisir de jeunes animaux, parce que la charpente conjonctive de leurs ganglions sympathiques est moins serrée et aussi moins résistante. Il faut s'adresser aussi non pas aux gros ganglions, tels que les cervicaux ou les thoraciques, mais bien aux petits groupes de cellules qui prolongent le ganglion dans les cordons un peu au delà des pôles de celui-ci. On fixe par l'acide osmique à 1 pour 100, pendant deux heures environ, le ganglion et ses prolongements après l'avoir fendu en long avec un couteau à cataracte, ou mieux après y avoir poussé une injection interstitielle de mélange osmio-picrique (solut. osmique à 1 p. 100, 1 vol. ; sol. d'acide picrique à saturation, 2 vol.). — On dissocie avec des aiguilles et on colore au picrocarminate dans la chambre humide.

ordinaires. Ils sont nettement fibrillaires et ressemblent à des fibres de Remak. L'analogie est d'autant plus grande entre eux et ces fibres, qu'on voit des noyaux plats disposés de distance en distance à leur surface. C'est pourquoi RANVIER avait conclu que les cellules sympathiques n'émettent ni prolongements protoplasmiques ordinaires, ni de cylindre d'axe unique, mais bien une série de fibres de Remak (1). Mais il est aisé de voir que les noyaux répondent à des expansions de la capsule propre du corps cellulaire sur les prolongements émis par ce dernier. La capsule est très nette, parfois un peu plus épaisse sur un côté du globe cellulaire. Là, sa coupe optique dessine un croissant. La capsule, a une paroi propre, hyaline et très réfringente chez le Chien après fixation par l'acide osmique. Les noyaux endothéliaux qui la doublent sont moins nombreux qu'au pourtour des unipolaires des ganglions spinaux. Quand la fixation a été exacte, le globe cellulaire remplit la capsule et les noyaux de celle-ci sont appliqués directement sur lui. Quand il y a eu rétraction, c'est au niveau de chaque noyau que se dessinent les godets clairs, répondant au départ des gouttes sarcodiques. Dès que ce départ s'est largement effectué, la cellule ganglionnaire devient irrégulièrement stellaire au sein de la capsule, qui reste au contraire globuleuse. Ce sont de telles images qui avaient porté les premiers observateurs à admettre la multipolarité des cellules sympathiques. Mais celle-ci est réalisée tout autrement. Chacun des prolongements aborde le corps cellulaire globuleux en épanouissant sa fibrillation à sa surface comme les brins d'une gerbe, exactement comme dans les cellules multipolaires des centres neuraxiaux. Les corps cellulaires ne répondent pas du tout, en effet, à un point nodal de fibres de Remak dont le globe de la cellule ganglionnaire occuperait le centre. La méthode du chromate d'argent (CAJAL, 1891), puis celle du bleu de méthylène (2) ont montré

(1) L. RANVIER, *Traité technique d'histologie*, 2^e édition, p. 791.

(2) Voyez à ce sujet : S. RAMÓN Y CAJAL, *Pequenas contribuciones*, etc. I. Estructura y conexiones de los ganglios simpáticos (Barcelone 1891). — *Pequenas contribuciones*, etc., VI. Algunos detalles mas sobre las celulas simpáticas (Barcelone, août 1891). — *Notas preventivas*, etc. II. Estructura del gran simpático de los mamíferos (*La Gaceta sanitaria*, décembre 1891). — Neue Darstellung von histologischen Bau des Centralnervensystems (*Arch. f. Anatom. u. Physiolog.* 1891, II, V-VI. Nervenganglien. p. 411). — A. VAN GEHUCHTEN. Les cellules nerveuses du sympathique chez quelques mammifères et chez l'Homme (*La Cellule*, t. VIII, 1892). — G. RETZIUS, Ueber den Typus der sympathischen Ganglienzellen der höheren Wirbelthiere (*Biologische Untersuchungen*, Neue Folge III, 7 et 8, 1892). — Cl. SALA, Sur la fine anatomie des ganglions du sympathique (*Arch. italiennes de Biologie*, 1893, t. XVIII, F. III). — M. VON LENHOSSÉK, *Beiträge zur Histologie des Nervensystems u. der Sinnesorgane*, Wiesbaden, 1894. — *Der feinere Bau der Nervensystems im Lichte neuerer Forschungen*, Berlin, 1895. — A. DOGIEL, Zur Frage ueber den feineren Bau des sympathischen Nervensystems bei den Säugthieren (*Arch. f. mikrosk. Anatomie*, t. XLVI, p. 305, 1895) et Zur Frage

qu'on a ici affaire à de véritables cellules multipolaires émettant des prolongements protoplasmiques multiples et un cylindre d'axe unique, tout comme celles contenues dans le névraxe (fig. 739). Elles offrent, en outre, cette particularité que, tandis que tous leurs prolongements protoplasmiques se distribuent dans l'intérieur du ganglion où siège la cellule qui les a émis, leur cylindre-axe sort toujours du ganglion pour s'engager dans les cordons sympathiques et aller se terminer plus loin. En dehors de là, elles ne présentent pas de carac-

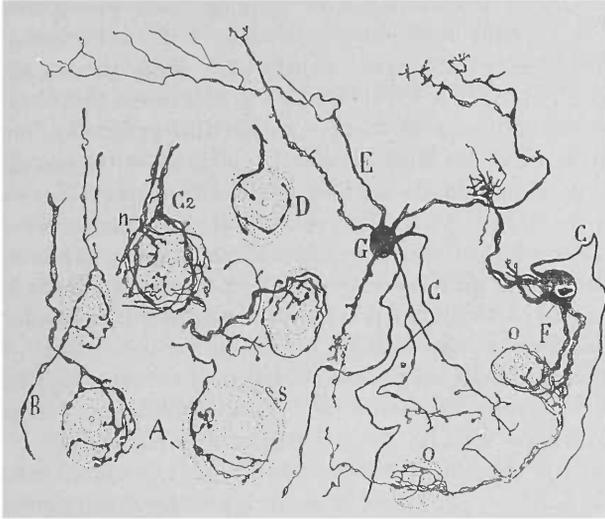


FIG. 739. — Cellules sympathiques du ganglion cervical inférieur d'un Chien adulte. (D'après RAMÓN Y CAJAL; figure empruntée à DÉJÉRINE.)

A, B, C₂, D, arborisations péricellulaires et dendrites courtes des cellules sympathiques; — G, cellule multipolaire avec ses expansions courtes et fines; — F, une autre cellule avec des expansions épaisses formant en o un nid pericellulaire; — s, capsule d'une cellule nerveuse; — n, noyau d'une arborisation péricellulaire; — C, C, filaments axiles primitifs des cellules G et F.

tères décisifs permettant de les ranger en catégories, comme on peut le faire pour celles du névraxe. Leur configuration individuelle échappe à toute description. On peut seulement distinguer des autres des cellules d'apparence générale fusiforme, émettant par chaque pôle du fuseau un faisceau de prolongements et, par contre, d'autres dont le corps globuleux n'émet de prolongements que sur un côté, parmi lesquels le cylindre-axe qui file au loin sans se brancher. Ce sont les « cellules

ueber die Ganglien der Darmgeflechte bei den Säugethieren (*Anatomischer Anzeiger*, t. X, n° 16, 1895). — La première indication des « nids péricellulaires » semble due à COURVOISIER, Beobachtungen ueber den sympathischen Grenzstrang (*Arch. f. mikrosk. Anatomie*, t. II, 1866).

en oignon » de JUSCHTSCHENCO (1), peu nombreuses parmi les autres. En général, on a affaire à des multipolaires dont les branches protoplasmiques, plus ou moins nombreuses, sont de forme, d'étendue et de complication très variables. Souvent ces branches, mises en évidence par le chromate d'argent, donnent deux ou trois rameaux courts qui se résolvent brusquement chacun en un faisceau de très fines fibrilles grêles : celles-ci se poursuivant droit au loin en prenant une marche parallèle, comme les crins d'une queue de cheval et sans plus se brancher. Quand leur attache au prolongement protoplasmique est rompue, on ne peut donc plus les distinguer des cylindres d'axe. Ce fait concorde bien avec ce que, d'autre part, les méthodes analytiques avaient montré : c'est à savoir que les prolongements multiples partis des corps cellulaires sont formés de fibrilles parallèles, tout comme des cylindres d'axe de fibres à moelle ou de fines travées de Remak. La constitution en quelque sorte cylindraxile des prolongements, sur laquelle a justement insisté RANVIER, doit donc demeurer comme la caractéristique des cellules nerveuses sympathiques, quand bien même on sait maintenant qu'il ne s'agit point du tout ici de fibres de Remak véritables. Une particularité non moins remarquable des prolongements protoplasmiques de ces cellules, c'est qu'ils concourent à former, autour du corps d'une ou plusieurs cellules nerveuses du même ganglion, des dispositifs terminaux ou d'enveloppement : « nids péricellulaires » de RAMÓN Y CAJAL ou « corbeilles » de KÖLLIKER.

Les *nids péricellulaires* (fig. 739, A, B, C, D,) sont extrêmement nombreux dans les ganglions sympathiques des mammifères et ils se forment d'une façon assez variable, mais toujours par les divisions des prolongements protoplasmiques, soit d'une seule, soit de plusieurs cellules ganglionnaires autour du corps d'une autre qu'ils enveloppent ainsi partiellement ou totalement. Parfois aussi, un seul prolongement entoure deux ou trois globes cellulaires de ses ramifications. Celles-ci, d'après CAJAL, reposeraient directement sur le corps de la cellule et y constitueraient un dispositif toujours terminal par de petits bourgeons libres issus de l'entrelacs de fibrilles péricellulaires. DOGIEL voit là, au contraire, un enveloppement en réseau. JUSCHTSCHENCO pense que les divisions extrêmes du rets échappent au chromate d'argent et demeurent invisibles. Avec le bleu de méthylène, ce rets apparaît constitué par des fils perlés. C'est donc là, selon toute apparence, un dispositif terminal; j'essayerai un peu plus loin de dégager sa signification fonctionnelle probable. Il est impossible, en tout cas, de le mettre en évidence chez l'embryon et chez les jeunes animaux : soit qu'il se développe tardivement, ou bien que les branches protoplas-

(3) A. J. JUSCHTSCHENCO, Zur Frage über den Bau der sympathischen Knoten bei Säugethieren und Menschen (*Arch. f. mikrosk. Anatomie*, 1897, fasc. 3, p. 585).

miques terminales qui le constituent soient alors trop grêles et échappent ainsi à l'imprégnation (JUSCHTSCHENCO). — Les branches protoplasmiques, après avoir fourni des nids péricellulaires, peuvent se poursuivre plus loin et se comporter comme celles assez nombreuses qui n'en donnent pas. Elles se divisent et se subdivisent, s'entrecroisent avec les autres fibres de tout ordre. Ici, comme dans le névraxe, il est impossible de déterminer par aucune méthode d'analyse actuelle comment se fait exactement leur terminaison.

Le *filament axile*, unique pour chaque cellule ganglionnaire, est mis facilement en évidence par la méthode du bleu de méthylène ou par celle du chromate d'argent. Ce sont aussi les seules qui permettent de le suivre au loin et de le reconnaître au milieu de l'embrouillement des fibres toutes fibrillaires comme des cylindres d'axe, quelle que soit leur origine, qui occupent les intervalles des cellules nerveuses dans le ganglion. Le filament de Deiters naît en règle du corps cellulaire par un cône d'émergence, plus rarement d'un prolongement protoplasmique non loin de la cellule. Alors ce prolongement, après avoir émis le filament axile, devient aussitôt très grêle et se termine bientôt. Quelquefois aussi le filament axile naît au milieu d'un bouquet de filaments protoplasmiques qui montent autour de lui et l'accompagnent sur un certain parcours. Il file, en tout cas, hors du ganglion, en règle sans donner de collatérales avant d'en sortir. Quand il en émet, c'est au voisinage de son point d'origine, et elles sont d'une ténuité extraordinaire. Parvenu à une certaine distance de la cellule qui l'a fourni, il se groupe avec d'autres filaments de Deiters pour former de petits faisceaux qui courent en s'infléchissant entre les cellules ganglionnaires, confluent avec d'autres, et prennent ainsi dans leur ensemble la disposition typique des travées de Remak. Puis, hors du ganglion, les petits faisceaux cylindraxiles passent, pour marcher dans les cordons, dans des fibres à myéline en prenant part à la formation des cylindres d'axe complexes de celles-ci : c'est-à-dire dans la constitution desquels peuvent entrer des filaments de Deiters émanés de cellules ganglionnaires différentes.

Les fascicules cylindraxiles amyéliniques qui sortent du ganglion sous forme de travées de Remak, sont notablement plus épais que ceux également amyéliniques qui y entrent. Ces derniers, en revanche, se divisent et se subdivisent dans le ganglion auquel les premiers n'abandonnent que peu ou point de collatérales. Ils se résolvent en un entrelacs de fibrilles nerveuses d'une finesse extrême qui forment dans les intervalles des cellules ganglionnaires un plexus serré d'où partent des fils nerveux ténus, dont certains se disposent en corbeilles au pourtour du corps des cellules nerveuses, concentriquement et en dehors des nids péricellulaires issus des prolongements protoplasmiques déjà décrits plus haut. Ce sont là des fibres nerveuses afférentes

qui viennent se terminer dans le ganglion. Un certain nombre d'entre elles vont aux vaisseaux ganglionnaires; mais on ne peut en conclure qu'elles soient toutes motrices, puisque nous savons (voy. t. I. p. 909) que les capillaires eux-mêmes, dépourvus de muscles, reçoivent des terminaisons nerveuses, par conséquent sensibles ou trophiques. Certaines fibres appartiennent vraisemblablement au système cérébro-spinal et d'autres au système sympathique; il est, en tout cas, impossible de les distinguer histologiquement les unes des autres.

Texture, tissu conjonctif et vaisseaux des ganglions sympathiques.

— J'ai déjà indiqué que la gaine lamelleuse des cordons sympathiques se renfle pour envelopper les ganglions placés sur le trajet de ceux-ci. Il faut ajouter que la cavité vaginale reste libre sur toute l'étendue du relief du ganglion, lequel se fait, comme l'a dit RANVIER, d'un seul côté; mais elle est parcourue par des trabécules nombreuses fixant le ganglion en place. Les groupes de cellules ganglionnaires se tassent les uns sur les autres de façons diverses dans les ganglions. Dans ceux du sympathique cervical, ou premier et second thoracique du Chien, par exemple (4), certains groupes restent distincts, d'autres non. Les cellules nerveuses entourées de leurs capsules, les fibres nerveuses des deux ordres, les vaisseaux sanguins et le tissu conjonctif semblent constituer un tout homogène, comme si les divers éléments du tissu ganglionnaire étaient plongés dans une masse compacte. De fait, il en est bien ainsi, et c'est pourquoi leur dissociation avec les aiguilles est à peu près impraticable. En effet, il est facile de voir qu'entre les cellules nerveuses il n'y a pas de tissu conjonctif lâche, mais bien un tissu fibro-muqueux continu au sein duquel sont plongés et marchent les prolongements des cellules, les fibres de Remak, et les fibres à myéline qui, en certain nombre, s'éparpillent dans le ganglion pour le traverser. On voit nettement circuler dans cet embrouillement le réseau caractéristique des cellules fixes de ce tissu connectif.

Dans un tel milieu continu, incompressible, élastique et résistant, le groupement des cellules nerveuses ganglionnaires semble dépendre

(4) Je les cite parce qu'ils peuvent servir avantageusement d'objet d'étude. On les enlève avec les cordons sympathiques sur une certaine étendue en deçà et au delà et, après les avoir fendus aussi exactement que possible dans l'axe avec un rasoir bien tranchant, on les fixe pendant douze ou vingt-quatre heures par la solution d'acide osmique à 1 pour 100. J'ai ainsi obtenu des ganglions assez bien fixés pour qu'à l'exception de deux ou trois dans une coupe longitudinale, faite sans durcissement au sortir de la solution osmique après essuyage au papier à cigarettes, toutes les cellules fussent exemptes de rétraction. On colore ensuite fortement les coupes, reçues dans l'eau distillée et bien lavées, avec la glycérine hématoxylique; puis on traite par l'acide formique avant de monter dans le baume au xylol après action des deux essences de girofle et de bergamote. Les noyaux des cellules, les capsules et leurs noyaux, les cellules conjonctives et les fibres nerveuses sont en ce cas faciles à distinguer dans tous leurs détails.

de la façon dont les rubans de fibres nerveuses se distribuent au sein du ganglion, soit pour s'y terminer, soit pour en sortir comme le font toutes les fibres à myéline de passage. Toutefois, la méthode du chromate d'argent montre quelquefois, par exemple dans les ganglions du Cheval (JUSCHTSCHENCO), une certaine ordonnance définie. Les cellules marginales du ganglion s'orientent, en général, longitudinalement. D'autres forment des groupes très nets, comparables aux groupes coronaires du cartilage hyalin. Les cellules sont rangées comme au pourtour d'une sphère, envoyant vers le centre de celle-ci leurs prolongements protoplasmiques et dégageant au contraire leurs filaments axiles vers la périphérie. C'est par des prolongements protoplasmiques qui, sortant d'un groupe s'engagent dans un autre, que semble se faire la communication de groupe à groupe. La raison d'être de tels rassemblements reste d'ailleurs jusqu'ici inconnue.

Les *vaisseaux sanguins* des ganglions sympathiques des mammifères présentent des particularités intéressantes qui ont été découvertes par RANVIER (1). Le dispositif vasculaire étant le même dans les cordons sympathiques que dans les nerfs périphériques, celui des ganglions présente un développement considérable du système veineux. Les artères y sont petites et se résolvent en capillaires dont les mailles enveloppent chacune plusieurs cellules ganglionnaires. Au réseau des capillaires font suite des veinules énormes, tortueuses et variqueuses, dont le raccord aux capillaires vrais se fait par des culs-de-sac terminés brusquement en doigts de gant quatre ou cinq fois larges comme les capillaires qui s'y jettent. C'est là un système assurant l'évacuation rapide du ganglion ou déterminant au contraire, au gré des vaso-moteurs ganglionnaires, la turgescence veineuse soutenue du petit centre nerveux. Il ne semble pas que les ganglions sympathiques renferment par contre de vaisseaux lymphatiques. Tous ceux que j'ai pu mettre en évidence chez le Chien appartiennent à la gaine tendiniforme doublée de tissu adipeux du vago-sympathique. Ils naissent par de grandes ampoules closes qui viennent s'adosser à la lamelle la plus externe de la gaine lamelleuse, en épousant sa surface revêtue ici, comme on sait, d'un endothélium continu (voy fig. 709, *g. c.*, p. 875),

Cellules ganglionnaires sympathiques des batraciens. — L. BEALE (2) a découvert depuis longtemps, dans le sympathique des batraciens, des cellules qui, de prime abord, paraissent tout à fait différentes de celles des ganglions sympathiques des mammifères : ce sont les cellules unipolaires à fibre spirale, étudiées depuis par J. ARNOLD (3) et dont

(1) L. RANVIER, *Traité technique d'Histologie*, 2^e édition, p. 793.

(2) L. BEALE, On the structure of so called apolar, unipolar and multipolar ganglion cells of the frog (*Philosophical Transactions*, p. 153, 1863.)

(3) J. ARNOLD, Ueber die femeren histologischen Verhältnisse der Ganglienzellen in dem Sympathicus der Froscher (*Virchow's Archiv.*, t. XXXII, p. 1, 1865).

la véritable signification a été dégagée récemment par G. RETZIUS. Ces cellules (fig. 740) ont chacune la forme d'une massue dont le corps protoplasmique serait la tête et le prolongement nerveux qui s'en dégage directement forme la tige. Vers son extrémité supérieure, le globe cellulaire renferme le noyau. Vers son col, point d'union de la tige

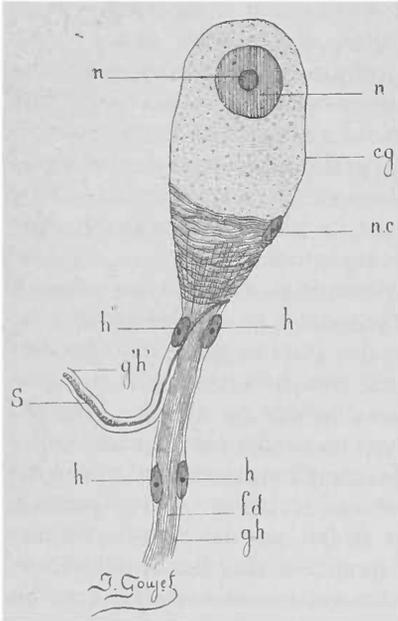


FIG. 740. — Une cellule ganglionnaire du sympathique de la Grenouille.

c, g, corps de la cellule ganglionnaire; — *n*, son noyau; — *n'*, son nucléole; — *n, c*, un noyau de l'endothélium de sa capsule; — *h, h, h*, noyaux de la gaine de Henle de la fibre droite issue du corps cellulaire: cette gaine est le prolongement de la capsule du globe cellulaire; — *S*, fibre spirale, répondant en réalité à une fibre nerveuse qui va s'arboriser à la surface du globe de la cellule ganglionnaire; — *g', h'*, gaine de Henle de la fibre spirale; — *h'*, noyau de la gaine de la fibre spirale.

et du corps, il est contourné par une fibre spirale pelotonnée autour de la tige et du col comme un fil sur une bobine. La cellule est munie d'une capsule dont le prolongement, doublé de noyaux endothéliaux, enveloppe la tige qui va plus loin se subdiviser et se ramifier. Un peu au-dessous du col, la fibre spirale se dégage de cette gaine de Henle et poursuit son trajet individuel. RETZIUS par la méthode du chromate d'argent, et plus récemment SMIRNOW (1), par celle du bleu de méthylène (fig. 741), ont montré que la fibre spirale ne part pas de la cellule, mais est en réalité un filament nerveux issu d'une autre cellule, qui vient se terminer à la surface du globe cellulaire et sous la capsule par une élégante arborisation terminale absolument comparable à celle des « nids péricellulaires » ou « corbeilles de Kölliker ».

Fonctionnalité des ganglions sympathiques. — Peut-on, sur les données qui précèdent, établir, fût-ce provisoirement, le

schéma d'un ganglion sympathique et en tirer des déductions capables d'éclairer le mécanisme de son fonctionnement en tant que centre nerveux? Je ne le pense pas. Non plus ici que dans le névraxe, il n'y a tout d'abord point de différences histologiques entre les cellules motrices et les sensibles. On ne peut les distinguer. Toutes sont des multipolaires à peu près du même type, beaucoup moins varié que dans les centres

(1) SMIRNOW. — Die Struktur der Nervenzellen im Sympathicus der Amphibien. (*Arch. f. mikroskopische Anatomie*, t. XXXV, p. 407, 1890).

cérébro spinaux. Toutes ont des prolongements, axiles ou protoplasmiques, construits sur le modèle des conducteurs différenciés des actions nerveuses : c'est-à-dire se dégageant du corps de la cellule sous forme de fascicules, formés de fibrilles parallèles entre elles et rassemblées en faisceau comme dans les cylindres d'axe composés. Ce sont donc là, histologiquement, des conducteurs, comme l'avait conclu RANVIER en les assimilant complètement à des fibres de Remak. Cette dernière conception n'était pas exacte ; mais le fait d'analyse l'était : — naturellement donc il doit subsister.

Sur le trajet des fibres nerveuses sympathiques, dont un grand nombre ne font que les traverser, les ganglions sont des relais où certaines fibres trouvent leur terminaison, d'où partent d'autres fibres issues des cellules ganglionnaires, et où il se fait conséquemment du mouvement nerveux nouveau. — D'autre part, il s'effectue là des associations de neurones entre eux : non par conjugaison ni mise

en continuité par voie de branches anastomotiques, que les méthodes actuelles et surtout celle du chromate d'argent ne mettent pas en évidence, mais par mise en relation au moyen de dispositifs d'apparence terminale : les « nids péricellulaires » ou les corbeilles d'enveloppement du corps des cellules nerveuses par des prolongements venus

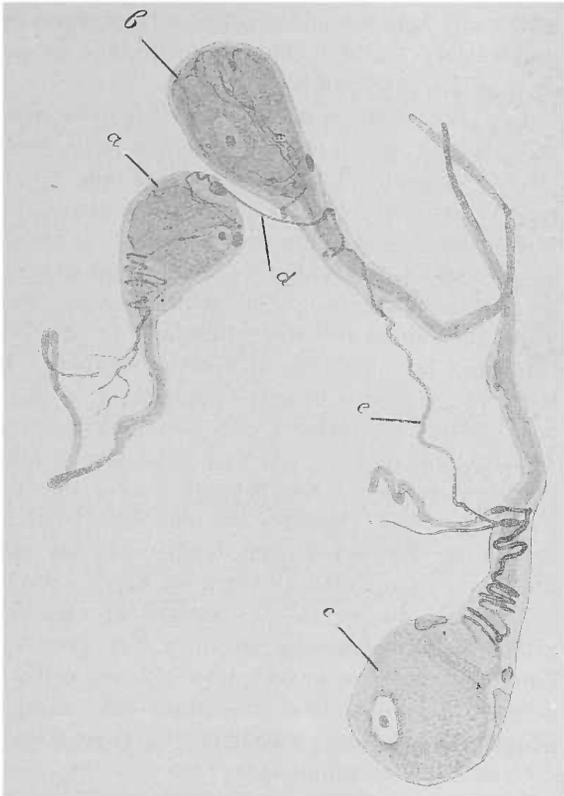


FIG. 741. — Un groupe de cellules nerveuses ganglionnaires à fibre spirale colorées au bleu de méthylène (d'après SMIRNOW), pour montrer les relations des cellules entre elles et le mode de terminaison des fibres spirales venues d'une cellule à la surface du globe de deux autres cellules semblables. — (Ocul. 3, obj. 8 μ , Reichert.)

a, b, c, cellules ganglionnaires ; — *d, e*, distribution de la fibre issue de la cellule *c*, à la surface du globe des deux autres.

d'autres cellules. En dehors de là, on trouve une intrication perlée comme dans le névraxe; et il est probable qu'ici comme là les prolongements protoplasmiques sont tendus par l'adhérence de leurs extrémités à la substance fondamentale du tissu qui unit et sépare les éléments nerveux. La méthode du chromate d'argent les montre, en effet, soit rompus et rétractés, soit engagés dans un embrouillement inextricable; celle du bleu de méthylène ne permet pas, en général, de le suivre jusqu'au bout.

Ici, sous peine de réduire les *nids péricellulaires* au rôle d'appareils de luxe, on est forcé d'admettre qu'ils recueillent — car ils sont essentiellement d'origine protoplasmique — une impression quelconque issue directement du corps cellulaire au pourtour duquel leurs terminaisons sont appliquées comme une série de doigts. La cellule ganglionnaire, ainsi entourée, impressionne sans doute ces terminaisons de quelque manière par un influx issu de son propre corps, tout en projetant d'autre part son action hors du ganglion sur son pôle d'application par la voie de son filament axile unique. Elle agit donc à la fois hors du ganglion à ce pôle d'application, et dans le ganglion sur une autre cellule semblable à elle-même, et comme elle-même influencée de semblable manière par une ou plusieurs autres sur lesquelles elle peut agir également. En effet, elle émet en tous sens des branches protoplasmiques dont plusieurs peuvent donner naissance à des nids péricellulaires. Et ceux-ci sont doublés par des *corbeilles*, d'origine cylindraxile puisqu'elles viennent de fibres nerveuses issues d'un autre ganglion ou du névraxe : corbeilles représentant un des pôles d'application d'un ou plusieurs neurones étrangers au ganglion considéré. Dans cette manière de voir, les « nids péricellulaires » deviennent des dispositifs importants d'association des cellules entre elles dans le ganglion, répondant probablement à la mise en jeu ou à la régulation de leur activité synergique.

Les fibrilles terminales des corbeilles circonscrivant les nids péricellulaires qui, de leur côté, sont cylindraxiles, apportent au petit appareil d'association (soit pour l'inciter, soit pour l'inhiber, ou bien enfin pour influencer la cellule ganglionnaire qui en est le centre) un mouvement nerveux né hors du ganglion. On ne peut aller au delà de ces corollaires découlant naturellement de dispositions anatomiques, pour faire des hypothèses réellement scientifiques sur la fonctionnalité des ganglions sympathiques prise dans le détail. Individualité des diverses cellules nerveuses du ganglion, sensibles et motrices musculaires ou glandulaires; projection de leur action propre par leur cylindre-axe toujours hors du ganglion; dispositif semblant destiné à les relier entre elles pour donner à celles d'un même groupe la notion de l'état présent de l'une d'elles prise en particulier; influence probable de certaines cellules extra-ganglion-

naires sur ce dispositif : — voilà tout ce qu'on sait actuellement, et je crois qu'il est sage de se borner là.

§ 3. — CENTRES PÉRIPHÉRIQUES PLEXIFORMES ET CELLULES GANGLIONNAIRES VISCÉRALES

Au lieu d'être réunis en une masse, les centres périphériques peuvent être étalés en plexus. Ils sont alors interposés comme des rideaux entre la terminaison des nerfs et leur origine soit dans le névraxe, soit dans les ganglions nerveux. Si les fibres nerveuses entrant ainsi sur leur trajet en communication avec les cellules nerveuses du plexus sont motrices, la contractilité du muscle commandé par elles cesse d'être soumise à l'action de la volonté quand même il s'agirait de cellules musculaires striées et de terminaisons à leur niveau par des plaques motrices : (ex. œsophage). J'ai donné, dès 1878, le nom de *centres périphériques plexiformes* à ces petits centres nerveux d'un nouveau genre. J'ai en même temps indiqué les caractères particuliers de leurs cellules nerveuses, tels que la méthode du chromate d'argent ou celle du bleu de méthylène les retrouve aujourd'hui (1).

Arborisation de Remak et plexus fondamental. — Si l'on étudie un de ces centres périphériques étalés en plexus avec la méthode de l'or, par exemple sur le péricarde viscéral du Lézard gris, on voit des fibres à myéline peu nombreuses s'étaler, et se diviser et se subdiviser dans le plan du plexus de la façon ordinaire, en se branchant au niveau

(1) J. RENAUT, Article *Système nerveux* du Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales, p. 422, 424.

J'ai employé, pour mettre en évidence les faits dont il est question dans le texte, la méthode de l'or appliquée à l'étude des nerfs qui se ramifient dans les séreuses pleurale et péricardique pariétale du Lézard gris (*L. muralis*). Le cœur, le péricarde et les poumons enlevés sur l'animal vivant sont plongés pendant dix minutes dans une solution d'acide formique au quart, légèrement lavés à l'eau distillée, puis placés dans une solution de chlorure d'or à 1 pour 100 pendant aussi dix minutes. On les porte ensuite, après les avoir lavés de nouveau à l'eau distillée, dans une solution d'acide formique au tiers. On les y laisse douze heures à l'abri de la lumière. Au bout de ce temps, la pièce a pris une coloration d'un beau pourpre violet; elle est lavée à l'eau distillée, et l'on peut en retrancher des lambeaux de la plèvre ou du péricarde, qu'on étale sur la lame de verre et qu'on monte dans la glycérine additionnée de sel maria après les avoir tendus par demi-dessiccation, puis arrosés d'alcool fort. La réduction de l'or ne varie plus dans ces conditions et la préparation est rendue persistante.

Le péricarde et la plèvre sont formés d'une membrane fibreuse à faisceaux parallèles supportant l'endothélium. Cette membrane fibreuse est doublée par une lame vasculaire formée de capillaires décrivant des mailles polygonales. Au-dessus du plan de capillaires, s'étend le centre périphérique plexiforme constitué comme il est indiqué dans le texte.

des étranglements annulaires. Elles sont accompagnées de travées plexiformes de fibres de Remak. Les fibres à myéline portent de distance en distance des cellules ganglionnaires de configuration arrondie, soit isolées et formant chacune un ganglion unicellulaire, soit disposées en petits groupes. Ce sont des cellules sympathiques semblables à celles des ganglions, et mêlant leurs prolongements au cylindre d'axe composé de la fibre à myéline à laquelle elles sont appendues.

Après un certain parcours, les branches de ces divisions, sur le trajet desquelles on voit se succéder des étranglements annulaires de plus en plus courts, se terminent à l'extrémité d'un dernier segment et dégagent chacune un cylindre d'axe amyélinique, très nettement fibrillaire, qui se divise et se subdivise comme une arborisation de Remak terminale de nerfs en voie de croissance dans la lame natale des têtards. Mais ici, l'arborisation cylindraxile entre dans une intrication plexiforme à laquelle concourent tous ses congénères, et le long de laquelle on peut également trouver des cellules multipolaires. En fin de compte, les cylindres d'axe se résolvent en une série de fibrilles ou de groupes de fibrilles d'une grande délicatesse, qui n'accompagnent plus les noyaux de Remak, et qui interceptent un second plexus dans un autre plan. Ce plexus est disposé au-dessus des vaisseaux parallèlement à la membrane, et son réticulum est comparable aux fils d'une dentelle. Les points nodaux du réticulum sont pour la plupart formés par la réunion de trois ou quatre fils nerveux émanant de sources diverses; ils offrent l'apparence de chiasmas. Mais de distance en distance, on voit ces chiasmas occupés par une cellule nerveuse particulière, multipolaire et dont chaque prolongement se continue avec un ou plusieurs fils nerveux du plexus. De telles cellules sont absolument différentes de celles qu'on trouve de distance en distance le long des fibres de Remak, et dont le protoplasma enveloppe comme d'un vernis la surface de celle-ci. Ce sont là les cellules ganglionnaires typiques des centres périphériques plexiformes.

Cellules nerveuses multipolaires des centres périphériques plexiformes. — Ces cellules (fig. 742) sont formées d'une masse protoplasmique considérable et tout aussi importante que celles des cellules ganglionnaires appendues aux fibres nerveuses à myéline ou aux branches de l'arborisation de REMAK. Le corps cellulaire est granuleux, et se teint en pourpre violet sous l'action de l'or. Le noyau est volumineux, vésiculeux, et il renferme un gros nucléole bosselé que l'or teint en violet foncé. A la surface du corps cellulaire, passent en divers sens les fils nerveux du point nodal qui l'enveloppent comme d'un rets. En se réunissant, les fils interceptant le chiasma dont la cellule nerveuse occupe le centre, laissent nécessairement entre eux des espaces angulaires. C'est par la voie de ceux-ci que les prolongements propres de la cellule, qui sont toujours multiples et de nom-

bre variable, sortent du corps cellulaire et s'engagent dans le plexus. Ils prennent part à la constitution de celui-ci sans qu'on puisse distinguer d'ailleurs ceux qui ont la signification dendritique de celui qui représente le filament axile. D'emblée ils prennent tous, en effet, l'apparence des autres fils nerveux du rets plexiforme, et s'emmêlent avec eux de façon inextricable (1).

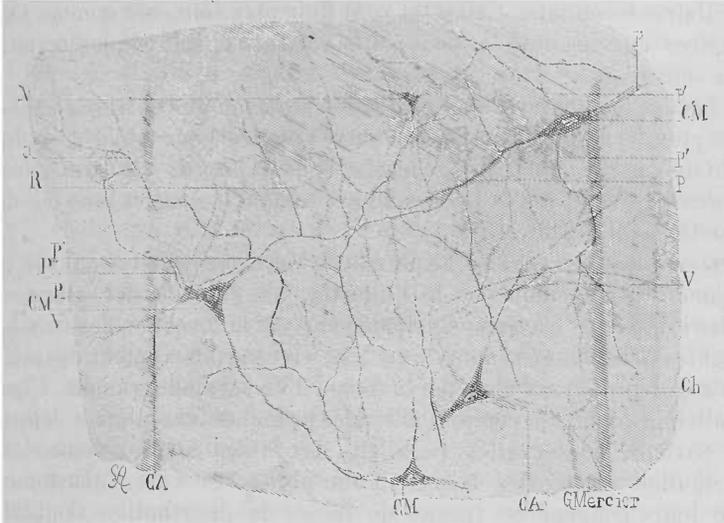


FIG. 742. — Cellules multipolaires du centre périphérique plexiforme de la séreuse pleuro-péricardique du *Lacerta muralis* (méthode de l'or). — (Conservation dans la glycérine. — Faible grossissement.)

CM, CM, cellules nerveuses multipolaires; — P, P' prolongements protoplasmiques entrant dans les travées de fils nerveux amyéliniques dont les multipolaires occupent les points nodaux; — P' Fils du rets fibrillaire occupant le plan superficiel; — *a*, bifurcations préterminales des branches de ce rets; — R, rets nerveux répondant à l'intrication fibrillaire profonde; — Clb, multipolaire occupant un chiasma dont les branches vont s'engager les unes dans le rets superficiel, et les autres CA, dans le rets profond; — C'M, cellule fusiforme au centre d'un faisceau de fils nerveux dont les prolongements *p, p', p'', p'''* prennent diverses directions dans l'intrication plexiforme; — N, petit point nodal occupé par une cellule tripolaire; — V, V, vaisseaux sanguins.

Intrication fibrillaire. — Cet emmêlement, qui se fait en thèse générale dans un autre plan, ou à la fois dans les deux au-dessus et au-dessous de celui où règne le plexus fondamental, est essentiellement une intrication de fibrilles d'une finesse extrême, que la méthode de l'or montre ponctuées et celle du bleu de méthylène perlées. Là se font une multitude de croisements au contact, de branchements

(1) J'ai indiqué dès 1878, article NERVEUX (SYSTÈME) du *Dictionnaire encycl. des sciences médicales*, tous ces caractères qui, comme on va le voir, ont été retrouvés par RAMÓN Y CAJAL dans ce qu'il nomme les « ganglions interstitiels » (*Nouvelles idées sur la struct. du syst. nerveux, etc.*, traduction française d'AZOULAY, p. 146).

de fibrilles par des points nodaux si ténus et multipliés, qu'il semble de prime abord qu'on ait sous les yeux un véritable réseau tel que l'avait conçu GERLACH hypothétiquement dans les centres nerveux. J'ai moi-même cru longtemps qu'il en était ainsi; mais je pense actuellement que les divers fils nerveux de l'intrication fibrillaire y gardent leur individualité, et s'en dégagent ensuite sous forme d'arborisations fibrillaires terminales. Celles-ci vont finir plus loin, soit comme taches motrices sur les muscles des petits vaisseaux, soit comme terminaisons sensibles.

Chez les mammifères et chez l'Homme, les deux centres périphériques plexiformes qu'on peut le mieux prendre pour objet d'étude au point de vue de l'anatomie générale, sont le *plexus de Meissner* et le *plexus d'Auerbach*. Le second est surtout moteur et tous les deux appartiennent à l'intestin.

Plexus de Meissner. — Le plexus de Meissner est situé dans le tissu conjonctif sous-muqueux de l'intestin, au-dessous des glandes de Lieberkühn. Ses travées principales suivent la direction des vaisseaux sanguins artériels et veineux qui, à ce niveau, interceptent des mailles très régulières ayant chacune la forme d'un parallélogramme. Chaque parallélogramme est compris entre les branches vasculaires latérales qui partent, à intervalles réguliers, des fusées artério-veineuses de distribution comme les barbes d'une plume, et vont s'anastomoser avec leurs congénères, (issues de fusées de distribution semblables parallèles aux premières), ou se croiser avec elles. Il en résulte que le plan du plexus est celui des vaisseaux, et que ces derniers forment comme des cadres sur lesquels ce plexus est tendu comme un filet. Il est facile de l'imprégner par l'or chez le Rat et d'observer sa forme générale ainsi que les cellules ganglionnaires qu'il renferme (1).

(1) On prend un segment (de 1 centimètre de long environ) de l'intestin grêle du Rat qu'on vient de sacrifier, puis on le retourne comme un gant et on le plonge dans du jus de citron récemment filtré. Au bout de quelques minutes, il se gonfle et devient transparent. A l'aide d'une brosse de peintre, on enlève mécaniquement l'épithélium, tant de sa surface que celui des glandes de Lieberkühn, qui ici sont très courtes. Puis on le porte encore quelques instants dans du jus de citron neuf, ensuite dans le chlorure d'or pendant vingt à vingt-cinq minutes et de là dans l'eau aiguisée d'acide acétique où on laisse la réduction de l'or se faire lentement. Quand celle-ci s'est opérée, on lave à l'eau distillée, puis on transporte le segment d'intestin dans l'alcool au tiers. Au bout de quelques jours on peut, avec la pince et les ciseaux et en opérant sous l'alcool au tiers, dégager sur une grande étendue le plan vasculaire superficiel, qui renferme le plexus, de la muqueuse intestinale et du muscle moteur de l'intestin. On dispose ce plan sur la lame de verre; on le lave à l'eau distillée et on le tend soigneusement. Puis on colore avec l'éosine soluble dans l'eau pour marquer en rose les éléments cellulaires du tissu conjonctif. Les nerfs et les cellules nerveuses, colorés en violet, tranchent sur cette coloration et on peut les suivre jusqu'à la plus fine intrication fibrillaire. Les préparations, conservées dans la glycérine salée, sont persistantes et inaltérables. J'en conserve ainsi depuis 1878.

Le plexus de Meissner est une formation entièrement amyélinique. Les grosses travées, composées de fibres de Remak, suivent la direction des vaisseaux sanguins et reposent sur eux. Sur leur parcours ou dans leur intérieur, sont disposées un grand nombre de cellules ganglionnaires toutes du type sympathique, ordinairement réunies par groupes en nombre variable. De ces travées, qui ferment les mailles du plexus, partent d'autres travées plexiformes tendant leur rets grossier entre les branches vasculaires comme un filet sur un cadre. Sur leur trajet, sont appendus de petits ganglions formés d'un plus ou moins grand nombre de cellules. D'autres en comprenant cinq ou six, ou seulement deux ou trois et parfois une seule, occupent les points nodaux des travées. On reconnaît alors facilement que les cellules sont multipolaires et engagent leurs prolongements, dirigés en divers sens et parfois récurrents après un certain trajet, dans ces mêmes travées. Au fur et à mesure que les travées deviennent plus délicates, elles changent de plan et forment un second étage du plexus où les cellules ganglionnaires sont moins nombreuses. C'est à ce niveau que les cellules nerveuses prennent le caractère, franchement multipolaire, d'éléments d'un centre périphérique plexiforme de Lézar. Elles occupent exclusivement les points nodaux ; et elles envoient dans chacune des branches du plexus un ou plusieurs prolongements qu'on ne peut distinguer ni les uns des autres, ni des fibres nerveuses amyéliniques délicates venues d'ailleurs pour former le nœud. C'est pourquoi, à l'aide du chromate d'argent, CAJAL (1) n'a pu différencier leur filament axile des autres. A partir d'un certain trajet, les prolongements se résolvent en effet, soit en deux ou en trois, soit en un pinceau de fibres qui marchent de conserve au loin, mêlées aux autres fibres de la travée du rets dont rien ne les différencie. Ils ressemblent alors à des cylindres d'axe. Toutefois, DOGIEL (2), à l'aide du bleu de méthylène, a pu mettre en évidence sur les cellules du plexus de la vésicule biliaire qui est un prolongement direct de celui de l'intestin, un filament de Deiters qui, à l'inverse des autres, ne se branche pas ou ne donne que de fines collatérales caractéristiques après un certain parcours. De plus, il serait parvenu à distinguer, dans le ganglion plexiforme de Meissner des mammifères aussi bien que dans les ganglions ordinaires, deux types de cellules sympathiques (3). — Le premier est réalisé par une cellule à corps globuleux, fusiforme ou stellaire, d'où partent de 5 à 20 prolongements protoplasmiques épais, variqueux et peu étendus, qui

(1) CAJAL, *Les Nouvelles idées*, etc., trad. d'AZOULAY, p. 143.

(2) A.-S. DOGIEL, Zur Frage üb. d. fein. Bau d. sympath. Nervensystems b. d. Säugthies. (*Arch. f. mikr. Anat.*, t. XLVI, p. 305, 344).

(3) A.-S. DOGIEL, Zwei Acten sympathischen Nervenzellen (*Anatom. Anzeiger*, t. XI, p. 679, 1896).

s'épuisent dans le ganglion ou le nœud ganglionnaire dont la cellule fait partie. Ce sont là des dendrites courtes. En revanche, le cylindre d'axe né d'un cône d'origine sur le corps de la cellule même ou sur l'un de ses prolongements, est un filament indivis, grêle et fin parfois à l'extrême. Il file au loin par la voie des travées du plexus; puis il s'engage dans un des troncles nerveux en rapport avec le ganglion, et s'y entoure de myéline pour aller plus au loin se résoudre en une arborisation terminale motrice musculaire. Il s'agirait donc là de cellules motrices. — Au second type, que DOGIEL rapporte à des neurones sensitifs, répondraient des cellules ganglionnaires différant surtout des premières par leurs prolongements protoplasmiques. Ceux-ci, moins nombreux (de 1 à 16), ressemblent beaucoup à des filaments de Deiters. Ils sont fins, de diamètre uniforme, et indivis souvent sur un long parcours. Puis, ils se branchent en un nombre variable de rameaux parfois réunis en un pinceau, qui marchent ensemble, vont au loin et s'éparpillent ensuite dans divers sens en prenant la voie des travées, pour gagner enfin les troncles nerveux. Bref, ils se comportent chacun comme la branche du T des cellules d'un ganglion spinal dirigées vers la périphérie; ils sortent du ganglion plexiforme en donnant un petit nombre de collatérales sur leur trajet. DOGIEL présume qu'ils finissent par des tiges terminales dans l'épithélium intestinal, et son opinion est étayée par les observations directes de SAKUSSEFF (1) sur les plexus intestinaux des poissons. SAKUSSEFF a vu en effet que de ces plexus partent des fibres nerveuses atteignant l'épithélium intestinal, au-dessous duquel elles s'intriquent et dans lequel elles envoient des tiges terminales variqueuses, arborisées dans les intervalles des cellules cylindriques et tout autour d'elles. Là, serait le pôle réceptif de la cellule ganglionnaire sensitive, très comparable, on le voit, à celui des cellules sensitives cérébro-spinales dans l'épithélium tégumentaire.

De ces mêmes cellules part un cylindre-axe de même apparence et de même diamètre que les prolongements protoplasmiques, mais qui file droit au loin par la voie des travées de Remak sans se brancher ni se résoudre en un faisceau de fibrilles. Puis il gagne hors du ganglion plexiforme un des troncles nerveux en rapport avec ce dernier. Il se réengage plus loin une ou plusieurs fois dans le plexus en y abandonnant chaque fois des collatérales. Finalement, il se termine dans un nœud ganglionnaire quelconque par des extrémités libres ou des nids péricellulaires en rapport avec le corps d'une ou plusieurs cellules du premier type, c'est-à-dire motrices. De tels prolongements cylindraxiles sont donc de leur côté les homologues chacun du

(1) SAKUSSEFF, *C. R. des séances de la Société Impér. des Naturalistes de Saint-Petersbourg*, 16 décembre 1895.

prolongement central d'une unipolaire en T des ganglions cérébro-spinaux. La cellule ganglionnaire sensitive des centres périphériques plexiformes différerait seulement de celle des ganglions spinaux en ce que, au lieu d'avoir un seul prolongement réceptif à l'origine, elle en émettrait plusieurs. Allant très loin, ces prolongements prennent naturellement, dans leur trajet, les caractères d'éléments de cordons nerveux, c'est-à-dire ceux de cylindres d'axe parfaits.

Les plexus intestinaux, outre les fibres nerveuses qu'ils émettent par leurs nœuds ganglionnaires ou celles très nombreuses qui les tra-

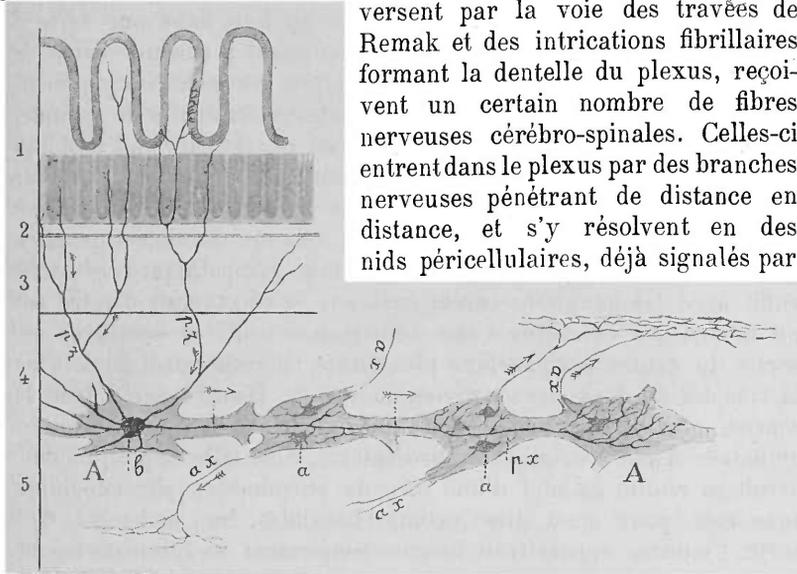


FIG. 743. — Schéma de DOGIEL-SAKUSSEFF pour les centres périphériques intestinaux pris en bloc.

1, muqueuse intestinale avec la figuration idéale de ses villosités et de ses glandes tubuleuses; — 2, musculaire muqueuse; — 3, celluleuse; — 4, couche interne; — 5, couche externe du muscle moteur intestinal.

A, A, points nodaux principaux du ganglion plexiforme; — b, cellule sensitive recevant les impressions périphériques par ses prolongements protoplasmiques *px, px*; cette cellule émet un cylindre-axe qui file au loin et émet des collatérales dans d'autres nœuds du plexus: on a représenté l'arborisation terminale dans le nœud principal A à la droite du lecteur.

a, a, a, cellules motrices, actionnées par le cylindre-axe de la cellule sensitive et ses collatérales: elles donnent des cylindres d'axe *ax, ax, ax*, actionnant les cellules musculaires des divers plans de l'épaisseur de l'intestin. — Les flèches indiquent la marche des courants nerveux.

ARONSON et par RAMÓN Y CAJAL, autour des cellules du « type moteur » au dire de DOGIEL (1). Il suppose aussi que certains prolongements des cellules du « type sensitif » vont très au loin hors des plexus, et s'engagent par la voie des *rami-communicantes* dans les ganglions spinaux pour y fournir des dispositifs terminaux péricellulaires. Il a

(1) DOGIEL, *Anatomischer Anzeiger*, t. XI, p. 685, 686, 1896.

de la sorte construit un schéma (fig. 748) très simple et élégant, que j'appellerai le *schéma de Dogiel-Sakusseff*, et qui trace *provisoirement* la marche des courants nerveux à travers les ganglions intestinaux en général, c'est-à-dire en les considérant comme résumés en un seul. La cellule sensitive émet un nombre variable de branches réceptives qui vont se terminer dans les tuniques et dans l'épithélium intestinal comme la branche unique d'une cellule des ganglions cérébro-spinaux le fait dans les tissus et dans la peau. Ces branches conduisent de là vers la cellule les impressions sensibles que celle-ci, à son tour, projette par son cylindre-axe au loin dans une série de nœuds ganglionnaires du plexus en fournissant à chacun d'eux des collatérales. Puis le cylindre-axe développe son arborisation terminale dans l'un des nœuds. Les arborisations terminales du cylindre-axe sensitif et de ses collatérales entrent en relation avec les prolongements protoplasmiques réceptifs des cellules motrices, et le cylindre d'axe de celles-ci va se terminer sur les différentes formations musculaires lisses de l'intestin. La mise en relation des divers ganglions plexiformes entre eux, ou avec les ganglions sympathiques ordinaires, enfin avec les ganglions cérébro-spinaux, s'effectuerait d'autre part au moyen des cylindres d'axe de certaines cellules sensibles qui, sortis du centre périphérique plexiforme, marcheraient au loin par la voie des cordons nerveux communicants. D'autre part, dans les centres plexiformes, viendraient se terminer un certain nombre de cylindres d'axe d'origine cérébro-spinale. Une telle disposition donnerait en réalité la clef d'une série de phénomènes physiologiques, sans cela pour ainsi dire incompréhensibles. Non seulement, de la sorte, l'intestin apparaîtrait comme renfermant en lui-même les éléments essentiels d'un arc diastaltique complet; mais encore on comprendrait comment, en certaines circonstances, les impressions sensibles parties de la surface peuvent passer dans le système cérébro-spinal et devenir conscientes. De même pour les impressions sensibles d'origine cérébro-spinale suscitant des réflexes intestinaux, soit moteurs musculaires, soit moteurs glandulaires.

Quoi qu'il en soit, un fait intéressant et qui doit être retenu a été mis en lumière par CAJAL (1), c'est que les ganglions plexiformes de l'intestin, qui peuvent servir de type à tous les autres, sont formés de deux éléments nerveux très distincts : a) les *cellules nerveuses* des nœuds ganglionnaires et les fibres axiles ou protoplasmiques qui partent de celles-ci; b) les fibres nerveuses de passage également de double signification dendritique ou axile, qui viennent d'ailleurs et vont plus loin, en abandonnant seulement dans les nœuds des collatérales rares épanouies en nids péricellulaires. Ces fibres de passage

(1) RAMÓN Y CAJAL, *Les nouvelles idées*, etc., trad. d'AZOULAY, p. 143.

ont pris le caractère « d'éléments de cordon nerveux » et, de ce chef, un chimisme particulier et tel, que lorsque la méthode du chromate d'argent les met en évidence, elle n'imprègne en revanche point du tout les cellules nerveuses des nœuds ganglionnaires ni leurs prolongements directs.

Plexus d'Auerbach. — Chez les vertébrés, la disposition du plexus d'Auerbach est toujours la même : il occupe l'intervalle compris entre la couche des fibres annulaires et celle des fibres longi-

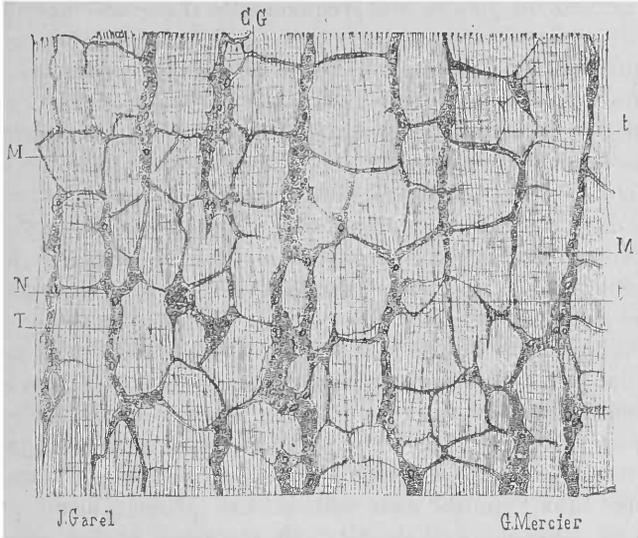


FIG. 744. — Le plexus d'Auerbach (myentérique) de l'intestin grêle du Rat blanc, mis en évidence par la méthode de l'or suivant le procédé indiqué dans le texte. — (Conservation dans la résine Dammar. Faible grossissement.)

M, M, les deux plans de fibres musculaires lisses du muscle moteur général de l'intestin; -- T, travées du plexus nerveux; - t, t, trabécules; — CG, cellules ganglionnaires contenues dans les travées minces.

tudinales de l'intestin (1), c'est pourquoi on l'appelle aussi souvent « plexus intramusculaire ». Ses travées ne sont plus ici ordonnées par rapport aux vaisseaux sanguins, mais bien par rapport aux deux systèmes de fibres musculaires lisses qu'il dessert. Elles se croisent à angle droit d'une façon pour ainsi dire géométrique : les longitudinales parallèlement à la direction des fibres de l'assise externe du muscle

(1) Il est facile de mettre ce plexus en évidence et d'observer sa forme générale très caractéristique en employant la méthode de l'or. On plonge pendant cinq minutes un petit segment de l'intestin grêle du Rat, par exemple, dans le jus de citron, puis on le porte dans la solution de chlorure d'or à 1 pour 100 pendant vingt-cinq à trente minutes et on détermine ensuite la réduction par l'acide formique au quart. On délamelle ensuite l'intestin et l'on isole son muscle moteur, qu'on monte enfin dans la glycérine salée ou dans la résine Dammar.

moteur, les transversales parallèlement à celle des fibres musculaires lisses annulaires de l'assise interne. Il en résulte un système de mailles quadrangulaires (fig. 744) formées de fibres nerveuses amyéliniques, aux points nodaux desquelles sont situés les amas principaux de cellules ganglionnaires. Les travées principales, croisées rectangulairement entre elles, réunissent ces petits ganglions nodaux comme autant de connectifs et de commissures; les plus grosses renferment sur leur trajet des cellules ganglionnaires éparses. En outre, les mailles carrées du plexus sont fréquemment traversées par de minces travées disposées en diagonale et reliant obliquement les petits ganglions qui occupent les angles. De ce système de travées partent des trabécules nombreuses formées exclusivement de fibres nerveuses amyéliniques groupées en fascicules fins. Ceux-ci se branchent, dans l'aire de la maille du plexus, en T superposés; prenant ainsi la direction des deux systèmes de fibres musculaires et se distribuant à celles-ci dans les différents plans de l'épaisseur du muscle. Là, les nerfs forment une intrication fibrillaire d'où se dégagent les tiges motrices terminales qui seront étudiées plus loin. En employant la méthode du bleu de méthylène direct, DOGIEL a constaté dans le plexus d'Auerbach la présence des deux sortes de cellules ganglionnaires dont il a été parlé plus haut. Il a également vu l'un des prolongements protoplasmiques d'une quelconque de ces cellules pénétrer dans un troncul nerveux et gagner avec lui la sous-muqueuse de l'intestin, et d'autres y parvenir à travers la couche de fibres lisses annulaires sans s'épuiser dans celle-ci. Ces prolongements prennent alors une apparence cylindraxile; ils répondent probablement à des filaments sensitifs en marche vers leur lieu d'impression initiale, tout comme ceux émanés des cellules probablement sensibles du plexus de Meissner.

D'ailleurs, la subdivision du centre périphérique plexiforme de l'intestin en deux plexus distincts chez les vertébrés apparaît comme un simple perfectionnement organique. Dans l'intestin des gastéropodes tels que l'Escargot commun (*Helix pomatia*), il n'y a qu'un seul plexus. Il est formé de mailles irrégulières de fibres nerveuses amyéliniques sur le trajet desquelles s'échelonnent de nombreuses cellules ganglionnaires. Les unes sont bipolaires et placées dans l'axe des travées; d'autres sont d'apparence unipolaire et sont appendues latéralement. Enfin, il existe des points nodaux délicats exclusivement formés chacun par une cellule multipolaire qui, de là, envoie ses prolongements en divers sens dans les autres travées. De ce centre plexiforme unique partent, d'une part, des fibres nerveuses qui s'engagent dans la muqueuse et, comme je l'ai observé depuis longtemps (méthode de l'or), d'autres qui pénètrent jusque dans l'épithélium intestinal: on les voit traverser la vitrée qui ici est d'une grande

épaisseur. En outre, il se dégage une série d'arborisations fibrillaires qui entrent dans le muscle intestinal; elles y dessinent une intrication plexiforme d'où partent les tiges terminales motrices des fibres lisses. Le plexus est donc ici évidemment sensitivo-moteur et renferme son arc diastaltique complet.

Cellules ganglionnaires interstitielles. — Outre les cellules nerveuses des ganglions et des centres périphériques plexiformes dépendant du système sympathique, RAMÓN Y CAJAL (1) en a décrit d'autres qui formeraient, dans les divers organes et en particulier dans les glandes, de petits ganglions nerveux unicellulaires : c'est ce qu'il a appelé les « ganglions interstitiels ». Le bleu de méthylène, tout aussi bien que le chromate d'argent, les met en évidence en même temps que les nerfs et les cellules nerveuses sympathiques, dont celles-ci sont absolument indépendantes. Elles n'ont, en effet, aucun rapport immédiat ni avec les cellules, ni avec les fibres nerveuses ordinaires. Ce sont de tout petits corps cellulaires à peu près de la dimension et de la forme générale des cellules fixes du tissu conjonctif. Comme ces dernières, elles émettent un nombre variable de prolongements délicats, terminés brusquement dans une série de sens et de plans. Ces prolongements sont variqueux et certains d'entre eux, comme l'a fait observer JACQUES (2), ressemblent à un cylindre-axe parce qu'ils se poursuivent au loin sans se diviser. En général, les cellules interstitielles suivent la direction des vaisseaux sanguins que leurs branches entourent d'un réseau de mailles (DOGIEL). Elles ont été brièvement décrites par FUSARI (3) dans le voisinage des capillaires sanguins de la langue et de la muqueuse linguale, où JACQUES les a retrouvées et décrites soigneusement. CAJAL et Cl. SALA les ont rencontrées, et en grande abondance, dans le tissu conjonctif interstitiel du pancréas, dans l'épaisseur des villosités intestinales; et enfin DOGIEL (4), dans les aponévroses des muscles abdominaux et le centre tendineux du diaphragme de divers animaux (Cobaye, Chien, Chat). Un fait qui a vivement frappé CAJAL, c'est que, par exemple, dans les villosités du Cobaye, ces cellules interceptent des réseaux vrais par le concours et la fusion de leurs prolongements. « C'est donc dans l'intestin, dit-il, que nous verrions se produire pour la première fois de véritables réseaux anastomotiques. » En réalité, nous ne savons pas encore s'il

(1) RAMÓN Y CAJAL, *loc. cit.*, p. 146.

(2) JACQUES, *Terminaisons nerveuses dans l'organe de la gustation* (thèse de Nancy, p. 46 et 52, 1894).

(3) FUSARI, Su alcune particolarità di forma e di rapporto delle cellule del tessuto connettivo interstiziale (*Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normale della R. Università di Roma*, etc., vol. IV, fasc. I, 1894).

(4) A.-S. DOGIEL, Zwei Arten sympathischen Nervenzellen (*Anat. Anzeiger*, t. XII, p. 679, 687, 1896).

s'agit réellement ici de véritables cellules nerveuses, ou bien, ce qui dans certains cas m'a paru probable, de réseaux de cellules fixes du tissu conjonctif dont le chimisme particulier serait normalement, ou devenu momentanément favorable à la fixation du chromate d'argent et du bleu de méthylène. La notion des cellules nerveuses interstitielles étendrait en tout cas le domaine du système nerveux d'une manière considérable, en montrant qu'il peut semer ses éléments propres partout à l'état de cellules ganglionnaires isolées répondant chacune à un petit centre nerveux autonome et indépendant (1).

(1) Cette question appelle de nouvelles recherches. Elle suscite aussi certains problèmes de morphologie et surtout d'évolution morphologique des éléments neuro-épithéliaux sur lesquels je reviendrai en parlant des organes des sens (organe du goût, neuro-épithélium olfactif).

CHAPITRE XII

TERMINAISONS NERVEUSES MOTRICES

Une *cellule nerveuse motrice* est celle dont le pôle d'application, répondant aux extrémités de son filament axile, est en rapport avec un organe différencié du mouvement : par exemple une fibre musculaire lisse ou striée. Par son pôle réceptif, cette même cellule est mise en relation avec le pôle d'application d'une ou plusieurs cellules sensibles qui lui transmettent la notion d'une impression dont l'origine première est toujours extérieure. C'est cette notion qui la sollicite à entrer en jeu et à faire fonctionner l'organe du mouvement. Entre l'organe du mouvement et la cellule motrice s'étend le cylindre-axe de celle-ci, déployant un dispositif terminal à son point de contact avec celui-là : — c'est là ce qu'on appelle une *terminaison nerveuse motrice*.

Les diverses terminaisons nerveuses motrices varient avec les organes différenciés du mouvement auxquels elles viennent s'appliquer pour les actionner. Suivant que la fibre musculaire est striée ou lisse, le dispositif change. D'autre part, les organes du mouvement ne se réduisent pas chez les animaux aux cellules musculaires lisses ou striées. Chez certains poissons, tels que les Raies et les Torpilles, il se développe dans des organes spéciaux de véritables mouvements électriques, suscités par des cellules motrices spéciales : celles du « lobe électrique ». — Enfin le mouvement organique intérieur se traduit, dans certaines circonstances, comme mouvement mécanique proprement dit avec une intensité et une netteté toute particulières. De prime abord, il ne semblerait pas qu'on fût fondé à admettre que les glandes, lors de leur fonctionnement, agissent comme de véritables organes du mouvement. Si pourtant on excite la corde du tympan après avoir au préalable mis son canal excréteur en rapport avec un manomètre à mercure, on voit le produit de sécrétion soulever énergiquement la colonne mercurielle. Ce qui soulève cette colonne, c'est évidemment la somme des actions motrices développées par le travail

glandulaire. Il y a donc des cellules nerveuses *motrices musculaires* ; d'autres sont *motrices électriques* ; d'autres enfin, sont *motrices glandulaires*. Par conséquent, on peut distinguer et étudier : 1° les terminaisons motrices dans les muscles striés, 2° les terminaisons motrices dans les muscles lisses, 3° les terminaisons motrices électriques, 4° les terminaisons motrices glandulaires.

§ 1. — TERMINAISON DES FIBRES NERVEUSES MOTRICES DANS LES MUSCLES STRIÉS ORDINAIRES

Avant 1840, chacun croyait avec VALENTIN que les nerfs moteurs ne se terminent pas dans les muscles par des extrémités libres, mais bien par une série d'anses intriquées ou anastomosées tout autour des faisceaux musculaires primitifs. Un naturaliste français, DOYÈRE, montra qu'il en était tout autrement. Il constata que chez les tardigrades, les nerfs amyéliniques qui se rendent dans les muscles se terminent par des filaments uniques et n'offrant point de branches récurrentes, au niveau d'une sorte de monticule granuleux placé à la surface de chaque fibre musculaire actionnée et faisant corps avec elle. C'est « l'éminence ou colline de Doyère » bien connue aujourd'hui. — En 1862, CH. ROUGET montra que chez le Lézard et dans toute la série des animaux à partir des lacertiens, la terminaison des nerfs dans les muscles striés se fait au niveau d'un amas de substance granuleuse étalée sous le sarcolemme, et dans laquelle la fibre nerveuse motrice, réduite à son cylindre d'axe, se jette et se termine. C'est la « plaque motrice terminale de Rouget ». ROUGET eut le grand mérite de prouver que la plaque motrice est bien contenue à l'intérieur du sarcolemme. Il la vit en effet nager librement sous cette enveloppe une fois la substance contractile détruite par l'action des acides qui dissolvent la myosine. Mais il considérait la plaque motrice comme un renflement du cylindre d'axe, sorte d'expansion granuleuse et semée de noyaux. En 1863, KRAUSE fit voir que le cylindre d'axe s'arborise dans la plaque motrice ; et KÜHNE, qu'entre cette arborisation et la substance contractile du faisceau primitif strié, il s'interpose une lame de substance granuleuse semée de noyaux qui lui appartiennent en propre. C'est la « semelle de Kühne », dans laquelle se déploie l'arborisation cylindraxile terminale. — Nous avons donc à considérer dans la terminaison motrice ou « éminence terminale » : 1° l'arborisation du cylindre-axe ; 2° la substance granuleuse qui l'entoure ; 3° la lame protoplasmique semée de noyaux constituant la « semelle » ou base de tout le système et le séparant de la substance contractile creusée en cupule à ce niveau. Mais avant tout, il convient de décrire la façon dont les fibres nerveuses

abordent les fibres musculaires, c'est-à-dire faire connaître le dispositif préterminal.

Dispositif préterminal : Bouquet de distribution. — Les nerfs pénètrent entre les faisceaux musculaires primitifs sous forme de fibres à myéline, dont les étranglements annulaires sont équidistants. Il faut les étudier sur des muscles courts, tels que les intercostaux du Lézard gris (1) ou les muscles du globe oculaire du Lapin (2), pour bien voir et leur mode de distribution et leurs dispositions préterminales. Les branches nerveuses principales, en abordant le muscle, croisent en général un

(1) Injection interstitielle d'acide osmique à 1 pour 100 dans le petit muscle court. On lave à l'eau distillée et on monte le petit muscle, avec les côtes retranchées sur une certaine étendue qui le tiennent tendu et lui servent de cadre, dans le baume au xylol par les procédés ordinaires.

(2) Injection sur le vivant par la veine auriculaire, fixation des plans musculaires par le picrate d'ammoniaque ou mieux par le sublimé. C'est sur ces préparations qu'on voit le mieux et l'arborisation cylindraxile avec ses caractères sautant d'emblée aux yeux, et la pénétration du bleu dans les fibres à myéline par les étranglements et la voie des corps biconiques.

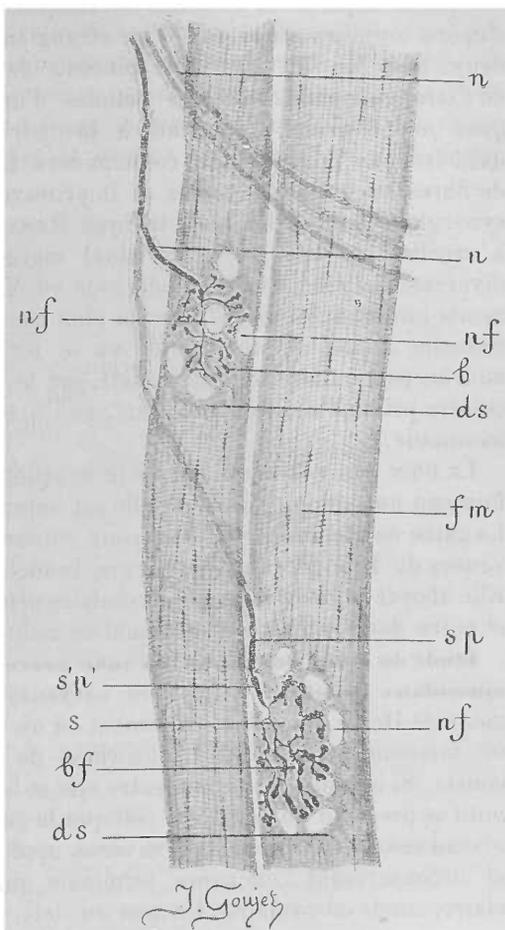


FIG. 745. — Eminences motrices de deux faisceaux musculaires striés primitifs du Lézard gris, provenant d'une seule et même fibre nerveuse à myéline. — (Méthode de l'or indiquée dans le texte; conservation dans la glycérine).

fm, faisceaux musculaires primitifs; — *sp*, *s'p'*, segments interannulaires courts préterminaux de la fibre à moelle répondant à l'éminence motrice; — *s*, semelle granuleuse de l'éminence motrice; — *ds*, ses denticulations marginales; — *nf*, *nf*, noyaux fondamentaux, pour la plupart marginaux; — *bf*, branches de l'arborisation cylindraxile; — *b*, bourgeons des branches de l'arborisation; — *n*, *n*, branches nerveuses à myéline, les unes allant aux éminences, les autres engagées entre les faisceaux musculaires primitifs et allant plus loin.

peu obliquement la direction de ses fibres et occupent les intervalles des plans superposés de celles-ci. Bientôt ils se divisent. La division s'opère toujours au niveau d'un étranglement annulaire qui fournit deux, trois ou un véritable pinceau de fibres à myéline partant de l'étranglement comme les pétioles d'une ombelle. C'est le *bouquet préterminal*, répondant à la distribution d'un seul et même cylindre-axe composé qui commandera la contraction d'une série de fibres musculaires striées et imprimera à celles-ci un caractère synergique comme l'a bien indiqué RANVIER (1). En effet, les fibres à myéline du bouquet préterminal marchent dans des directions diverses, se divisent et se subdivisent en Y et sont formées de segments interannulaires de plus en plus courts (fig. 745). Puis chaque branche ultime de subdivision va se terminer dans une éminence motrice particulière, qui se traduit, sur le pourtour du faisceau musculaire primitif abordé par le nerf, par une légère saillie en forme de monticule.

La fibre à myéline qui donne le bouquet préterminal répond à un faisceau unitubulaire du nerf; elle est entourée d'une gaine de Henle. La gaine de Henle se subdivise pour entourer chacune des fibres nerveuses du bouquet ainsi que leurs branches filles individuellement. Elle aborde donc le faisceau musculaire primitif avec la fibre nerveuse et entre dans le dispositif terminal de celle-ci, qui est le suivant :

Étude du point de contact du tube nerveux moteur et du faisceau musculaire primitif. — La fibre nerveuse à moelle, entourée de sa gaine de Henle, rejoint normalement ou un peu obliquement la surface du faisceau primitif. Elle est formée de segments interannulaires courts. Si le point de contact entre elle et le faisceau musculaire primitif se présente de profil, on voit que la gaine de Henle s'évase à ce niveau comme un entonnoir renversé, appliqué sur le faisceau primitif et circonscrivant l'éminence terminale qui apparaît comme une aire claire, ronde ou ovalaire. Un peu au delà, la gaine de Henle devient

(1) Les détails histologiques indiqués dans cet alinéa et dans le suivant sont fournis par l'examen de terminaisons motrices mises en évidence par une injection interstitielle de mélange osmio-picric-argentique dans un muscle quelconque, soit de mammifère, soit de Lézard, de Couleuvre, etc. J'emploie, à cet effet, le liquide dont la formule a été déjà donnée plus haut (t. II, p. 128). Au bout de peu d'instants, le muscle est fixé dans sa forme. L'endothélium de la gaine de Henle est imprégné de nitrate d'argent et cette gaine fixée distendue renferme la fibre nerveuse à moelle terminale colorée en noir par l'acide osmique du réactif. On peut alors colorer, de préférence avec le carmin aluné, des plans de muscle renfermant les terminaisons et soigneusement clivés à l'aide de la pince et des ciseaux, en évitant l'action des aiguilles qui brisent les nerfs ou changent leurs relations avec les faisceaux musculaires primitifs. C'est par cette méthode que j'ai pu déterminer la façon dont finit l'endothélium de la gaine de Henle au niveau du sarcolemme, détail que ne permet pas d'observer l'injection pure et simple d'acide osmique à 1 pour 100, telle que la faisait RANVIER.

tangentielle au sarcolemme et semble se fondre avec lui. Sur les limites des deux, le nitrate d'argent dessine un trait vague et discontinu, répondant à la fin des cellules endothéliales de la gaine (fig. 746). Celles-ci s'amincissent donc progressivement et leurs limites deviennent indistinctes, en même temps que la mince paroi propre passe dans le sarcolemme. De là, quand on remonte vers la fibre nerveuse, on voit se dégager les lignes de ciment ordinaires avec un noyau

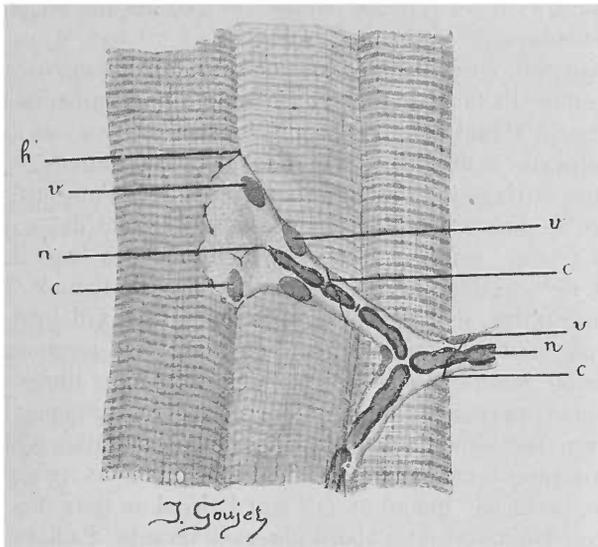


FIG. 746. — Mode de terminaison de la gaine de Henle des fibres nerveuses à moelle au niveau de l'éminence terminale des muscles striés de la langue du Lapin. Injection interstitielle du mélange osmio-picro-argentique; coloration par le carmin aluné; conservation dans le baume au xylol.

n, fibre nerveuse à moelle entourée de sa gaine de Henle dont on voit les cellules *c, c, c*, limitées par les traits d'imprégnation; — *v, v, v*, noyaux de la gaine de Henle (noyaux vaginaux); — *n'*, fin du manchon de myéline au niveau de l'éminence terminale; — *h*, jonction de la gaine de Henle et du sarcolemme: les cellules endothéliales ne sont plus circonscrites du côté du faisceau primitif que par un trait d'imprégnation incomplet et discontinu.

endothélial au milieu de chaque champ. Ces noyaux et ceux de la portion évasée de la gaine où l'endothélium reprend au moment de finir des caractères embryonnaires sont appelés par RANVIER « noyaux vaginaux ». Ils forment une rangée superficielle de noyaux à la surface de l'éminence terminale.

Dans l'entonnoir formée par l'évasement de la gaine de Henle, la fibre à myéline se termine souvent sans se subdiviser; ou au contraire elle se bifurque en Y une ou deux fois avant de dégager ses branches axiles. Dans ce dernier cas, l'entonnoir se subdivise aussi pour entourer distinctement chaque petite fibre du bouquet juxta-terminal, laquelle est composée de segments interannulaires très courts et parfois d'un

seul. De la fibre unique et de ses branches multiples et courtes répondant alors à une éminence motrice composée, se dégage ensuite le cylindre-axe à l'extrémité du dernier segment. Il semble bien que la gaine de Schwann se poursuive sur lui; car il n'y a là ni rebroussement de la myéline qui finit en bec, ni d'anneau, ni de corps biconique à l'extrémité du dernier segment. Telle est d'ailleurs, on l'a vu, la disposition des fibres nerveuses à moelle d'où se dégage une arborisation cylindraxile du type de Remak: et c'en est une ici bien qu'elle soit peu étendue.

Arborisation cylindraxile et terminaisons nerveuses. — En effet, si, comme l'a fait RANVIER, on examine une éminence terminale sur un muscle vivant dans son propre plasma (1), l'on voit l'arborisation cylindraxile se dessiner avec une netteté merveilleuse sous forme de filaments réfringents, obscurs quand on éloigne l'objectif, branchés de distance en distance, et à la surface desquels sont des noyaux disposés soit à plat, soit sur le côté de la branche à laquelle ils sont appliqués. Ce sont donc là des noyaux de fibres de Remak. Des branches cylindraxiles, se dégagent ensuite des rameaux délicats, le long desquels on n'observe plus aucun noyau. Ils se terminent, après s'être plus ou moins subdivisés, par des extrémités libres comparables chacune au bout d'un agitateur de verre. Lorsque le muscle meurt et son nerf avec lui, les branches de l'arborisation s'élargissent et les ramuscules terminaux se renflent plus ou moins irrégulièrement en bouton. De même quand on fait agir l'alcool au tiers (fig. 747) sur l'éminence terminale tout d'abord observée vivante. La fibre nerveuse

(1) L. RANVIER, *Traité technique d'histologie*, 2^e édit., p. 624. Il convient de choisir pour objet d'études, soit les Lézards gris ou verts (*Lacerta muralis*, *L. viridis*, *L. stirpium*), soit la Couleuvre à collier. Chez ces animaux, les éminences terminales sont très développées et, en outre, on y trouve des muscles courts (intercostaux, surtout ceux de la Couleuvre) où, sur une petite étendue et dans des fibres musculaires disposées en plans réguliers, on rencontre un très grand nombre de terminaisons. On enlève de petites portions du muscle au moyen des pinces fines et des ciseaux fins, en pratiquant les sections dans le sens des fibres et en ayant soin d'éviter l'action des aiguilles, qui tire ou déplace les fines fibres nerveuses. On dispose les minces rubans musculaires ainsi obtenus sur la lame de verre en les y tendant par leurs extrémités à l'aide des aiguilles, et en humectant de temps en temps avec l'haleine pour éviter la dessiccation. Puis on place la lamelle et on borde à la paraffine. On recherche alors les nerfs qui parcourent la préparation, et on les suit jusqu'à leurs terminaisons sur les faisceaux primitifs. On arrive ainsi à trouver les éminences motrices orientées favorablement pour l'observation, c'est-à-dire celles qui se présentent sur un plan superficiel et de face ou un peu de profil. On applique à leur observation un bon objectif à immersion homogène ou même à immersion dans l'eau; et l'on peut voir l'arborisation terminale, ses noyaux, etc., bien plus nettement qu'avec le chlorure d'or ou même le bleu de méthylène. Mais cette étude ne se fait avec fruit que si l'on a déjà appris à connaître le dispositif terminal dans son ensemble par la méthode de l'or, qui le fait pour ainsi dire sauter aux yeux.

motrice finit donc, dans l'éminence terminale, par une courte arborisation cylindraxile nue d'où se dégage une arborisation fibrillaire également peu étendue, et dont tous les ramuscules se terminent par l'extrémité libre des fils nerveux dont ils sont composés.

Tout ce déploiement se fait au sein d'une substance granuleuse dans laquelle les branches, rameaux et ramuscules nerveux terminaux sont engagés et plongés.

Cette substance granuleuse — « semelle de Kühne » — s'étend, en outre, au-dessous du plan de déploiement des branches nerveuses. Elle est semée de gros noyaux ovulaires en nombre variable, occupant les intervalles des branches de l'arborisation : ce sont les « noyaux de la semelle » ou « noyaux fondamentaux » de RANVIER. La « semelle de Kühne », qui sépare la formation nerveuse de la substance contractile au niveau de l'éminence terminale, prend de ce chef la valeur d'une cellule à noyaux multiples. Je reviendrai un peu plus loin sur la signification fonction-

nelle qu'on pourrait lui attribuer. Ses noyaux ne sont pas étalés seulement au-dessous de l'arborisation, mais prennent aussi place dans l'entrelacs de ses rameaux. D'autre part, ils se rangent assez souvent en cercle (Lézard gris) au pourtour de l'aire plus ou moins arrondie de la plaque motrice, entre les branches des fourches terminales. Ils se colorent par l'hématoxyline et le picrocarminate beaucoup moins intensément que ceux de l'arborisation et que les noyaux vaginaux. Ce sont des noyaux hautement différenciés, appartenant à un élé-

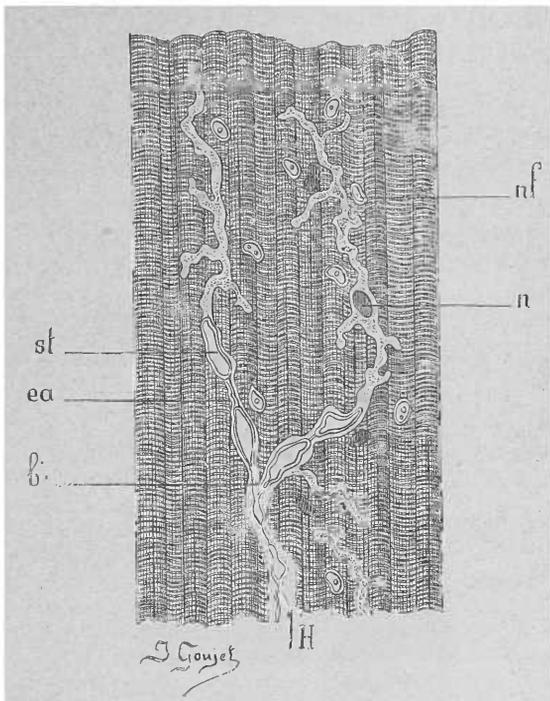


FIG. 747. — Eminence motrice terminale des muscles de la cuisse du Lézard vert, observée après l'action de l'alcool au tiers.

H, gaine de Henle de la fibre nerveuse; — b, bifurcation de cette fibre; — ea, étranglement annulaire d'une des branches de bifurcation; — st, segment interannulaire court terminal : au delà, on voit les branches et les tiges terminales de l'arborisation; — n, un des noyaux de l'arborisation, vu de face; — nf, noyaux fondamentaux.

ment cellulaire de fonctionnalité probablement très spéciale. Ceux de l'arborisation, homogènes et dépourvus de nucléole distinct après fixation par l'acide osmique, ressemblent absolument à ceux des fibres de Remak et se teignent par le picrocarminate de la même façon. Les noyaux vaginaux se comportent, de leur côté, exactement comme ceux des gaines de Henle ordinaires. La méthode de l'or ne les met jamais en évidence, non plus que ceux de l'arborisation. Employée d'une certaine manière, elle réserve, au contraire, assez souvent en

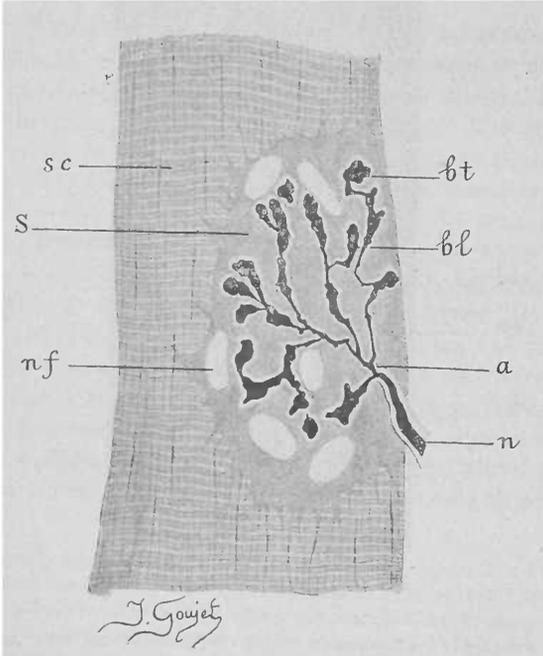


FIG. 748. — Eminence motrice terminale des muscles striés du *Lacerta muralis*, faite par la méthode de l'or indiquée dans le texte. Conservation dans la glycérine. — (Ocul. O, obj. 9 de Leitz. Chambre claire.)

sc, substance contractile du muscle strié; — *S*, semelle granuleuse de l'éminence motrice; elle se termine par un bord festonné et renferme les noyaux fondamentaux *nf*, réservés en blanc; — *n*, branche nerveuse de l'arborisation; — *a*, arborisation; — *bl*, bourgeons latéraux des branches de l'arborisation; — *bt*, bourgeons terminaux.

à l'abri de la lumière. Après quoi, on transporte le fragment dans une solution d'acide formique au tiers et on l'y abandonne vingt-quatre heures, toujours à l'abri de la lumière; puis on substitue une solution formique à 1 pour 1000 et on l'y laisse dégorgier quelques heures, à la lumière diffuse. — On dissocie soigneusement sous l'eau distillée avec les pinces et les ciseaux; on charge les fragments sur la lame de verre et l'on achève la dissociation soignée sur le photophore et sous la loupe. Enfin, on monte dans la glycérine salée. Dans ce milieu, l'or ne se réduit plus. Un autre bon moyen est de faire passer par l'alcool la préparation avant de la monter soit

blanc (fig. 748) ceux de la semelle de Kühne et teint parfois leur nucléole en violet (1). On peut

(1) Voici comment il faut procéder: un fragment des muscles intercostaux du Lézard gris ou de la Couleuvre est enlevé avec les précautions déjà indiquées. On le place, jusqu'à ce qu'il devienne transparent, soit dans une solution d'acide formique au quart (la solution au tiers indiquée par FISCHER est infiniment trop acide), soit dans du jus de citron fraîchement exprimé et filtré (RANVIER). Ce fragment est ensuite retiré, lavé très rapidement à l'eau distillée, puis placé dans une solution de chlorure d'or à 1 pour 100 pendant un quart d'heure. Ou bien (c'est le meilleur moyen de réserver parfois en blanc les noyaux de la semelle), on le laisse plusieurs heures dans la solution de chlorure d'or

alors se rendre bien compte des grandes dimensions de ces noyaux et de leur répartition dans la substance granuleuse de la semelle.

Variétés des terminaisons motrices. — Je viens de décrire ici la *plaque motrice simple* telle qu'on peut l'observer sur un grand nombre de faisceaux musculaires primitifs, soit du Lézard, soit des mammifères où les éminences motrices sont à la fois très nombreuses et peu compliquées. Mais le dispositif peut varier dans de larges limites chez un même animal, tel que le Lézard gris, et dans un même muscle, tel qu'un des intercostaux de ce dernier. On y peut, en effet, distinguer des plaques motrices principales et des plaques motrices accessoires. De plus, quand on étudie (par exemple par la méthode de l'or) divers animaux au point de vue de leurs terminaisons motrices, on voit ces dernières se simplifier ou au contraire se compliquer. C'est de l'étude de ces variations que ressortira la conception générale d'une arborisation motrice terminale quelconque et de sa valeur morphologique chez les vertébrés.

La *plaque motrice composée*, chez le Lézard gris ou le Lézard vert, est le plus souvent formée de la manière suivante : à une certaine distance, avant d'aborder le faisceau primitif, la fibre à myéline subit un branchement en Y. De ce branchement naissent deux fibres à myéline à segments interannulaires courts, enveloppées chacune

dans la glycérine, soit dans le baume du Canada ou la résine Dammar. Toute réduction ultérieure de l'or est arrêtée par l'alcool.

Ce procédé, qui est celui de Löwir un peu modifié, permet d'étudier très exactement la distribution des branches nerveuses dans les éminences motrices, d'observer la forme générale de celles-ci ; enfin (quelquefois seulement) — c'est le principal avantage de la modification — les noyaux fondamentaux apparaissent réservés en blanc. Le procédé du jus de citron dix minutes, lavage, chlorure d'or vingt minutes, lavage, puis abandon vingt-quatre ou quarante-huit heures des fragments dans 50 centimètres cubes d'eau distillée additionnée de deux gouttes d'acide acétique (RANVIER), donne des préparations où l'arborisation est beaucoup moins déformée. En effet, les solutions fortes d'acide formique et acétique gonflent irrégulièrement les branches nerveuses, donnent l'aspect de bourgeons à leurs fourches terminales, et même parfois les font se séparer du reste sous forme de boules ou de grains colorés en violet foncé. Le jus de citron, dans lequel certains éléments cellulaires peuvent vivre pendant un temps parfois même prolongé (ex. cellules épithéliales à cils vibratiles), déforme au contraire très peu les branches nerveuses et les présente, colorées en violet, avec leur continuité ordinairement parfaite. Cependant, les extrémités des fourches terminales se montrent là encore renflées en boutons, alors qu'examinées sur le vivant ce sont des tiges cylindriques finissant sans renflement ni atténuation par des extrémités mousses.

Il est très remarquable que le bleu de méthylène Bx (injecté dans les vaisseaux sur le vivant) donne également aux fourches terminales cet aspect en bouton renflé, et aux branches de l'arborisation une apparence variqueuse avec renflement et amincissement irrégulièrement alternatifs. Ceci tient, comme je l'ai dit plus haut, à ce que ce qui est coloré sur le vivant dans la méthode du bleu de méthylène, c'est alors non pas à proprement parler les fibrilles nerveuses, mais bien le plasma nutritif périaxile et interfibrillaire de celles-ci.

d'une subdivision de la gaine de Henle de la fibre mère. Les deux fibres filles abordent un seul et même faisceau primitif sur deux points très rapprochés et d'un même côté de sa surface. Elles donnent ensuite naissance chacune à une arborisation de grandes dimensions disposée dans une lame granuleuse distincte. Mais l'une des branches de l'arborisation qui est au-dessus, par exemple, au lieu de se terminer en fourche, prend un trajet récurrent vers l'arborisation qui est au-dessous et elle s'anastomose avec une des branches de celle-ci. Dans ce trajet, la branche anastomotique est suivie par ses noyaux et une mince couche granuleuse qui se continue avec celle des deux semelles de Kühne. On a donc affaire ici à deux plaques motrices jumelles, et l'anastomose de deux branches de leurs arborisations respectives répond morphologiquement à une travée d'un plexus de fibres de Remak. Au delà se dégagent dans chaque éminence et parfois sur le trajet de la branche anastomotique des terminaisons fibrillaires courtes et libres. Il ne m'a pas paru y avoir de relation entre cette disposition et le diamètre plus ou moins grand des faisceaux musculaires primitifs.

En revanche, certains d'entre eux — en particulier la plupart de ceux des intercostaux et des costo-peaussiers de la Couleuvre à collier — possèdent entre leurs insertions extrêmes non plus une seule éminence terminale simple ou composée, mais plusieurs, dont une est principale et les autres accessoires. La disposition suivante est assez commune dans ce cas : au voisinage du faisceau primitif (fig. 749), la fibre à myéline se divise en Y comme pour donner naissance à une plaque motrice composée, c'est-à-dire formée de deux éminences terminales jumelles. Mais seule une des branches filles, très courte, gagne le faisceau primitif à peu près directement. Elle s'y termine par une éminence motrice plus ou moins développée et étendue, mais simple ; tandis que l'autre longe le faisceau et va s'y terminer, parfois à une assez grande distance, par une plaque motrice différant par deux caractères majeurs de la première : — 1° Elle est toute petite, parfois presque punctiforme ; 2° l'arborisation nerveuse qu'elle renferme présente seulement deux ou trois branches très grêles, très courtes, divisées en Y un très petit nombre de fois. Une même fibre nerveuse actionne donc le faisceau primitif en deux de ses points : en l'un par une *éminence motrice principale*, en l'autre par une terminaison ou *plaque motrice accessoire*. De plus, on peut observer la disposition suivante, que j'ai signalée avant la précédente depuis nombre d'années (1) : tout à fait au voisinage de sa terminaison, une fibre à myéline issue d'un bouquet préterminal se divise en deux

(1) J. RENAULT, article NERVEUX (SYSTÈME), du *Dictionnaire encycl. des sciences médicales*, pp. 453, 454.

branches filles. L'une, courte, va se terminer dans un faisceau primitif par une plaque motrice principale; l'autre, longue et grêle, va se terminer, souvent très loin, dans un autre faisceau primitif par une plaque motrice accessoire. J'ai pensé que cette disposition cons-

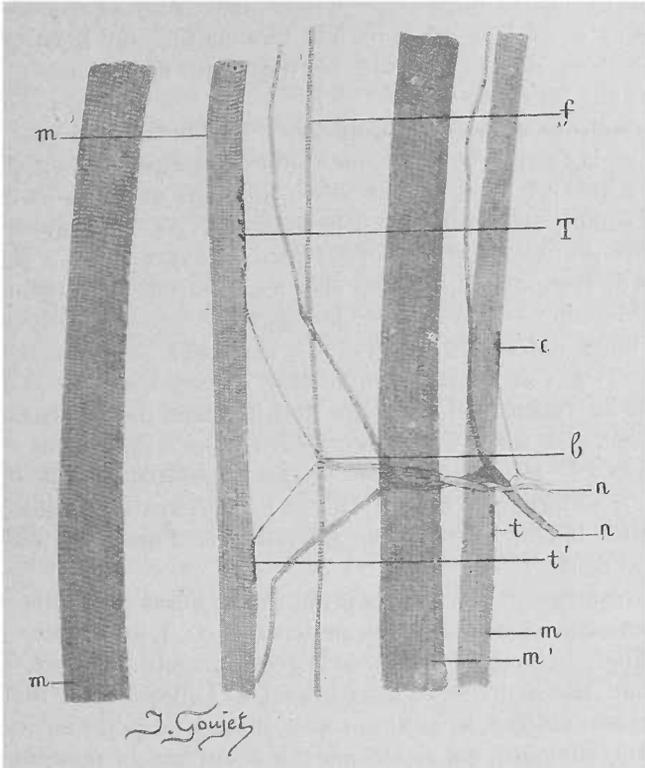


FIG. 749. — Disposition des éminences motrices principales et accessoires dans les muscles costo-peaussiers de la Couleuvre à collier. Méthode de l'or. Conservation dans la glycérine. — (Ocul. 1, Obj. 6 de Véric. Chambre claire.)

m, m', faisceaux musculaires primitifs; — *n*, fibre nerveuse à moelle se bifurquant en *b* et fournissant au faisceau *m* une éminence motrice principale *T*, et une accessoire *t'* (ces deux éminences motrices étant vues de profil, on ne peut en suivre l'arborisation dans ses détails); — *n'*, une autre fibre nerveuse à moelle fournissant, par une courte collatérale, une plaque motrice accessoire au faisceau *m* de droite, qui en reçoit plus haut une seconde d'une autre fibre; — *t, t'*, ces deux éminences motrices accessoires; — *f*, fuseau musculaire formé d'un seul cylindre primitif de Leydig.

titue peut-être l'un des éléments de la synergie entre les différents faisceaux primitifs d'un même muscle. Sur un faisceau primitif déjà muni d'une éminence motrice principale, l'éminence motrice accessoire pourrait, de son côté, répondre à un complément d'excitation apporté à la cellule musculaire par une même fibre nerveuse sur divers points de son parcours. Cependant, dans les intercostaux de la Cou-

leuvre où cette disposition existe surtout, toutes les fibres musculaires ne reçoivent pas d'une seule et même fibre nerveuse deux terminaisons motrices, dont une principale et l'autre accessoire. Il faut aussi se rappeler que la fibre nerveuse à moelle qui se termine ainsi renferme un cylindre d'axe complexe; et que les deux plaques motrices pourraient tout aussi bien répondre à la terminaison, sur le faisceau primitif, de deux séries de fibrilles nerveuses qui ne sont pas de même origine dans les centres.

Terminaisons motrices simplifiées. — Quand on examine chez le Léopard ou la Couleuvre les plaques motrices accessoires, on reconnaît aisément que certaines d'entre elles, qui sont aussi les moins développées comme arborisation et comme dimensions, sont dépourvues de substance granuleuse et de noyaux fondamentaux. Elles n'ont pas de semelle de Kühne. D'autre part, chez les batraciens anoures, la terminaison des fibres motrices sur les muscles striés semble de prime abord toute différente de celle des lacertiens et des mammifères. KÜHNE (1) fit voir le premier que, dans ce cas, les fibres à myéline, arrivées au voisinage du faisceau primitif objet de leur terminaison, se divisent et se subdivisent pour former ce qu'il appelle un « buisson terminal » : — buisson dont les branches perforent ensuite le sarcolemme, et se terminent à la surface de la substance contractile par des extrémités libres, sans aucune interposition d'une lame granuleuse entre les deux.

Au voisinage des faisceaux primitifs, les fibres à myéline donnent alors naissance à des bouquets préterminaux. L'une quelconque des fibres filles du bouquet aborde le faisceau primitif et, à son voisinage immédiat, elle se divise en deux branches. Celles-ci se divisent à leur tour, et leur division se poursuit ainsi jusqu'à ce qu'il s'en dégage des fibres amyéliniques, qui se terminent à la surface du faisceau par des extrémités mousses. C'est là ce qu'a vu KÜHNE. De son côté, RANVIER (2) a constaté que toutes les branches à myéline du buisson de Kühne sont situées en dehors du sarcolemme. Au niveau du point où elles abordent le faisceau musculaire, elles s'écartent à la manière des doigts d'une main comme pour le saisir. Elles se terminent à la surface du sarcolemme chacune par un étranglement annulaire qui adhère à ce dernier. Colorées en noir par l'acide osmique, elles glissent en masse le long du faisceau primitif quand on imprime des mouvements au couvre-objet.

(1) KÜHNE, *Ueber die peripherischen Endorgane der motorischen Nerven*, Leipzig, 1862.

(2) L. RANVIER, *Lec. sur le système nerveux*, t. II, p. 332, 1877. — Pour bien voir le « buisson de Kühne », il suffit de faire une injection d'acide osmique à 1 pour 100 dans les gastro-cnémien de la Grenouille, et de faire l'observation sur une terminaison nerveuse abondant latéralement le faisceau primitif, c'est-à-dire se présentant de profil.

Ceci est facile à constater quand le buisson de Kühne se présente de profil. Ce seul fait montre que les branches amyéliniques seules sont contenues à l'intérieur du sarcolemme. La méthode de l'or les met en évidence très aisément : on voit alors que chacune des branches filles du buisson donne naissance à un rameau cylindraxile engagé sous le sarcolemme. Chaque rameau cylindraxile suit en général la direction des cylindres primitifs du faisceau musculaire. Après s'être divisé ou non en Y, il se termine librement au bout d'un certain parcours à la surface du faisceau. En colorant soit par le carmin neutre, soit par le carmin aluné les préparations traitées par l'or, on met en évidence sur son trajet des noyaux en tout semblables à ceux de l'arborisation d'une éminence terminale du Léopard, et posés à plat sur le faisceau de fibrilles répondant au cylindre-axe. Ce sont donc ici encore des noyaux de fibres de Remak. Quand, comme l'a fait COHNHEIM (3), on imprègne d'argent la terminaison motrice d'un faisceau primitif de la Grenouille, on voit que tout l'ensemble des tiges terminales est réservé en blanc, avec des nœuds sur leur trajet répondant au relief de leurs noyaux également réservés. Les nœuds, vus de profil, ne sont pas séparés de la tige cylindraxile par un trait noir. Ceci montre que les noyaux sont appliqués à la surface de la tige exactement. D'autre part, la tige étant colorée par le carmin après la méthode de l'or, ils apparaissent souvent à côté des branches cylindraxiles parce qu'ils ont été soulevés par l'action des acides faibles. La substance granuleuse de la semelle de Kühne et ses noyaux (noyaux fondamentaux), manquent

(3) COHNHEIM, Ueber die Endigung der Muskelnerven (*Virchow's Archiv*, 1865, t. XXXIV, p. 194). La méthode d'imprégnation indiquée par COHNHEIM est compliquée et ne réussit pas à tout coup. — Dans un verre de montre, on met une solution de nitrate d'argent à 2 ou 3 pour 1000 ; dans un second verre de montre, une solution d'acide acétique à 1 pour 100 dans l'eau distillée ; dans un troisième, de l'eau distillée et, dans un quatrième, du sang coulant du ventricule d'un cœur de Grenouille dont on a réséqué la pointe. Le caillot étant formé et ayant exprimé par son retrait assez de sérum, on tue l'animal en lui détruisant la moelle, et l'on détache de ses gastrocnémiens quelques faisceaux musculaires primitifs, franchement d'un second coup de ciseaux : le premier ayant enlevé l'aponévrose et la couche superficielle de fibres, qui sont disposées comme les barbes d'une plume à droite et à gauche de la cloison fibreuse médiane du gastrocnémien. On dissocie ces faisceaux sur la lame porte-objet dans une goutte de sérum du sang. On porte ceux qui, sous un faible grossissement montrent des terminaisons nerveuses, dans le nitrate d'argent. On les en sort au bout de dix à vingt secondes, pour les porter dans l'eau distillée et on les expose aux rayons du soleil, ou au foyer de la loupe sur pied concentrant la lumière sur eux. Dès qu'ils sont devenus bruns ou noirs, on les transporte dans la solution acétique, où ils se gonflent et reprennent peu à peu leur volume primitif. On les dispose enfin dans un mélange de glycérine et d'eau à parties égales, et on les observe au microscope. Tout le buisson terminal et ses tiges apparaissent alors réservés en blanc très pur si la manipulation a bien réussi. Les noyaux musculaires sont aussi réservés en blanc.

ici complètement. La terminaison motrice est donc simplifiée. Pour préciser la comparaison avec l'éminence terminale ordinaire, on peut d'ailleurs imaginer une formule commode. Je suppose que, par la pensée, on tire à moitié hors du sarcolemme l'arborisation terminale d'une plaque motrice du Lézard; puis qu'on enveloppe de myéline, jusqu'au contact du sarcolemme, toutes les portions des branches de l'arborisation tirées hors de ce même sarcolemme; on aura la terminaison des nerfs moteurs dans les muscles de la Grenouille. Il faut de plus supposer que la semelle de Kühne a disparu dans le mouvement de transformation.

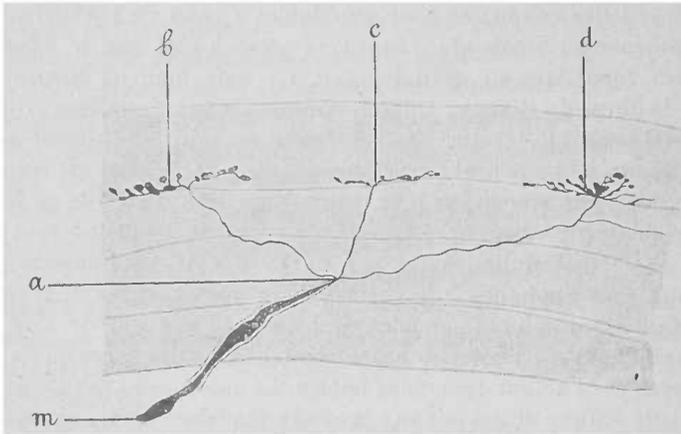


FIG. 750. — Terminaisons motrices dans les muscles de la langue de la Salamandre. Méthode de l'or. (D'après S. Tschiriew.)

m, fibre nerveuse mère à myéline, émettant sur un même point, a, trois fibres amyéliniques b, c, d, répondant à autant d'arborisations terminales très simples sur un seul et même faisceau primitif.

Tschiriew (1) a mis en évidence des terminaisons motrices (fig. 750) de forme et de constitution intermédiaires entre l'éminence motrice complète et complexe, telle qu'on la voit chez le Lézard, et celle que je viens de décrire chez les anoures. Ce sont des *grappes terminales*, occupant (par exemple chez les costo-peaussiers de la Couleuvre) les parties du muscle dépourvues de nerfs à myéline. Elles sont formées de bourgeons nerveux appendus aux branches de l'arborisation terminale d'une fibre toujours amyélinique, même alors qu'elles sont placées à côté de plaques motrices qui terminent des tubes nerveux à moelle. Dans ce dernier cas, on voit une petite fibre sans myéline se séparer de la fibre à myéline au niveau d'un étranglement annulaire,

(1) S. Tschiriew, Sur les terminaisons nerveuses dans les muscles striés (*Arch. de Physiol. et Travaux du lab. d'histol. du Collège de France*, 1879, 1880, t. V, pp. 17, 27). L'auteur a employé la méthode de l'or.

pour se terminer dans une de ces grappes. Les fibres nerveuses sans myéline, dont les branches fournissent les grappes, proviennent d'ailleurs toujours des fibres à moelle. Elles ont quelquefois à partir de là un très long parcours sous forme de faisceaux fibrillaires accompagnés par des noyaux du type de Remak, mais elles ne s'anastomosent pas en rets. Ce sont donc là des arborisations cylindraxiles nues homologues de celles des éminences motrices complexes, mais comme *tirées hors du sarcolemme* à la façon des branches du buisson de Kühne, sauf qu'elles ne sont point revêtues d'un manchon de myéline. Elles paraissent destinées à constituer des plaques motrices accessoires sur un certain nombre de faisceaux munis d'éminences motrices complexes. Sur d'autres faisceaux, qui sont de petit diamètre et présentent le caractère de cellules musculaires jeunes ; elles répondent probablement aussi à un dispositif demeuré jusqu'à un certain point embryonnaire comme l'a indiqué Tschiriew. De plus, elles sont souvent multiples : on compte jusqu'à six ou sept petites grappes sur un même faisceau. Les plus grosses développent leurs bourgeons courts et serrés dans une semelle granuleuse renfermant des noyaux fondamentaux : ce sont donc là des éminences motrices du type des accessoires. Sur les plus petites, réduites à de véritables *taches* terminales comparables à celles des muscles lisses, je n'ai, comme Tschiriew, pu mettre en évidence ni substance granuleuse ni noyaux fondamentaux. Mais constamment la terminaison se fait sous le sarcolemme.

D'un autre côté, il existe chez les batraciens urodèles des terminaisons motrices de beaucoup plus simples que celles des nerfs dans les muscles de la Grenouille. Chez les Tortues (*T. græca*, *Cistudo europæa*, *Emys caspica*) elles se réduisent à ceci : des tiges fibrillaires, perlées ou portant de petits bourgeons, suivent les intervalles des cylindres primitifs à la surface des faisceaux sous le sarcolemme. Ces tiges, subdivisées ou non, proviennent d'une arborisation cylindraxile nue extérieure au sarcolemme et plus ou moins étendue et compliquée, telle que serait celle d'un buisson de Kühne sur les branches filles duquel la myéline ne se serait pas développée jusqu'au contact du faisceau primitif. Les branches fibrillaires, c'est-à-dire non accompagnées de noyaux de Remak, occupent la surface du faisceau et filent dans des interlignes des cylindres primitifs, assez souvent en se subdivisant en une tige terminale ascendante et en une descendante à partir du point où la fibre sans myéline atteint la substance musculaire. Quelques-unes se bifurquent ou donnent des rameaux collatéraux courts avant de se terminer.

Le nombre des tiges qui vont ainsi s'appliquer sur un seul et même faisceau primitif est variable, mais d'autant plus considérable que le faisceau est plus épais ; je suis à cet égard de l'avis de Tschiriew. Quelquefois, par contre, le faisceau primitif ne reçoit qu'une seule

tige, qui est moniliforme, terminale et indivise, provenant d'une fibre

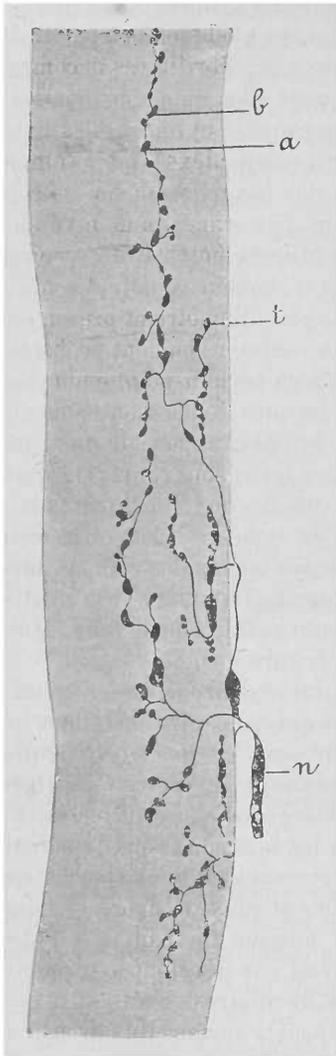


FIG. 751. — Terminaisons motrices dans les muscles de la cuisse de la Salamandre (d'après S. Tschiriew). Méthode de l'or.

n, fibre nerveuse sans myéline; — *a*, branche de l'arborisation; — *b*, bourgeons, colorés par l'or, sur le trajet des branches de l'arborisation; — *t*, tige terminale.

nerveuse sans myéline extérieure au faisceau primitif et ne présentant ni épaississement en bouton, ni bourgeons en grappe à son extrémité. C'est la terminaison nerveuse motrice la plus simple qu'on connaisse : plus simple que celle des nerfs amyéliniques à la surface des fibres cellulaires musculaires lisses ou « taches motrices » de RANVIER. — En revanche chez les urodèles (Tritons, Salamandre), le type de l'arborisation cylindraxile nue demeurant le même et cette arborisation restant en tout ou en partie extérieure au sarcolemme, la complexité du dispositif des tiges terminales s'accuse. La méthode de l'or les montre moniliformes, comme formées par une série de perles reliées par un fil et portant de petits bourgeons latéraux plus ou moins développés et étendus (fig. 751). Mais, d'une part, on peut voir des noyaux le long de certaines tiges engagées sous le sarcolemme : l'arborisation cylindraxile est donc ici en partie devenue intrasarcolemmique. D'autre part, la gaine de myéline accompagne les branches nerveuses du bouquet préterminal souvent jusqu'à une petite distance du faisceau primitif. C'est dire qu'il y a là un buisson de Kühne incomplètement formé, dont les branches filles ne sont pas devenues encore myéliniques jusqu'au sarcolemme.

Le point principal qu'il faut retenir, c'est que, chez les divers animaux étudiés jusqu'ici, les terminaisons des nerfs moteurs sur les faisceaux primitifs des muscles striés présentent des dispositions constantes et d'autres qui sont variables. La disposition cons-

tante : c'est que le cylindre d'axe des fibres nerveuses motrices se

termine à la surface des faisceaux, au contact de leur substance contractile, par des tiges plus ou moins nombreuses résultant de ses branchements plus ou moins multipliés, mais toujours libres à leur extrémité. Ces tiges terminales se dégagent toujours d'une arborisation cylindraxile nue, dont les branches sont accompagnées par des noyaux de Remak. Voici maintenant les variations en marchant du complexe au simple: — *a*) Les tiges terminales fibrillaires, et l'arborisation cylindraxile nue sont étalées ensemble à la surface du faisceau sous le sarcolemme; il y a dans ce cas une semelle de Kühne; c'est la plaque motrice complexe, celle du Lézard. — *b*) Les tiges terminales et une portion de l'arborisation cylindraxile sont sous le sarcolemme; hors de lui, l'arborisation cylindraxile se poursuit jusqu'à la fibre mère à moelle, avec ses branches entourées de myéline; il n'y a plus de semelle de Kühne: c'est la terminaison chez la Grenouille, avec son buisson de Kühne à branches filles myéliniques. — *c*) Les tiges terminales et une portion de l'arborisation cylindraxile nue sont sous le sarcolemme; le reste de l'arborisation cylindraxile, qui ici reste nue jusqu'à la branche nerveuse mère à myéline, est extérieure au sarcolemme: c'est le cas chez la Salamandre et le Triton. — *d*) Les tiges terminales seules, réduites à une tige unique quelquefois, sont engagées sous le sarcolemme. L'arborisation cylindraxile est restée tout entière au dehors. Ses branches atteignent alors souvent le faisceau primitif en divers points de sa surface assez éloignés les uns des autres: c'est le cas chez la Tortue grecque. Dès que tiges terminales et arborisation cylindraxile ne sont plus renfermées ensemble et en totalité sous le sarcolemme, il n'y a plus de semelle granuleuse ni de noyaux fondamentaux dans l'éminence terminale. Telle est la formule générale de la constance et des variations du dispositif.

Cette formule est simple; on peut la simplifier encore en supposant, comme je l'ai fait déjà plus haut, qu'on étire par la pensée une terminaison motrice complexe telle que celle du Lézard, de façon à la dégager plus ou moins complètement du sarcolemme. On entraîne d'abord au dehors de celui-ci une partie de l'arborisation cylindraxile; et selon qu'on revêt ou non les branches de myéline entre la fibre nerveuse mère et le faisceau primitif, on obtient la terminaison motrice de la Grenouille avec son buisson de Kühne à rameaux myéliniques ou celle du Triton ou de la Salamandre. Si l'on va plus loin et qu'on ne laisse plus, sous le sarcolemme, que les tiges terminales et éventuellement l'extrémité des branches cylindraxiles, on obtient la terminaison motrice particulière aux muscles striés des chéloniens. — En réalité, ces différences répondent à la fixation du mouvement de jonction des fibres nerveuses aux cellules musculaires à l'un quelconque de ses stades, puis à l'achèvement du dispositif terminal sur le type particulier à chacun des stades du développement où cette fixation

s'est produite. En ce sens, Tschiriew a raison de dire que l'histologie comparée traduit ici le développement des éminences terminales chez les divers vertébrés et en marque les étapes. Une fibre nerveuse à

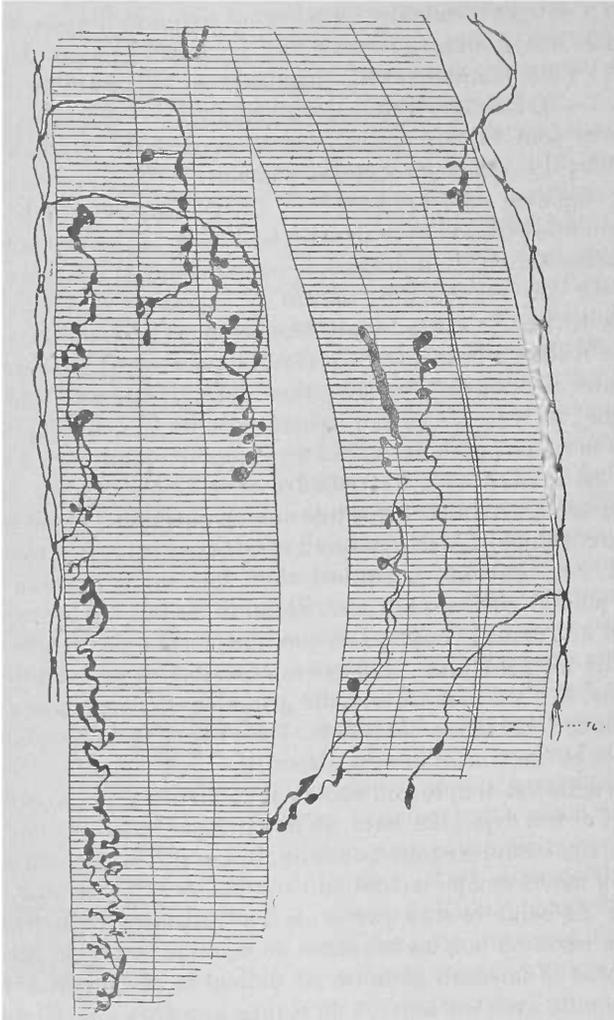


FIG. 752. — Terminaisons nerveuses motrices dans les muscles de l'œil du Lapin adulte. Coloration au bleu de méthylène. (D'après G. RERZIUS; — figure empruntée à DÉJERINE.)

n. — fibre nerveuse à myéline origine des arborisations amyéliniques qui ici se détachent l'une après l'autre sur son parcours le long des faisceaux primitifs.

moellese comporte, pour aborder une cellule musculaire striée, exactement comme celle en voie de croissance dans la lame natatoire du têtard de la Grenouille. Elle dégage d'abord une arborisation cylin-

draxile nue à noyaux de Remak dont les branches peuvent éventuellement concourir entre elles pour former des nœuds de plexus ; puis de là naît une arborisation fibrillaire plus ou moins développée et étendue, terminée sur la substance contractile par des tiges ou extrémités libres. Que cette arborisation cylindraxile soit tout entière ou partiellement engagée avec l'arborisation fibrillaire sous le sarcolemme ou bien qu'elle reste complètement en dehors de lui, c'est là un fait de détail, contingent, et le dispositif général n'a pas pour cela changé.

Les terminaisons motrices simples, telles qu'on les observe chez les urodèles et les chéloniens, peuvent d'ailleurs exister concurremment avec les éminences terminales ordinaires chez les animaux supérieurs. Telles sont, par exemple (fig. 752), celles mises en évidence par G. RETZIUS dans les muscles du globe oculaire du Lapin par la méthode du bleu de méthylène (1).

Fuseaux névro-musculaires de Kühne. — J'ai déjà parlé plus haut (voy. t. I^{er}, p. 610), des faisceaux primitifs très grêles qu'on trouve au milieu des autres, par exemple dans le sterno-hyoïdien de la Grenouille, et qui dépassent tous en haut et en bas la ligne générale d'insertion des faisceaux musculaires sur le tendon, pour s'engager dans celui-ci sur une certaine étendue (voy. t. I fig. 215). Dans les muscles intercostaux du Lézard et surtout de la Couleuvre, ils existent également en grand nombre (voy. fig. 749, *f*) et c'est là qu'il faut comparer la terminaison des nerfs à leur niveau avec celle des faisceaux primitifs ordinaires, comme l'a fait RANVIER. Un premier fait qu'on peut observer aisément, c'est qu'il s'agit bien là de faisceaux primitifs ne différant des ordinaires que par un seul point : c'est qu'ils renferment un très petit nombre de cylindres primitifs de Leydig. La substance contractile n'est nulle part interrompue, comme l'avait cru KÜHNE ; elle est exactement d'ailleurs constituée comme celle d'une fibre striée ordinaire. Ceci coupe court, à mon sens, à l'hypothèse soutenue récemment par quelques histologistes : c'est à savoir que les fuseaux névro-musculaires seraient exclusivement l'objet de *terminaisons sensibles*, et à proprement parler des « organes du sens musculaire » purs et simples. Comme on sait qu'au contraire toute formation sans fonctionnalité ne tarde pas à disparaître de l'organisme, si dans le fuseau neuro-musculaire la substance contractile n'agissait plus elle aurait cessé d'exister. On peut dire seulement qu'au milieu des faisceaux primitifs ordinaires, les fuseaux, en entrant en jeu, développent une action musculaire absolument négligeable et des effets de force nuls en tant que partie intégrante du mouvement général.

Cela posé, le fuseau musculaire enveloppé par le sarcolemme et strié dans toute sa longueur, est aussi dans toute sa longueur par-

(1) G. RETZIUS, *Biologische Untersuchungen*. Neue Folge. Stockholm.

couru par une plaque motrice, occupant un de ses côtés d'un chef à l'autre. La fibre nerveuse à moelle qui le commande, entourée par une gaine de Henle, l'aborde par sa partie médiane ou son tiers moyen. Au moment où elle devient voisine du fuseau, la gaine de Henle se multiplie pour ainsi dire. Elle se complique et prend l'apparence de la gaine lamelleuse d'un corps de Pacini. La gaine stratifiée ainsi produite enveloppe le fuseau dans toute son étendue : c'est elle qui lui donne son apparence fusiforme. Dès que la fibre à myéline s'y engage, elle se divise en deux branches, dont l'une monte, l'autre descend le long du fuseau. Chacune de ces branches se divise, chemin faisant, à l'intérieur de la gaine lamelleuse, de la façon qui suit : une première bifurcation émet un rameau qui pénètre sous le sarcolemme et donne naissance à une arborisation terminale. La seconde branche continue à longer le faisceau et se divise à son tour en deux rameaux, dont l'un pénètre sous le sarcolemme, fournit des tiges terminales et renforce ainsi l'arborisation du premier rameau ; tandis que l'autre rameau poursuit son trajet le long du faisceau pour se brancher encore, etc. Il résulte de cette disposition une arborisation tout le long du fuseau névro-musculaire ; elle est munie d'une semelle granuleuse renfermant, comme celle des éminences terminales ordinaires, des noyaux fondamentaux. RANVIER a fait voir que deux fibres nerveuses à myéline distinctes peuvent venir se terminer dans un seul et même fuseau.

Un faisceau musculaire primitif dans lequel la substance contractile se réduit à une formation pour ainsi dire représentative, demeurée active pourtant mais ne pouvant plus, tant elle est minime, que fournir un travail musculaire nul si on le compare à celui des faisceaux primitifs ordinaires ; en revanche, décurrente tout le long de ce faisceau de nulle valeur en tant qu'agent de la contractilité ; une éminence terminale dont la richesse contraste avec la pauvreté du dispositif contractile objet de la terminaison nerveuse : tel est, en résumé, le fuseau névro-musculaire de Kühne. Quelle est sa signification tant morphologique que fonctionnelle ? Il ne s'agit, comme l'a fait remarquer RANVIER, ni de faisceaux primitifs embryonnaires, ce que croyait KÜHNE, ni de faisceaux en voie d'atrophie : les fuseaux n'offrent les caractères, bien connus, ni des uns, ni des autres. Ce sont donc là des formations histologiques définies, et possédant dans l'état adulte une réelle individualité. BABINSKI en a démontré l'existence dans les muscles de l'Homme. Voilà pour la signification morphologique. Il convient d'ajouter que c'est dans les fuseaux que viennent se terminer les fibres nerveuses qui restent saines dans les muscles après section des racines antérieures et qui viennent exclusivement des postérieures, comme l'a expérimentalement prouvé SHERRINGTON (1). Le fuseau

(1) SHERRINGTON, On the anatomical constitution of nerves of skeletal muscles,

reçoit donc des fibres nerveuses sensibles. Comme, d'autre part, il renferme de la substance contractile régulièrement organisée, son arborisation complexe reçoit certainement aussi des terminaisons nerveuses motrices. C'est donc là, au point de vue de l'anatomie générale, une formation névro-musculaire et *sensitivo-motrice*, où se terminent à la fois des filaments axiles issus de cellules motrices et d'autres venus de cellules sensibles, juxtaposés dans un seul et même cylindre-axe complexe quand le fuseau ne reçoit qu'une fibre nerveuse. J'ai autrefois supposé que le fuseau, qui traverse les muscles courts d'un chef à l'autre en s'engageant dans les tendons où sont contenues les terminaisons sensibles de GOLGI, pourrait être en rapport avec la transmission rapide de l'incitation motrice dans toute la longueur d'un même muscle : sa contraction de valeur nulle devenant le *signal* (1) de la mise en jeu simultanée d'une multitude d'éminences terminales avec laquelle la sienne propre est en relation. D'autre part, ses terminaisons sensibles pourraient donner d'emblée aux centres la notion de l'état de tonicité du muscle à un moment quelconque du repos ou de l'action : la contractilité du fuseau étant forcément en équilibre avec celle du muscle entier dont il fait partie intégrante comme fibre. Cette manière de voir n'est pas au fond bien différente de celle qu'on tend à admettre actuellement : à savoir que les fuseaux seraient les organes du « sens musculaire » (2).

with remarks on recurrent fibres in the ventral spinal nerve root (*Journ. of Physiology*, vol. XVII, 1894, 1895, pp. 211, 258). — Question of the existence in the dorsal (posterior) root, of fibres having origin in the spinal cord (*ibid.*, p. 216).

(1) J. RENAUT, article NERVEUX (SYSTÈME), du *Dictionnaire encyclopéd. des sciences médicales*, p. 436.

(2) KÖLLIKER, comme KÜHNE, pensait que les fuseaux névro-musculaires répondent à des stades de développement des faisceaux musculaires primitifs et de leurs terminaisons nerveuses motrices. Cet avis a été partagé par KRAUSE; mais on ne peut l'adopter si du moins l'on tient compte de ce qu'on sait jusqu'ici du développement respectif des muscles striés et de leurs éminences terminales. MITROPHANOW a fait voir en effet que la fibre nerveuse motrice fœtale pousse jusqu'à ce qu'elle atteigne un faisceau primitif. Arrivée à la surface de ce dernier, son extrémité terminale s'y accole et en même temps s'élargit de manière à figurer d'abord une tache motrice analogue à celle des muscles lisses. Puis, de la tache motrice partent des bourgeons courts et la terminaison prend l'apparence d'une grappe de Tschiriew. Quand la terminaison doit devenir une éminence motrice complexe, c'est par la croissance des bourgeons que se développent l'arborisation et les tiges terminales. Il faut donc admettre forcément que, dans le fuseau musculaire, on a affaire à une arborisation qui s'est énormément développée tandis que le faisceau musculaire a au contraire subi un arrêt de développement. Ceci revient à dire qu'il s'agit là d'un dispositif particulier, et non pas de l'ensemble formé par une fibre musculaire ordinaire et sa terminaison motrice en voie de croissance. Dans le fuseau, l'arborisation terminale a pris le pas sur la substance contractile objet de sa terminaison; tandis que sur les faisceaux primitifs ordinaires c'est le plus souvent le contraire qui a eu lieu, un très gros faisceau étant souvent rejoint par des éminences terminales peu développées. —

§ 2. — TERMINAISONS NERVEUSES MOTRICES DANS LES MUSCLES LISSES

Il serait oiseux de rapporter et de discuter aujourd'hui les diverses opinions qui ont été soutenues quant à la terminaison des nerfs dans

Une autre opinion est celle de KRASKE, qui suppose que les fuseaux sont des faisceaux musculaires en régression. Il faudrait dans ce cas admettre que tandis que l'éminence terminale s'étend, devient décurrenente et multiplie ses branches, la substance contractile disparaît d'un pas égal, cylindre primitif par cylindre primitif, comme c'est le cas dans l'atrophie simple. Jusqu'ici ce processus n'a pu être suivi, et ce que j'ai observé sur les intercostaux et les costo-peaussiers de la Couleuvre n'est pas favorable à l'hypothèse. En effet, dans ces muscles, il est facile de constater l'existence de fuseaux purement et simplement *musculaires* très nombreux, c'est-à-dire à la surface desquels la méthode de l'or ne montre ni éminence motrice continue et décurrenente, ni gaine de Henle stratifiée. Certains de ces fuseaux sont formés d'un seul cylindre primitif de Leydig (voy. fig. 749, f.). Le petit faisceau musculaire primitif, réduit à quelques cylindres de Leydig ou à un seul, est donc une formation individuelle, distincte des faisceaux primitifs ordinaires. C'est un faisceau musculaire à énergie musculaire réduite qui, dans cette condition, peut recevoir ou ne pas recevoir la plaque motrice décurrenente. Dans l'hypothèse que j'ai formulée, à savoir qu'il s'agit d'un signal de la contraction, le jeu de ces petits faisceaux engagés dans le tendon et s'insérant juste dans la région occupée par les terminaisons sensitives de GOLGI, pourrait mécaniquement impressionner celles-ci dès le début de la contraction du muscle entier, et rendre de cette façon les centres cérébro-spinaux immédiatement conscients de ce qui se passe dans le muscle.

Depuis que j'ai fait connaître ma manière de voir sur les faisceaux névro-musculaires et exposé sommairement les faits que je viens de développer, PILLIET (*Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, 1894) a fait au point de vue de l'anatomie comparée une étude soignée des fuseaux neuro-musculaires. En 1895, CH. SIKLER (*Arch. f. mikrosk. Anatomie*, t. XLVII) les étudia derechef et leur attribua lui aussi la signification d'organes sensitifs. WEISS et DUTIL, Recherches sur le fuseau neuro-musculaire (*Arch. de Physiologie*, 1896, pp. 368, 379) ont repris la question chez les mammifères, Cobaye, Lapin et Chat. Ils admirent que la substance contractile perd sa striation au niveau du renflement du fuseau. A ce niveau existe une substance granuleuse semée de noyaux beaucoup plus gros que les noyaux musculaires et empilés les uns sur les autres en série longitudinale de façon à dessiner une double colonne réfringente placée dans l'axe de chaque fibre et occupant tout l'espace où la striation a disparu. Chaque fuseau, où s'engage une artériole spéciale ordinairement située en dehors de sa gaine de Henle stratifiée, reçoit au moins deux fibres à myéline qui se terminent dans l'énorme semelle granuleuse par des tiges qui se bifurquent dans les intervalles des noyaux de celle-ci, parfois groupés en une série d'éminences terminales distinctes individualisées chacune par deux ou trois noyaux fondamentaux, et situées souvent à une grande distance du renflement qui dessine le ventre du fuseau. Enfin, quelques fibres de l'arborisation se divisent à la surface de la substance contractile en des points où il n'y a plus de substance granuleuse ni de noyaux, tout comme dans les muscles striés des chéloniens et des urodèles. Les auteurs ont comparé ces terminaisons aux terminaisons sensitives des tendons. Ils ont constaté entre les deux certaines analogies, et aussi ce fait que, aux stades du développement

les muscles lisses. Celle de HÉNOCQUE (1), qui ayant étudié à l'aide de la méthode de l'or et au moyen du vinaigre de bois les muscles lisses de divers animaux, a vu les fibres nerveuses se terminer sur les cellules musculaires par des extrémités libres en forme de boutons, était la seule exacte en son sens général.

Taches motrices des invertébrés — RANVIER (2) a démontré en 1878 un fait très important : c'est que chez les animaux (mollusques, — annélides), où il y a des muscles lisses volontaires et d'autres non, le dispositif préterminal des nerfs dans les uns et les autres n'est pas le même. Les nerfs destinés aux muscles de la vie animale, dépourvus de myéline, se divisent et se subdivisent sans s'anastomoser entre eux. Puis, leurs branches terminales abordent la surface des cellules musculaires lisses et dessinent à ce niveau ce que RANVIER a appelé une *tache motrice*. La tache motrice ressemble absolument aux plus petites grappes motrices décrites dans les muscles striés par TSCHIRIEW. La méthode de l'or la met en évidence de la même façon, sous forme d'un groupe de petites digitations, ou de bourgeons courts serrés les uns contre les autres et répondant à l'extrémité de chaque fibre nerveuse terminale. Ces muscles (exemples : muscle rétracteur du corps de l'Escargot, muscles volontaires de la Sangsue) sont donc innervés exactement comme ceux des faisceaux primitifs des muscles striés qui reçoivent des plaques motrices accessoires commandées par des arborisations cylindraxiles nues.

Tout au contraire, chez ces mêmes animaux, les muscles lisses de la vie organique tels que ceux de l'intestin, par exemple, reçoivent des nerfs qui, comme dans le même cas chez les vertébrés, présentent

où il n'existe encore point de plaques motrices adultes dans les muscles, les fuseaux sont, de même que les terminaisons sensitives des tendons, déjà largement développés. Ils en concluent que ces fuseaux sont des organes en rapport avec le « sens musculaire ». A l'appui de cette conception, ils ont mis en évidence un fait intéressant : c'est que chez le Chat on peut voir, dans le fuseau musculaire, des plaques motrices ordinaires à côté de la terminaison spéciale. Cela démontre aussi, et à l'évidence, qu'il ne s'agit pas ici d'organes purement sensitifs.

(1) HÉNOCQUE, *Du mode de distribution et de terminaison des nerfs dans les muscles lisses* (th de Paris, 1870).

(2) RANVIER, *Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 1878, p. 4142. RANVIER a appliqué à l'étude du muscle rétracteur du corps de l'Escargot commun (*Helix pomatia*) la méthode de l'or. On traite des fragments du muscle par l'un quelconque des procédés ordinaires et, après la réduction du sel d'or, on fait des dissociations qui sont du reste laborieuses ; ou bien (ce qui est très préférable), on fait des coupes longitudinales du muscle durci par l'alcool. On les reçoit dans l'eau et on les examine dans la glycérine formiquée. En multipliant les coupes, on parvient assez aisément à rencontrer des fibres nerveuses qui se divisent et se subdivisent comme les branches d'un arbre, et dont certaines se terminent à la surface de l'écorce contractile d'une cellule musculaire par une tache motrice. (Pour avoir le muscle rétracteur déployé, il faut le prendre sur un animal qu'on vient de noyer dans l'eau distillée.)

sur leur trajet des cellules ganglionnaires. Ces nerfs concourent entre eux pour former des plexus avant de se terminer, à la surface des cellules musculaires, par des taches motrices tout à fait semblables à celles des muscles lisses de la vie de relation. Le dispositif des terminaisons nerveuses dans les deux ordres de muscles, volontaires et involontaires, est donc essentiellement le même chez les invertébrés et les vertébrés.

Pour bien se rendre compte de la façon dont se terminent les nerfs

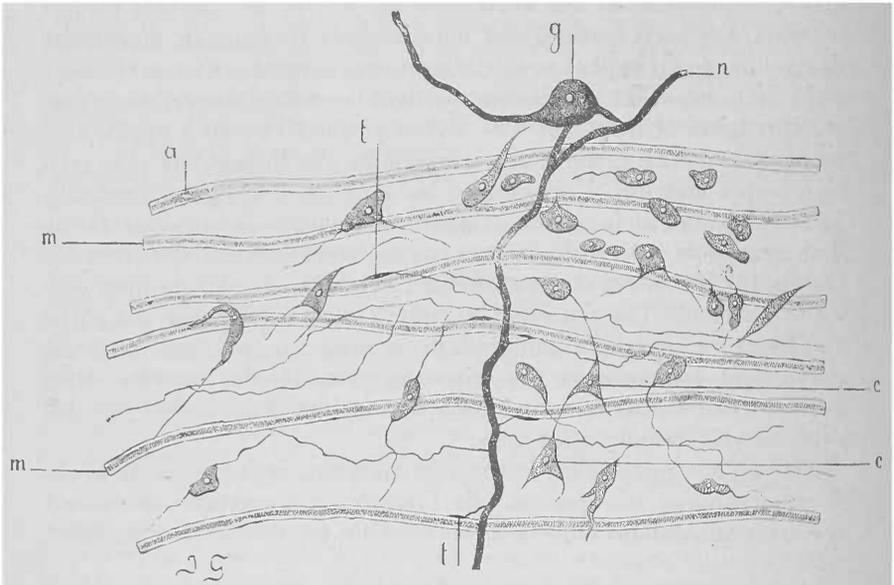


FIG. 753. — Terminaison des fibres nerveuses motrices sur les fibres musculaires lisses d'un cul-de-sac gastrique de la Sangsue officinale, traité par la méthode de l'or.

m, m, cellules musculaires lisses; — *a*, noyau de l'une d'elles; — *g*, cellule ganglionnaire; — *n*, fibre nerveuse sans moelle d'où se dégagent des fils nerveux qui vont se terminer par des taches motrices, *t, t*, à la surface des cellules musculaires; — *c, c*, cellules connectives.

sur les cellules musculaires, c'est aux invertébrés qu'il faut s'adresser : parce que les fibres cellules y sont très développées, et que les détails de leur structure propre sont plus accusés que chez aucun vertébré. Le meilleur objet d'étude est celui qui a servi à RANVIER : les culs-de-sac gastriques de la sangsue (1). Les cellules musculaires (fig. 753)

(1) Voici le procédé indiqué par RANVIER (*Traité technique*, p. 649, 2^e édition). On immobilise d'abord la Sangsue en l'immergeant dans l'eau chloroformée. Puis on l'épingle sur une lame de liège, et l'on injecte dans le tube digestif, par la bouche, du jus de citron filtré, de façon à distendre l'estomac. Au bout de cinq à six minutes, on ouvre l'animal ; on détache ses culs-de-sac gastriques et on les incise dans l'eau

y forment un treillis à larges mailles et sont tout à fait séparées les unes des autres. Elles atteignent des dimensions colossales et sont formées d'un axe de protoplasma granuleux entouré d'une écorce de substance contractile. Quand on a employé la méthode de l'or, l'axe central protoplasmique est teint en violet et l'écorce contractile reste à peu près incolore. Sur une petite étendue, les fibres musculaires sont à peu près parallèles entre elles; car pour former un rets, elles se rapprochent, s'accolent et divergent derechef sous des incidences très obliques.

Les travées nerveuses principales, formées de fibres amyéliniques du type de Remak et portant sur leur trajet ou appendues sur leurs côtés des cellules ganglionnaires bipolaires ou multipolaires, croisent en général la direction des cellules musculaires. Il se dégage, des travées, des fibres nerveuses fines qui longent les cellules musculaires et concourent entre elles de distance en distance pour former un rets dont les mailles sont parallèles et décourantes à celles de la formation musculaire. De ce rets plexiforme, partent de distance en distance des branches courtes qui se terminent chacune par une tache motrice à la surface d'une cellule musculaire: c'est-à-dire en s'appuyant sur l'écorce contractile sans pénétrer dans son épaisseur.

Terminaisons motrices des muscles lisses des vertébrés. — Chez les vertébrés, aucun muscle lisse n'est soumis à la volonté; tous font partie du système de la vie organique tel que l'entendait BICHAT. Comme ceux correspondants des invertébrés, tous aussi sont abordés par des fibres nerveuses qui, avant de se terminer, affectent des dispositions en plexus et sont en rapport avec des cellules ganglionnaires du type sympathique.

Prenons pour exemple les nerfs commandant les fibres musculaires lisses d'une artériole telle que celles qui parcourent le tissu conjonctif lâche et lamelleux interlobulaire de la lacrymale du Lapin, mis en évidence par la méthode du bleu de méthylène direct. Dans les

distillée. On chasse au pinceau l'épithélium gastrique; puis, on plonge la membrane dans une solution de chlorure d'or à 1 pour 100. On l'en retire au bout de vingt minutes pour la porter, après lavage rapide à l'eau distillée, dans une solution d'acide formique au quart, où on l'abandonne douze ou quinze heures à l'obscurité. On examine ensuite des lambeaux, tendus sur la lame de verre par demi-dessiccation, dans la glycérine saturée de sel marin où l'or ne se réduit plus. Au bout de quelques semaines, on peut rendre la préparation tout à fait persistante en la faisant passer par l'alcool, l'essence de girofle, l'essence de bergamote et en montant dans la résine Dammar. La même opération peut être faite pour les plaques motrices de la Couleuvre et du Lézard, sans aucune altération des images fournies par l'or. On ne peut au contraire monter d'emblée dans le baume la préparation à l'or, du moins dans la majorité des cas, parce que le passage par l'alcool effectué d'emblée et avant que les parties aient pris lentement dans la glycérine leur disposition définitive, amène des rétractions qui embrouillent tout et créent même parfois des images fausses.

lames de tissu conjonctif où est comprise l'artériole, on voit d'abord un certain nombre de travées de Remak. Les filaments axiles groupés pour former ces travées sont teints en bleu, ainsi que les noyaux. Les travées sont plexiformes, anastomotiques entre elles et dessinent de larges mailles. Il se dégage de là, sur un plan plus superficiel ou plus profond et souvent sur les deux à la fois, des travées plus fines également du type de Remak et formant un rets plus délicat. Les points nodaux de ce rets sont ou de simples chiasmas de fibres axiles, ou bien ils renferment un corps cellulaire envoyant des prolongements dans le rets. C'est de là que partent, de distance en distance, les ramuscules nerveux destinés aux artérioles. Ceux-ci prennent place entre la couche rameuse périvasculaire et celle des cellules musculaires. Ils se poursuivent dans le sens et tout le long du vaisseau en se branchant un grand nombre de fois et en formant tout autour un plexus à mailles irrégulièrement allongées. Les fibres nerveuses ne sont accompagnées par aucun noyau : il s'agit d'une arborisation fibrillaire plexiforme. Toutes ces fibrilles nerveuses sont perlées quand on a employé le bleu de méthylène, et variqueuses quand on s'est servi de la méthode du chromate d'argent pour les mettre en évidence. Dans ce dernier cas, quelques-unes seulement des fibres entrant dans la constitution du plexus périvasculaire sont dessinées au milieu des autres et montrent leur arborisation individuelle : le plexus se débrouille ainsi. Les branches, en se divisant et se subdivisant, donnent des bourgeons latéraux en forme de petites grappes ou des collatérales courtes terminées par de petits bourgeons à la surface d'un certain nombre de fibres musculaires lisses. Parmi celles-ci, le bleu de méthylène direct en colore toujours quelques-unes et les autres non : les cellules musculaires teintes par le bleu ne sont d'ailleurs pas toujours celles qui reçoivent une terminaison nerveuse (1).

Dans les petites, moyennes et grosses artères qui possèdent une adventice, c'est dans cette membrane celluleuse et non plus dans le tissu conjonctif ambiant que se disposera le plexus de grosses travées de Remak (plexus fondamental de RANVIER), et le « plexus intermédiaire », formé de fibres de Remak plus fines décrit autrefois par HIS (2). Le plexus préterminal, formé de fibrilles nerveuses nues et perlées, prend place dans les intervalles des plans de fibres musculaires lisses et se poursuit dans toute l'épaisseur de la tunique contractile comme un rets. Il est dès lors à peu près impossible de distinguer

(1) Le bleu de méthylène, injecté dans les vaisseaux et ayant déterminé la coloration en bleu des nerfs sur le vivant, ne teint du reste jamais les cellules musculaires ni les noyaux endothéliaux des vaisseaux sanguins. Il y a là une question de chimisme vital qui n'est pas encore élucidée.

(2) HIS, Ueber die Endigung der Gefässnerven (*Arch. de Virchow*, t. XXVIII, p. 427, 1865).

individuellement les terminaisons motrices dans cet embrouillement (1).

Dans les muscles lisses de l'intestin, les nerfs, tous amyéliniques, proviennent du plexus d'Auerbach. On sait que des travées de celui-ci, occupées sur leur trajet et surtout à leurs points nodaux par des cellules ganglionnaires, se dégagent des fibres de Remak dont les concours forment un second plexus sans cellules ganglionnaires. De là part une troisième intrication plexiforme, fibrillaire, qui est intra-

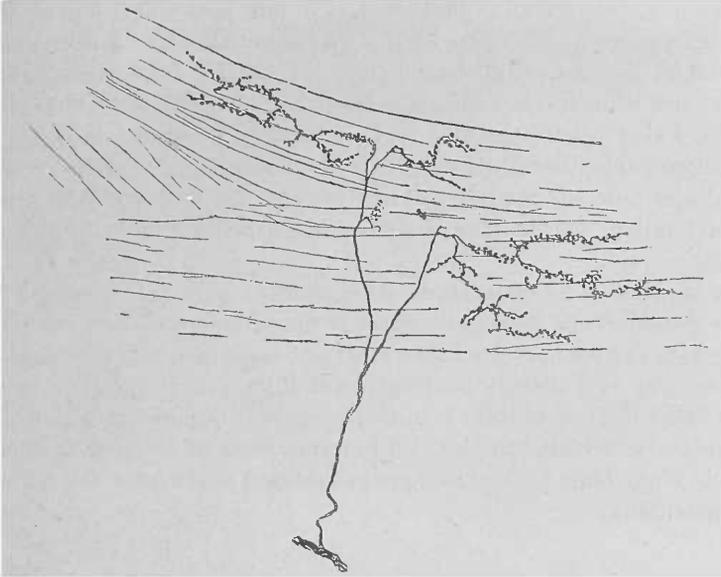


FIG. 754. — Terminaisons nerveuses motrices dans les muscles lisses de la vessie d'un Lapin âgé de neuf jours. Méthode de GOLGI. (D'après G. RETZIUS; fig. empruntée à DÉJÉRINE.)

musculaire exactement comme dans la tunique moyenne d'une artère d'un certain calibre. C'est de cette intrication que naissent les tiges nerveuses terminales. G. RETZIUS a pu mettre celles-ci en évidence non dans l'intestin, mais dans la tunique musculaire de la vessie du Lapin où l'embrouillement est moins compliqué (fig. 754). Par la méthode du bleu de méthylène injecté sur le vivant, il a vu que les

(1) On ne trouve, échelonnées le long des artères, ni dans les plexus de fibres de Remak d'où proviennent les fibres nerveuses sans noyaux et perlées des artérioles, aucune cellule ganglionnaire. Ces cellules sont plus loin, dans les ganglions sympathiques. Le plexus fondamental des grosses et moyennes artères renferme d'ailleurs, à côté des fibres de Remak, un certain nombre de fibres nerveuses à myéline. Ce sont des fibres qui, venues des ganglions, vont se résoudre plus loin en arborisations de Remak et qui ont, par suite, la signification de cordons sympathiques, autrement dit de fibres de passage.

branches ultimes de l'arborisation fibrillaire se divisent dichotomiquement à diverses reprises, pour fournir des tiges terminales munies de bourgeons s'appliquant à la surface des faisceaux de fibres musculaires lisses à peu près de la même façon que celles de la Salamandre à la surface d'un faisceau primitif strié (TSCHRIEW). Tout un groupe de cellules musculaires lisses équivaut dans ce cas, au point de vue de la terminaison nerveuse, à un seul faisceau primitif de muscle strié répondant lui-même à plusieurs cellules musculaires restées indivises, puisqu'il a des noyaux multiples. Ce fait est, d'autre part, très instructif parce qu'il montre qu'il n'y a pas toujours lieu de rechercher une tache motrice pour chaque fibre musculaire lisse des vertébrés supérieurs comme cela a lieu dans les fibres lisses colossales des invertébrés. J'ai d'ailleurs montré (t. I, p. 592) qu'à nombre de points de vue, et en particulier à celui de leur vascularisation, les petits groupes de cellules musculaires lisses et non pas chacune de ces cellules prises en particulier, sont les homologues réels des faisceaux primitifs des muscles striés.

La conclusion de cette étude est également celle-ci : c'est qu'il n'y a pas de différence essentielle entre le mode de terminaison des fibres nerveuses sur les muscles lisses et striés ; mais bien une complication progressive et d'ailleurs contingente du dispositif terminal, à partir de la tache motrice réduite à un bourgeon plus ou moins lobé, jusqu'à l'éminence terminale complexe où la terminaison se déploie tout entière au sein d'une lame protoplasmique granuleuse renfermant des noyaux fondamentaux.

§ 3. — TERMINAISONS NERVEUSES MOTRICES DANS LE MUSCLE CARDIAQUE

Les nerfs qui commandent la contractilité du muscle cardiaque ne se terminent pas, à la surface des cellules musculaires du cœur, par des plaques motrices comme ceux du muscle œsophagien et ceux des cœurs lymphatiques, bien que le myocarde soit essentiellement un muscle strié. Comme ceux de l'œsophage et ceux destinés aux muscles lisses, c'est-à-dire innervant des muscles soustraits à l'action directe de la volonté, ils présentent sur leur trajet des formations ganglionnaires dont l'existence fut signalée d'abord par REMAK (1) puis par LUDWIG (2) et ensuite BIDDER (3). C'est constamment au delà de

(1) REMAK, Neurologische Erläuterungen (*Müller's Arch.*, p. 463, 1844).

(2) LUDWIG, Ueber die Herznerven der Frosches (*ibidem*, p. 130, 1848).

(3) BIDDER, Ueber functionell verschiedene und räumlich getrennte Nervencentra im Froschherzen (*ibidem*, p. 163, 1852).

ces ganglions que les nerfs se terminent par des rameaux émanés d'un plexus formé d'arborisations cylindraxiles nues, issues elles-mêmes de plexus de fibres de Remak faisant suite aux branches des nerfs cardiaques qui entrent dans la constitution des formations ganglionnaires. Chez les mammifères aussi bien que chez la Grenouille, toutes les fibres à myéline prenant part à ce dispositif cessent de se poursuivre comme telles sous le péricarde viscéral. Le myocarde ne

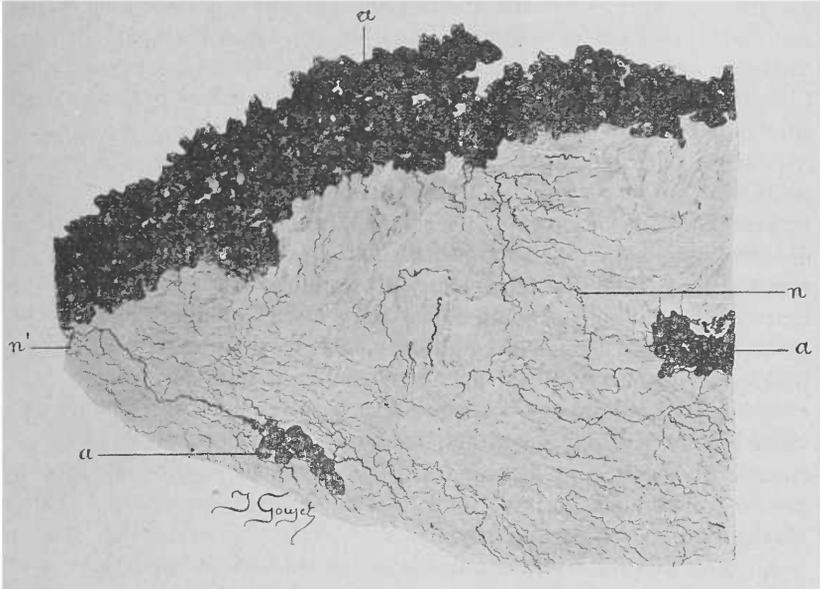


FIG. 755. — Extrême pointe du ventricule du cœur de la Grenouille traité par la méthode du chromate d'argent. (Faible grossissement. — Ocul. 1. Obj. 4 de Reichert; ch. claire.)

a, a, a, précipités irréguliers de chromate d'argent; — *n, n'*, fibres nerveuses mises en évidence par le chromate d'argent et parcourant le tissu myocardique dans tous les sens jusqu'à son extrême surface externe, où s'est fait le précipité massif de chromate.

renferme donc aucune fibre à myéline. C'est là ce qui, peut-être, explique qu'il y a quelques années ENGELMANN (1) considérait certaines portions du cœur, telles par exemple le ventricule en particulier chez la Grenouille, comme entièrement dépourvues de nerfs. La mé-

(1) ENGELMANN, Ueber die Leitung der Erregung im Herzmuskel (*Arch. de Pflüger*, t. XI, p. 468, 1875). Il déclarait n'avoir trouvé dans le ventricule « aucune trace, ni de fibrilles nerveuses, ni de cellules ganglionnaires, ni d'aucun élément nucléé analogue ». Il mit même en doute l'existence du ganglion du bulbe aortique décrit chez la Grenouille par LÖWIT (Beiträge zur Kenntniss der Innervation des Herzens, *Pflüger's Arch.*, t. XXV, 1881), et déclara qu'il s'agissait d'images trompeuses fournies par l'endothélium ou les cellules conjonctives. (Bulbus aortæ des Froschherzens, *Pflüger's Archiv.*, t. XXIX, 1882).

thode du chromate d'argent a permis au contraire à HEYMANS (1) d'affirmer avec raison que le myocarde de la Grenouille, tout aussi bien que celui des mammifères, est si richement pourvu de fibres nerveuses amyéliniques dans sa totalité, qu'on doit admettre que chacun des segments de Weissmann qui le composent est directement innervé (fig. 755).

Nerfs cardiaques et formations ganglionnaires. — On sait que le pneumogastrique, de même que le sympathique, émet dans la région cervicale des filets cardiaques. Deux de ces filets sont parfaitement isolables sous forme de branches grêles et longues naissant chez l'Homme à la partie moyenne et inférieure du cou. Ces branches descendent en dehors de la carotide primitive et se distribuent principalement au péricarde après s'être anastomosées entre elles, et accessoirement au myocarde par l'intermédiaire du plexus cardiaque. P. JACQUES (2) a montré que le troisième filet (qui serait le supérieur des anatomistes) est en réalité formé par un certain nombre de ramuscules très fins, se détachant du pneumogastrique à diverses hauteurs et se jetant ensuite sur la carotide avec laquelle ils descendent jusqu'à la crosse de l'aorte. Quant aux nerfs cardiaques d'origine sympathique, ils occupent en majeure partie la face postérieure de la crosse aortique. Tous ces nerfs perdent leur myéline après avoir traversé le péricarde par leurs filets issus des plexus coronaires. Ceux-ci, comme l'a également bien montré JACQUES, ne suivent nullement, pour se distribuer au myocarde, le trajet des vaisseaux sanguins ainsi qu'on le croyait auparavant.

En effet, mis en évidence par l'injection du bleu de méthylène dans les artères coronaires du cœur du Chien enlevé sur le vivant, ces nerfs partent du sillon auriculo-ventriculaire comme des jets se succédant tout le long de lui, et descendant sur le ventricule de sa base à sa pointe par le plus court chemin, parallèlement les uns aux autres. La pointe réelle du ventricule droit étant, comme chacun sait, située un peu plus haut et à droite que celle du ventricule gauche, il en résulte que, sur la face antérieure du cœur, les branches nerveuses répondant à la surface du ventricule s'inclinent peu à peu obliquement à droite et dessinent là une sorte d'éventail. Sur la face postérieure du cœur, au contraire, toutes les fibres nerveuses de distribution sont sensiblement parallèles et descendent du sillon auriculo-ventriculaire vers la pointe, avec une direction légèrement oblique de haut en bas et de droite à gauche. Dans ce trajet, elles croisent la direction des vaisseaux et ne sont satellites d'aucun d'eux. Elles émettent de nombreuses branches

(1) HEYMANS, Ueber Innervation des Froschherzens (*Arch. f. Anatomie u. Physiol.*, *Physiol. Abth.*, 1893).

(2) P. JACQUES, Recherches sur les nerfs du cœur chez la Grenouille et les mam-

collatérales dont les unes, profondes, s'enfoncent dans le muscle; tandis que d'autres, superficielles et obliques ou transversales, concourent entre elles en un vaste plexus à mailles allongées qui se dispose sur un plan plus superficiel que celui des vaisseaux sanguins, au-dessous du péricarde ventriculaire. La forme des mailles de ce plexus n'est nullement influencée par la direction des fibres musculaires superficielles, qui sont ordinairement croisées par les traits de la formation nerveuse sous un angle droit ou presque droit. — Sur les oreillettes, les branches nerveuses de distribution forment également un plexus : mais à mailles moins fines et moins régulières, dont les éléments sont fournis partie par des filets ascendants issus des plexus coronaires, partie par des filets descendants venus directement du plexus cardiaque.

Ce sont ces branches nerveuses plexiformes, enveloppant pour ainsi dire le muscle cardiaque comme d'un filet, qui portent les petits amas ganglionnaires. Ceux-ci apparaissent comme des renflements fusiformes, punctiformes ou brièvement pédiculés sur le trajet des nerfs, que le bleu de méthylène met en évidence comme des grains de volume variable et très fortement colorés (P JACQUES). Ces grains sont appendus aux branches çà et là sans ordre régulier sur les oreillettes; il sont surtout nombreux dans la rainure auriculo-ventriculaire et enfin plus rares à la surface des ventricules. A ce dernier niveau, ils deviennent d'autant moins multipliés que les nerfs s'avancent davantage vers la pointe : on peut dire que, chez le Chien, celle-ci et même la surface ventriculaire dans son tiers moyen en sont dépourvues. C'est dans les sillons interauriculaire, auriculo-ventriculaire, et au pourtour des veines pulmonaires qu'ils sont au contraire le plus gros et le plus multipliés. — Ils sont formés chacun d'un nombre variable de cellules ganglionnaires, dont l'ensemble est relié à la travée du plexus sous-péricardique la plus proche par un court pédicule fibrillaire; mais le ganglion envoie également aussi très souvent un ou plusieurs faisceaux grêles de fibres amyéliniques à des travées parfois assez éloignées de lui. On trouve enfin des cellules ganglionnaires engagées dans les travées du plexus ou occupant l'un des points nodaux de ce dernier, formé exclusivement par des fibres amyéliniques du type de Remak. Bref, il s'agit ici d'un centre nerveux périphérique plexiforme enveloppant le muscle cardiaque. Les cellules ganglionnaires y sont presque toutes du type sympathique, multipolaires et à globe volumineux de configuration variable et encapsulé. Certaines d'entre elles, qui paraissent de prime abord bipolaires et qui pour la

mifères (*Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, n° 6, p. 622, 1894). Le travail de JACQUES est certainement le meilleur et le plus complet que nous possédions sur la question, et je me rattache à ses conclusions sur la majorité des points.

plupart sont engagées dans les travées du plexus, émettent par l'un de leurs pôles un prolongement unique, cylindraxile, et par l'autre pôle une série de branches à la façon des cellules de Purkinje du cervelet. D'autres sont franchement bipolaires, et enfin quelques-unes seulement sont unipolaires à la façon des cellules des ganglions spinaux. Elles émettent un prolongement unique qui, après un trajet plus ou moins étendu, se bifurque en Y ou en T. Ce sont là, très probablement, des cellules sensitives et d'origine cérébro-spinale mélangées aux cellules sympathiques du ganglion plexiforme, comme l'avait indiqué RANVIER (1). Chez le Lapin, où les cellules sympathiques ont toutes

(1) RANVIER, *Traité technique d'histologie*, 2^e édition, p. 637-645, a étudié avec beaucoup de soin la distribution des nerfs et des ganglions dans le cœur de la Grenouille, à l'aide de l'acide osmique et de la méthode de l'or. Par la première méthode, il met en évidence, en injectant dans le cœur un mélange d'acide osmique et d'alcool, les deux nerfs cardiaques antérieur et postérieur et leur branche transversale anastomotique qui renferment des fibres à myéline et se colorent en noir. On arrive plus aisément et plus régulièrement à fixer les nerfs et les cellules ganglionnaires appendues sur leur trajet, en injectant le mélange osmio-picrique par l'une des deux aortes, après avoir lavé le cœur avec de l'eau salée à 7 pour 1000, les trois veines caves étant liées à leur abouchement sur le sinus veineux de l'oreillette droite. Quand le cœur est gonflé, on lie le pédicule et on porte le tout dans l'alcool fort. La cloison interauriculaire est ainsi fixée-tendue, et ses nerfs et ses cellules sont aussi fixés net dans leur forme par l'acide osmique du réactif.

La cloison enlevée est, au bout de quelques heures, facile à disposer à plat sur la lame porte-objet. Sous la loupe, on peut voir les deux nerfs cardiaques comme des fils noirs compris dans l'épaisseur de cette cloison; chacun d'eux semble se terminer par une intumescence gangliforme. Sur le sinus, ils s'anastomosent par une branche transversale; et près de l'orifice auriculo-ventriculaire, ils s'anastomosent également comme on peut le voir lorsqu'avant de dégager la cloison et de la retrancher on a divisé le ventricule en deux parts, l'une postérieure et l'autre antérieure, de sa pointe à sa base par une incision latérale ménageant la cloison interauriculaire (voy., pour ces détails, le *Traité technique d'histologie*, p. 639). Le filet anastomotique se dégage au niveau ou un peu au-dessus des ganglions de Bidder.

Sur la cloison étalée et observée sous un faible grossissement, on peut voir que sur tout le trajet des troncs nerveux sont échelonnées des cellules ganglionnaires isolées ou réunies en petits amas. Elles se montrent déjà sur les nerfs à la surface du sinus et y forment un amas ganglionnaire particulier. Dans la cloison, elles sont appendues aux nerfs comme des fruits aux branches, sans former de ganglions individualisés. Enfin, au niveau du sillon auriculo-ventriculaire, elles sont réunies en plus grand nombre à la surface et dans l'épaisseur même des filets nerveux. Par leur ensemble, elles forment à ce niveau le *ganglion de Bidder*. — Au delà, les nerfs plongent dans le myocarde en devenant tous amyéliniques, et il n'y a plus, sur leur trajet, aucune cellule ganglionnaire.

RANVIER a constaté qu'au niveau du sinus, les cellules ganglionnaires sont à fibre spirale : ce sont des cellules sympathiques. Dans la cloison, elles sont en majorité à fibre spirale, mais quelques-unes (surtout celles comprises dans l'épaisseur des nerfs) sont bipolaires comme celles des ganglions spinaux : donc, d'après RANVIER, probablement d'origine cérébro-spinale. Les bipolaires dominant, au contraire, dans les ganglions de Bidder, qui seraient, dans cette conception, plus particulièrement formes d'éléments de type et de signification cérébro-spinale.

chacune deux noyaux et les cérébro-spinales un seul, VIGNAL avait du reste déjà montré que les petits amas ganglionnaires du cœur renferment les deux ordres de cellules : les sympathiques d'ailleurs demeurant de beaucoup les plus nombreuses.

Ainsi constitué, le ganglion plexiforme répondant au *plexus sous-péricardique* est tendu comme un rets sous le feuillet viscéral du péricarde, au-dessus du plan des vaisseaux sanguins. Il s'en dégage des travées de Remak qui s'enfoncent dans le myocarde en suivant pour s'y distribuer la voie des fentes de Henle. D'autre part, ce plexus émet un double système de travées de Remak délicates : les unes, s'anastomosant en un rets tendu sous l'endothélium péricardique ; les autres occupant la couche profonde de la séreuse et disposées aussi en un rets, dont les travées un peu plus épaisses communiquent avec celles du premier par des anastomoses obliques. C'est le *plexus péricardique*, exclusivement formé de fibres sensitives ou motrices vasculaires.

Fibres et terminaisons nerveuses motrices dans le myocarde. — JACQUES a mis en évidence un fait intéressant : c'est que, chez les mammifères, les fibres nerveuses destinées au myocarde naissent des plexus coronaires et se rendent à leurs territoires respectifs, — directement pour celles qui sont destinées aux fibres musculaires propres des ventricules, par la voie des fentes de Henle puis des espaces périfasciculaires, etc., — indirectement pour les filets destinés aux fibres musculaires unitives ou communes. Les fibres unitives externes reçoivent leurs nerfs par l'intermédiaire du plexus sous-péricardique ; les fibres unitives internes par celui d'un plexus très analogue disposé sous l'endocarde et résultant du concours d'une multitude de fibres amyéliniques issues des travées de Remak engagées dans les fentes de Henle, et ayant de la sorte traversé toute l'épaisseur du myocarde. Il s'agit là, très probablement, d'un dispositif en rapport avec la mise en jeu synergique des deux plans de fibres unitives, externe et interne. En revanche, dans les oreillettes qui ont la signification d'un mince réservoir contractile, presque toutes les fibres destinées aux travées musculaires semblent provenir du plexus sous-péricardique. Quelle que soit d'ailleurs leur origine, les fibres nerveuses se comportent, dans l'épaisseur du myocarde, toutes de la même façon et ne présentent plus sur leur trajet de cellules ganglionnaires.

Mises en évidence par la méthode du chromate d'argent, ces fibres (fig. 756), qui se sont dégagées des travées plexiformes de Remak occupant les fentes de Henle pour aborder les faisceaux secondaires de fibres cardiaques, se divisent et se subdivisent et concourent en des points nodaux pour envelopper les faisceaux secondaires d'un rets de mailles lâches, allongées suivant la marche des faisceaux, mais très irrégulières, et échangeant aussi irrégulièrement des traits avec les rets des faisceaux voisins, parallèles à celui qu'on observe ou croi-

sant sa marche. Il ne s'agit pas ici d'un d'un réseau vrai, mais bien d'une intrication plexiforme : le *plexus fundamental* de L. GERLACH. De ce plexus, se dégagent des fibres nerveuses plus fines qui pénètrent dans chaque faisceau secondaire de fibres musculaires. Ce sont là des arborisations fibrillaires plexiformes. Leurs rameaux s'engagent dans les intervalles étroits des fibres musculaires arborisées ; puis ils rampent à leur surface en se subdivisant, pour les entourer, soit en Y soit en T. Ils s'embrouillent autour d'elles de la façon la plus irrégulière, mais en tout cas de manière à les envelopper d'un filet dans les mailles duquel elles sont comprises : — c'est le *réseau préterminal*, périmusculaire de GERLACH. — Dans cet entre-

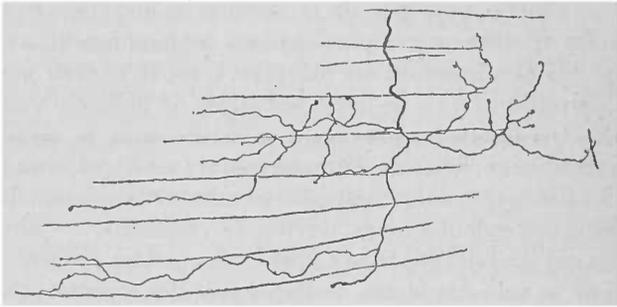


FIG. 756. — Terminaisons nerveuses motrices du myocarde d'une Souris âgée de onze jours. (Méthode de Golgi, d'après G. RETZIUS; fig. empruntée à DÉJÉRINE.)

lacs, il est parfois difficile de décider si les points de concours entre les diverses branches de végétation des fibres nerveuses sont des anastomoses vraies ou de simples nœuds de plexus, et s'il y a là ou non des « mailles fermées » comme l'a soutenu HEYMANS (1). En tout cas, il ne s'agit pas d'un réseau continu tel que le décrit BERKLEY (2). On a affaire à l'intrication plexiforme (avec une multitude de croisements au contact) d'une série de rameaux fibrillaires qui s'entremêlent à la surface des fibres. Ils se rapprochent ou se séparent, parfois se branchent à angle droit ou en escalier, pour passer d'un côté à l'autre de la fibre musculaire ou changer de place et gagner la surface d'une autre fibre en prenant un trajet brusquement récurrent. C'est de cet embrouillement que partent les tiges terminales (fig. 757).

Elles sont toujours appliquées à la surface de la fibre musculaire, et étroitement adhérentes à la substance contractile mais sans l'intermédiaire d'aucune semelle granuleuse. Le nitrate d'argent les montre

(1) HEYMANS, Ueber Innervation des Froschherzens (*Arch. f. Anat. und Physiol.* Phys. Abth., 1893).

(2) BERKLEY, On complex nerve termination and ganglion cells in the muscular tissue of the heart ventricle (*Anat. Anzeig.*, nos 1 et 2, 1893).

toutes moniliformes : ce sont là des fils nerveux perlés portant souvent sur leurs côtés des nodosités en forme de bourgeons. D'ordinaire, leur extrémité terminale se renfle en une petite larme ou en une espèce de champignon comme l'a indiqué JACQUES (1). Mais quand l'imprégnation est délicate, pure et s'est produite sur des fragments du myocarde très bien fixés, les tiges m'ont paru, comme à G. RETZIUS (2), régulièrement perlées : les perles étant réunies en série axiale par un fil nerveux très délié. Dans le cas le plus simple, le ramuscule fibrillaire, après avoir rampé à la surface de la fibre musculaire plus ou moins obliquement ou, au

n, n' fibre nerveuse amyélinique afférente préterminale, émettant entre a, a , un bouquet de fibres destinées à d'autres travées cardiaques et affectant à la surface de l'une d'elles une disposition récurrente et plexiforme ; — tt , tige terminale.

n'' , une autre fibre nerveuse du même ordre atteignant la même travée de cellules musculaires cardiaques et y émettant un bouquet de tiges terminales t', t'' et C , parallèles à la travée ; — d , tige terminale issue d'une troisième fibre nerveuse restée en dehors du dessin et qu'on pourrait croire continue au niveau du *faux point de concours* C , avec l'une des tiges terminales nées de n'' . L'erreur est éitée parce qu'en C , l'une des tiges terminales est brusquement déviée vers sa fin.

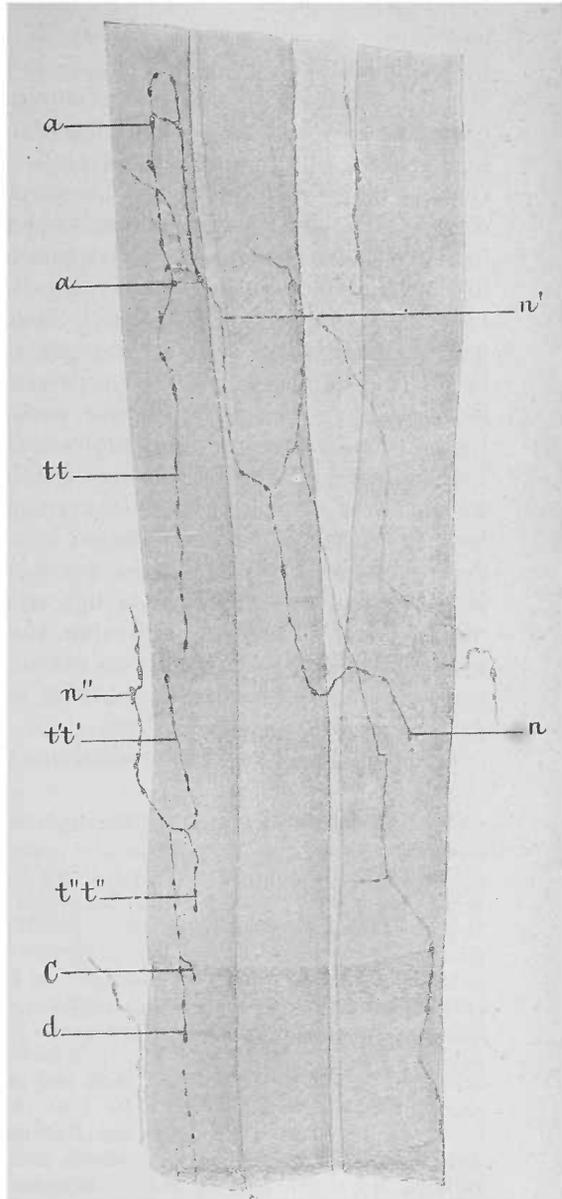


FIG. 757. — Terminaison des fibres nerveuses motrices sur les cellules musculaires du myocarde de la Souris. Chromate d'argent. — (Ocul. 0, obj. 9 de Leitz : chambre claire.)

(1) JACQUES, *loc. citat.*, p. 637.

(2) G. RETZIUS, *Biologische Untersuchungen*, III, 1892.

contraire, dès qu'il vient d'atteindre celle-ci, se divise en deux tiges terminales qui filent en sens inverse dans une même ligne de la striation longitudinale des cellules musculaires. Après un certain parcours en sens opposé, ces deux tiges, divergeant ainsi sur une même ligne droite, se terminent par un renflement en larme ou en bouton. Quelquefois celui-ci, peu accusé, touche presque le renflement terminal d'une tige issue d'une terminaison semblable située plus haut ou plus bas sur la fibre musculaire, et occupant la même ligne de la striation longitudinale ou une autre toute voisine (on sait que la striation longitudinale se poursuit droit sur des séries de cellules musculaires cardiaques consécutives). Il en résulte que, sous un faible grossissement, la fibre musculaire paraît souvent parcourue et comme enfilée tangentiellement par une tige nerveuse perlée reliée en divers points à l'intrication réticulaire périmusculaire de GERLACH. La strie brillante (1) longitudinale, parcourant certaines cellules musculaires cardiaques et à laquelle se rattache parfois le « prolongement nerveux de Langerhans », répond, à n'en pas douter, à la disposition que je viens de décrire. Elle n'est autre chose que le sillon même occupé par les branches bifurquées en T de la tige terminale. Ceci explique jusqu'à un certain point l'opinion de RANVIER, qui admet que la terminaison des nerfs se fait dans le cœur par un réseau de fils nerveux délicats parcourant les cellules musculaires, et les enfilant l'une après l'autre en passant par le voisinage du noyau.

Concurremment avec ces terminaisons très simples à branches oppo-

(1) RANVIER, *Traité technique d'histologie*, 2^e édition, p. 646. — RANVIER a mis en usage la méthode de l'or (injection d'un mélange de quatre vol. d'une solution de chlorure d'or à 2 pour 100 et d'un vol. d'acide formique, bouilli, puis refroidi, dans les cavités du cœur de la Grenouille. Les cavités balayées de sang, puis distendues, on pose une ligature et l'on enlève le cœur pour le plonger pendant trente ou soixante minutes dans le même mélange. Puis on l'ouvre; on lave à l'eau distillée et on expose à la lumière dans un flacon renfermant de l'eau aiguisée par l'acide acétique (50 grammes pour V gouttes, jusqu'à réduction complète). On voit, dans ces conditions, les nerfs colorés en violet se continuer avec un rets de fibres très délicates à mailles allongées ayant chacune à peu près les dimensions d'une cellule musculaire cardiaque. Mais, par cette méthode, on ne peut pas du tout savoir si les cellules musculaires occupent les mailles ou si les traits des fibrilles nerveuses qui forment le rets les parcourent dans leur longueur. RANVIER a été conduit à conclure en faveur de la deuxième hypothèse, par la découverte de la strie qui, après l'action de l'alcool au tiers, parcourt en long les cellules du myocarde de la Tortue (*T. mauritana* et *T. europæa*). Il a vu, dans certaines circonstances, le prolongement nerveux décrit par LANGERHANS (Zur Histologie der Herzens, *Arch. de Virchow*, t. VIII, p. 65, 1873) aborder cette strie. La strie lui ayant paru passer au voisinage du noyau, il en a conclu que la fibre nerveuse terminale, à laquelle elle répond en effet, enfle en long par leur plein les cellules musculaires cardiaques. — En réalité, cette strie n'est autre chose, comme je l'ai dit dans le texte, qu'une gouttière disposée pour recevoir les tiges nerveuses terminales et répondant à l'écart des cylindres primitifs au point où s'appliquent celles-ci à la surface de la cellule musculaire.

sites et indivises, comparables à celles des muscles striés ordinaires des Tortues, on en rencontre un certain nombre d'autres plus complexes. Les tiges terminales se divisent alors en fourches qui suivent chacune un interligne de cylindres primitifs, ou bien elles émettent des collatérales plus ou moins obliques. Le dispositif terminal devient donc assez semblable à celui décrit par Tschiriew dans les muscles striés de la Salamandre. Toutes ces terminaisons sont d'ailleurs de dimension et d'étendue variables. Quelques-unes ressemblent à des grappes de Tschiriew, et forment comme un petit bouquet à l'extrémité des fibres grêles qui se dégagent du plexus périmusculaire. — De ce dernier, partent également sur nombre de points des ramuscules qui s'arborescent dans les intervalles des fibres musculaires et ne se terminent sur aucune d'elles. Ce sont là probablement des fibres nerveuses sensitives. D'autres sont destinées aux muscles lisses des vaisseaux sanguins si nombreux du myocarde et vont les rejoindre (1).

Les fibres de Purkinje sont comprises, chez le Mouton, entre le plexus nerveux sous-endocardique et l'endocarde. Elles reçoivent de ce plexus un rets de très fines fibres nerveuses amyéliniques qui s'embrouillent sur le pourtour et à la surface de leurs cellules musculaires. De ce rets partent des fibrilles terminales, dont les branches concourent à la surface de la travée pour y former une intrication variqueuse bien étudiée par Jacques et facile à mettre en évidence par la méthode du bleu de méthylène. D'autre part, le plexus sous-endocardique émet, de distance en distance, des branches grêles destinées à l'endocarde lui-même et formant dans son épaisseur un rets de fibres de Remak très comparable à celui existant dans le péricarde. C'est cette arborisation de Remak plexiforme, *plexus endocardique*, qui fournit les nerfs valvulaires. Ceux des sigmoïdes pulmonaires et aortiques partent d'un prolongement du plexus endocardique principal qui s'arrête sur le bord adhérent. Puis ils montent en s'arborescent vers le bord libre, non loin duquel leurs derniers ramuscules prennent leur terminaison sans souvent s'anastomoser ni même se brancher (P. Jacques : bleu de méthylène). — Je n'ai pas retrouvé dans l'endocarde des piliers moteurs valvulaires, à l'union de leur portion musculaire et tendi-

(1) BERKLEY (*loc. citat.*) a signalé, dans le myocarde, l'existence d'une variété particulière de fibres nerveuses amyéliniques de diamètre très supérieur à celles destinées au muscle et occupant le voisinage des vaisseaux d'un certain calibre. Elles ont été retrouvées par Jacques, et il est facile de les observer dans de bonnes imprégnations du myocarde par le chromate d'argent chez la Souris, le Rat, etc. Elles ressemblent à des vaisseaux sur lesquels le réactif se serait réduit comme il arrive à peu près toujours, mais elles en diffèrent parce qu'elles n'ont, entre elles, aucune anastomose et paraissent se poursuivre avec des fibres nerveuses grêles caractéristiques. Il est impossible de se prononcer, quant à présent, sur la signification d'une semblable figuration.

neuse, les cellules ganglionnaires signalées par DOGIEL, non plus que celles décrites par lui dans la paroi ventriculaire (1). Je crois qu'il faut admettre, par suite, que l'innervation cardiaque a pour formule celle-ci : — *a*) Un *ganglion plexiforme* entoure le myocarde et est disposé à sa surface sous le péricarde ; *b*) il en part un système complexe *d'arborisations plexiformes* de Remak pénétrant seul le muscle et ses deux sereuses, plexus fondamental d'où se dégage *c*) un troisième *plexus de branches fibrillaires*, préterminal et donnant naissance *d*) aux *terminaisons motrices*. Ces terminaisons sont établies sur le type de celles les plus simples des muscles striés ordinaires, qu'on trouve chez les chéloniens et les urodèles. Envisagées de cette façon, les terminaisons motrices dans le muscle cardiaque cessent de revêtir l'apparence de dispositions absolument exceptionnelles comme il résultait de la conception de RANVIER. Tout au contraire, elles rentrent ainsi dans le cas tout à fait général, commun d'ailleurs comme on le voit aux trois ordres de cellules musculaires (2).

§ 4. — TERMINAISONS ÉLECTRIQUES ET TERMINAISONS MOTRICES GLANDULAIRES

Terminaisons des nerfs moteurs électriques. — Je traiterai très sommairement ici cette question qui, tout intéressante qu'elle soit, ne fournit aucune donnée (du moins pour le moment) à l'histologie humaine. Mais l'étude des terminaisons électriques est, en revanche, indispensable à la compréhension intégrale des terminaisons motrices musculaires, en particulier de celle de l'éminence terminale complexe

(1) J. DOGIEL, Die Nervenzellen u. Nerven des Herzenventrikels beim Frosche (*Arch. f. mikr. Anatomie*, t. XXXVI).

(2) En effet, ce qui ressort principalement des faits exposés dans le texte, c'est que le dispositif essentiel d'une terminaison motrice soit sur une cellule ou un groupe de cellules musculaires lisses, soit sur un faisceau primitif d'un muscle strié, consiste dans l'application, et la terminaison par une extrémité libre, de tiges nerveuses fibrillaires à la surface de la substance contractile et à son contact adhésif. Ces tiges peuvent, d'ailleurs, être indivises ou arborisées, ou se terminer par des bourgeons ou grappes de bourgeons. On a alors de simples *taches motrices*, répondant au renflement terminal ; des *grappes motrices* quand les bourgeons terminaux sont nombreux et courts ; des *arborisations motrices* quand les tiges se divisent ou se subdivisent à la surface de la cellule musculaire. Le premier cas est réalisé dans les muscles lisses des culs-de-sac gastriques de la Sangsue, le second dans les fibres lisses du muscle rétracteur de l'Hélix où il y a une petite grappe de bourgeons terminaux analogue à celle des plaques motrices accessoires des muscles de la Couleuvre. Le troisième cas est commun aux muscles striés ordinaires des urodèles et aux fibres musculaires cardiaques. L'éminence terminale complexe chez le Léopard, les mammifères, et l'Homme où, du reste, elle est moins développée, constitue un simple perfectionnement organique de la disposition générale.

des muscles striés. Je suivrai, pour cet exposé sommaire, la description donnée par RANVIER (1).

Certains poissons, le Gymnote, le Malapterurus, les Torpilles et enfin jusqu'à un certain point les Raies, possèdent la propriété de produire, sous l'influence de la volonté et comme on contracte un muscle, des secousses électriques parfois puissantes. L'organe électrique de la Torpille a été surtout étudié (2). Il est constitué par des prismes allongés dans le sens dorso-ventral, et dont l'ensemble a été comparé à un gâteau d'abeilles. Les prismes sont à cinq ou six pans; ils sont séparés par des cloisons formées de lamelles comme la gaine lamelleuse des nerfs (*cloisons lamelleuses*, de RANVIER). D'autre part, leur forme

(1) Voy. L. RANVIER, *Leçons sur l'histologie du syst. nerveux*, t. II, p. 93 et suiv., et *Traité technique d'histologie*, 2^e édition, p. 596 et suiv.

(2) On peut étudier indifféremment la Torpille marbrée (*T. galvani*) et la Torpille ocellée (*T. narke seu ocellata*), toutes deux abondantes dans la Méditerranée. La première vit aussi dans l'Océan, et l'on peut se la procurer dans les laboratoires de Concarneau et d'Arcachon. Les deux espèces sont réunies au laboratoire maritime de l'Université de Lyon à Tamaris.

L'organe électrique a une forme semi-lunaire que REDT comparait à une faucille. Il occupe tout l'espace compris entre la cage cartilagineuse des branchies et la nageoire latérale de l'animal. Ses deux faces, dorsale et ventrale, sont recouvertes par le tissu conjonctif sous-cutané. Pour découvrir l'organe électrique, on fait sur la peau du dos un pli qu'on sectionne à sa base d'un coup de rasoir, et ensuite on dissèque soigneusement pour ne pas entamer l'organe. Mis à nu, celui-ci montre une surface comparable à celle d'un gâteau d'abeilles, c'est-à-dire subdivisée en une multitude de polygones répondant chacun à l'aire d'un prisme électrique. Une coupe dorso-ventrale montre qu'il s'agit de prismes droits parallèles entre eux, à cinq ou six pans et limités à leurs deux extrémités par la peau du ventre et par celle du dos. Sur une section parallèle à la surface et ouvrant une série de prismes, on voit saillir de chaque prisme ouvert un ménisque de la substance rosée et gélatineuse qu'ils renferment. En retranchant ce ménisque d'un coup de ciseaux et en l'agitant dans l'eau, on l'effeuille en une série de lames superposées, concaves-convexes : ce sont les lames électriques.

Pour fixer celles-ci dans leur forme, il convient de faire des injections interstitielles d'acide osmique à 1 pour 100 ou mieux de mélange osmio-picrique, dans les prismes en place. On enfonce la canule-trocart obliquement de façon à traverser plusieurs prismes avant d'atteindre celui qu'on veut étudier. On pousse ensuite l'injection. Celle-ci tend les lames électriques et les fixe en même temps net dans leur forme. On retranche ensuite du prisme les portions où l'acide osmique a bien pénétré, et on les porte soit dans la solution osmique à 1 pour 100, soit dans le mélange osmio-picrique pendant vingt-quatre heures. On les lave à l'eau distillée et on peut alors les résoudre en leurs lamelles constitutives par une dissociation soignée, faite sous l'eau distillée sur le photophore et sous la loupe sur pied. Quand les lamelles ont été dégagées, on les dispose dans une cellule de Cogit, la surface concave (ventrale) en haut, en employant comme liquide additionnel de l'eau phéniquée. On borde à la paraffine et par dessus celle-ci avec du baume du Canada dissous dans le chloroforme. Ces préparations permettent de voir l'arborisation des fibres à myéline, ses branches amyéliniques en bois de cerf, et les vaisseaux sanguins de la lamelle ventrale de chaque lame électrique.

est déterminée par une mince enveloppe fibreuse qui enclôt leur contenu (*gaine interne des prismes* de RANVIER), et à laquelle viennent s'attacher les « lames électriques ». Entre la gaine interne des prismes et les cloisons lamelleuses interprismatiques, règne un espace cloisonné par des trabécules nombreuses, issues de celles-ci et prenant

d'autre part insertion sur celle-là. Cet espace pourrait être comparé à celui d'une gaine lamelleuse parcourue par les travées et les trabécules rétififormes qui sont, dans certains faisceaux nerveux, le premier rudiment du dispositif hyalin de soutènement intra-vaginal.

Contenu des prismes; lames électriques. — Chaque prisme renferme une série de lames électriques (fig. 758) disposées les unes au-dessus des autres comme des verres de montre de diamètre égal, mais d'inégale courbure, superposés dans un rouleau avec leurs surfaces convexes regardant en haut, toutes dans le même sens. Les lames électriques se touchent ainsi toutes par leurs bords sans que leurs faces concaves soient tangentés; entre celles-ci, subsiste un petit espace répondant à la distribution des nerfs. Supposons cet ensemble déformé de façon à changer le rouleau et son contenu en un prisme; nous aurons le

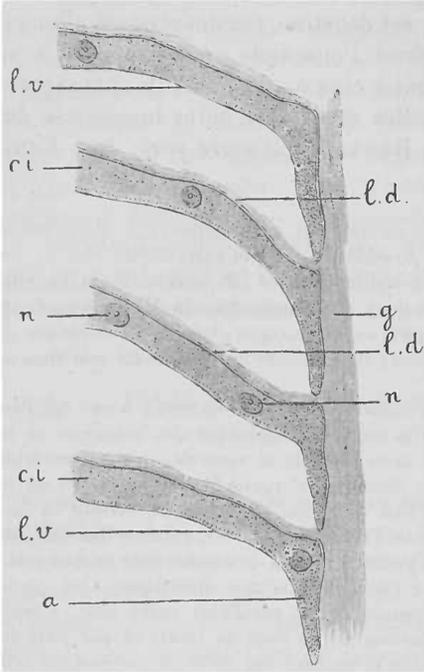


FIG. 758. — Mode d'attache des lames électriques de la Torpille à la gaine interne des prismes. (400 diam.)

lv, lamelle ventrale (nerveuse); — *ld*, lamelle dorsale; — *g*, gaine interne du prisme, dont un prolongement connectif double chaque lamelle dorsale; — *ci*, couche intermédiaire; — *n*, *n*, noyaux de la lame électrique donnant en coupe le profil d'un pied.

(On n'a dessiné le prisme électrique que dans la moitié droite de sa coupe sagittale. A gauche du lecteur, la disposition est symétrique à celle figurée ici.)

prisme électrique tel qu'il est constitué en effet.

Dissociées après fixation par l'injection interstitielle d'acide osmique ou du mélange osmio-picrique, les lames électriques peuvent être isolées une à une comme les feuillets d'un livre. Elles se montrent chacune sous forme d'une membrane délicate, concave-convexe à la façon d'une cornée transparente. La face convexe est dorsale et la face

concave est ventrale quand la lame électrique est en place dans le prisme. Cette lame, étalée de façon à présenter sa face ventrale en haut et examinée dans l'eau, offre à considérer trois plans superposés : un vasculo-nerveux, le second granuleux, le troisième semé de noyaux arrondis.

Le plan vasculo-nerveux, ou *lamelle ventrale* de RANVIER, répondant à la surface ventrale de chaque lame, comprend lui-même trois étages bien qu'il soit très mince. Dans le premier étage, celui qui est le plus voisin de la surface concave, on voit des fibres nerveuses à myéline formant chacune un petit nerf unitubulaire entouré de sa gaine propre. Ce nerf se divise et se subdivise, comme les branches d'un arbre, au niveau de ses étranglements annulaires une multitude de fois sans s'anastomoser jamais avec les fibres nerveuses voisines. Il s'agit là d'arborisations préterminales distinctes et autonomes, comme celles des fibres nerveuses motrices dans un muscle strié volontaire. Dans un second étage (plus profond, c'est-à-dire plus dorsal), règnent des capillaires sanguins ramifiés et anastomosés. Entre eux passent les branches de l'arborisation préterminale, qui ensuite viennent au-dessus d'eux former un troisième étage et se disposer tangentiellement dans le plan de courbure de la lame électrique. Là se dégage, à l'extrémité de chaque branche à myéline dont les segments interannulaires sont devenus de plus en plus courts, une arborisation cylindraxile nue du type de Remak absolument comparable à celle qui termine les fibres à myéline en voie de croissance dans la lame natatoire des têtards. L'étui de myéline s'amincit en bec comme un tube de verre étiré à la lampe ; le cylindre d'axe se poursuit avec des noyaux satellites, se divise et se subdivise. La gaine propre, semée de noyaux, accompagne le cylindre-axe ; mais après un certain parcours, parfois sur la première, la seconde ou la troisième bifurcation, elle se termine brusquement, en embrassant le cylindre d'axe d'un anneau analogue à celui d'une bourse qu'on ferme (*anneau terminal* de Ranvier). Au delà, l'arborisation cylindraxile se poursuit, nue désormais, en multipliant ses branchements répondant chacun à un chiasma complet. Les branches de bifurcation se recourbent ordinairement comme celles d'un Y, et il en résulte pour l'ensemble l'apparence « en bois de cerf » sur laquelle avait insisté WAGNER (1).

Arborisations terminales. — La ramification nerveuse que je viens de décrire est déployée, avec les vaisseaux sanguins, dans une lame de tissu conjonctif muqueux. Elle demeure tout entière en dehors et en dessous de la zone électrique proprement dite, granuleuse, de la lamelle ventrale de chaque lame. L'apparence granuleuse de la zone

(1) L. WAGNER, *Ueber den feineren Bau des electrischen Organs in Zitterrochen*, (Goettingen, 1847).

électrique tient à ce qu'elle est parcourue par une multitude de tiges nerveuses délicates, ressemblant chacune à une branche d'arbre portant de nombreux bourgeons. Chaque bourgeon répond à un grain du granulé de la zone électrique observée dans son propre plasma; mais chaque grain est-il une terminaison libre à la façon des bourgeons ou des feuilles que portent les rameaux d'une plante, ou fait-il partie intégrante d'une terminaison en réseau, formée par le concours de plusieurs branches nerveuses d'origine diverse? Cette question, qui a

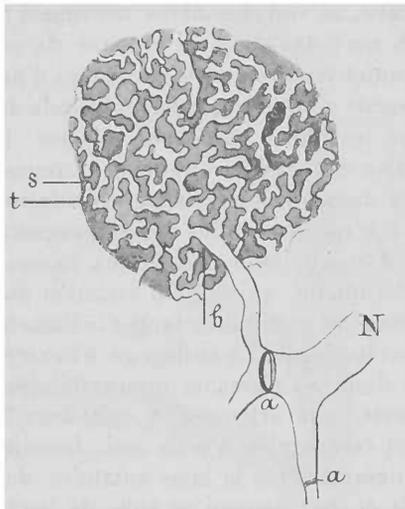


FIG. 759. — Lame électrique de la Torpille, imprégnée d'argent et examinée par sa face ventrale. (D'après RANVIER.)

N, fibre nerveuse de second ordre; — a, a, anneaux terminaux de la gaine secondaire; — b, dernière branche nerveuse correspondant aux ramifications en bois de cerf; — t, arborisation terminale; — s, mailles comprises entre les branches de l'arborisation terminale. — (4000 diamètres).

divisé et passionné même les histologistes, a été résolue par CIACCIO (1) puis par RANVIER de la façon suivante: — Un cristal de nitrate d'argent est passé sur le ménisque qui fait saillie à la surface de chacun des prismes électriques après ablation de la peau qui les recouvre. Ce ménisque blanchit et devient opaque. On le retranche à l'aide du rasoir, on le lave dans l'eau distillée; puis on le résout par dissociation en lames électriques qu'on observe dans l'eau ou la glycérine. On voit alors l'arborisation terminale réservée en blanc avec une admirable netteté (fig. 759). A partir des ramifications en forme de bois de cerf, les fibres nerveuses fournissent des divisions dichotomiques de plus en plus délicates, qui se poursuivent en donnant finalement naissance à des rameaux terminés par des extrémités libres renflées en bourgeons (2). On obtient aisément l'image positive correspondant à cette image négative, soit en colorant à l'aide de l'hématoxyline les lames électriques fixées par l'acide osmique, soit en employant la méthode de l'or. L'arborisation terminale, formée de ramifications d'une incomparable richesse, montre tous ses rameaux ultimes finis-

(1) CIACCIO, Nuove osservazioni intorno all'intima tessitura dell'organo elettrico della Torpedine (*Lo Spallanzani*, n° 10, 1875).

(2) RANVIER, Sur les terminaisons nerveuses dans les lames électriques de la Torpille (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 20 décembre 1875).

sant par des bourgeons libres (fig. 760). Il existe bien quelques traits d'anastomose entre les différents rameaux d'une même arborisation, comme l'avait vu CIACCIO; ils répondent vraisemblablement à des chiasmas de ces rameaux entre eux, exactement comme dans les plaques motrices complexes du Lézard. L'arborisation cylindraxile des lames électriques devient de la sorte comparable à celle d'une éminence terminale des muscles striés; mais elle est bien plus compliquée.

Le milieu au sein duquel se terminent les branches nerveuses ne se réduit pas ici, en effet, à une lame protoplasmique granuleuse semée de noyaux fondamentaux (semelle de Kühne). Chaque lame électrique, possède, il est vrai, une telle formation, tendue au-dessus du plan de l'arborisation nerveuse terminale et occupant la majeure partie de l'épaisseur de la lame électrique. C'est la *lamelle intermédiaire de Ranvier*, doublée du côté dorsal par une mince vitrée; la *lamelle dorsale* que l'hématoxyline colore fortement en bleu après fixation par l'acide osmique. Cette vitrée termine la lame électrique en haut et elle est doublée d'une mince lame de tissu conjonctif, qui émane des parois du prisme et qui la sépare de la lame suivante. La lamelle intermédiaire est formée de protoplasma granuleux, au sein

duquel sont disposés sans ordre de gros noyaux fondamentaux vésiculeux et nucléolés. C'est une semelle de Kühne énorme, superposée à une énorme arborisation terminale. Mais entre les deux règne une formation qui n'a point d'analogue dans les éminences motrices des muscles striés: c'est la « palissade de Remak » (1) formée d'une multitude de petits bâtonnets partant de la surface de l'arborisation nerveuse, s'élevant droit comme un champ de piquets serrés les uns contre les autres, et se terminant librement dans la

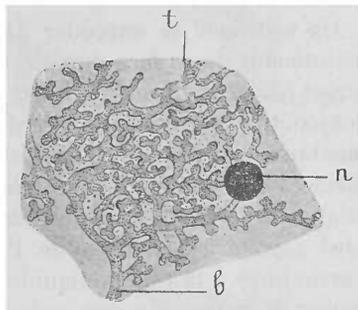


FIG. 760. — Lamelle de l'organe électrique de la Torpille, isolée après injection interstitielle de la solution d'acide osmique à 1 p. 100, et macération prolongée dans une solution de bichromate d'ammoniaque à 2 p. 100. Après coloration par l'hématoxyline de Boehmer, la préparation a été montée dans le baume du Canada. — 800 diam. (D'après RANVIER.)

b, rameau terminal; — t, arborisation terminale; — n, noyau de la couche intermédiaire fortement coloré en bleu noir par l'hématoxyline.

(1) REMAK, Ueber die Enden der Nerven im electrischen Organ der Zitterrochen (*Müller's Archiv*, p. 467, 1856). Il admet, d'après l'observation de lames électriques repliées et montrant ainsi la coupe optique de leur épaisseur sur le bord du pli, que les branches nerveuses de l'arborisation (qu'il considérait comme semblables aux branches d'un arbre et non comme un réseau), se recourbent et émettent une série de fils nerveux disposés en palissade.

partie profonde de la semelle granuleuse, molle ou même semi-liquide; car RANVIER a constaté que les granulations de cette zone présentent nettement le mouvement brownien. Ces bâtonnets, d'une délicatesse extrême, sont les *cils électriques de Ranvier*. Dans les préparations colorées par l'hématoxyline ou faites par la méthode de l'or, ils se teignent en violet comme les branches nerveuses, et, observés de front, ils apparaissent comme une série de grains serrés au-dessus de ces branches et de leurs intervalles (granulations de FR. BOLL).

On voit donc se succéder dans chaque lame électrique, considérée maintenant de sa face dorsale à la ventrale : — 1° La vitrée de cette lame : *lamelle dorsale* mince, doublée en dehors par un plan de tissu conjonctif; 2° la semelle granuleuse renfermant des noyaux fondamentaux et répondant à la *lamelle intermédiaire* de RANVIER, qui forme à elle seule presque totalité de l'épaisseur de la lame électrique; 3° la « palissade de Remak », formée de cils électriques dont le pied répond à la surface de l'arborisation nerveuse terminale, et la partie libre à la région liquide ou semi-liquide de la semelle granuleuse; 4° la *lamelle ventrale*, très mince bien que comprenant dans son épaisseur trois étages : celui des arborisations terminales, celui des capillaires sanguins, et celui des branches nerveuses afférentes préterminales qui répond à l'extrême surface ventrale de la lame électrique.

Texture des prismes électriques. — J'ai dit que les lames électriques sont placées en pile à l'intérieur de chaque prisme, superposées en grand nombre comme des verres de montre d'égal diamètre. Si donc on pratique une coupe dorso-ventrale du prisme, c'est-à-dire dirigée dans son axe et suivant sa hauteur (1), on voit les lames électriques qu'il contient se succéder comme des dômes superposés, em-

(1) Les coupes transversales doivent être faites par le procédé indiqué par RANVIER (*Traité technique*, 2^e édit. p. 603). On enlève un fragment de l'organe électrique dans lequel on a fait une injection interstitielle d'acide osmique à 1 pour 100, et on achève le durcissement dans une solution de bichromate d'ammoniaque à 1 pour 200, pendant plusieurs mois. Plus le séjour dans ce réactif est prolongé, mieux la fixation complète s'opère. Quand celle-ci est achevée, on porte le fragment dans la gomme et l'alcool; puis on y pratique des coupes minces parallèles à l'axe des prismes, à main levée dans la moelle de sureau. L'inclusion dans la paraffine ne convient pas pour des objets aussi délicats que les lames électriques. On choisit pour les observer les coupes qui ont passé exactement par le diamètre et la hauteur des lames électriques. Les coupes sont traitées par l'eau sur la lame porte-objet, puis colorées à la glycérine hématoxylique ou à l'hématéine, et enfin montées dans la glycérine neutre à laquelle on substitue, lentement sous la lamelle, de la glycérine hématoxylique saturée de sel marin puis ensuite filtrée. Dans ce milieu, les préparations restent persistantes, tandis qu'elles se décolorent au bout de peu de temps dans la glycérine neutre.

boîtés par leur concavité. Mais latéralement, la lame électrique se réfléchit le long des parois des prismes et s'y prolonge en s'effilant. Si, à l'aide d'une baguette, on enfonce dans un tube de verre, en les y refoulant, successivement plusieurs morceaux d'étoffe, on reproduirait grossièrement la disposition des lames électriques dans le prisme.

La portion marginale, réfléchie, de la lame électrique présente par suite sur les coupes un aspect comparable à celui d'un pied (fig. 761). La semelle de ce pied est formée par un élargissement de la lamelle intermédiaire. La lamelle dorsale forme le talon, puis se réfléchit le long de la semelle en la doublant et en la séparant de la paroi propre du prisme. A l'extrémité du pied, elle arrive au contact de la lamelle dorsale au point où celle-ci contourne le talon de la lame électrique qui est en dessous. Ainsi de suite. La portion réfléchie des lames électriques consécutives, considérées suivant leur coupe optique et de haut en bas, se comporte donc comme une série de pieds placés les uns derrière les autres et se touchant tous par leur extrémité et leur talon. La lamelle nerveuse de la lame électrique ventrale, occupant sur la coupe le bord concave de l'arc, se réfléchit latéralement pour former le cou-de-pied, et s'effile en mourant pour gagner l'extrémité adjacente au talon de la lame qui est au-dessous.

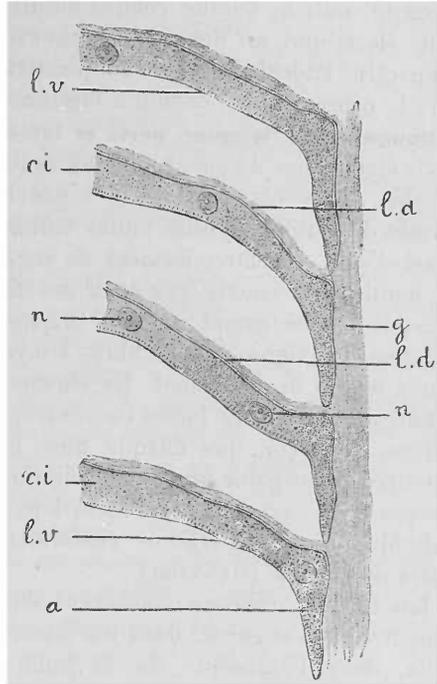


FIG. 761. — Mode d'attache des lames électriques de la Torpille à la gaine interne des prismes. (400 diam.)

lv, lamelle ventrale (nerveuse); — *ld*, lamelle dorsale; — *g*, gaine interne du prisme, dont un prolongement connectif double chaque lamelle dorsale; — *ci*, couche intermédiaire; — *n*, *n*, noyaux de la lame électrique donnant en coupe le profil d'un pied. (On n'a dessiné le prisme électrique que dans la moitié droite de sa coupe sagittale. A gauche du lecteur, la disposition est symétrique à celle figurée ici.)

Il résulte de là que les lamelles dorsales de toutes les lames électriques successives d'un même prisme sont en contact les unes avec les autres. Le contact s'effectue, sur tout leur pourtour, au niveau du point de concours de la pointe du pied supérieur avec le talon du pied inférieur. Mais à ce niveau, il n'y a pas fusion ni même juxtaposition

directe des éléments respectifs des deux lames. — Entre l'extrémité du pied supérieur et le talon du pied inférieur, s'insinue une couche mince de tissu conjonctif, qui se poursuit d'une part au-dessus de la lame électrique pour doubler sa lamelle dorsale ou vitrée propre, et d'autre part se continue avec l'enveloppe connective du prisme. — La pièce de soutien, tendue comme au diaphragme au-dessus de chaque lame électrique, est donc une expansion transversale de la charpente connective latérale ou gaine conjonctive du prisme. Elle ferme en travers le compartiment dévolu à chacune des lames électriques.

Bouquets de Wagner, nerfs et lobes nerveux électriques. — Les nerfs électriques émanent de deux centres spéciaux, de volume considérable, adjacents à droite et à gauche au bulbe rachidien. Ils sont formés de fibres à myéline toutes volumineuses et sensiblement toutes aussi d'égal diamètre, formées de segments interannulaires environ de moitié plus courts que ceux des fibres nerveuses ordinaires. Ils s'étendent directement de leur origine à leur terminaison dans les organes électriques; leurs fibres à myéline ne subissent dans ce parcours aucun branchement. Ils cheminent entourés d'une charpente connective formée de lames concentriques emboîtées les unes dans les autres, de façon que chaque fibre nerveuse soit individuellement entourée d'une gaine propre au sein du cordon nerveux. Dans ce nerf, chaque fibre nerveuse représente donc à elle seule un cordon nerveux individualisé; les nerfs ne renferment en outre aucune travée de fibres de Remak (RANVIER).

Les fibres nerveuses conservent dans toute leur étendue le même diamètre, et s'engagent dans les intervalles des prismes électriques. Puis, dans l'épaisseur de la gaine interne de ceux-ci, elles se résolvent brusquement en un bouquet de branches filles naissant toutes d'un seul et même étranglement annulaire qui termine la fibre restée jusque-là indivise: c'est ce qu'on appelle le *bouquet de Wagner* (1).

Les bouquets de Wagner sont placés à la surface des prismes électriques; ils font saillie dans l'intérieur du prisme lui-même. Ils sont formés d'un nombre variable de branches-filles, toutes nées sur l'étranglement annulaire préterminal: on peut en compter jusqu'à douze dans un même bouquet. Aussitôt après leur naissance, elles se groupent en deux faisceaux divergeant l'un vers le sommet, l'autre vers la base du prisme, et la gaine lamelleuse stratifiée se subdivise pour les accompagner. Chemin faisant et successivement, chaque branche du faisceau se replie brusquement, quitte le faisceau en entraînant avec elle sa gaine propre et pénètre entre deux lames électriques.

(1) R. WAGNER, *Ueber den feineren Bau des electrischen Organs in Zitterrochen* (Goettingen, 1847).

Elle atteint la face ventrale concave de la lame électrique qui forme la voûte de l'intervalle, concourt à former sa lamelle ventrale et s'y résout en arborisations préterminales et terminales comme je l'ai indiqué plus haut.

Les vaisseaux de l'organe électrique des Torpilles sont peu nombreux, et ceux d'entre eux soumis à des oscillations hydrauliques brusques (c'est-à-dire les artères et les veines) sont contenus dans les cloisons des prismes : pièces de charpente solides où s'épuisent leurs mouvements sans influencer les parties délicates de l'appareil électrique proprement dit. Les lames électriques ne contiennent que des capillaires vrais d'un très gros diamètre, présentant des bifurcations rares et des mailles très larges, sans aucune analogie avec le dispositif typique des capillaires d'un cordon nerveux ni d'un muscle strié ou lisse.

Quant aux lobes électriques, ils sont constitués essentiellement par une énorme quantité de cellules multipolaires de grande taille et pour ainsi dire géantes. Chacune d'elles émet un prolongement de Deiters qui devient le cylindre d'axe d'une fibre à myéline du nerf électrique (RANVIER). De ce chef, elle commande directement un bouquet de Wagner, puisque les fibres du nerf ne donnent ni branches de subdivision, ni collatérales sur leur trajet du lobe au bouquet. Chaque fibre nerveuse tient ainsi sous sa dépendance et actionne autant de lames électriques que le bouquet de Wagner compte de branches.

Comparaison entre les lames électriques et les éminences terminales des muscles striés. — On a comparé longtemps les prismes électriques à des muscles dans lesquels la substance contractile aurait disparu, tandis qu'en revanche leurs éminences terminales auraient pris un développement majeur et une grande complication. De fait, ces prismes ne se développent pas du tout comme des muscles. Ils ont seulement ceci de commun avec un muscle strié ordinaire, que de même que la *contraction* de ce dernier, la *décharge* véritablement électrique et qui peut servir à charger un condensateur (ARMAND MOREAU) est absolument volontaire. Dans les deux cas aussi, la mise en jeu des deux appareils s'effectue brusquement. A moins de vouloir transporter en Anatomie générale des conceptions morphologiques transcendantes tout à fait étrangères à la science, il faut s'arrêter là et conclure qu'un muscle strié et un organe électrique sont deux appareils moteurs tout différents, mais en revanche au sein desquels la terminaison des nerfs s'effectue de façon très analogue.

Cela posé, les lames électriques et leurs arborisations, les éminences motrices *complexes* et leurs arborisations, se ressemblent beaucoup. Même mode de distribution, de terminaison libre des nerfs à leurs extrémités, d'anastomoses rares de branche à branche au voisinage des terminaisons ; même concours entre les tiges nerveuses terminales et des

lames protoplasmiques granuleuses semées de noyaux fondamentaux. La différence essentielle est que, dans la lame électrique, il part — semble-t-il — des branches extrêmes de l'arborisation une brosse de cils montant droit et parallèlement les uns aux autres pour se terminer librement tous à même hauteur dans la zone semi-liquide de la couche granuleuse qui règne entre celle-ci et le plan de l'arborisation. Ces cils ne sont peut-être que les fibrilles élémentaires des branches de l'arborisation nerveuse terminale, dégagées de leur fasciculation en fibres par une série de coudes successifs qui les rendent parallèles, libres à leur extrémité et, de ce chef, capables de répartir d'un seul coup l'action nerveuse totale sur une grande surface par une multitude de points terminaux, pour l'y distribuer ainsi avec le maximum de rapidité.

De fait, l'existence dans une terminaison motrice de muscle strié de la lame granuleuse semée de noyaux semble bien être en rapport avec la rapidité de la mise en jeu du faisceau primitif à la suite de l'incitation motrice qu'il reçoit du nerf. Rien n'égale la sorte d'instantanéité des mouvements volontaires du Lézard qui, de tous les vertébrés, possède les éminences terminales les plus étendues, les plus complexes et aussi les plus riches en substance granuleuse. La lame granuleuse semée de noyaux est également développée au maximum dans les fuseaux névro-musculaires, tels que ceux du Chat, du Cobaye, etc., qui semblent bien agir comme des signaux réfléchissant immédiatement l'état d'excitation du muscle à un moment donné, de manière à fournir la conscience de cet état d'une façon pour ainsi dire continue dans ses stades consécutifs. Inversement, chez les animaux dont les mouvements, même exécutés par les muscles striés, sont lents et progressifs, — les Salamandres, les Tortues, les Anoures par exemple, — les terminaisons motrices sont ordinairement dépourvues de semelle granuleuse. Elles ressemblent à celles des muscles lisses. De même, chez les mammifères, les muscles qui déploient une action soit brusque dans certains cas, soit dans d'autres cas lente et progressive, renferment, à côté des éminences motrices complexes, des terminaisons comparables à celles des muscles striés de la Salamandre. Tels sont ceux qui meuvent le globe oculaire, comme G. RETZIUS l'a fait voir chez le Lapin.

Terminaisons motrices glandulaires. — Je serai bref sur cette question, qui d'ailleurs est encore à l'étude si on la prend dans son sens le plus étendu : celui de la loi des terminaisons des nerfs dans toutes les glandes en général. Personne n'admet plus aujourd'hui l'opinion de PFLÜGER (1) qui pensait que, dans les glandes salivaires, les dernières branches nerveuses, amyéliniques, après avoir franchi la mem-

(1) PFLÜGER, Die Speicheldrüsen (*Manuel de STRICKER*, 1869).

brane vitrée des culs-de-sac glandulaires, s'épanouissent en des gerbes de fibrilles pénétrant dans les cellules et les parcourant dans le sens de leur hauteur, comme une série de fils délicats plongés dans le protoplasma et entourant le noyau. On sait actuellement que PFLÜGER s'est mépris, et a considéré à tort comme répondant à des fibrilles nerveuses les stries qui parcourent suivant leur hauteur les cellules épithéliales des canaux excréteurs intralobulaires et extralobulaires. En revanche, la méthode du chromate d'argent a conduit FUSARI et PANASCI à admettre, comme le soutenait PFLÜGER, l'existence de cellules ganglionnaires isolées sur le trajet des nerfs des glandes séreuses du goût (1).

De son côté, CAJAL (2) décrit de pareilles cellules dans le pancréas : ce sont les éléments de ce qu'il appelle les « ganglions interstitiels » dont j'ai parlé plus haut et dont j'ai discuté la signification. Quoi qu'il en soit, la méthode du bleu de méthylène ne m'a pas permis de les retrouver dans la lacrymale du Cobaye et du Lapin. On voit, dans les intervalles des grains glandulaires, circuler de grands rêts plexiformes de fibres de Remak typiques, formés de travées grêles dont certains points nodaux sont occupés, il est vrai, par des corps cellulaires stellaires. Mais ceux-ci ressemblent en tout aux cellules satellites des travées, et ils ont, je crois, cette même signification et non pas celle de cellules multipolaires interstitielles. Il se dégage de là et sur des plans différents des intrications plexiformes de fibres de Remak plus grêles, le long desquelles on trouve également de distance en distance les noyaux caractéristiques. C'est de ces intrications délicates que partent les arborisations fibrillaires dont les branches ne sont accompagnées par aucun noyau. Elles s'entremêlent pour former des séries de plexus à la surface externe des grains glandulaires, et émettent à ce niveau des branches perlées plus ou moins nombreuses. Dans les glandes salivaires de la Salamandre et du Lézard, G. RETZIUS a constaté, à l'aide du chromate d'argent, des dispositions tout à fait analogues. De plus, il a bien mis en évidence un fait qui, jusqu'à un certain point, peut rendre compte de l'ancienne erreur de PFLÜGER. Sur le conduit excréteur de la sous-maxillaire du Lézard gris (fig. 762), il a vu que les fibres nerveuses terminales, très délicates, franchissent la membrane propre et montent entre les cellules épithéliales cylindriques en occupant leurs plans côtés, pour se terminer sans renflement ou par de petits boutons dans leurs intervalles, quelquefois tout proche de la lumière glandulaire. Ici donc, il s'agit d'une terminaison

(1) FUSARI et PANASCI, *Sulle terminazioni nervose nella mucosa e nelle ghiandole sierose della lingua dei mammiferi* (*Atti della R. Accad. delle sc. di Torino*, t. XXV, 1890, et *Arch. italiennes de Biologie*, 1891).

(2) RAMÓN Y CAJAL, *Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux*, trad. française d'Azoulay, p. 146.

libre interépithéliale. D'autres terminaisons se font sous la ligne basale d'insertion des cellules épithéliales, par des tiges rampant à la surface interne de la vitrée; d'autres enfin sont extérieures à cette membrane. Dans les glandes du goût du Lapin, FUSARI et PANASCI sont arrivés à des conclusions toutes pareilles. Il semble donc que, dans les glandes telles que celles de l'intestin antérieur qui sont actionnées par des nerfs moteurs glandulaires, les terminaisons nerveuses se fassent au contact direct des cellules glandulaires ou de celles des



FIG. 762. — Arborisations nerveuses sensibles du conduit excréteur de la glande sous maxillaire du Lézard gris. Méthode rapide de GOLGI. (D'après G. RETZIUS; fig. empruntée à DÉJERINE)

l, lumière du canal excréteur; — n, fibres nerveuses amyéliniques dont quelques-unes sont intercellulaires.

paniers actionnées par le nerf, et ici directement à leur surface par une extrémité libre tout comme dans un muscle.

Mais il n'en est pas ainsi dans toutes les formations glandulaires appartenant à un même groupe, tel que celui des glandes de l'intestin antérieur. Dans le corps thyroïde de l'Homme et du Chien, par exemple (dont il est très facile de mettre en évidence les terminaisons nerveuses par la méthode du chromate d'argent), on peut reconnaître que les fibres nerveuses amyéliniques préterminales, issues d'intrications également amyéliniques et plexiformes très riches, disposées autour des vaisseaux de distribution, s'engagent entre les grains glandulaires. Après s'être subdivisées en un nombre variable de tiges perlées terminales qui s'appliquent sur la membrane propre sans jamais la traverser, elles finissent par un petit renflement ou un disque plat, accolé à la surface externe de la vitrée et ressemblant à un disque tactile en miniature(1). Ici, le dispositif terminal est nettement dessiné et ne peut tromper. Il s'agit d'ailleurs d'un épithélium glandulaire à sécrétion continue, et de grains glanduleux clos, dont le produit de sécrétion est repris par les vaisseaux. Il n'y a donc rien là qui rappelle le mise en activité de la glande au commandement de son nerf moteur, ni le phénomène de l'excrétion exoglandulaire brusque. Il n'y a pas non plus contact direct entre les terminaisons nerveuses et les éléments cellulaires actifs. C'est à cause même de ces différences tranchées que j'ai choisi pour exemple les glandes en grappe salivaires ou séreuses préintestinales, et la thyroïde préintestinale aussi, mais de fonctionnement très différent.

(1) CH. BONNE, *Congrès des méd. Aliénistes et neurol.* (Session de Bordeaux, 1895).

CHAPITRE XIII

TERMINAISONS NERVEUSES SENSITIVES

Les nerfs sensitifs sont ceux qui transmettent aux centres nerveux les impressions reçues à la périphérie. Histologiquement, il n'existe aucune différence entre les fibres nerveuses motrices et les sensitives au sein des cordons nerveux où celles-ci sont en voie de marche. La distinction ne peut être faite que si l'on considère le mode de terminaison. On voit alors que les nerfs moteurs se terminent tous par des extrémités libres — arborisations, tiges ou taches motrices — au contact et à la surface des cellules musculaires. L'arborisation terminale d'une fibre sensitive finit, elle aussi, par des extrémités libres. Mais la terminaison (qui est ici celle de prolongements nerveux réceptifs de cellules ganglionnaires sensitives) occupe alors le plus ordinairement les espaces interorganiques. Dans les épithéliums, où s'engagent en grand nombre les branches amyéliniques terminales des fibres sensitives, on voit ces branches et leurs rameaux marcher dans les lignes de ciment entre les cellules épithéliales, puis s'y terminer dans les intervalles de celles-ci.

Toutes les sensations d'ordre commun, c'est-à-dire réductibles à des impressions dues à un contact simple et fournissant la notion de ce contact, prennent leur origine en des points de la périphérie où l'on rencontre le dispositif que je viens d'indiquer. Toutes ces sensations ont aussi pour point de départ une *action extérieure*, exercée en un lieu quelconque du tégument externe ou interne. De nombreuses actions du même genre, produites interstitiellement dans l'intimité des tissus, ne sont au contraire presque jamais perçues en tant que contacts. Ou bien l'on n'en a pas conscience, ou bien elles suscitent d'emblée un mode tout particulier de la sensibilité différent de la sensation pure et simple : la douleur, conséquence ordinaire des sensations de pression ou de contact ayant dépassé en intensité leur limite normale.

Parmi les surfaces réceptives des actions extérieures qui peuvent faire naître les impressions sensibles, le tégument cutané et les muqueuses d'origine ectodermique, qui sont ses reflets intérieurs occupent la plus large place. Ils sont aussi le siège de prédilection des terminaisons sensibles, qui s'y font en très grand nombre et y affectent des dispositifs plus ou moins compliqués. La raison en est, certainement, que les épithéliums d'origine ectodermique recouvrent ce qu'on pourrait appeler la *périphérie primordiale*, celle qui renfermait à l'origine toutes les cellules neuro-épithéliales sensibles. Après le report de celles-ci dans la profondeur de l'organisme, cette même surface devient naturellement le point terminal de la végétation des cellules nerveuses sensibles. Leurs prolongements protoplasmiques — repré-

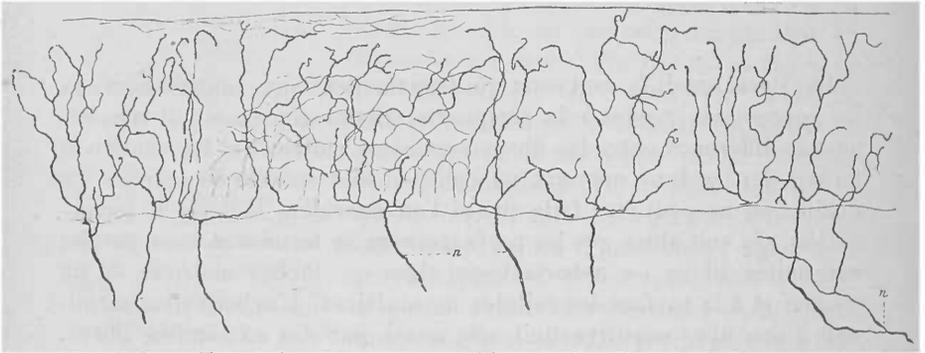


FIG. 763. — Terminaisons nerveuses sensibles des branches amyéliniques *n, n, n* dans un épithélium pavimenteux stratifié du type malpighien. (D'après G. RETZIUS; fig. empruntée à DÉJERINE. — Chromate d'argent, méthode rapide de GOLGI.)

sentant leur pôle réceptif — s'engagent ainsi derechef dans la ligne épithéliale ectodermique qui est le lieu même où s'exercent les impressions sur la limite de l'individu et de l'extérieur (fig. 763). La mise en relation du neurone sensitif avec la surface tégumentaire d'où lui-même ou plutôt d'où ses ancêtres cellulaires, neuro-épithéliaux, ont émigré pour gagner le névraxe ou les centres périphériques, est de la sorte reproduite par la poussée secondaire des prolongements protoplasmiques à l'extrémité de la fibre nerveuse périphérique, qui elle-même équivaut à une élongation du corps cellulaire. Il en résulte, dans toute l'étendue de la surface tégumentaire primitive et des muqueuses en dérivant, la production du dispositif du *tact*.

Les impressions sensibles communes peuvent se résumer, en effet, dans ce qu'on appelle « le tact » : terme qui rappelle leur origine dans les contacts entre les surfaces limitant l'organisme et les objets extérieurs doués de qualités diverses (résistance, température, etc.). Le tact, sens primordial, fondamental, et qui dans certains cas peut

suffire à mettre un individu en relation avec le monde extérieur, est, chez la majorité des animaux supérieurs et chez l'Homme, répandu à la surface de tout le tégument proprement dit, répondant aux limites de la lamelle fibro-cutanée de l'embryon. La peau et les muqueuses du type malpighien sont par excellence le siège de ce sens, qui est celui *des pressions et des contacts*. Les autres surfaces muqueuses, telles par exemple que celles de l'intestin entodermique, ne jouissent, par contre, que d'une sensibilité diffuse, obtuse et rudimentaire qui — à la façon de la sensibilité interstitielle, — ne se révèle ordinairement

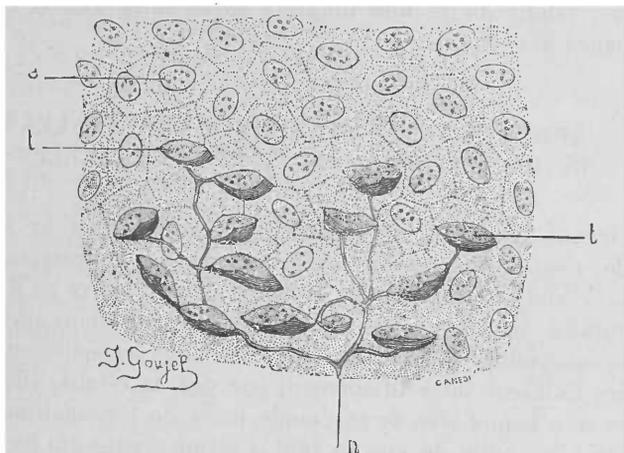


FIG. 764. — Le fond d'un bouchon épidermique interpapillaire du groin du Porc. Méthode de l'or. (Très fort grossissement.)

n, fibre nerveuse afférente au point où elle s'arborise en branches qui portent les ménisques tactiles t, t, comme des feuilles; — c, cellules épithéliales ordinaires du corps de Malpighi.

d'une manière précise que par la douleur, c'est-à-dire dans des circonstances d'exception.

Dans certains points particuliers, les nerfs sensitifs, abordant les surfaces tégumentaires, prennent un dispositif terminal plus compliqué que l'arborisation de leurs branches ultimes dans l'épithélium. Ils donnent ainsi naissance aux organes différenciés du *toucher*, qui est un perfectionnement du tact diffus et constitue, à proprement parler, le *sens des formes*. Sans aucune exception, les organes vrais du toucher — les disques ou les ménisques tactiles (fig. 764) — sont disséminés dans l'épaisseur de l'ectoderme ou du derme, où ils sont disposés *en surface*. Ils donnent à l'individu des sensations tactiles beaucoup plus parfaites et commencent à se grouper dans certaines régions (face palmaire ou plantaire des mains et des pieds, lèvres, muqueuse oculaire, etc.). De plus, par un artifice consistant simplement dans une modification particulière du régime circulatoire de la région occupée

par eux (dispositif érectile), ces mêmes organes en d'autres points (appareil génital) deviennent aptes à transmettre aux centres nerveux les impressions sous une forme nouvelle, essentiellement différente des sensations tactiles ordinaires. La sensation génésique devient, de la sorte, un intermédiaire entre les sensations tactiles et celles d'ordre véritablement sensoriel.

Au point de vue histologique, il y a cette différence tranchée entre les appareils les plus compliqués du toucher et ceux des sens supérieurs, que les neuro-épithéliums ne prennent aucune part à leur structure, tandis qu'ils font toujours partie intégrante et essentielle des organes des sens.

§ 1^{er} — ARBORISATIONS SENSITIVES TERMINALES SIMPLES INTRA-ÉPITHÉLIALES ET INTERSTITIELLES

Les terminaisons des fibres nerveuses présidant à la sensibilité générale, c'est-à-dire recevant et propageant les impressions de contact, de variations thermiques et même du tact en ce qu'il a de plus rudimentaire (tact diffus), se font par des arborisations amyéliniques dont les ramuscules fibrillaires s'engagent dans les épithéliums, ou au contraire finissent interstitiellement par des extrémités libres. Pour prendre une bonne idée de ce double mode de terminaison, il suffit d'étudier à ce point de vue un seul et même organe qui les renferme toutes les deux, et même dégagées de toute autre disposition nerveuse qui pourrait tromper : c'est la cornée transparente qui ne contient aucun vaisseau et, par suite, point de nerfs moteurs.

Etude complémentaire de la cornée transparente. — La cornée est une portion de la surface tégumentaire modifiée pour sa fonction. Chez les Ammocètes où il n'y a point de paupières, ce fait devient absolument évident. L'épithélium antérieur diffère seulement de l'ectoderme ordinaire en ce qu'il ne renferme ni « massues », ni « cellules granuleuses de Kölliker ». Le tissu propre de la cornée est la continuation de celui du derme tel que je l'ai décrit chez les cyclostomes (voy. t. II, p. 243); c'est-à-dire qu'il est formé d'assises dont les faisceaux conjonctifs, tous parallèles entre eux, croisent à angle droit ou presque droit ceux de l'assise suivante également parallèle et ainsi de suite. De plus, ces faisceaux conjonctifs sont demeurés relativement embryonnaires : ils se sont chondrinisés et sont engagés dans une substance homogène, de même indice de réfraction qu'eux-mêmes et qui les noie, de façon que tout le derme devient transparent. Sur sa face profonde, une telle cornée est doublée d'une vitrée ou membrane limitante postérieure portant un épithélium cubique : c'est la *membrane de Descemet* dont ici seulement on peut reconnaître

d'emblée la signification morphologique. La membrane de Descemet n'est en effet que le prolongement de la limitante postérieure du derme cutané qui règne sur toute la région antéro-supérieure de la face et du crâne des cyclostomes, et qui elle aussi est doublée de cellules épithéliales cubiques disposées sur une seule rangée; seulement, en doublant la cornée, elle est devenue multilamellaire. D'autre part, chez les Ammocètes, les cellules de l'épithélium de Descemet envoient des prolongements continus avec ceux des cellules fixes d'un tissu muqueux délicat, occupant tout l'espace entre le cristallin et la face postérieure du derme transformé en cornée. Cet espace répond d'une part au tissu cellulaire sous-cutané, et d'autre part à la « chambre antérieure » de l'œil. Cette chambre, créée par la résorption secondaire du tissu muqueux chez les vertébrés supérieurs, a donc la signification d'un espace de tissu conjonctif, l'humeur aqueuse celle du plasma de cet espace, et l'épithélium de Descemet celle d'une adaptation des cellules fixes du tissu conjonctif à l'état épithélial.

Chez les vertébrés ordinaires, l'épithélium antérieur de la cornée affecte constamment un type particulier que j'ai déjà décrit (ectoderme du type cornéen, voy. t. II, p. 206), qui a pour caractéristique l'absence de filaments unitifs entre les cellules, disposées sur plusieurs rangées au-dessus de la vitrée dermique, modifiée ici et qu'on désigne ordinairement sous le nom de *membrane de Bowman*. Celle-ci est très développée chez l'Homme; à peine distincte chez le Lapin, la Grenouille, elle acquiert sa plus grande épaisseur chez les plagiostomes tels que les Raies. Elle est alors homogène et se teint en rose par le picrocarminate; tandis que la membrane de Descemet, beaucoup plus réfringente, se colore en rouge orangé par ce même réactif et en bleu par l'hématoxyline. — Entre ces deux membranes limitantes dont, on le voit, la signification morphologique est très différente, est compris le tissu propre de la cornée, que j'ai déjà étudié plus haut (voy. t. I, p. 315).

Il est, ainsi que je l'ai indiqué, formé de lamelles superposées, chacune d'une grande minceur et à la structure desquelles le tissu jaune élastique ne prend aucune part. Chaque lamelle est constituée par une trame connective, réduite à des faisceaux parallèles de fibrilles conjonctives telles qu'on les rencontre dans une lame aponévrotique encore au stade foetal, c'est-à-dire au début de la période teléformative. Comme l'a fait remarquer RANVIER (1), ces faisceaux conjonctifs embryonnaires sont ici extrêmement hygrométriques. Gonflés par le plasma interstitiel, ils se juxtaposent étroitement de façon à rendre la lamelle isoréfringente et d'une transparence parfaite dans toute son étendue. Ils se sont, en outre, chondrinisés; les liquides de la nutri-

(1) L. RANVIER, *Traité technique d'histologie*, 2^e édition, p. 656.

tion y diffusent en tous sens avec la même rapidité qu'ils le font dans une mince lamelle de cartilage hyalin. Sur leurs lignes de contact, toutes parallèles entre elles dans une même lamelle, les faisceaux grêles interceptent de distance en distance des fentes plus ou moins

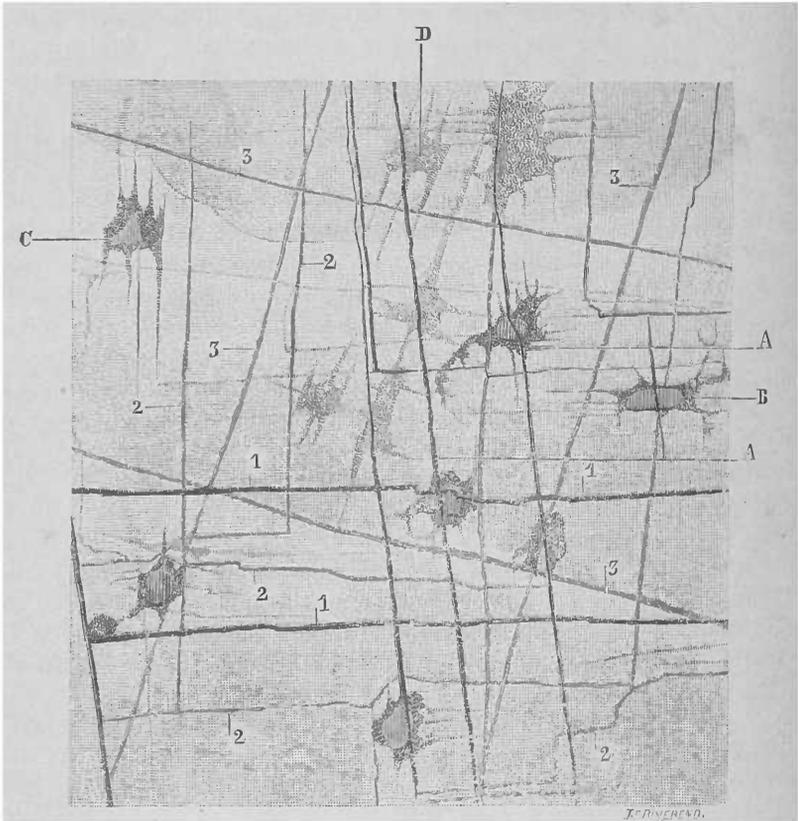


FIG. 765. — Plans successifs des fentes linéaires de la cornée de la Grenouille. (Chlorure d'or.)

1,1,1, plan superficiel; — 2,2,2, plan moyen; — 3,3,3, plan profond; — A, A, fente linéaire passant au-dessus d'un confluent lacunaire et devenant profonde au haut de la figure; — B, cellule fixe croisée en avant par une fente linéaire du système 1 et en arrière par une fente du système 2 (la fente de la lame de la voûte et de celles du plancher du confluent lacunaire ne sont pas parallèles et appartiennent à un système différent); — C, cellule fixe contenue dans un confluent lacunaire du système 2; — D, cellule fixe du plan profond (syst 3).

étendues (*fentes linéaires*). — De même que les assises successives du derme primordial non encore remanié par les vaisseaux, les lamelles cornéennes homologues de celles-ci croisent la direction de leurs faisceaux fibrillaires respectifs suivant un angle très ouvert. En outre, de lamelle en lamelle, l'écart angulaire se poursuit tou-

jours dans le même sens (1). Il résulte de tout ceci que dans deux lamelles cornéennes superposées, les fentes linéaires de chaque lamelle coupent celles de l'autre en croix ou en T (fig. 765). C'est là ce qui constitue ce que j'ai appelé les *confluents linéaires*. Ceux-ci servent, dans l'épaisseur des lamelles et de lamelle en lamelle, de voie de marche soit aux prolongements protoplasmiques des cellules fixes qui sont anastomotiques entre eux, soit aux fines fibres nerveuses du plexus sensitif interstitiel. De distance en distance, des écarts plus grands interceptent les *confluents lacunaires* qui sont exactement occupés par les cellules fixes. J'ai déjà parlé de celles-ci et je n'y reviendrai pas (voy. t. I, p. 317). Je ferai seulement remarquer que tous les traits des fentes, ainsi que les confluents linéaires et lacunaires, sont exactement remplis soit par le protoplasma sous forme de reliefs d'empreinte ou de prolongements, soit par les nerfs. Il n'existe dans toute l'étendue de la cornée aucun espace développable sinon par des méthodes de force : bien que les cellules lymphatiques puissent, à l'inverse de ce qui se passe dans le cartilage hyalin, s'y engager et y progresser assez facilement. En outre, le réseau, très régulier, des cellules fixes et de leurs prolongements ne répond nullement non plus à un système de canaux du suc dont les cellules fixes occuperaient, selon les derniers partisans de cette théorie, les points nodaux répondant ici aux confluents lacunaires. ELOUI en a donné la preuve dès 1881 en développant, par une injection interstitielle d'asphalte dans la cornée du Bœuf, ce qu'on appelle les « tubes de Bowman » (*corneal tubes*) ; puis en traitant ensuite cette cornée par la méthode de l'or qui fait apparaître le réseau complet des cellules fixes en le colorant en violet (2). Les

(1) M. ELOUI, *Rech. hist. sur le tissu connectif de la cornée des animaux vertébrés* (thèse de Lyon, p. 111, 1881).

(2) ELOUI, *loc. cit.*, p. 100. — On doit choisir de préférence des cornées épaisses telles que celle du Bœuf, du Mouton, etc., afin que la canule de la seringue de Pravaz, chargée d'une solution saturée d'asphalte dans le chloroforme, puisse être plus facilement insinuée entre les lames. Les derniers partisans de la théorie des canaux du suc, en particulier LEBER (Ueber die intercellulare Lücken, *Arch. f. Ophthalmol.*, t. XXIV, fasc. I), WALDEYER, etc., prétendaient qu'on peut les démontrer par la méthode des injections. Celles-ci, ont-ils dit, pénétreraient dans les « corpuscules cornéens » de TOYNBEE, c'est-à-dire dans les confluents lacunaires occupés par les cellules fixes. L'expérience faite par ELOUI à mon instigation et sous mes yeux devait être rappelée ici, parce qu'elle est réellement démonstrative et ne permet plus d'attribuer les images stellaires plus ou moins grossières développées par les injections d'asphalte à la réplétion des loges des cellules fixes : puisqu'on voit, par la méthode de l'or, tout le réseau de ces dernières à côté de ces images et absolument indépendant d'elles.

ELOUI a donné un autre argument. Si l'on injecte interstitiellement de l'air dans la cornée à l'aide de la seringue de Pravaz, on voit se dessiner des traînées de bulles reproduisant exactement la disposition des traits d'asphalte précédemment obtenus. Ce

traînée d'asphalte partent de tout le pourtour de la masse centrale lenticulaire qui correspond au point piqué, en divergeant comme les rais d'une étoile à branches extrêmement nombreuses; puis à une

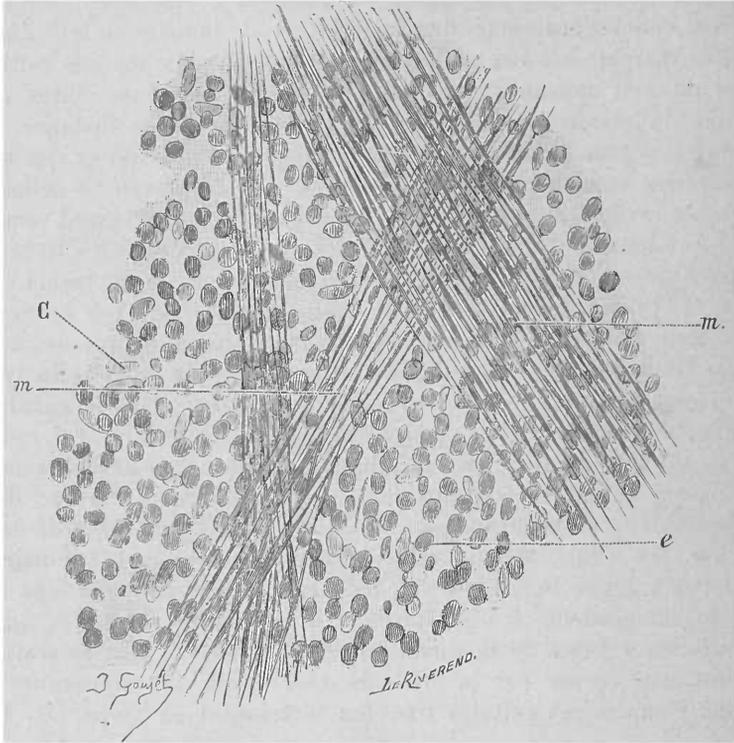


FIG. 766. — Injection d'asphalte dans les couches superficielles de la cornée du Boeuf. Coloration à la purpurine; conservation dans la glycérine saturée de sel marin. — (Obj. 2, ocul. 1 de Véricq; chambre claire.)

m, m, traits d'injection: ils filent droit sans être influencés par l'orientation des cellules fixes, indiquée par le grand axe de leurs noyaux *C*; — *e*, noyaux des cellules de l'épithélium antérieur. (La cornée est observée à plat, la face externe disposée en haut.)

certaine distance elles sont croisées par des fusées perpendiculaires à leur direction (fig. 766). Ces dernières ne sont jamais comprises dans le même plan que les fusées radiées; elles correspondent à des lignes d'injection parcourant un autre étage de la cornée. On constate en outre que les plus délicats des traits de l'injection n'ont aucun rap-

moyen de développer les tubes du Bowman est très anciennement connu. Or, s'il s'agissait de canaux réellement capillaires, on sait que l'injection ne pénétrerait point du tout, étant donné l'extrême difficulté qu'éprouvent les fluides aériformes à progresser dans les canaux capillaires même grossiers de nos instruments de physique, dans les vaisseaux capillaires du poumon, etc.

port ni avec les fentes linéaires ou leurs confluent, ni avec les cellules fixes qu'on supposait occuper les canaux du suc (fig. 767). Jamais on ne les voit pénétrer dans un confluent lacunaire en refoulant la cellule fixe contenue par celui-ci. Autour d'eux, les prolongements protoplasmiques des cellules fixes, plus ou moins déviés, s'enlacent en les contournant sans jamais les traverser. Enfin, sur

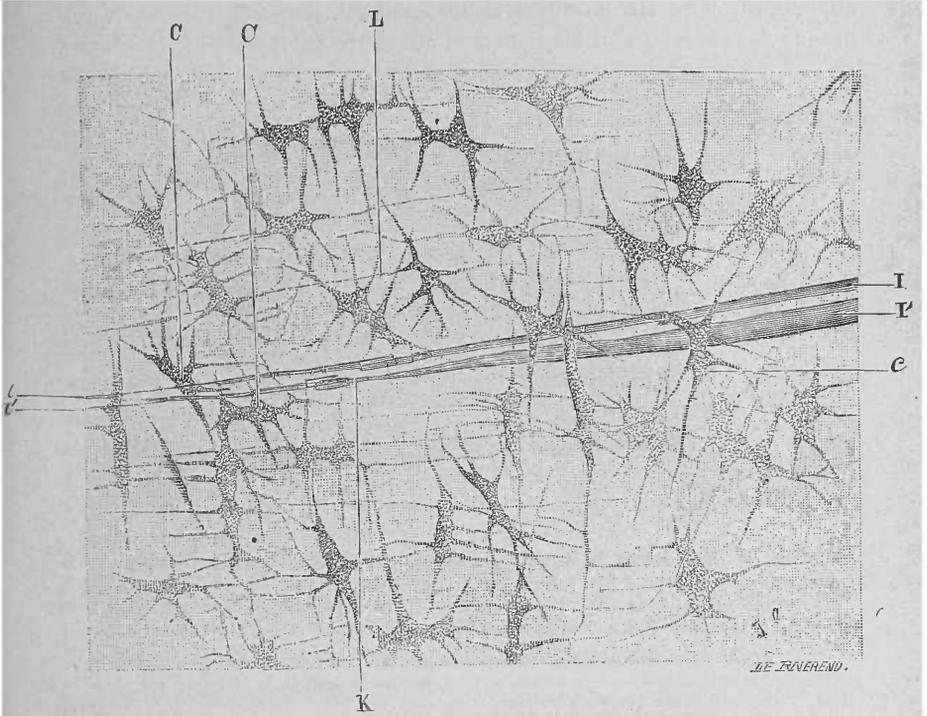


FIG. 767. — Rapports des traits d'une injection interstitielle d'asphalte, à leur terminaison, avec les cellules fixes. Cornée du Bœuf. Méthode de l'or après l'injection interstitielle. Conservation dans la glycérine. — (Ocul. 1, obj. 7 de Verick; chambre claire.)

I, I', basos des cônes formés par les traînées d'asphalte; — *i, i'*, pointes de ces mêmes cônes; — C, C', cellules fixes dont les prolongements contournent les traits de l'injection; — *c*, cellule fixe directement soulevée par le trait d'injection; — *k*, point où le trait d'injection s'est morcelé et laisse un espace vide à simple contour entre les fragments.

les quelques points où une série de traits de l'injection se croisent de façon à simuler grossièrement des corpuscules cornéens injectés, on reconnaît que le croisement se fait dans plusieurs plans séparés par une mince épaisseur du tissu de la cornée. Les « tubes de Bowman » sont donc le simple résultat d'une série de décollements; ils ne répondent nullement à un système quelconque de canaux préexistants.

De même que les assises du derme des cyclostomes, les lames de la

cornée ne sont pas superposées à la façon des feuillets d'un livre réglés en long et en travers alternativement, et qu'on aurait ensuite collés en faisant varier de feuille en feuille l'écart angulaire des lignes de réglage. De distance en distance comme dans le derme primitif, les lames se rejoignent et passent les unes dans les autres. Ceci se voit très bien dans la cornée du Chien-de-mer. Elle est formée par la superposition de dix ou douze lames épaisses, disposées les unes au-dessus des autres parallèlement à la courbure antérieure de la cornée,

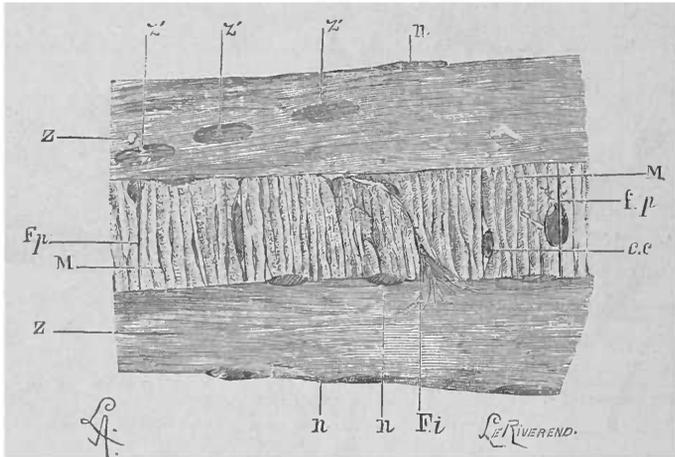


FIG. 768. — Trois lames de la cornée d'un poisson (Chien-de-mer). Fixation par le bichromate d'ammoniaque à 2 p. 100; coloration à la glycérine hématoxylique; conservation dans la glycérine salée. — (Obj. 2 (ancien) de Nachet, ocul. 1 de Véric; chambre claire. Étude des détails avec l'obj. 8 à 4 lentilles de Hartnack.)

Ici, le tissu de la cornée est formé d'assises constituées chacune par de véritables faisceaux conjonctifs individualisés. — Z, Z, assises sectionnées dans le sens de la longueur des fibres; — M, M, assise sectionnée perpendiculairement au sens des fibres conjonctifs; — z, z', noyaux compris dans l'assise coupée en long; — n, n, n, noyaux répondant au plan de cellules régnant entre les assises (homologues des plans interlamellaires des cornées ordinaires); — Fp, fp, fentes perpendiculaires; — cc, confluent lacunaire renformant une cellule fixe; — Fi, fibres arciformes.

et telles que seraient des coins réunis par les pentes de leurs angles dièdres respectifs. La face inférieure du biseau terminal d'une lame s'applique sur la face supérieure du biseau de la lame à laquelle elle doit s'accoler : de telle façon que, sous un faible grossissement, chaque assise semble se poursuivre d'un bord à l'autre de la cornée comme une lame unique, tranchée en un point de son parcours par une incisure oblique. Les cellules fixes occupent les intervalles des assises et, au sein de celles-ci, quand on a affaire à une lame dont les faisceaux conjonctifs ont été coupés en travers, on voit la section de ces derniers sous forme d'une multitude de petits cercles arrondis qui se touchent tous (ELOUI). De distance en distance, entre eux on

trouve aussi des cellules fixes occupant leurs intervalles. Une telle cornée a donc essentiellement la constitution du derme non remanié par les vaisseaux (fig. 768).

Dans cette cornée (de même que dans celle des Raies), on trouve aussi développée au maximum la « formation suturale » découverte par Ranvier (1). Elle est constituée par une série de fibres qui, partant de la membrane de Bowman, s'étendent à travers les lames cornéennes, perpendiculairement jusqu'à la membrane de Descemet. Ces fibres représentent ici le système d'enveloppes des faisceaux fibreux qui, lorsque ceux-ci sont gonflés, se réduisent par retrait en fibres annulaires ou spirales à leur pourtour, et envoient des cloisons discontinues à leur intérieur. Leur disposition est à peu près la même que dans le derme facial des cyclostomes, également doublé d'une vitrée sur ses deux faces. — J'ai insisté sur tous ces détails afin d'en dégager ce fait important : c'est que la cornée n'étant au fond qu'un cas particulier de la peau, elle a beaucoup de chances de reproduire le dispositif terminal, tant intra-épithélial qu'interstitiel, des nerfs sensitifs tégumentaires en général.

Terminaisons nerveuses sensibles dans la cornée. — La cornée est pénétrée par un grand nombre de filets nerveux (2) fournis par le trijumeau (branche ophtalmique de Willis), par conséquent exclusivement sensitifs. Les nerfs abordent la cornée par sa marge, en suivant d'abord les vaisseaux sanguins. Chez la plupart des animaux (Salamandre, Grenouille, Léopard, Cochon d'Inde), on voit (3) que les arcs vasculaires et les branches nerveuses sont étagés sur le bord à partir de la lame la plus antérieure en s'engageant de moins en moins dans l'épaisseur de la cornée. Des fibres nerveuses à myéline, se dégagent des arborisations cylindraxiles plexiformes du type de Remak, superposées également dans la cornée en ordre décroissant : c'est-à-dire que les mailles de l'arborisation sont de moins en moins riches à mesure qu'on descend dans la profondeur. Chaque arborisation plexiforme occupe un espace interlamellaire et réalise un « plexus fondamental ». Il y en a de la sorte une série. Chez le Lapin, le plexus fondamental le plus superficiel, bien décrit par HOYER (4) et qu'on appelle pour cette raison *plexus de Hoyer*, s'étale sur la lamelle cornéenne la plus antérieure sous la membrane de Bowman ; il occupe

(1) RANVIER, *Leçons sur la cornée*, p. 138.

(2) Chez l'Homme, il y a quarante à quarante-cinq troncules nerveux, provenant des nerfs ciliaires antérieurs, qui pénètrent au pourtour de la cornée et s'engagent dans le limbe.

(3) Cornée traitée par la méthode de l'or et étalée à plat.

(4) HOYER, Ueber die Nerven der Hornhaut (*Arch. f. mikr. Anat.*, t. IX, p. 220, 1873).

toute la surface de la cornée (1), qu'il recouvre comme d'un filet. Les travées sont formées par des faisceaux de fibrilles nerveuses, et les points nodaux des entrelacs de celles-ci sont très compliqués. Les fibrilles s'écartent, se rejoignent de mille manières; puis elles se groupent derechef en fascicules, qui vont rejoindre d'autres points nodaux en dessinant des mailles irrégulièrement quadrangulaires. Le long des fascicules nerveux et au niveau des points nodaux, sont disposés des noyaux de fibres de Remak. Le plexus de Hoyer est donc formé par des fibres de Remak; ses travées et ses nœuds sont entourés d'une gaine de Henle découverte par DURANTE (2). Cette gaine, qu'il est facile d'imprégner d'argent sur la face antérieure de la cornée de la Grenouille, se termine en s'éffilant lorsque, des travées de Remak, se dégagent les arborisations fibrillaires. A ce niveau, la dernière cellule endothéliale tourne et affronte ses bords comme une feuille de papier roulée en cornet (ELOUI).

Considérons d'abord les *terminaisons interstitielles*. — Elles proviennent en majeure partie des arborisations de Remak, étagées dans l'épaisseur de la cornée et occupant les espaces interlamellaires marginaux en s'étendant de moins en moins dans le limbe à mesure qu'on s'approche de la limitante postérieure. Les branches nerveuses fibrillaires, c'est-à-dire dépourvues de gaine de Henle et de noyaux de Remak, marchent en divers sens à travers le tissu conjonctif cornéen et se répandent partout soit en se relevant, soit en s'enfonçant du côté de la lame de Descemet. Sans aucune règle, elles suivent les lignes interlamellaires ou les fentes linéaires dans l'épaisseur des lamelles; ou bien encore elles trouvent celles-ci droit ou obliquement pour passer d'un étage à un autre. Celles qui suivent les fentes changent souvent de chemin de lamelle en lamelle. Adoptant successivement la voie d'une fente longitudinale, puis d'une transversale, enfin derechef celle d'une fente longitudinale, elles se plient en zigzag ou en escalier (fig. 769) : c'est pourquoi je les ai appelées « fibres nerveuses scalariformes », et aussi pourquoi RANVIER nomme leur intrication plexiforme « plexus en zigzag ». En réalité, les branches de l'arborisation fibrillaire, qui font suite aux travées de Remak et constituent par leurs concours rares une intrication préterminale, se jouent de la disposition si régulière des lamelles cornéennes et de

(1) On enlève une cornée sur le Lapin qu'on vient de sacrifier; on la laisse quelque temps se gonfler dans l'eau distillée, puis on la traite par la méthode de l'or suivant les procédés ordinaires (jus de citron, etc.). Le gonflement dans l'eau favorise l'isolement de la limitante antérieure (après enlèvement de l'épithélium antérieur), par clivage de cette lamelle mince. J'ai pu de la sorte, avec ELOUI, dégager le plexus entier imprégné avec une admirable pureté et l'étudier analytiquement.

(2) DURANTE, Sulla terminazione dei nervi nella cornea (*Ricerch. fatte nel lab. di anatomia normale d. Università di Roma, 1872, Rome, 1873*).

leurs fentes linéaires. Elles croisent ces fentes, les suivent, les quittent, rentrent dans un autre système de fentes ou suivent obliquement ou droit les espaces virtuels interlamellaires.

C'est des branches du « plexus en zigzag », qui sont elles-mêmes

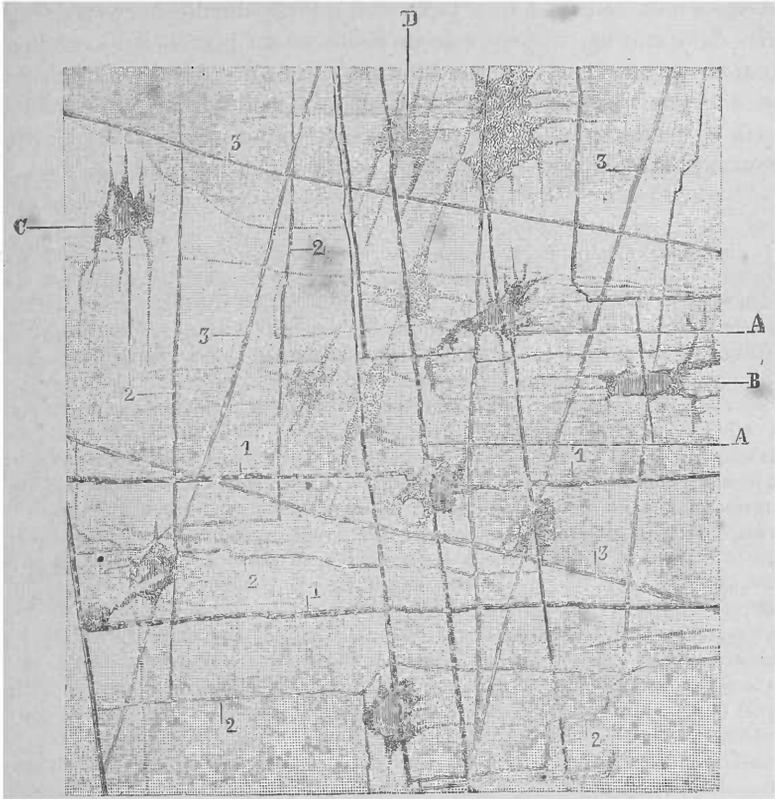


FIG. 769. — Plans successifs des fentes linéaires de la cornée de la Grenouille. (Chlorure d'or.) — *Les nerfs scalariformes suivent les fentes linéaires.*

1, 1, 1, plan superficiel; — 2, 2, 2, plan moyen; — 3, 3, 3, plan profond; — A, A, fente linéaire passant au-dessus d'un confluent lacunaire et devenant profonde au haut de la figure; — B, cellule fixe croisée en avant par une fente linéaire du système 1 et en arrière par une fente du système 2 (la fente de la lame de la voûte et celles du plancher du confluent lacunaire ne sont pas parallèles et appartiennent à un système différent); — C, cellule fixe contenue dans un confluent lacunaire du système 2; — D, cellule fixe du plan profond (syst. 3).

formées par des faisceaux de fibrilles, que se dégagent les ramuscules délicats véritablement terminaux. Ceux-ci sont constitués d'abord par des fascicules comprenant un petit nombre de fibrilles nerveuses qui continuent à concourir entre elles pour former des chiasmas ou des points nodaux de plus en plus réduits, et qui souvent développent ceux-ci par hasard à la surface de certaines cellules fixes. Il se

dégage de là des tiges terminales qui, après s'être bifurquées ou non, finissent en un point quelconque de leur trajet par une extrémité libre dépourvue de renflement en bouton. La terminaison se fait soit dans une ligne interlamellaire, soit dans une fente linéaire, ou enfin au niveau d'une cellule fixe : l'extrémité de la fibrille nerveuse étant prise dans une fente linéaire de la voûte ou du plancher du confluent lacunaire qui répond à cette cellule. C'est cette dernière disposition qui a conduit autrefois IZQUIERDO et WALDEYER à admettre que les nerfs se terminent dans le protoplasma des cellules fixes (1). Une observation attentive, en particulier celle qu'on peut faire à l'aide du

(1) IZQUIERDO (*Beiträge zur Kenntniss der Endigung der sensiblen Nerven*, Strasbourg, 1879), puis WALDEYER son maître (*Ueber die Endigungsweise der sensiblen Nerven*, *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XVII, p. 367, 382) ont soutenu cette opinion. RANVIER, qui d'ailleurs ne se prononce pas catégoriquement sur la façon dont prennent fin les nerfs dans le tissu propre de la cornée, range à tort ELOUI, et par conséquent moi-même puisque j'ai dirigé son travail, également dans la catégorie de ceux admettant que les fibrilles nerveuses se terminent à ce niveau dans les cellules fixes (*Traité techn. d'histol.*, 2^e édition, p. 666). Je tiens donc à répéter textuellement ici ce que j'ai dit à ce sujet dans la thèse d'ELOUI quant aux branches nerveuses : « Certains de leurs filaments abordent des cellules fixes, se perdent dans la masse granuleuse de ces dernières, et on ne les en voit pas ressortir, bien que tous les filaments protoplasmiques des cellules fixes soient exactement imprégnés par l'or. Mais on ne voit pas non plus ces filaments se terminer par un bouton au sein du corps protoplasmique; ils se perdent simplement dans la masse granuleuse, tandis que d'autres filaments, branchés avec eux en Y, filent plus loin que la cellule fixe. Ce sont évidemment de pareilles images qui ont conduit Izquierdo et Waldeyer à admettre que les nerfs se terminent dans le protoplasma des cellules fixes... Mais s'agit-il ici d'une véritable terminaison? Nous ne saurions être affirmatif sur ce point. Quand les arborisations nerveuses se terminent dans des organes spéciaux, elles vont les chercher par un trajet déterminé et ne semblent pas les rencontrer par hasard. Au lieu de se terminer dans une fente ou dans un espace interfasciculaire petit, situé sur leurs parcours, les fibrilles nerveuses peuvent très bien faire de même au niveau des cellules fixes. Elles sont simplement à un stade de leur végétation, stade qui finit précisément au niveau d'une cellule fixe. » (Thèse d'ELOUI, p. 124, 125.) — En revanche, ELOUI est très affirmatif en ce qui regarde les extrémités libres, dont il admet l'existence comme règle du dispositif terminal (p. 123). Je trouve de mon côté qu'il n'y a rien du tout à changer à ces conclusions, formulées il y a près de dix-huit ans. Pour observer sûrement les terminaisons libres, ELOUI a eu recours à l'étude de la cornée de la Grenouille faite par la méthode de l'or, en portant l'observation sur l'arborisation nerveuse, très riche, située entre la lame de Descemet et les lamelles cornéennes les plus profondes. Là, les fibres de Remak forment un plexus fondamental aussi net que le plexus de Hoyer du Lapin sur la face antérieure de la cornée. Une telle disposition (qui n'existe pas chez les mammifères) permet de cliver la membrane de Descemet avec les lames profondes qui la doublent et de trouver à coup sûr, entre cette membrane et le plan de clivage, une série de terminaisons nerveuses puisque les nerfs n'abordent jamais la membrane de Descemet. Il convient de ne tenir compte que de celles tout à fait voisines de cette membrane, qu'on dispose en haut. Il est facile d'observer le dispositif nerveux à travers elle, car elle est d'une transparence absolue sur les cornées de Grenouille convenablement traitées par l'or.

bleu de méthylène direct, montre qu'il n'en est rien. Les arborisations terminales, toujours perlées, se *fixent* en un point quelconque, soit dans une fente, ce qui est plus fréquent, soit au-dessus d'une cellule cornéenne, ce qui est plus rare, par leurs extrémités qui finissent par une perle parfois un peu plus accusée que les autres. *Toutes les fibres nerveuses se terminent dans le tissu conjonctif cornéen par des extrémités libres, après s'être plus ou moins arborisées et intriquées les unes avec les autres.*

Ce fait est de haute importance, parce qu'il permet de supposer qu'il se reproduit dans le derme et en général dans toute l'étendue du tissu conjonctif. En ces derniers points, il est vrai, la méthode du chromate d'argent et celle du bleu de méthylène ne révèlent que des dispositifs terminaux par des extrémités libres; ou plutôt elles fournissent des images permettant de supposer qu'il en est ainsi. Mais on n'est jamais alors absolument sûr, comme dans la cornée dont la structure est simple et dont le tissu conjonctif est transparent, de n'avoir pas affaire à des fibres nerveuses soit rompues, soit incomplètement imprégnées: ce qui, du reste, avec la méthode de Golgi, est presque la règle.

Étudions maintenant les *terminaisons des nerfs dans l'épithélium antérieur de la cornée*, et nous y trouverons également la clef du dispositif terminal des nerfs sensitifs au sein des épithéliums de revêtement. De la première assise du plexus fondamental (« plexus sous-basal » de HOYER), se dégagent chez le Lapin, le Cobaye, etc., une série de branches répondant à autant de faisceaux fibrillaires qui perforent la vitrée en divers points (branches perforantes), puis se résolvent à sa surface, sur la ligne d'insertion de la couche génératrice de l'épithélium antérieur, chacune en un faisceau de fibrilles disposées en queue de cheval. Ces fibrilles, d'abord parallèles entre elles, courent horizontalement entre les pieds des cellules cylindriques en se dirigeant toutes vers le centre de la cornée. Elles forment par leurs concours des points nodaux, et interceptent ainsi un plexus à mailles allongées: c'est le « plexus sous-épithélial » de COHNHEIM (1). De ce plexus, dont les travées distribuent, par des traits à peu près tous parallèles, les fibrilles nerveuses sur toute la surface d'insertion de l'épithélium cornéen, partent les fibres délicates pénétrant dans l'épaisseur de ce dernier. Elles montent droit dans les intervalles des cellules cylindriques. Parvenues dans la zone des calottes (voy t. II, p. 206), elles se divisent et se subdivisent dans les intervalles de celles-ci, conséquemment en décrivant une série d'arcs. Ces ramules arquées s'entrecroisent de mille façons pour former le « plexus intra-

(1) COHNHEIM, Ueber die Endigung der sensiblen Nerven in der Hornhaut der Säugethiere (*Centralblatt*, 1866, p. 401, et *Virchow's Archiv*, 1867, t. XXXVIII, p. 343).

épithélial de COHNHEIM », qui, à vrai dire, n'est qu'une intrication plexiforme. Le chromate d'argent, tout comme le bleu de méthylène, montre en effet que, dans l'entrelacs, les diverses branches de végétation issues du plexus sous-épithélial conservent leur individualité et se ramifient comme les branches d'un arbre. Elles sont toutes perlées et, engageant enfin leurs tiges terminales entre les cellules plates de la couche superficielle de l'épithélium qu'elles contournent parfois en pas de vis, elles se terminent au voisinage de la surface par de petits renflements en bouton. Avec le bleu de méthylène, on reconnaît que ce bouton, ordinairement étiré en forme de poire ou de larme, est la dernière perle du dispositif perlé. Souvent elle n'est pas plus grosse que les autres. La découverte de ces nerfs intra-épithéliaux est due à COHNHEIM qui n'a pas laissé grand'chose à y ajouter. Toutefois, il pensait à tort que les boutons terminaux dépassent l'épithélium et flottent dans le liquide des larmes. En réalité, comme l'ont présumé KÖLLIKER (1) et ensuite RANVIER (2), les nerfs sont toujours compris dans les assises superficielles de l'épithélium et quand exceptionnellement on les voit complètement libres, on est en droit de supposer qu'ils ont été mis à nu par la chute des cellules qui les recouvraient. En effet, par la méthode du bleu de méthylène on se convainc facilement qu'au dessus d'eux passent toujours une ou deux rangées de cellules épidermiques.

Chaque branche autonome de l'arborisation intra-épithéliale avec ses tiges terminales perlées, répond ainsi au pôle réceptif d'une cellule ganglionnaire du trijumeau. L'autonomie et la marche de ces branches sont bien montrées par la méthode du chromate d'argent qui n'en saisit que quelques-unes, les dégage de l'entrelacs général intra-épithélial, et permet de les voir s'arboriser dans l'épithélium comme les ramifications d'une plante. On peut suivre de la même façon les branches au loin à travers le plexus fondamental, et se convaincre qu'en aucun point de l'intrication plexiforme il n'y a de réseau vrai. D'autre part, il est actuellement certain qu'aucune branche de l'arborisation ne va se terminer dans une cellule épithéliale. Cette question, suscitée par les travaux de MERKEL dont je parlerai plus loin, a été l'objet d'un débat prolongé (3), mais aujourd'hui entière-

(1) KÖLLIKER, Ueber die Nervenendigungen in der Hornhaut (*Württemberg Naturw. Zeitschr.*, 1866).

(2) RANVIER, *Traité technique d'histologie*, 2^e édit., p. 668.

(3) Il y a vingt ans, WALDEYER, dans son article sur la cornée du *Manuel de GRAEFE et SÆMISCH*, indiquait comme non résolu un certain nombre de problèmes et parmi eux les suivants : — 1^o Les nerfs de l'épithélium et de la substance propre de la cornée se terminent-ils dans des organes spéciaux, ou forment-ils des réseaux et des plexus terminaux ? — 2^o Les fibres nerveuses se terminent-elles toutes par une extrémité libre dans l'épithélium, ou sont-elles en rapports organiques avec les cellules, c'est-à-dire se soudent-elles à une partie quelconque de ces cellules ? — 3^o Les

ment tranché en faveur de l'opinion première de COHNHEIM. Les branches fibrillaires qui montent dans l'épithélium pour se ramifier dans la zone des calottes marchent simplement dans le ciment intercellulaire qui est ici du type interstitiel, c'est-à-dire liquide ou semi-liquide. Les plus grosses d'entre elles, formées par des fascicules de fibrilles perlées, sont dans ces chemins plongées au sein du plasma de l'épithélium cornéen qui, on le sait (voy. t. II, p. 206), renferme une substance grasse analogue à la myéline. Autour des fibres nerveuses, le plasma s'accumule souvent comme pour leur former un manchon liquide, favorable au maintien de leur très délicate structure et au jeu de leur dispositif perlé. Il en résulte que certaines cellules génératrices longées par les fibres nerveuses montantes, sont creusées en tuile courbe sur le plan-côté correspondant. Le creux étant occupé par le plasma accumulé autour du nerf, celui-ci et la cellule entière se teignent alors fortement par l'acide osmique : et la branche nerveuse paraît, de prime abord, se terminer dans un corps cellulaire en forme de cloche. C'est ce qu'avaient cru v. THANOFFER (1) et ensuite DITLEVSEN (2); et ils avaient conclu à tort que les nerfs sensitifs se terminent dans des cellules tactiles particulières (*Endkolben* de MERKEL). De même, dans la zone des calottes, INZANI, JULLIEN et LAYDOWSKI (3) ont décrit des corps particuliers triangulaires où pénètrent les nerfs. Ce sont là encore des confluent des lignes de ciment parcourues par les branches nerveuses, et remplis par le plasma teint en noir sur les préparations fixées par l'acide osmique. Ce dispositif en milieu liquide répond aux dernières voies de marche des nerfs; au delà, les tiges terminales sont étroitement prises dans les lignes de ciment, et

nerfs de la substance propre sont-ils en rapports organiques avec les cellules de la cornée? — 4° Y a-t-il des terminaisons nerveuses dans la substance propre? — 5° Quel est le rapport des nerfs avec la membrane de Descemet et son endothélium? — 6° Quelles voies suivent les nerfs pour se ramifier dans le tissu cornéen?

Toutes ces questions sont aujourd'hui résolues, et à peu près toutes dans le sens indiqué par ELOUI qui, le premier je crois, montra de façon incontestable qu'il existe des terminaisons libres dans l'épaisseur du limbe cornéen et que celles-ci s'effectuent en des points quelconques de celimbe. RANVIER (*Leçons sur la cornée*) était arrivé de son côté à une conception tout à fait analogue du dispositif nerveux. Il étudiait la régénération des nerfs intra-épithéliaux qu'il rapportait à des arborisations libres, et montrait que la cornée ne renferme point de cellules tactiles (*Endkolben*) telles que les avaient décrites von THANOFFER, DITLEVSEN, INZANI, etc. De plus, il établit que le tissu cornéen ne renferme que des nerfs trophiques (*Acad. des sciences*, mars 1879).

(1) L. V. THANOFFER, Beiträge zur Physiologie und Histologie der Hornhaut des Auges (*Virchow's Arch.*, t. LXIII, p. 136, 178).

(2) DITLEVSEN, *Nordiskt medicinskt Arkiv, redig. af Dr AXEL KEY.*, t. X, n° 5, 1878.

(3) LAYDOWSKI, Das Säugadersystem und die Nerven der Cornea (*Archiv f. mikrosk. Anat.*, t. VIII, p. 538, 1872).

fixées là de façon à devenir solidaires de l'épithélium, et même à être morcelées et emportées avec lui lorsqu'il desquame. De cette façon, à chaque assise reformée à la surface de l'épithélium répond une poussée de végétation des arborisations nerveuses engagées dans son épaisseur. RANVIER (1) a en outre démontré qu'après leur section les nerfs intra-épithéliaux repoussent en végétant vers la périphérie à la façon d'un arbre rasé au pied. De plus, quand on a coupé les nerfs, la sensibilité de la cornée ne paraît pas diminuée de façon appréciable. RANVIER a conclu de là qu'il s'agit ici d'un « appareil de luxe ». L'observation qu'il a faite est très instructive, mais je ne pense pas qu'il faille en tirer cette déduction.

L'expérience de RANVIER met en effet hors de conteste ceci : c'est que les terminaisons interstitielles par des arborisations libres et très multipliées engagées dans un tissu homogène, incompressible et élastique tel que celui du limbe cornéen, suffisent à recevoir et à propager de façon à les rendre conscientes et à les rapporter à leur lieu, des impressions sensibles de contact nullement différenciées et très peu exactement localisées. C'est assez pour amener les réactions de défense et le réflexe producteur des larmes, quand le globe oculaire est touché. Mais (chacun peut faire sur soi-même l'expérience), un contact ténu et superficiel est perçu avec ses caractères distinctifs quand on touche aussi légèrement que possible, par exemple avec une soie de porc; et on le rapporte d'emblée à toute la surface. On sait au reste que les impressions faites sur la continuité des nerfs sont rapportées par eux à leurs extrémités. Plus ces dernières donc seront voisines de la surface, mieux la notion de celle-ci, de son lieu précis et de sa sensibilité deviendra consciente. Tel est, à mon avis, le rôle des terminaisons sensibles intra-épithéliales par de simples arborisations : elles assurent le sens de la surface extérieure, en reportant la notion du contact aussi près que possible de cette dernière. Les terminaisons interstitielles fournissent des notions de contact plus obscures, et aussi moins bien localisées. Dans la cornée, elles donnent, il est vrai, lieu à des impressions presque tactiles : les nerfs étant pris dans un tissu compact peu différent de ceux qui forment le squelette des organes du toucher proprement dit. Dans le derme ordinaire et dans le tissu conjonctif où il existe des terminaisons nerveuses, il faut, pour les mettre en jeu, des actions intenses; et ce sont ordinairement des sensations douloureuses de heurt, d'écrasement ou de variations thermiques excessives qu'elles traduisent.

Terminaisons sensibles simples dans la peau et les muqueuses du type malpighien. — Je m'occuperai seulement des terminaisons intra-

(1) L. RANVIER, *Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, mars 1879, t. LXXXVIII, p. 1087.

épidermiques; car, alors qu'on voit un grand nombre de filets nerveux parcourir le derme, on n'est jamais sûr qu'il s'agit là d'une fibre nerveuse sensitive, à moins qu'elle n'aborde les corpuscules du tact dont je parlerai plus loin. Au contraire, toutes les fibres nerveuses engagées dans l'ectoderme sont sensibles comme dans l'épithé-

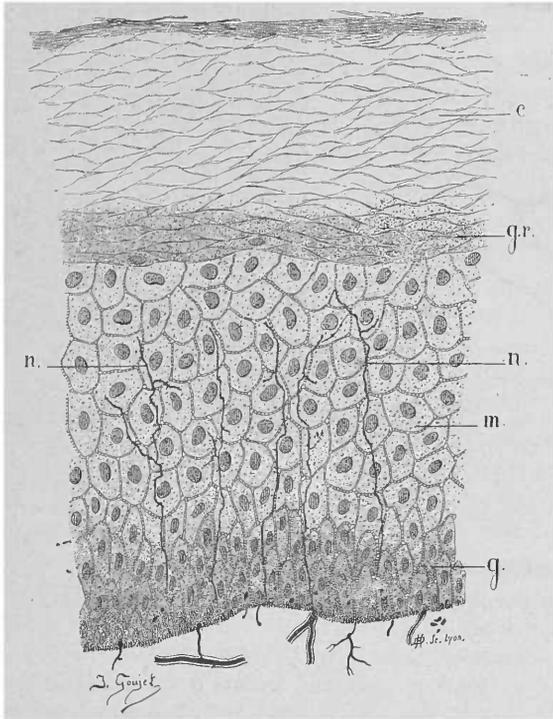


FIG. 770. — Coupe de la peau de la pulpe d'un doigt d'un enfant de huit semaines faite perpendiculairement à la surface générale du tégument. Méthode de l'or.

g, couche génératrice du corps muqueux de Malpighi; — *m*, cellules du corps muqueux; — *gr*, couche granuleuse; — *c*, couche cornée de l'épiderme; — *nn*, branches nerveuses intra-épithéliales issues des nerfs qu'on voit ramper dans le derme. Au-dessous de la couche granuleuse *g*, elles se terminent toutes dans le corps muqueux et aucune ne dépasse la couche granuleuse.

lium antérieur de la cornée. Elles ont été découvertes par LANGERHANS (1) (fig. 770), et il est facile de les mettre en évidence par le bleu de méthylène injecté sur le vivant (peau des lèvres et muqueuse buccale du Lapin, par exemple) (2). C'est même par là seulement

(1) P. LANGERHANS, Ueber die Nerven der menschlichen Haut (*Virchow's Archiv*, t. XLIV, p. 325).

(2) Le premier procédé employé par LANGERHANS était celui du chlorure d'or tel que COHNHEIM l'avait réglé pour l'étude des nerfs intra-épithéliaux de la cornée, mais il est très incertain. RANVIER (*Traité technique d'histologie*, 2^e édition, p. 691)

qu'on peut se rendre compte de leur nombre dans le corps muqueux de Malpighi, et par suite de l'importance qu'acquiert, dans l'ectoderme tégumentaire, le dispositif intra-épithélial.

Toutes les fibres nerveuses intra-épithéliales sont des arborisations amyéliniques du type fibrillaire, exactement ici comme dans l'épithélium antérieur de la cornée (fig. 771).

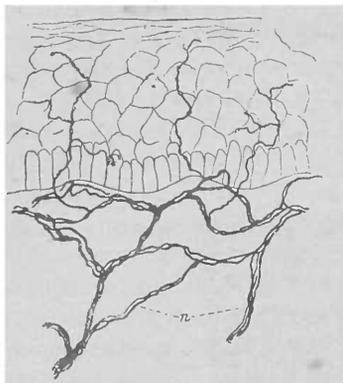


FIG. 771. — Distribution des arborisations nerveuses sensibles dans l'épithélium malpighien des lèvres d'un fœtus humain. (D'après G. RETZIUS, méthode rapide de GOLGI; figure empruntée à DÉJERINE.)

Elles proviennent, dans les intervalles des papilles, de fibres nerveuses venues de la profondeur du derme. Celles-ci, après avoir longé la vitrée durant un certain parcours, émettent des branches amyéliniques perforant cette dernière et montant droit dans le corps muqueux. Les cylindres d'axe de ces fibres nerveuses préterminales sont soit régulièrement cylindriques, soit légèrement variqueux; mais aucun n'est régulièrement perlé, tandis que les fibres intra-épidermiques le sont toutes. Au niveau des papilles, les fibres nerveuses afférentes gagnent la surface de celles-ci en nombre variable. Très souvent, elles dégagent

sous la membrane vitrée des fibres amyéliniques qui montent et enveloppent le corps de la papille comme d'un filet à mailles très lâches,

recommande avec raison de le modifier comme il suit quand on veut employer sa méthode de l'or. On découpe des fragments très petits (2 à 3 millimètres de côté) de la pulpe du doigt d'un nouveau-né avec un rasoir bien tranchant; on les débarasse du tissu adipeux et on les plonge directement pendant une heure dans la solution de chlorure d'or à 1 pour 100. On détermine la réduction lentement dans l'eau légèrement acétifiée, à la lumière diffuse; puis on achève le durcissement dans l'alcool et l'on pratique les coupes après inclusion dans le mélange de cire et d'huile. Ce procédé, tel qu'il est indiqué par RANVIER, ne réussit pas toujours. Il en est de même du procédé rapide de GOLGI-CAJAL. Ce dernier a l'avantage de montrer en un point de la peau, le plus souvent non pas *tous* les nerfs intra-épidermiques, mais quelques branches de végétation des arborisations nerveuses avec leurs rameaux et leurs ramuscules terminaux. On reconnaît ainsi qu'il n'y a pas de réseau nerveux dans l'intérieur du corps muqueux, mais bien sur certains points un entrelacs plexiforme entre les divers rameaux et ramuscules de branches nerveuses de végétation d'origine distincte.

Quand on veut voir dans leur ensemble les nerfs intra-épidermiques, il faut employer la méthode du bleu de méthylène injecté sur le vivant, soit dans les artères, soit dans les veines. Dans ce cas, il n'y a absolument que les nerfs colorés en bleu. Sur le Lapin, il est facile d'obtenir ainsi des parties de la peau (lèvres, museau, muqueuse labiale et buccale) où les nerfs sont colorés. Je conseille de faire des coupes sur la peau ou les muqueuses fraîches, prises dans une fente de moelle de sureau; puis après

en formant entre elles des points nodaux (RANVIER). Cette disposition rappelle le plexus fondamental de la cornée du Lapin. De là partent les ramuscules nerveux intra-épithéliaux.

Ils s'engagent dans le corps de Malpighi en suivant toujours la voie des lignes de ciment. Ils montent et circulent entre les cellules malpighiennes en divers sens et par un trajet compliqué, se divisent et se subdivisent comme les branches d'un arbre, et se terminent dans les lignes de ciment par une extrémité renflée en larme ou bien par une de leurs perles soit un peu plus grosse, soit de diamètre égal aux autres. La petite tige nerveuse réunit les perles comme un fil ténu. Souvent, elle monte tout droit le long des cellules à pied ou des séries élévatoires de cellules malpighiennes, et se termine en faisant front aux couches épidermiques qui passent au-dessus du corps de Malpighi et dans lesquelles elle ne s'engage pas. D'autres fibres nerveuses prennent un trajet oblique ou horizontal au bout duquel se fait leur terminaison. Sur une coupe de la peau faite sans durcissement préalable, on peut se rendre compte, en déplaçant la lamelle, que les branches terminales perlées sont tenues fixées en place dans l'intervalle des cellules malpighiennes. Elles n'ont point de jeu dans les lignes de ciment, et suivent sans perdre leurs connexions tous les mouvements d'extension ou de retrait. L'extrémité nerveuse, engagée dans le corps muqueux, est donc disposée de façon à pouvoir rapporter les contacts à leur direction exacte et à les orienter sûrement. De plus, étant fixée, elle ne peut plus subir dès lors que le simple jeu de tension tel qu'il résulte nécessairement des variations de son dispositif perlé. Celui-ci étant surpris par le bleu alors qu'il est plus ou moins accusé sur les diverses branches nerveuses fibrillaires ou dans les diverses parties d'une même branche, il devient évident qu'il est susceptible de changements sur le nerf vivant. Toutes ces branches perlées sont si nombreuses sur la peau et la muqueuse des lèvres du Lapin, qu'elles forment dans le corps de Malpighi des arborisations comparables à celles d'un gazon serré. A la surface interne des joues et dans les régions peu tactiles de la peau, elles sont encore assez abondantes pour suggérer une conception toute nouvelle de la surface tégumentaire. On voit en effet que bien que celle-ci ne renferme plus, comme à l'origine, les cellules nerveuses sensibles, ces dernières s'y sont derechef engagées non pas en totalité, mais par l'immense chevelu de leurs pôles réceptifs. Telles des

les avoir examinées rapidement dans la solution salée à 7 pour 1000 afin de constater quels sont les points de l'arborisation intra-épidermique où existe le dispositif perlé, on fixe la coupe par la solution de picrate d'ammoniaque. On conserve les préparations dans la glycérine salée saturée de picrate d'ammoniaque et de bleu de méthylène. Ces préparations sont persistantes. Le procédé du bleu direct, moins sûr mais plus commode, sera employé de même façon.

plantes sorties du sol et devenues à tige aérienne envoient, au loin, le chevelu de leurs radicelles se déployer dans la terre arable, source de leur activité. De même les cellules nerveuses sensibles des centres,

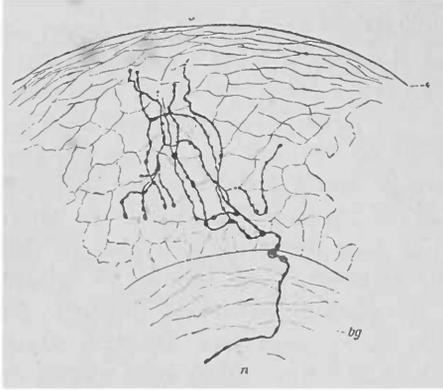


FIG. 772. — Arborisation terminale perlée d'une fibre nerveuse sensitive dans l'épithélium de l'œsophage du Chat. (D'après G. RETZIUS, méthode rapide de GOLGI) — Figure empruntée à DÉJÉRINE.)

o, surface libre de l'épithélium; — n, fibre nerveuse sortant du tissu conjonctif bg, pour s'arboriser dans le corps de Malpighi.

qui tirent leurs premières impressions et, par suite, l'origine de leur mise en jeu des surfaces tégumentaires, sont redevenues présentes au sein de celles-ci par le nombre infini des prolongements protoplasmiques issus de leurs corps reportés au loin. Considéré de cette façon, le tégument devient une sorte de membrane nerveuse comme l'avait pressenti GUBLER.

LANGHERANS était allé plus loin : il pensait que le corps de Malpighi renferme de véritables cellules nerveuses placées sur le trajet des nerfs; mais c'est une erreur : EBERTH (1), ARNSTEIN (2), puis RAN-

VIER (3) ont fait voir que les figures stellaires observées par LANGERHANS ne sont autre chose que des cellules migratrices, en voie de marche dans les lignes de ciment qui sont aussi les chemins des nerfs. Ces cellules, pour s'insinuer dans les espaces intercellulaires étroits, s'étirent de mille manières souvent sur une grande étendue. Et parfois elles s'accrochent aux nerfs, de façon à faire croire que ces derniers répondent à l'un de leurs prolongements (4).

(1) EBERTH, Die Endigung der Hautnerven (*Arch. f. mikr. Anat.*, t. VI, p. 223, 1870).

(2) ARNSTEIN, Die Nerven der behaarten Haut (*Acad. des Sciences de Vienne*, t. LXXIV, 1876).

(3) L. RANVIER, *Traité techn. d'Histologie*, 2^e édit., p. 692.

(4) Il est facile de démontrer, sur une préparation à l'or renfermant des figures stellaires colorées en violet et placées sur le trajet des nerfs, que celles-ci répondent à des cellules migratrices. On colore fortement à l'hématéine; on lave dans l'eau acidulée par une ou deux gouttes d'acide formique, et on examine. Au centre de chacune des figures stellaires, on voit apparaître le noyau bosselé, multiforme et d'apparence fragmentaire, des cellules migratrices dites « leucocytes polynucléés ». Ce noyau, coloré en bleu intense, est absolument caractéristique; et on en voit apparaître une série de tout semblables là où l'or, par sa réduction, n'avait pas marqué de figure stellaire, ou bien au centre de celles des figures stellaires dessinées par l'or qui n'ont aucun rapport avec les nerfs engagés dans le corps de Malpighi.

J'ai déjà parlé plusieurs fois de l'évolution des nerfs engagés dans le corps muqueux et sur laquelle a justement insisté RANVIER. Les branches fibrillaires intra-épithéliales ne dépassent jamais la couche granuleuse dans la peau, et ne pénètrent pas dans la couche des cellules épidermiques des muqueuses du type malpighien (fig. 772), du moins à l'état de tiges nerveuses actives et continues. Comme il l'a vu dans l'épiderme du plateau terminal du groin du Porc, où les nerfs intra-épithéliaux sont très nombreux et de disposition très élégante, chaque assise du corps de Malpighi, en même temps qu'elle s'élève à son tour pour passer dans l'épiderme, emporte avec elle les extrémités des tiges nerveuses terminales engagées dans l'écart de ses cellules propres. Ces tiges « se décomposent, au voisinage de leur terminaison, en grains ou en gouttes qui, par suite de l'évolution épithéliale, peuvent être entraînés jusque dans la couche cornée (1) ». Ceci prouve deux choses : 1° que les extrémités des fibrilles sensibles sont si bien fixées en place entre les cellules malpighiennes, qu'elles ne s'en peuvent dégager par glissement, quand ces cellules montent pour gagner l'assise épidermique; 2° que chaque assise épidermique émonde, en se séparant du corps de Malpighi, toutes les branches nerveuses par leur extrémité.

Dans les épithéliums cylindriques stratifiés, tels que ceux des voies aériennes, il pénètre également un grand nombre d'arborisations nerveuses fibrillaires et perlées qui se terminent entre les cellules par des extrémités libres ainsi que l'a décrit et figuré RETZIUS (fig. 773). Les tiges terminales, sur lesquelles le chromate d'argent dessine le dispositif perlé par des varicosités, finissent à une courte distance de la ligne des plateaux par de petits renflements; ou bien elles se recourbent en anse pour prendre un trajet rétrograde avant de se terminer à mi-hauteur ou vers la base des cellules cylindriques. D'autres fois, comme dans le vestibule laryngé, nombre d'entre elles prennent un trajet tangentiel au

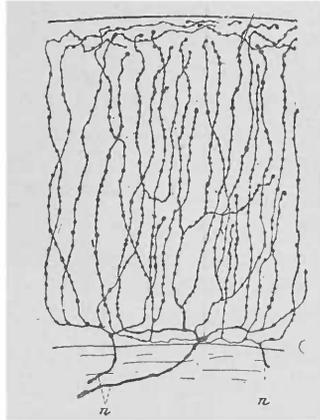


FIG. 773. — Arborisations nerveuses sensibles perlées (variqueuses) dans l'épithélium de la région sus-glottique du larynx d'un Chat de six semaines. — Méthode rapide de GOLGI. (D'après G. RETZIUS. — Figure empruntée à DÉJERINE.)

Au niveau des couches épidermiques, les branches de l'arborisation des deux fibres nerveuses *n, n*, prennent une direction tangentielle.

(1) L. RANVIER, *Traité techn. d'Histologie*, 2^e édit., p. 694.

voisinage immédiat de la surface libre sous la ligne des plateaux ; et elles dessinent là une intrication perlée. Ce dispositif semble en rapport avec la sensibilité superficielle et très délicate de cette région, où le moindre corps étranger suscite le réflexe violent de la toux.

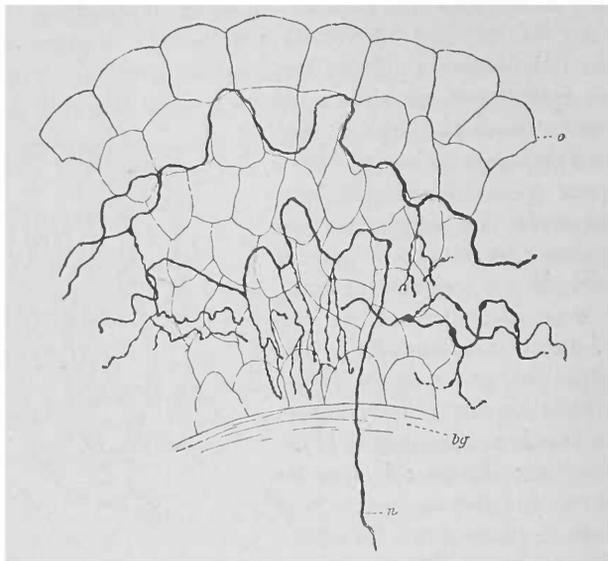


FIG. 774. — Distribution des fibres nerveuses sensibles dans l'épithélium pavimenteux stratifié de la vessie du Lapin. Méthode rapide de GOLGI. (D'après G. RETZIUS; figure empruntée à DÉJERINE.)

o, surface libre de l'épithélium vésical; — *bg*, tissu conjonctif sous-épithélial; — *n*, fibre nerveuse s'engageant dans l'épithélium et s'arborisant en branches tangentielles dont les ramuscules terminaux sont récurrents.

— Pas plus que dans la cornée, on ne trouve là des tiges terminales projetant leur extrémité libre hors de la ligne des plateaux. Dans les épithéliums soit cylindriques, soit pavimenteux stratifiés (fig. 774) d'une autre origine que ceux dont je viens de parler (intestin, vessie, par exemple), les nerfs sensitifs pénètrent de la même façon et se comportent d'une manière analogue. Aucun d'eux n'entre en relation de continuité avec des cellules épithéliales ni surtout ne présente de dispositifs spéciaux, en vue du toucher réellement différencié. Aux arborisations terminales semble répondre le *sens des contacts* pur et simple, soit conscient d'emblée, soit origine de divers réflexes : comme par exemple à la surface interne de l'intestin, de la vessie, des canaux excréteurs des glandes, etc.

§ 2. — ARBORISATIONS NERVEUSES SENSITIVES A DISQUES
TACTILES, INTRA-ÉPITHÉLIALES ET INTERSTITIELLES.
CORPUSCULES DU TACT

Ce qui fait la caractéristique des dispositions tactiles proprement dites, c'est-à-dire s'opérant en vue du sens du *toucher* appréciateur des *formes* et d'une série d'autres qualités des corps, c'est que les extrémités nerveuses y sont ordonnées par rapport à des formations, soit épithéliales, soit conjonctives si les terminaisons sont interstitielles. En outre, toutes les branches ultimes de l'arborisation, ou seulement quelques-unes, portent ce que RANVIER a nommé des *ménisques* ou des *disques tactiles*. Entre les disques tactiles qui sont des développements de branches fibrillaires sous forme de disque ou de ménisque, et les terminaisons simples par une tige perlée renflée ou non en bouton, il existe d'ailleurs des intermédiaires intéressants montrant que pas à pas le dispositif du tact diffus se perfectionne et se complique pour arriver à celui du toucher. Les organes du toucher disposés à l'intérieur des épithéliums — qui alors affectent tous le type malpighien, — sont d'ailleurs, en règle, accompagnés d'arborisations nerveuses satellites du type tactile simple, plus développées et plus riches autour d'eux que dans les autres points de l'épithélium tégumentaire.

Bouchons épidermiques tactiles du museau de la Taupe. — A l'extrémité du museau de la taupe, on voit à la loupe de petites élevures régulièrement distribuées, répendant chacune au relief, sur la surface, d'un bouchon épidermique qui monte droit du fond d'une dépression interpapillaire très profonde, à peu près comme la série élévatoire de cellules qui aboutit, chez le Têtard, à la petite dent unicellulaire décrite sous le nom de « crochet corné » (voy. t. II, p. 100). Ici, la série élévatoire est formée de deux rangées verticales et parallèles de cellules épithéliales différentes des autres, nettement limitées sur leur pourtour au sein du corps de Malpighi comme si elles étaient contenues dans un tube (RANVIER). Leur section en hauteur affecte la forme d'un coin, d'où il résulte qu'en s'empilant pour former la série de leurs portions minces, elles empiètent les unes sur les autres vers le centre de façon que leurs interlignes soient en zigzags. Dans la colonne formée par la série élévatoire et à son pourtour, viennent s'ordonner et se terminer d'une façon définie un grand nombre de nerfs intra-épithéliaux, découverts par EIMER (1), puis étudiés ensuite par

(1) EIMER, Die Schnauze der Maulwurfs als Tastwerkzeug (*Arch. f. mikr. Anat.*, t. VIII, 1871).

MOÏSISOWICZ (1) et par RANVIER (2) à l'aide de la méthode de l'or. — Dans les coupes sagittales, on voit se dégager d'un plexus de fibres à myéline, contournant la dépression interpapillaire où s'engage la base de chaque bouchon, des fibres nerveuses amyéliniques. Celles-ci, en grand nombre (*fibres périphériques*) forment tout autour du bouchon et dans le corps de Malpighi circonvoisin de riches arborisations fibrillaires simples; tandis que d'autres (*fibres centrales*), au nombre d'une à trois, montent dans la colonne par le chemin des interlignes (c'est-à-dire en zigzags), en s'insinuant entre les cellules superposées. Aux angles saillants des zigzags, ces fibres portent des bourgeons et ceux-ci deviennent de plus en plus volumineux à mesure qu'ils se rapprochent de la surface. Enfin, un troisième ordre de fibres au nombre de vingt environ (*fibres marginales*), montent droit sur tout le pourtour des cellules placées en série. Après un certain parcours, elles donnent chacune par leur côté interne des bourgeons d'abord très courts, puis de plus en plus développés et enfin même pédiculés dans les régions supérieures. Quand, au voisinage de la surface saillante du bouchon, les cellules épithéliales ont subi l'évolution épidermique, toutes les fibres nerveuses, périphériques, marginales et centrales ainsi que leurs bourgeons, se décomposent en boules et en grains qui sont emportés par la desquamation. En revanche, vers la base du bouchon, les fibres nerveuses croissent par leur continuité, et les bourgeons se reforment parallèlement aux nouvelles cellules malpighiennes et à celles de la série élévatrice destinées à remplacer celles arrivées, sur la surface libre, à maturité pour desquamer.

Tout ceci constitue un dispositif tactile éminemment différencié. Dans la colonne centrale du bouchon, les fibres nerveuses amyéliniques et leurs bourgeons sont ordonnés de façon régulière. Si l'on presse sur l'extrémité en relief du bouchon, l'on actionne non seulement toute la série des fibres nerveuses, mais aussi tous les bourgeons des fibres centrales et marginales qui se projettent horizontalement, de façon à recevoir tous la pression extérieure dans un seul et même sens. Les bourgeons nerveux terminaux sont pris dans les interlignes des cellules empilées en colonne, lesquelles sont élastiques et leur transmettent les pressions et les contacts. Ce sont là des *bourgeons tactiles*, réduction pure et simple des « ménisques tactiles » ou disques tactiles excavés épousant les contours de cellules globuleuses différenciées au milieu des autres qu'on trouve en nombre variable dans le corps de Malpighi répondant à la base de chaque bouchon épidermique. — Ce

(1) MOÏSISOWICZ, Ueber die Nervenendigung in der Epidermis der Säuger (*C. R. de l'Acad. de Vienne*, t. LXXIII, 1876).

(2) RANVIER, On the terminations of nerves in the epidermis (*Quarterly Journ. of microscopical science*, p. 456, 1880).

bouchon n'est en somme, à vrai dire, qu'un *corpuscule du tact intra-épithélial*, et dont la charpente est tout entière formée par des cellules épithéliales différenciées au sein du corps muqueux.

Ménisques tactiles. — Les ménisques tactiles ont été découverts par RANVIER (1) à l'extrémité profonde des bouchons épidermiques interpapillaires du groin du Porc (fig. 775). Ils sont portés, comme des feuilles sur leurs rameaux, par les branches, rameaux et ramuscules d'une arborisation nerveuse fibrillaire qui se dégage de petits troncules nerveux formés de quelques fibres à myéline, abondant en front la

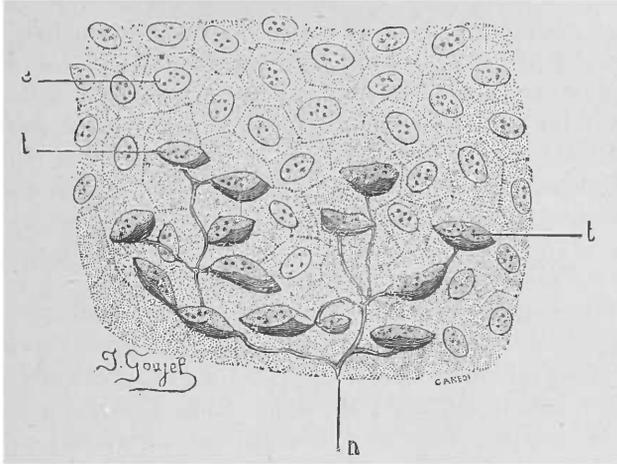


FIG. 775. — Le fond d'un bouchon épidermique interpapillaire du groin du Porc. Méthode de l'or. (Très fort grossissement.)

n, fibre nerveuse afférente au point où elle s'arborise en branches qui portent les ménisques tactiles *tt*, comme des feuilles; — *c*, cellules épithéliales ordinaires du corps de Malpighi.

base de quelques-uns des espaces interpapillaires qui répondent aux bouchons épithéliaux. En atteignant la vitrée du derme, ces fibres deviennent amyéliniques et fournissent les branches de l'arborisation qui portent les ménisques. Ceux-ci sont tous disposés parallèlement à la surface de la peau, de telle façon que les contacts extérieurs les impressionnent par leur plus grande surface. Ils ont chacun la forme d'une petite coupe dont la concavité regarde en haut, ou plutôt celle d'une feuille de lierre, laquelle, on le sait, est aussi excavée en haut et de plus lobée. On les met aisément en évidence, soit par la méthode de l'or, soit par le bleu de méthylène direct ou le chromate d'argent. Ce sont là autant d'étalements des tiges nerveuses terminales, qui multiplient considérablement leur surface réceptive et lui donnent, en

(1) L. RANVIER, Nouvelles recherches sur les corpuscules du tact (*Comptes rend. de l'Acad. des sciences*, 27 décembre 1880).

outre, une orientation définie. A la concavité de chaque ménisque répond une cellule globuleuse particulière, différenciée dans le corps muqueux, qui l'occupe comme un gland sa cupule. Chaque ménisque en embrasse une : ce sont là les cellules tactiles de MERKEL (1). Après fixation par l'acide osmique, ces cellules sont claires, à noyau central réfringent, ovoïde, et leur grand diamètre est parallèle à la surface du tégument (RANVIER). Bref, ce sont des cellules vésiculeuses tout à fait semblables à celles que j'ai décrites dans le corps de Malpighi du lit de l'ongle et dans la zone moyenne de la gaine externe des poils de la barbe de l'Homme (voy. t. II, p. 295). Elles sont d'une homogénéité et d'une élasticité parfaites, c'est-à-dire propres à transmettre, avec ménagement et dans un sens exactement déterminé, les pressions du dehors au ménisque tactile qui embrasse leur convexité. Elles actionnent de cette façon les extrémités nerveuses étalées et jouent, par rapport à chaque ménisque, le rôle d'un petit corpuscule du tact réduit à une seule cellule. MERKEL les avait à tort considérées comme des cellules ganglionnaires périphériques; ce sont, au contraire, de simples pièces de charpente du dispositif tactile, comme l'a indiqué RANVIER.

Entre les ménisques tactiles et les bourgeons tactiles on trouve une série d'intermédiaires, notamment dans les arborisations nerveuses que Ranvier a appelées *hédériformes* (2). Celles-ci occupent les espaces interpapillaires larges répondant à l'engagement des canaux sudorifères dans le corps de Malpighi. Elles s'étalent à la surface externe de la vitrée, jusqu'au voisinage des relèvements papillaires. Leurs ménisques, de taille et de configuration variables, diversement orientés et souvent réduits à des bourgeons, donnent en effet à l'arborisation tout entière l'apparence d'un lierre rampant sur le sol. On retrouve les ménisques tactiles dans beaucoup d'autres points de la peau. Ils répondent à la différenciation la plus élevée du dispositif intra-épithélial du toucher, et, à ce titre, ils se multiplient considérablement dans les poils tactiles.

Innervation sensitive des poils et des vibrisses tactiles. — Les poils ordinaires sont abordés (fig. 776) soit par de petits troncules nerveux, soit le plus souvent par des fibres à myéline isolées, issues des nerfs sensitifs qui déploient leurs arborisations terminales dans le corps de Malpighi circonvoisin. Ces fibres arrivent aux follicules pileux au-dessous de l'embouchure des glandes sébacées, comme l'a vu le premier JOBERT (3). Elles perdent leur gaine médullaire

(1) MERKEL, Tastzellen und Tastkörperchen bei Säugethieren u. beim Menschen (*Arch. f. mikr. Anatomie*, t. XI, 1875).

(2) L. RANVIER, *Traité technique d'histologie*, 2^e édition, p. 700.

(3) JOBERT, Etudes d'anatomie comparée sur les organes du toucher (*Ann. des sciences naturelles*, t. XVI, 1872).

au niveau de la vitrée. Leurs branches amyéliniques, après avoir franchi celle-ci, commencent par s'enrouler en dessinant des tours de spire sur sa face interne; l'ensemble de ces fibres dessine l'*anneau nerveux du poil*, également décrit par JOBERT, puis par SCHÖBL (1), ARNSTEIN (2) et RANVIER (3). Des branches spirales de cet anneau

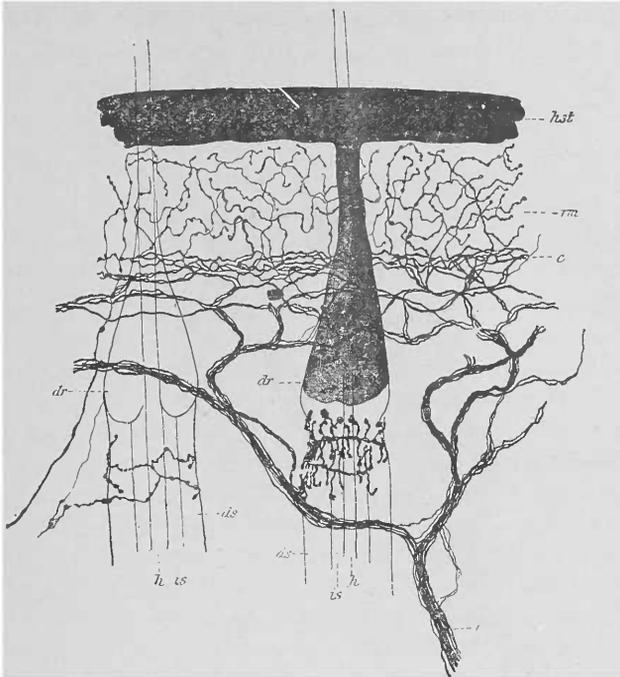


FIG. 776. — Terminaisons nerveuses sensibles autour des poils et dans le corps de Malpighi du museau d'une Souris de cinq à six jours. Méthode rapide de GOLGI. (D'après G. RETZIUS; figure empruntée à DÉJERINE.)

c, plexus nerveux superficiel; — *rm*, corps muqueux de Malpighi occupé par de riches arborisations nerveuses fibrillaires et perlées (variqueuses); — *hst*, épiderme corné, au niveau duquel le chromato d'argent s'est réduit en bloe ainsi que le long du poil dans toute la région de son collet jusqu'à l'abord des glandes sébacées; — *n*, rameau nerveux du derme fournissant des branches à la couronne de terminaisons nerveuses qui entoure le poil au-dessous des glandes sébacées (sur le poil quissé au trait, on voit la distribution individuelle d'une de ces branches); — *h*, poil; — *is*, gaine interne du poil; — *as*, sa gaine externe; — *dr*, glandes sébacées.

se dégagent des rameaux longitudinaux qui prennent une position plus interne et marchent dans la gaine externe du poil répondant, on le sait, au corps de Malpighi réfléchi. Ils montent et aussi descendent, comme

(1) SCHÖBL, Das aussere Ohr der Igel als Tastorgan (*Arch. f. mikrosk. Anatomie*, t. VIII, 1872).

(2) ARNSTEIN, Die Nerven der behaarten Haut (*Acad. des Sc. de Vienne*, sec. III, octobre 1876).

(3) RANVIER, *Traité technique d'hist.*, 2 édition, p. 704.

l'a figuré RETZIUS, sur un court trajet en suivant les plis de la vitrée; enfin ils terminent par des ménisques tactiles larges et aplatis, longitudinaux, étalés parallèlement à la tige du poil et en rapport avec les cellules globuleuses de ce que j'ai appelé le stratum vésiculeux de la gaine externe du poil (1). En majeure partie, ces cellules globuleuses répondent donc à des cellules tactiles de MERKEL. Les

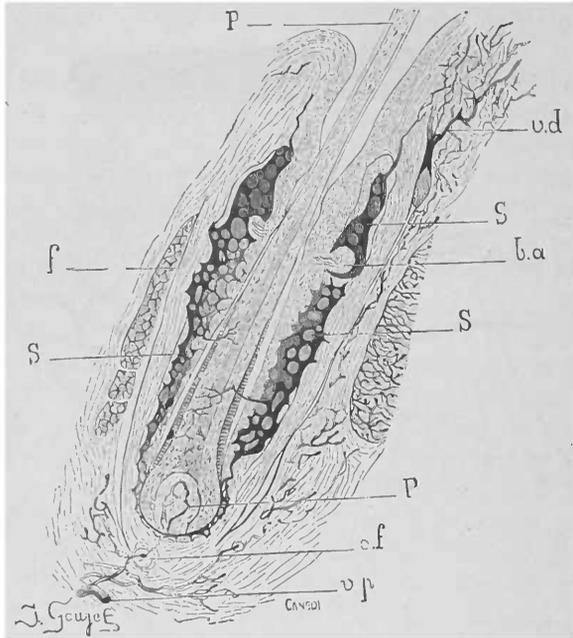


FIG. 777. — Coupe sagittale d'un poil tactile, à sinus sanguin, de la lèvre du Cochon d'Inde. Les vaisseaux sanguins ont été injectés avec une masse à la gélatine et au carmin. — (Faible grossissement; conservation dans le baume du Canada).

P, papille; v.p, vaisseaux papillaires; — o.f, orifice externe du petit canal ménagé dans le sac fibreux du poil à sinus sanguin; — f, sac fibreux du poil; — b.a, bourrelet annulaire; — SSS, les divers étages du sinus sanguin remplis par la masse à injection; — v.d, vaisseaux sanguins de la portion superficielle du derme dont quelques-uns s'ouvrent dans le cul-de-sac supérieur du sinus sanguin; — P, tige du poil tactile, libre dans un collet infundibuliforme, ce qui la rend plus mobile en tant que levier agissant sur le dispositif nerveux du poil tactile.

ménisques, qui ont la forme de feuilles de laurier, sont naturellement impressionnés par leur surface étalée lorsque la tige pileuse est déviée de sa direction : cette tige, agissant comme un levier, les comprime en sens inverse. Les poils ordinaires renferment donc, au voisinage du point où leur sac fibreux se dégage du derme ambiant, un dispositif tactile intra-épithélial assez développé. C'est aussi à ce

(1) J. RENAUD, Sur les gaines interne et externe des poils (stratum vésiculeux, formation réticulée, etc.) *Comptes rend. de l'Acad. des sciences*, 26 décembre 1880.

niveau que s'opère le mouvement de bascule du poil dans le derme, quand ce poil est dévié par des contacts extérieurs.

Dans les *vibrisses tactiles*, le dispositif prend son maximum de complication et de développement. Ces vibrisses, chez le Chat, le Cobaye, le Rat, etc., sont (fig. 777) de longues soies implantées dans le derme de la lèvre supérieure sous une incidence légèrement oblique. Elles forment de chaque côté du museau un double éventail, et frottent par leur extrémité libre contre les objets voisins de la tête, de façon à constituer des organes du toucher pour ainsi dire à distance. J'ai décrit déjà plus haut les poils tactiles (voy. t. II, p. 328). Chacun d'eux occupe chez le Rat l'axe du sac fibreux ; il est muni d'un bourrelet annulaire qui fait saillie dans la portion du sac (tiers supérieur) occupée par les vaisseaux caverneux et jouant le rôle d'un véritable sinus sanguin.

Les nerfs atteignent latéralement le sac fibreux, à peu près d'ordinaire au niveau du point où la papille, de sphérique qu'elle était, devient conique. Ils perforent la gaine lamelleuse en se dirigeant obliquement à angle aigu par rapport à l'axe de la vibrisse. Ce sont de petits troncs fasciculés munis d'une gaine lamelleuse complète et non des fibres à myéline isolées. Sur les coupes transversales, on les voit le plus souvent accolés à la paroi interne du sac fibreux qui limite le sinus sanguin, et entourés de toutes parts de tissu muqueux et de vaisseaux à parois munies de pointes. A ce niveau, chaque nerf est constitué par trois ou quatre fascicules composés de quinze ou vingt fibres à myéline. La gaine lamelleuse de ces fascicules est très nettement marquée, et l'on peut constater aisément qu'elle renferme à la fois des fibres à moelle et des fibres de Remak, détail sur lequel je crois devoir insister. A partir de son point de pénétration, le nerf s'élève dans le sac érectile en s'approchant graduellement du poil, qu'il atteint immédiatement au-dessous du bourrelet annulaire (fig. 778). Il s'insinue alors entre ce dernier et la vitrée. A ce moment, il se branche fréquemment en Y et donne naissance à une arborisation préterminale. Cette arborisation s'épanouit dans tout le pourtour du bourrelet annulaire à la façon d'une ombelle ou d'un bouquet. Les tubes nerveux à moelle ont des segments interannulaires courts, et marchent dans les intervalles interceptés par les cloisons séparant les éléments cellulaires globuleux du bourrelet. Aussi, sur une coupe transversale perpendiculaire à l'axe du poil, on voit, tout autour de la ligne claire dessinée par la gaine vitrée et concentriquement à cette dernière, une véritable couronne annulaire de fibres à moelle sectionnées transversalement ou sous une incidence légèrement oblique. Vers le milieu de la hauteur du bourrelet annulaire, les fibres obliques deviennent plus nombreuses, certaines même prennent un trajet transversal. Sur une coupe épaisse, on en voit ramper un certain

nombre à la surface externe de la vitrée. Là, quelques-unes d'entre elles perdent leur myéline et dégagent une tige terminale qui finit

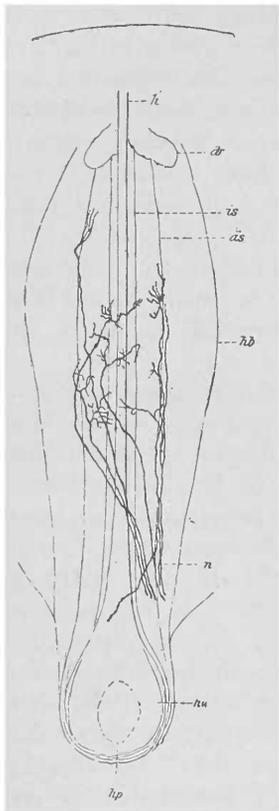


FIG. 778. — Innervation d'un poil tactile de la Souris de cinq à six jours. Méthode rapide de GOLGI. (D'après G. RETZIUS; fig. empruntée à DÉJÉRINE).

h, poil; — *is*, sa gaine interne; — *hw*, bulbe pileux renfermant la papille *hp* coupée obliquement; — *hb*, sac fibreux du poil imitant en dehors son sinus sanguin; — *dr*, glandes sébacées; — *ds*, vitrée; — *n*, fibres nerveuses cheminant dans le sinus sanguin.

par des bourgeons plats en forme de spatule, soit accolés étroitement à la vitrée comme l'a vu RANVIER, soit engagés entre les cellules globuleuses du bourrelet annulaire voisines de la vitrée, ainsi que je l'ai moi-même indiqué (1). Dans ce dernier cas, l'extrémité spatulaire se renfle en ce que j'ai appelé un « bulbe terminal ». Mais la plupart des fibres nerveuses amyéliniques issues des fibres à myéline traversent la membrane vitrée. Et après s'être divisées et subdivisées à sa surface interne, elles se terminent par des ménisques tactiles dont chacun embrasse une cellule globuleuse. Tous les ménisques sont étalés parallèlement à la surface du poil et forment une couronne régulière autour de lui, dans les couches externes de la gaine externe et sur une étendue comprise entre les limites du bourrelet annulaire et du corps conique (2). En outre, il pénètre dans la gaine externe à ce même niveau un nombre variable de branches nerveuses qui forment entre les cellules malpighiennes des arborisations terminales simples, du moins chez le Lapin (RANVIER) et chez le Rat. Sur une coupe longitudinale et tangentielle comprenant la membrane vitrée et des couches minces de la gaine externe, du bourrelet annulaire et du corps conique, on voit ce dispositif étalé avec les ménisques tactiles colorés en violet foncé quand on a employé la méthode de l'or. La concavité des ménisques est, en règle, tournée en bas et un peu en dehors. Le mouvement de bascule de l'extrémité libre du poil les comprime, par suite, précisément dans le sens perpendiculaire à leur étalement contre la masse

(1) J. RENAUT, article NERVEUX (SYSTÈME) du *Dictionnaire encyclop. des sciences médicales*, p. 486, fig. 16.

(2) RANVIER, *Traité technique d'histol.*, 2^e édition, p. 702, 703.

élastique du bourrelet annulaire, doublée de la masse sanguine incompressible enfermée sous tension dans le sinus lorsque le poil tactile est en érection (voy à ce sujet t. II, p. 334).

Aussi, les poils tactiles sont-ils des agents de perception extérieure très délicats que l'on ne peut supprimer, chez les animaux, sans compromettre profondément des fonctions souvent très importantes. La preuve la plus convaincante en a été donnée par JOBERT. Si l'on rase les poils tactiles de l'aile d'une Chauve-Souris, l'animal ne peut plus diriger son vol régulièrement, quand bien même sa vue est restée intacte. Le vulgaire sait, du reste, qu'en arrachant les vibrisses d'un Chat on le rend incapable de chasser jusqu'à complète régénération des poils tactiles.

Un fait qui montre bien que les bourgeons et les ménisques tactiles des branches nerveuses intra-épithéliales répondent à un simple perfectionnement des terminaisons fibrillaires simples, c'est que les uns et les autres ne se développent que secondairement. G. RETZIUS a en effet figuré, chez de très jeunes animaux, toutes les branches nerveuses terminées par des arborisations fibrillaires simples.

Terminaisons tactiles interstitielles, corpuscules et disques tactiles — Avant d'étudier les corpuscules du tact de l'Homme, qui sont les véritables organes différenciés du toucher, il convient d'examiner d'abord ceux beaucoup plus simples de la langue et du bec des oiseaux (fig. 779), parce qu'ils donnent la clef du dispositif général de ces terminaisons, toutes comprises non plus dans l'épiderme, mais dans le derme. Comme MERKEL (1) et RANVIER (2), je prendrai pour type les corpuscules de la langue et du bec du Canard, extrêmement nombreux dans le bourrelet marginal du bec supérieur et dans les coussinets latéraux de la langue (3).

(1) MERKEL, *Tastzellen u. Tastkörperchen bei den Säugethieren u. beim Menschen* (*Arch. f. mikrosk. Anatomie*, t. XI, 1875).

(2) RANVIER, *Traité technique d'histologie*, 2^e édition, p. 695.

(3) La forme la plus simple et la plus typique des corpuscules terminaux du tact est celle que l'on observe dans la langue et le bec de certains oiseaux. Ces corpuscules ont été étudiés par un grand nombre d'anatomistes. LEYDIG, GRANDRY, GOUJON, en ont indiqué successivement la structure chez le Pigeon, la Bécasse, le Canard, le Perroquet et certains passereaux. MERKEL a repris cette étude dans le bec du Canard domestique. La connaissance de la disposition exacte affectée par la terminaison nerveuse est néanmoins due à RANVIER qui, dans une note insérée aux *Comptes rendus de l'Académie des Sciences* (décembre 1877), a fait faire le pas décisif à la question.

Le derme de la muqueuse linguale du Canard, et celui qui revêt latéralement en dedans le bec de cet animal, est rempli de terminaisons nerveuses. Ces dernières sont de deux ordres : les unes se font dans des appareils analogues aux corpuscules de Pacini; les autres se font dans les corpuscules tactiles particuliers que nous prenons pour type. Les nerfs, composés de fibres à myéline, rampent dans le derme sous forme de troncs de petit volume. Arrivés dans les parties superficielles, au voisinage

Sur les coupes perpendiculaires à la surface tégumentaire, on rencontre un grand nombre de corpuscules du tact formés par l'union

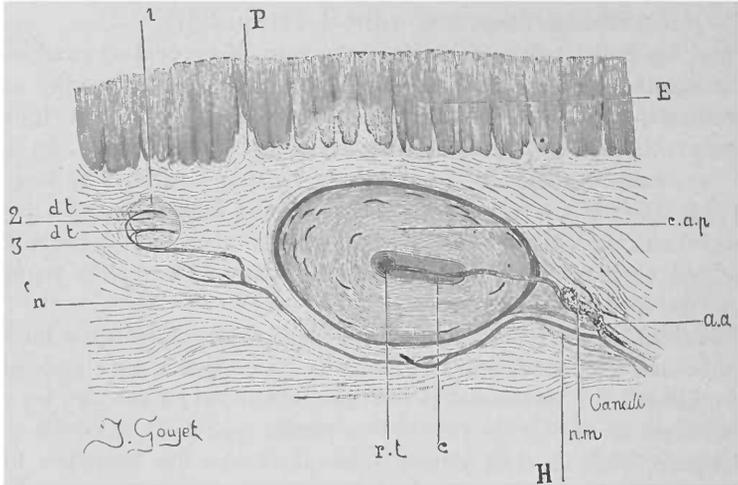


FIG. 779. — Corpuscule du tact composé et corpuscule pacinien du bec du Canard, pris dans une coupe du thécorhynque (méthode de l'or) où les deux corpuscules sont commandés par les branches d'un seul et même fascicule nerveux.

H, gaine de Henle du fascicule nerveux dont les fibres se terminent dans le corpuscule du tact et dans le corpuscule pacinien; — *aa*, fibre destinée au corpuscule pacinien et recevant une anastomose de celle *n* qui donne une branche au corpuscule du tact; — *nm*, fibre du corpuscule du tact, tordue en boucle avant d'aborder celui-ci; — *rt*, terminaison en pompon du cylindre-axe de cette fibre dans la massue *c* du corpuscule pacinien; — *c.a.p.*, capsule stratifiée du corpuscule pacinien; — 1, 2, 3, cellules tactiles du corpuscule du tact; — *dt, dt*, ses deux disques tactiles; — *E*, couche profonde de l'épithélium malpighien du bec; — *P*, relief d'une papille sous l'épithélium.

de deux au moins et souvent aussi d'un nombre variable de *cellules tactiles*, disposées les unes au-dessus des autres dans les couches

des papilles, ils prennent une direction perpendiculaire à la surface comme s'ils tendaient à gagner celle-ci par le plus court chemin. Parvenus à la base des papilles, ils subissent un certain nombre de bifurcations qui dissocient leurs fibres; mais cette dissociation n'affecte pas ordinairement la disposition d'un bouquet préterminal. Autrement dit, on ne voit pas, d'un ou de deux tubes nerveux à moelle, partir au niveau d'un étranglement annulaire un bouquet à branches divergentes. Souvent, au voisinage d'un corpuscule, un groupe de deux ou trois fibres à myéline, et parfois même une seule, subit successivement des branchements en Y qui donnent à la terminaison nerveuse un aspect arborisé. Mais cette division ne se fait pas régulièrement pour toutes les papilles. Une éminence papillaire volumineuse peut renfermer plusieurs terminaisons sensibles fournies soit par une seule branche ramifiée, soit par plusieurs tubes à myéline. Dans une même papille on voit se terminer des nerfs et monter des vaisseaux : fait qui ruine absolument la distinction qu'on a tenté de faire entre les papilles vasculaires et les papilles nerveuses.

Les organes terminaux du tact sont situés, chez le Canard domestique, en général au voisinage des couches stratifiées de l'ectoderme. Souvent ces corps sont immédiatement adjacents à ces dernières, et n'en sont séparés que par la mince limitante du derme. Parfois cependant, surtout sur les bords latéraux des papilles, les corpus-

superficielles du derme du bec ou dans les papilles du coussinet linguale. Ces cellules (fig. 780) forment la charpente du corpuscule. Elles sont ovoïdes, leur protoplasma est formé par une substance claire, élastique et transparente comme le verre fondu, et il renferme un noyau vésiculeux voisin de la surface. Du pourtour du noyau part une striation granuleuse très régulière, qui de là rayonne en décroissant sur la cellule. Dans le cas le plus simple, celui où il n'y a que deux cellules, elles sont disposées l'une par rapport à l'autre comme les deux moitiés d'un fruit ovoïde, d'une pèche par exemple, qu'on aurait séparées puis juxtaposées derechef après en avoir extrait l'amande. Elles sont donc excavées en sens inverse sur leurs faces en contact, toujours parallèles à la surface générale du derme. Elles interceptent ainsi une cavité intercellulaire : c'est celle-ci qui reçoit le disque tactile. Tout autour des deux cellules conjuguées règne une capsule fibreuse, et entre celle-ci et les cellules, une couche endothéliale prolongeant la gaine de Henle de la fibre nerveuse correspondant au corpuscule. Cette couche endothéliale envoie entre les deux cellules, sur tout le pourtour de leur interligne, une expansion qui forme un diaphragme annulaire dans lequel le disque tactile est compris (RANVIER). Sur certains corpuscules, j'ai vu ce reflet se continuer sur la

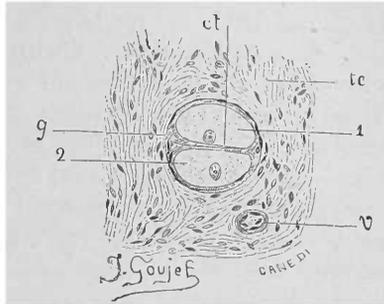


FIG. 780. — Corpuscule du tact simple de la langue du Canard. Fixation par les vapeurs osmiques dans la chambre humide (La coupe a passé en dehors de la cavité tactile). Coloration par la purpurine; conservation dans la glycérine. — (Ocul. 1, obj. 7 de Véricq, chambre claire.)

1, 2, les deux cellules tactiles, avec leur noyau placé près de la surface et leur protoplasma parcouru par des stries granuleuses radiées à partir du noyau; — *g*, gaine enveloppant le corpuscule; elle est formée par la gaine de Henle de la fibre nerveuse afférente et redevient multilamellaire; — *ct*, cloison formée par cette gaine et dans l'écart (sur ce point linéaire) de laquelle se développe la cavité tactile; — *tc*, tissu connectif; — *v*, vaisseau.

cules terminaux sont plus profondément situés. Ils sont alors séparés de l'ectoderme par des bandes de tissu connectif fasciculé.

Dans leur trajet ascendant, les tubes nerveux qui se rendent aux corpuscules du tact sont accompagnés : 1° par une mince gaine lamelleuse; 2° par des faisceaux épais de fibres connectives parallèles à leur direction. Avant d'atteindre le corpuscule terminal, le tube nerveux à myéline montre des segments interannulaires de plus en plus courts; et il aborde le corpuscule du tact, soit directement, soit en le contournant légèrement.

Pour étudier avec fruit les corpuscules du tact de la langue et du bec du Canard, il convient de les observer d'abord sur des fragments du bourrelet marginal et des coussinets latéraux fixés par l'acide osmique, puis sur d'autres préparés par la méthode de l'or. Les colorations et les coupes se font dans l'un et l'autre cas par les procédés ordinaires.

paroi de la cavité intercellulaire en s'accolant à la surface concave des cellules tactiles. Mais ordinairement le disque tactile, circulaire ou elliptique quand on l'observe de front coloré par l'or fusiforme quand on le voit de profil, et par conséquent lenticulaire et biconvexe (voy. fig. 781), occupe la perte de substance du diaphragme endothélial. Sa constitution est fibrillaire (RANVIER), comme on peut s'en convaincre en le sectionnant en travers, perpendiculairement à la direction de sa fibre nerveuse afférente quand il a été fixé par l'acide osmique, puis ensuite coloré par le chlorure double d'or et de potassium. On voit la coupe de ses fibrilles, épanouissement ou arborisation compacte de celles du filament axile, sous forme d'une multitude de petits champs. — Pour former le disque tactile, une fibre nerveuse à myéline entourée de sa gaine de Schwann et de sa gaine de Henle, monte d'abord droit vers le corpuscule; puis elle s'incurve plus ou moins brusquement pour pénétrer horizontalement dans l'écart des deux cellules. Elle perd sa myéline en traversant la capsule fibreuse de celles-ci, et s'épanouit dans leur interligne en un disque tactile. Sa gaine de Henle se continue avec l'endothélium doublant la capsule fibreuse et fournissant le diaphragme de la cavité intercellulaire. En aucun cas on ne voit les fibrilles du disque tactile se continuer, comme le croyait MERKEL, avec les stries granuleuses parcourant le protoplasma transparent des cellules tactiles. Celles-ci ne sont donc pas, comme il le croyait, des cellules terminales des nerfs (*Endkolben*): la terminaison sensitive est ici, comme partout ailleurs, intercellulaire et libre.

En revanche, la signification morphologique des cellules globuleuses me paraît être celle-ci : je les considère comme des formations de soutien qu'on doit rattacher à la gaine des nerfs. Autrement dit, ce sont des cellules du tissu fibro-hyalin intravaginal. Elles sont, en effet, développées à l'intérieur de la capsule fibreuse doublée d'un prolongement de la gaine endothéliale du petit cordon nerveux sensitif devenu unitubulaire dans le derme. Elles ressemblent absolument aux cellules hyalines du nodule sésamoïde de la Grenouille. Comme ces dernières, elles renferment des granulations; seulement celles-ci, au lieu de former un petit amas distinct au voisinage du noyau, dessinent les séries régulières d'une striation élégante.

Quand les corpuscules du tact de la langue et du bec du Canard sont constitués non plus par deux, mais par trois ou un plus grand nombre de cellules globuleuses superposées en pile, l'empilement se fait toujours perpendiculairement à la surface du derme. La fibre nerveuse sensitive, toujours unique, commandant un tel corpuscule composé, lui fournit autant de disques tactiles qu'il compte d'interlignes : — c'est-à-dire autant qu'il y a de cellules globuleuses moins une. La pile de cellules globuleuses est alors entourée d'une seule et

unique capsule fibreuse, doublée d'un prolongement endothélial de la gaine de Henle qui enveloppe ainsi tout l'ensemble. La fibre nerveuse perd sa myéline en traversant la capsule; puis elle se divise pour donner une branche à chacun des disques tactiles (fig. 781). Toutefois, RANVIER (1) a observé quelquefois une disposition intéressante: après s'être étalée pour former un disque dans un interligne d'un corpuscule composé, le nerf se reconstitue au delà de ce disque en une fibre qui va gagner l'espace intercellulaire supérieur, et s'y épanouir derechef en un disque, cette fois terminal. Ceci montre qu'une tige nerveuse fibrillaire peut être impressionnée tout aussi bien par sa continuité que par son extrémité terminale, et c'est là une notion d'assez grande importance.

A côté des corpuscules composés, il peut y en avoir de gémés. Un corpuscule, formé de quatre cellules globuleuses entourées d'une seule et même capsule fibreuse doublée d'une couche endothéliale également commune à l'ensemble, aura trois disques tactiles. Mais si, la capsule fibreuse restant commune, la gaine endothéliale se subdivise en deux, dont chacune entoure deux cellules globuleuses du groupe, il n'y a plus que deux disques tactiles en tout: l'interligne où passe la cloison endothéliale n'en contient pas. On a alors affaire à des corpuscules du tact jumeaux (2).

Dans tous les cas, les disques tactiles, pris dans les interlignes cellulaires comme entre les mors d'une pince, reçoivent l'impression des contacts extérieurs par l'intermédiaire des cellules globuleuses, élastiques et incompressibles, qui en même temps les protègent. Ils étalent leurs fibrilles terminales constitutives sur une surface maxima,

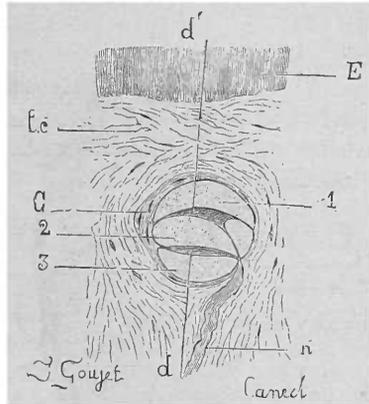


FIG. 781. — Corpuscule du tact composé du bec du Canard, formé par la superposition de trois cellules. — Fixation par la solution d'acide osmique à 1 p. 100; coloration par la purpurine; conservation dans la glycérine. — (Obj. 7, ocul. 1 de Véricq, tube levé; chambre claire).

1, 2, 3, première, seconde et troisième cellules tactiles du corpuscule composé répondant à deux terminaisons nerveuses par les disques tactiles *d* et *d'* des deux branches amyéliniques issues de la fibre nerveuse à myéline *n*, qui commande le corpuscule. — Le disque tactile *d* est vu de profil; le disque tactile *d'* est vu dans la largeur de son étalement entre les cellules tactiles 1 et 2: on reconnaît ainsi qu'il s'étale entre les deux comme le limbe d'une feuille plane; — E, épithélium de la couche profonde de l'ectoderme du bec; — *tc*, tissu conjonctif superficiel du derme du bec; — C, capsule du corpuscule du tact.

(1) RANVIER, *Traité technique d'histologie*, 2^e édition, p. 697.

(2) RANVIER les a décrits sous le nom de « corpuscules compliqués » (*Traité techn.*, 2^e édit., p. 697).

parallèle à celle du derme. D'autre part, à leur égard, les cellules globuleuses, bien que différenciées au sein du derme, jouent le même rôle fonctionnel que les cellules globuleuses différenciées dans le corps de Malpighi par rapport aux ménisques tactiles.

Corpuscules de Meissner. — Les corpuscules de Meissner (1) sont

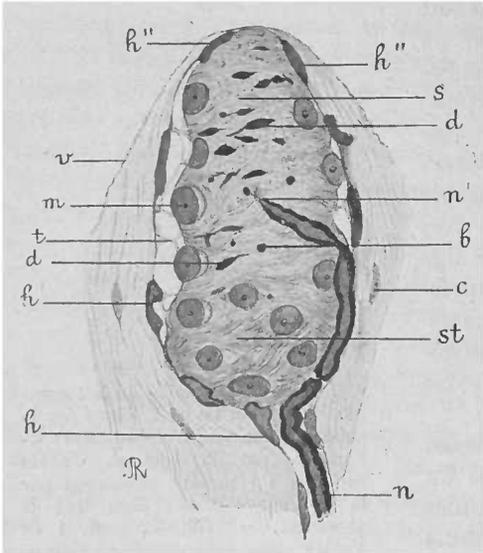


FIG. 782. — Coupe sagittale d'un corpuscule du tact formé d'un seul segment, pris dans la pulpe d'un doigt de l'Homme et préparé par la méthode indiquée dans le texte. Conservation dans la glycérine.

n, fibre nerveuse à myéline entourée de sa gaine de Henle; — *n'*, terminaison du manchon de myéline à la surface du corpuscule; — *b*, branche du bouquet de Fischer coupée en travers; *dd*, disques tactiles du bouquet de Fischer compris tous horizontalement dans l'épaisseur de la coupe; — *h*, noyau multiforme de la gaine de Henle; — *h', h''*, noyaux multiformes du prolongement de la gaine de Henle au pourtour du corpuscule; — *m*, noyaux ronds et vésiculeux répondant aux cellules marginales de soutien: la coupe sagittale étant un peu oblique, on les voit de front à la surface du corpuscule dans le tiers inférieur de la figure; — *t*, mésos de la petite cavité vaginale fournie par la gaine de Henle autour du corpuscule: leurs fibrilles connectives se continuent avec la fibrillation du stroma *s* vu en coupe et *st*, vu de front par sa surface; — *c*, cellules du tissu conjonctif péricorpusculaire de la papille; — *v*, vitrée du derme avec ses denticulations répondant à la coupe de ses sillons.

les organes les plus différenciés du toucher. Aussi les trouve-t-on chez l'Homme dans les régions du tégument spécialisées pour devenir le siège de ces sens, et qui, en étant préhensibles, sont aussi les agents de l'appréciation des formes et des qualités de résistance des objets extérieurs. Telles la pulpe des doigts et des orteils chez l'Homme et les Singes, et chez les Atèles les papilles très développées de la queue prenante (JOBERT). Cette dernière joue effectivement le rôle d'une main supplémentaire. — Sans aucune exception, les corpuscules de Meissner n'existent que dans les portions glabres de la peau. Les régions velues ne renferment, en tant qu'organes du toucher, que des poils tactiles plus ou moins développés.

Chez l'Homme, les corpuscules de Meissner sont surtout abondants dans la pulpe des doigts et des orteils, et plus nombreux et développés au niveau de celle de la phalange. Ils occupent la majeure partie

(1) Ils ont été découverts par WAGNER et MEISSNER (Ueber das Verhandensein bish. unbekannter eigenthümlicher Tastkörperchen (*Göttinger Nachrichten*, n° 2, 1852).

des papilles, mais toutes n'en contiennent pas. Celles qui renferment un corpuscule du tact ne sont pas par cela même dépourvues de vaisseaux comme on l'avait cru d'abord. Le corpuscule de Meissner occupe dans ce cas une région; le bouquet vasculaire une autre, comme l'a montré THIN (1). Chaque corpuscule du tact a la forme d'une olive et peut être ou simple, ou composé. Dans ce dernier cas, il est constitué par l'union de plusieurs segments le plus souvent superposés (THIN). Chaque segment (fig. 782) répond à la distribution d'une fibre nerveuse à myéline. Le corpuscule est placé debout dans le corps papillaire, perpendiculairement à la surface de la peau. Son extrémité supérieure bute souvent contre la vitrée dermique, mais en aucun cas elle ne s'engage dans le corps de Malpighi comme l'avait admis JOBERT. Par les méthodes ordinaires (2), on ne peut rien savoir de la structure interne des segments, sinon ceci : ils sont parcourus par une striation fibrillaire fine rappelant la disposition d'un fil pelotonné sans ordre dans un sens général transversal. A leur surface, on distingue des noyaux dont les uns sont arrondis et les autres multiformes; ce sont les noyaux marginaux de RANVIER (3). Chez les jeunes sujets, un certain nombre de noyaux, tous arrondis, sont engagés dans l'épaisseur du segment. — La fibre nerveuse à myéline atteint chaque corpuscule, lorsqu'il est simple, par son extrémité profonde et en général sur le côté. Elle s'applique sur la masse du corpuscule et à sa surface, décrit ou non autour de lui plusieurs tours de spire, et enfin perd sa myéline au niveau d'un étranglement annulaire. Quand le corpuscule est formé de plusieurs segments, la fibre à myéline correspondante, qui souvent provient d'un bouquet préterminal issu d'une seule fibre et situé au niveau ou un peu au-dessous du segment le plus inférieur, se comporte de la même façon après avoir monté en spirale jusqu'au segment où elle doit se terminer (fig. 783).



FIG. 783. — Coupe sagittale d'un corpuscule du tact formé de trois segments, traité par la méthode de l'or. (D'après FISCHER).

On a beaucoup discuté sur la façon dont s'opère cette terminaison, mais la question a été résolue par FISCHER (4) au moyen de la méthode de l'or (procédé de LOEWIT). Il a montré que de la fibre, à myéline ter-

(1) THIN, Ueber den Bau der Tastkörperchen (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences de Vienne*, t. LXVII, 1873).

(2) Fixation par l'alcool fort ou les bichromates et même fixation de petits fragments par la solution d'acide osmique suivie de colorations électives.

(3) RANVIER, *Traité technique d'histologie*, 2^e édition, p. 706.

(4) FISCHER, Ueber den Bau der Meissner'schen Tastkörperchen (*Arch. f. mikrosk. Anat.*, t. XI, 1875).

minée par un dernier étranglement anulaire au niveau de chaque segment du corpuscule composé, il se dégage une arborisation fibrillaire extrêmement élégante dont les branches, plus ou moins nombreuses, pénètrent la substance propre du segment. Elles s'y arborisent dans tous les sens et portent des bourgeons latéraux ou terminaux de dimensions et de formes variables : boutons, bulbes plus ou moins pédiculés, disques plats en forme de feuille de laurier ou ménisques excavés en divers sens, appendus aux branches embrouillées et souvent redoublées, mais se projetant ou s'étalant à *peu près tous dans le sens transversal*, parallèlement à la surface du tégument et lui présentant ainsi le maximum de surface nerveuse impressionnable. Cette arborisation, dont toutes les branches finissent par des extrémités libres en forme de bourgeon ou de feuille, rappelle un bouquet : c'est le *bouquet de Fischer* (fig. 784).

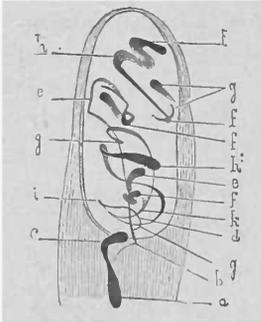


FIG. 784. — Le « bouquet de Fischer » d'un corpuscule du tact unisegmentaire vu à peu près dans son ensemble sur une préparation faite par la méthode de l'or. (D'après FISCHER).

cc, fibre nerveuse afférente; — *ibgd*, marche redoublée en arabesque de la tige du bouquet à l'intérieur du corpuscule; — *g'e*, inflexions en arabesques de cette même tige dans sa portion supérieure; — *fhg*, disques terminaux et latéraux fournis par la tige du bouquet sur son trajet ou à l'extrémité de ses branches.

Pour se rendre compte des rapports des branches de distribution et des rameaux terminaux du bouquet de Fischer avec les éléments de la charpente conjonctive dans chaque segment, il faut étudier cette charpente analytiquement. Quand, dans le derme fixé par injection interstitielle d'acide osmique à 1 pour 100, le liquide a atteint un corpuscule du tact par la voie même que suit sa fibre nerveuse afférente, de manière à le développer de dedans en dedans (1), on reconnaît aisément (fig. 782, *m, h, h', h''*) que les « noyaux marginaux » se sont séparés en deux séries. L'une d'elles répond à un revêtement de cellules plates à noyaux multiformes, limitant un petit espace

(1) Dans les fragments du derme de la pulpe des doigts de l'Homme fixés par l'acide osmique en solution à 1 pour 100, les corpuscules de Meissner sont très bien fixés, mais ils sont en revanche revenus sur eux-mêmes tout comme si l'on avait employé l'alcool fort. Ceci tient à la grande délicatesse de leur stroma connectif, laquelle est tout à fait comparable à celle d'un nodule fibro-hyalin de la gaine lamelleuse des nerfs des solipèdes. On voit très bien la fibre à myéline embrasser en spirale les corpuscules et se terminer à la surface de leurs segments. On constate aussi l'existence d'une striation transversale entrecoupée, et celle des noyaux marginaux quand on a coloré les coupes avec le picrocarminate ou la glycérine hématoxylique très faible. De plus, dans les coupes minces, on voit manifestement des portions plus ou moins étendues de l'arborisation nerveuse de Fischer et même plusieurs des disques terminaux de celle-ci. Mais on n'arrive à des préparations tout à fait instructives que

que l'injection interstitielle a développé et fixé-développé autour du corpuscule du tact. La ligne des noyaux multiformes se continue, sur la fibre nerveuse afférente, avec des noyaux semblables qui sont ceux de sa gaine de Henle. L'autre série répond à des noyaux tous arrondis, engagés dans la substance propre du corpuscule du tact. L'espace développé par l'injection est parcouru par des trabécules délicats, réti-formes, ressemblant absolument à ceux traversant la cavité vaginale des faisceaux nerveux des collatéraux des doigts. De fait, la charpente du corpuscule est une formation du tissu fibro-hyalin intravaginal, homologue des nodules de soutènement que j'ai décrits plus haut (voy. t. I, p. 317). Elle résulte de l'intrication, dans le sens transversal surtout, d'une série de lames et de faisceaux conjonctifs fibrillaires délicats, qui interceptent un système de loges pour la plupart horizontales et empilées les unes sur les autres comme celles d'un gâteau feuilleté.

C'est dans ces loges que viennent s'étaler les terminaisons nerveuses

par une méthode particulière et en somme un peu laborieuse, que j'ai imaginée pour tourner la difficulté. — Elle consiste à choisir de préférence, parmi les doigts amputés qu'on veut étudier, ceux appartenant à des membres où existe un léger degré d'œdème (non pas inflammatoire, mais passif et dû à une lésion située à distance). Puis on pratique dans le derme, très superficiellement et dans des points très rapprochés de la pulpe de la phalange, une série d'injections interstitielles d'acide osmique à 1 pour 100 ou de mélange osmio-picrique. On attend quelques instants chaque fois avant de retirer la canule, afin que les parties que l'injection a déployées au sein du derme soient fixées dans cet état. On achève ensuite le durcissement par l'alcool fort. Au bout de vingt-quatre heures, on peut pratiquer des coupes qui doivent être très minces et bien perpendiculaires à la surface générale du derme, de façon à obtenir des sections sagittales du corps des papilles et des corpuscules du tact qu'elles renferment. On choisit pour l'observation les corpuscules qui ont été atteints par un jet de l'injection ayant filé le long de leur fibre nerveuse afférente. On les reconnaît d'emblée parce qu'ils semblent isolés au milieu d'un petit espace vide régnant soit sur tout leur pourtour, soit seulement sur un de leurs côtés. Leur charpente connective, au lieu de former une masse serrée et revenue sur elle-même, paraît constituée sous un faible grossissement par des fibres incolores nattées dans le sens transversal. Dans cet entrelacs, on voit la coupe des fibres amyéliniques qui sont d'un gris foncé et même un certain nombre de disques tactiles se présentant de profil. On colore alors la préparation avec l'éosine hématoxylique très faible, qui met en évidence les noyaux des cellules marginales de soutien et les noyaux multiformes de l'enveloppe endothéliale qui bordent la petite cavité, traversée par des tractus plus ou moins nombreux, dans laquelle le corpuscule semble comme suspendu. Quand j'ai décrit et figuré autrefois les corpuscules de Meissner (*Dict. encyclop. des sciences médic.*, art. SYSTÈME NERVEUX, p. 472), je n'avais pas imaginé cette méthode; et j'ai pris pour objet de ma description une coupe tangentielle comprenant la surface d'un corpuscule, car on y voit serpenter une fibre à myéline (fig. 13 de l'article précité). C'est pourquoi j'avais cru que les cellules de soutènement occupent toute l'épaisseur du corpuscule et n'avais point vu la ligne de cellules endothéliales limitant la petite cavité péricorpusculaire, laquelle n'est autre chose qu'un prolongement de la gaine de Henle de la fibre nerveuse afférente.

en forme de bulbes, de disques ou de ménisques tactiles moulés sur les petits espaces interlamellaires (fig. 785). Sur la marge du corpuscule, on peut voir que les noyaux marginaux répondent tous à des cellules à protoplasma clair, dont certaines sont ovoïdes ou globuleuses : ce

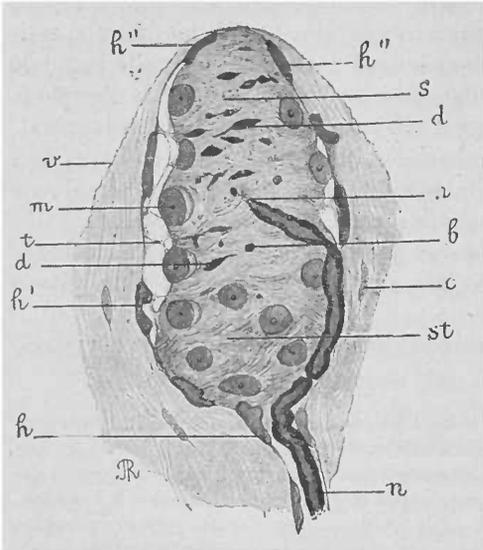


FIG. 785. — Coupe sagittale d'un corpuscule du tact formé d'un seul segment, pris dans la pulpe d'un doigt de l'Homme et préparé par la méthode indiquée dans le texte. Conservation dans la glycérine.

n, fibre nerveuse à myéline entourée de sa gaine de Henle; — *n'*, terminaison du manchon de myéline à la surface du corpuscule; — *b*, branche du bouquet de Fischer coupée en travers; — *dd*, disques tactiles du bouquet de Fischer compris tous horizontalement dans l'épaisseur de la coupe; — *h*, noyau multiforme de la gaine de Henle; — *h', h''*, noyaux multiformes du prolongement de la gaine de Henle au pourtour du corpuscule; — *m*, noyaux ronds et vésiculeux répondant aux cellules marginales de soutien: la coupe sagittale étant un peu oblique, on les voit de front à la surface du corpuscule dans le tiers inférieur de la figure; — *t*, mésos de la petite cavité vaginale fournie par la gaine de Henle autour du corpuscule: leurs fibrilles connectives se continuent avec la fibrillation du stroma *s*, vu en coupe et *st*, vu par sa surface; — *c*, cellules du tissu conjonctif péricorpusculaire de la papille; — *v*, vitrée du derme avec ses denticulations répondant à la coupe de ses sillons.

sont des cellules connectives caractéristiques du tissu fibro-hyalin, bien qu'ici elles ne soient pas godronnées. Elles sont d'ailleurs anciennement connues, et LANGERHANS (1) avait même supposé à tort qu'elles forment la totalité du stroma, en se superposant comme des coins mis en pile les uns sur les autres. — La charpente du corpuscule de Meissner, ainsi constituée par un petit nodule de tissu fibro-hyalin très délicat, réalise de la sorte un milieu élastique et éminemment propre à transmettre, avec ménagement, les impressions extérieures aux extrémités nerveuses. Celles-ci y sont orientées toutes ou à peu près toutes transversalement, de façon à présenter aux contacts une surface impressionnable maximale sur des points très multipliés.

L'étude du développement, faite par RANVIER (2) à l'aide de la méthode de l'or, montre que les corpuscules du tact correspondent, chez le nouveau-

(1) P. LANGERHANS, Ueber Tastkörperchen und Rete Malpighi (*Arch. f. mikrosk. Anatomie*, t. IX, p. 726, 1873).

(2) L. RANVIER, Nouvelles recherches sur les corpuscules du tact (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, 27 décembre 1886).

né, à un petit bouquet de Fischer occupant le sommet des papilles et dont les branches s'étalent horizontalement au-dessus d'un petit îlot de cellules rondes, qui semble à la fois le soutenir et le presser contre la vitrée. Cinquante jours après la naissance, le bouquet terminal a pris un grand développement et on trouve des cellules rondes dans l'écart de ses branches. « Au sixième mois, le lobe supérieur des corpuscules composés a pris sa forme définitive ; il est bien limité et, dans son intérieur, on aperçoit un certain nombre de bouquets terminaux séparés les uns des autres par des cellules qui sont légèrement aplaties transversalement. » Puis il se forme un second lobe au-dessous du premier de la même manière. Les corpuscules du tact se développent donc ici de haut en bas, entre la vitrée et le derme. C'est pourquoi, contrairement à ce qu'on observe pour ceux des oiseaux, tous, simples ou composés, touchent cette vitrée par leur extrémité supérieure. A mesure que l'enfant avance en âge, les cellules de soutien, d'abord nombreuses entre les branches de l'arborisation à l'intérieur du corpuscule, sont rejetées à sa périphérie et finissent par devenir à peu près toutes marginales. Elles ont évidemment, comme le fait remarquer RANVIER, la même signification essentielle que les cellules globuleuses des corpuscules du tact des palmipèdes. Ce sont des éléments conjonctifs différenciés en cellules de soutènement, et non pas des cellules nerveuses terminales comme le soutenait MERKEL (1).

§ 3. — TERMINAISONS NERVEUSES SENSITIVES INTERSTITIELLES : — CORPUSCULES PACINIENS. ORGANES MUSCULO-TENDINEUX

Outre leurs terminaisons dans les corpuscules du tact dont le rôle physiologique est aujourd'hui bien déterminé, les nerfs sensitifs entrent dans la constitution d'organes terminaux particuliers, occupant divers points du tissu conjonctif et dont la fonctionnalité est beaucoup moins précisée. Dans ces terminaisons nerveuses qui se font, soit par des tiges libres, soit par des renflements en forme de bulbes ou de boutons, les disques et les ménisques tactiles ont entièrement disparu.

Corpuscules paciniens. — Je rangerai sous cette dénomination toute une série de petits organes terminaux répondant à des modifications plus ou moins accusées d'un seul et même type, fourni par les *corpuscules de Pacini ou de Vater*, que chacun connaît (2). En voici

(1) MERKEL, *Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere* (Rostock, 1880, p. 139).

(2) En 1741, A. VATER décrit, sous le nom de papilles nerveuses cutanées, de petits corps ovoïdes appendus aux branches des nerfs qui se distribuent à la peau

l'énumération : « Corpuscules de Pacini », tels que ceux de l'hypoderme de la pulpe des doigts de l'Homme ou du mésentère du Chat. « Corpuscules de Herbst », tels que ceux de la langue et du bec des oiseaux : ils sont engagés dans le derme et reçoivent souvent une branche de bifurcation d'une fibre nerveuse qui donne un autre rameau à des corpuscules du tact (fig. 786). « Corpuscules de Golgi-Mazzoni », qui sont tout petits et se comportent comme ceux de Herbst par rapport aux fibres nerveuses sensibles se terminant par des arborisations libres sur les tendons. « Corpuscules de Krause » engagés dans la conjonctive oculaire. « Cylindres terminaux de Ruffini » occupant l'hypoderme de la pulpe des doigts et des orteils. On trouve, en outre, de nombreuses formes de passage entre ces va-

de la paume de la main (A. VATER, *Dissertatio de consensu partium corp. humani*, etc. Vittembergae, 1741). Mais son observation passa inaperçue. Un anatomiste contemporain, le professeur PACINI, retrouva et décrivit les mêmes corps dont la nature nerveuse fut mise ensuite hors de doute par HENLE et KÖLLIKER. Les travaux de LEYDIG, KEFERSTEIN, W. KRAUSE, GRANDRY, W. ENGELMANN, etc., ont éclairé d'une vive lumière la structure de ces corpuscules. A. RAUBER et HERBST en ont étudié la distribution, le premier dans les articulations, le second dans le tissu cellulaire sous-cutané. On les trouve en abondance dans les cônes fibreux de la peau de la pulpe des doigts et des orteils ; il en existe quelques-uns le long des nerfs de la peau de la face dorsale de la main et du pied, de l'avant-bras, du bras, du col. On les rencontre aussi dans les nerfs de la mamelle, du mamelon, et appendus aux ramifications du nerf honteux interne. D'après KÖLLIKER, ils existent sans exception le long des nerfs de tous les grands plexus sympathiques, en avant et sur les côtés de l'aorte abdominale, derrière le péritoine, et enfin dans le mésentère. Les corpuscules de Pacini du mésentère du Chat sont surtout volumineux, isolés et nombreux ; aussi les prend-on fréquemment comme objets d'étude.

Ils ne sont, comme on le voit, nullement spéciaux à l'Homme : de nombreuses espèces animales en possèdent, et ils sont surtout abondamment répandus dans les papilles du derme subjacent au thécorhynque ou bec de la plupart des palmipèdes (LEYDIG) et du Flamant rose (JOBERT). Chez ces animaux, au lieu d'être enfoncés dans la région profonde du derme ou dans le tissu connectif sous-cutané comme chez l'Homme, ils sont placés presque au contact du corps muqueux de Malpighi, à la façon des nombreux corpuscules du tact qui les environnent. Les corpuscules de Pacini du bec de Canard sont plus petits que ceux de la pulpe des doigts de l'Homme : ces derniers, en effet, peuvent acquérir des dimensions colossales et mesurer, par exemple, 4 millimètres de longueur. Ils sont alors très favorables pour l'étude des enveloppes, tandis que ceux des oiseaux le sont davantage pour l'analyse de la terminaison nerveuse.

Si, sur un doigt humain simplement frais (il n'est pas nécessaire que le doigt vienne d'être retranché sur le vivant pour faire cette étude), l'on fend la peau de la pulpe à l'aide du ra-oir, au niveau de la troisième ou de la deuxième phalange, et si ensuite on écarte avec des pinces les deux lèvres de l'incision, l'on voit, au milieu des pelotons adipeux colorés en jaune, de petits grains ovoïdes, solitaires ou réunis par paires, et qui présentent une coloration d'un blanc pur avec l'éclat et le chatouement de la perle. Ce sont les corpuscules de Pacini. Si on les dissèque, on reconnaît qu'ils reçoivent chacun, à l'un de leurs pôles et parfois aux deux, un minime tronçonneau nerveux.

riétés de terminaisons nerveuses sensibles ; il faut donc les considérer comme appartenant à une seule et même famille morphologique.

Corpuscules de Pacini. — Les corpuscules de Pacini de l'hypoderme de l'Homme ou ceux du mésentère et du mésocôlon du Chat, ont la même structure générale ; mais les seconds sont plus volumineux. Ils affectent la forme d'une petite perle allongée, chatoyante et brillante, appendue par un pédicule aux petits filets nerveux. Ce pédicule répond à une fibre nerveuse à moelle entourée d'une gaine lamelleuse épaisse, mais formée d'un grand nombre de lamelles très minces.

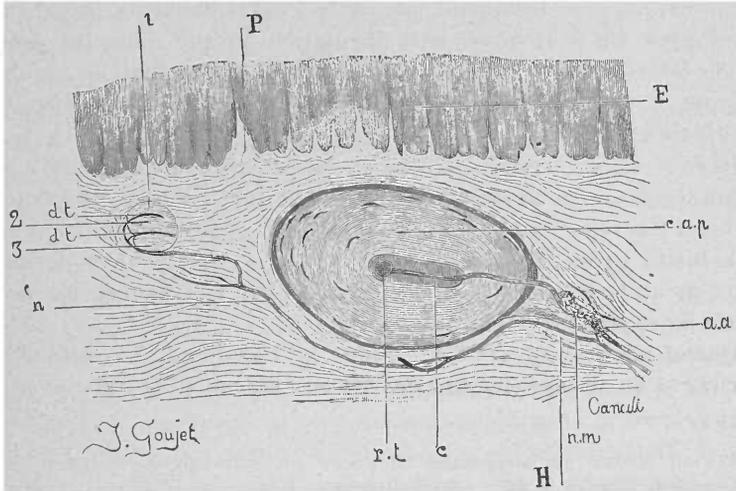


FIG. 786. — Corpuscule du tact composé et corpuscule pacinien du bec du Canard pris dans une coupe du thécorhynque (méthode de l'or) où les deux corpuscules sont commandés par les branches d'un seul et même fascicule nerveux.

H, gaine de Henle du fascicule nerveux dont les fibres se terminent dans le corpuscule du tact et dans le corpuscule pacinien ; — *aa*, fibre destinée au corpuscule pacinien et recevant une anastomose de celle *n'* qui donne une branche au corpuscule du tact ; — *nm*, fibre du corpuscule du tact, tordue en boucle avant d'aborder celui-ci ; — *rt*, terminaison en pompon du cylindre-axe de cette fibre dans la massue *c* du corpuscule pacinien ; — *cap*, capsule stratifiée du corpuscule pacinien ; — 1, 2, 3, cellules tactiles du corpuscule du tact ; — *dt*, *dt*, ses deux disques tactiles ; — *E*, couche profonde de l'épithélium malpighien du bec ; — *P*, relief d'une papille sous l'épithélium.

Le corpuscule lui-même est constitué par des capsules emboîtées, résultant du développement, et en même temps de l'écart successif et à angle vif autour de lui, de chacune des lamelles de la gaine en commençant par les plus externes. Ces capsules entourent et circonscrivent, de la sorte, une cavité centrale en forme de massue — la *massue centrale* — que leur transparence permet de distinguer sur le corpuscule examiné dans son propre plasma, et qui renferme une substance granuleuse et réfringente. C'est dans l'axe de cette massue et dans la substance qu'elle contient que se termine la fibre nerveuse afférente. — Arrivée par l'un des pôles du corpuscule, elle s'engage

dans la paroi de ce dernier et traverse droit les capsules emboîtées sans perdre sa myéline. Juste au niveau de l'entrée de la fibre dans la cavité en massue, la myéline disparaît ; le dernier segment interannulaire finit par une extrémité effilée d'où se dégage le cylindre d'axe. Celui-ci, très nettement fibrillaire, de diamètre presque égal à celui de la fibre à moelle qui l'a fourni et conséquemment s'étant renflé, monte dans l'axe de la cavité centrale. Dans ce trajet, il se divise et se subdivise et donne même des branches latérales. Ces branches se divisent elles-mêmes ; elles se contournent de diverses manières, puis se terminent par de petits renflements inégalement développés. On peut suivre leur fibrillation jusque dans les renflements terminaux, à la surface desquels une ponctuation régulière marque la fin des fibrilles. On a donc affaire ici à une arborisation terminale cylindraxile.

Dans certains corpuscules, il n'en est pas ainsi. Le cylindre d'axe, dépouillé de sa gaine de myéline, ne fait que traverser la cavité en massue. Parvenu au pôle opposé, il reprend sa gaine myélinique pour franchir la paroi derechef et aller plus loin, soit pour se terminer dans un autre corpuscule de Pacini, soit pour en traverser un second avant de se terminer dans un troisième.

Quand on a traité les corpuscules de Pacini, par la méthode de l'or (1) et qu'on les sectionne ensuite en long ou en travers on recon-

(1) Pour étudier les corpuscules de Pacini, on peut enlever l'un d'eux sur le mésentère du Chat et le fixer pendant quelques heures par la solution osmique à 1 pour 100 ; ou bien on pratique sur le trajet des collatéraux des doigts récemment amputés une injection interstitielle d'acide osmique à 1 pour 100. On choisit les corps de Pacini entourés de pelotons adipeux nettement colorés en noir, pour être sûr que l'injection les a bien atteints et fixés. On les dissèque, et on les colore en masse pendant vingt-quatre à quarante-huit heures avec le carmin aluné ; puis on les lave, on achève le durcissement par l'alcool et ensuite on pratique les coupes, sagittales ou transversales, à main levée, le corpuscule étant tenu et orienté dans une fente d'un cylindre de moelle de sureau. On peut aussi faire les coupes sur le corpuscule simplement fixé par l'acide osmique, et les colorer ensuite avec l'éosine hématoxylique. On les traite par l'alcool éosiné, puis par les deux essences de girofle et de bergamote et on monte dans le baume. On obtient de la sorte des préparations à la fois persistantes et magnifiques.

Dans l'hypoderme des doigts traités par la méthode de l'or (procédé du jus de citron), les corps de Pacini montrent le plus souvent leurs lames concentriques et les rapports de celles-ci avec le funicule, d'une façon particulièrement évidente ; mais quelquefois la réduction de l'or est trop complète, et le corpuscule paraît coloré uniformément en violet. On remédie à cet inconvénient en faisant tomber sur les coupes quelques gouttes d'une solution de cyanure de potassium à 1 pour 100 (RANVIER, *Traité technique*, p. 713). On voit alors la décoloration s'opérer de la surface vers la profondeur. Quand elle est suffisante pour permettre l'observation, soit des lames, soit des espaces interlamellaires et des cellules endothéliales qu'ils renferment, ou bien pour mettre en évidence la terminaison nerveuse dans la cavité en massue, on l'arrête en ajoutant de l'acide formique à la préparation.

naît aisément que, dans chaque interligne des capsules emboîtées les unes dans les autres qui constituent leur enveloppe, il existe une rangée de cellules plates colorées en violet et formant aux capsules un revêtement continu sur leur plan de contact. La dernière capsule qui entoure la cavité de la massue est également limitée par une rangée de ces cellules plates. Autour de cette cavité, les lames capsulaires sont superposées en ordre serré et deviennent d'autant plus minces qu'elles en sont plus voisines. A la périphérie du corpuscule, elles sont également serrées les unes contre les autres, mais beaucoup moins minces. Dans la région moyenne, les lames capsulaires sont très épaisses et transparentes ; elles sont aussi beaucoup plus susceptibles de se gonfler que les extrêmes, soit par l'eau, soit par les acides dilués qu'on emploie en appliquant la méthode de l'or. Sur les préparations à l'acide osmique, on peut reconnaître que ces lames sont composées chacune de deux plans de fibres connectives noyées dans une substance fondamentale amorphe, très hygrométrique, et gonflée pendant la vie par un plasma abondant, surtout dans la région moyenne. Le plan le plus externe ne comprend que des fibres annulaires, le plus interne que des fibres longitudinales ; les deux plans sont reliés par des fibres transversales, qui les traversent à la façon de chevilles et affectent dans les coupes en travers du corpuscule une direction rayonnante. Dans les capsules internes et dans les superficielles, qui sont à la fois plus minces que les moyennes et disposées en ordre plus serré, ce sont les fibres connectives longitudinales qui prédominent (1).

J'ai dit que la fibre nerveuse abordant chaque corpuscule est entourée d'une gaine lamelleuse à feuilletts très nombreux et serrés. De prime abord, il semble que cette gaine suive la fibre jusqu'à son entrée dans la cavité en massue. Dans ce trajet, elle dessine autour du tube nerveux ce qu'on appelle le *funicule*. En réalité, la lamelle la plus externe de la gaine lamelleuse se continue, en se repliant à angle vif, avec la lame capsulaire la plus superficielle du corpuscule ; et la plus interne forme la paroi de la cavité en massue. Entre ces deux extrêmes, chacune à leur tour et de dehors en dedans, les lamelles de la gaine lamelleuse se continuent avec les capsules en fournissant l'origine de celles-ci par leurs reflets successifs. Chaque capsule est ainsi comparable à un ballon dont le col, représenté ici par la lamelle de la gaine lamelleuse qui a fourni la lame capsulaire,

(1) RANVIER (*Traité technique*, 2^e édit., p. 711) a donné des lames capsulaires une description qu'on peut considérer comme définitive pour les corpuscules de Pacini de l'Homme et du Chat. Elle diffère de celle donnée par A. KEY et G. RETZIUS en ce qu'elle comprend la description des fibres longitudinales et des fibres rayonnantes. Ces derniers auteurs pensaient au contraire que dans chaque lame capsulaire il n'y a que des fibres annulaires (*Studien in der Anatomie des Nervensystems*, 1876).

serait d'autant plus long et étroit, que la capsule devient plus interne.

Comme l'a constaté HOYER (1), la surface des corpuscules de Pacini est revêtue d'un endothélium continu, formé de grandes cellules à bords rectilignes tout à fait comparables à celles des gaines de Henle des nerfs.

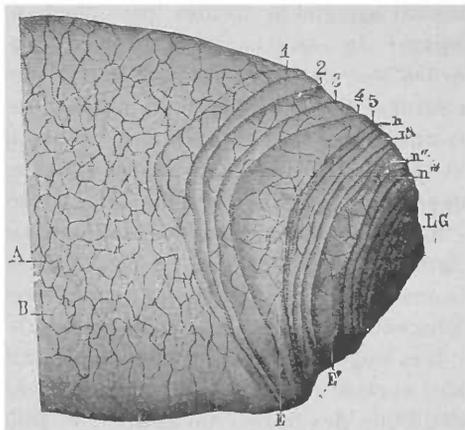


FIG. 787. — Une moitié d'un corpuscule de Pacini des doigts de l'Homme, préparé par section du bout, puis comprimé pour faire sortir ses lamelles avec leurs plans endothéliaux et enfin imprégné d'argent. Conservation dans le baume du Canada.

A, endothélium du premier espace interlamellaire exposé en 1; — B, endothélium du second espace interlamellaire exposés en 2; — 3, 4, 5, espaces interlamellaires suivants exposés avec leur endothélium aussi lui imprégné; — en *nn'*, on voit également se présenter des espaces interlamellaires revêtus d'endothélium exposé plus ou moins largement comme en *EE'*, mais on ne peut plus déterminer leur rang parce que les lamelles deviennent de plus en plus serrées; — LG, point répondant aux lamelles centrales très serrées et à la cavité en masse: là, l'argent s'est réduit en masse.

Il est facile de démontrer (fig. 787) que les cellules plates occupant les lignes concentriques intercapsulaires répondent également chacune à une couche endothéliale absolument semblable à celle de la surface (2). On peut ainsi en compter dix ou douze. Toutefois, quand elle arrive à la zone profonde à lamelles très serrées, l'imprégnation n'est plus régulière. On ne peut donc savoir si à ce niveau l'endothélium reste continu dans les espaces interlamellaires. En tout cas, lorsqu'après l'imprégnation d'argent on colore le corps de Pacini au carmin aluné et qu'on y fait des coupes sagittales, on voit que les noyaux des espaces interlamellaires de la gaine lamelleuse se continuent, à chaque pli

latéral des lames de celle-ci dans le funicule, avec la ligne des noyaux des couches épithéliales intercapsulaires. Il s'ensuit qu'on doit consi-

(1) HOYER, Ein Beitrag zur Histologie bindegewebiger Gebilde (*Arch. de Reichert et du Bois-Raymond*, 1865).

(2) Un corpuscule de Pacini de l'Homme est enlevé, puis coupé à l'un de ses bouts à l'aide d'un coup de ciseaux dorés; après quoi on l'aplatit légèrement avec une petite aiguille de bois ou d'ivoire. Comme il n'a pas été touché par le fer, on peut l'imprégner d'argent d'une façon satisfaisante. De plus, en l'écrasant légèrement auparavant, on a fait saillir sur l'extrémité sectionnée une série de capsules qui font pour ainsi dire hernie et sont étagées comme les tubes d'une lorgnette déployée. Chacune de ces capsules ainsi artificiellement exposées peut être observée sans qu'on soit trompé par des superpositions de plans. De plus, l'argent atteindra chacune d'elles directement. J'ai obtenu de cette façon des préparations qui montrent clairement que chaque lamelle possède sur ses deux faces un revêtement endothélial continu.

dérer l'enveloppe du corps de Pacini comme une gaine lamelleuse qui, brusquement, a pris au niveau du corps de Pacini un développement à la fois particulier et colossal.

La question du contenu de la cavité en massue a donné lieu à de nombreuses discussions (1). Ce contenu, réfringent et qui semble bien être dans le corpuscule enlevé sur le vivant délicatement strié en long, est coagulé par l'acide osmique sous forme d'une substance molle et semi-liquide, brunâtre, granuleuse comme un caillot de lymphe. La substance granuleuse semble aussi formée de couches concentriques sur les coupes transversales (SCHAFER). Elle renferme chez l'Homme et chez le Chat quelques noyaux appartenant à des cellules très délicates signalées par MERKEL (2), et qui de fait ressemblent assez aux cellules godronnées des nodules fibro-hyalins encore très peu développées, plongées comme je l'ai indiqué (voy. t. II, p. 347) dans une masse gélatineuse limitée par des trabécules intra-vaginales. Je crois qu'il s'agit encore ici d'une formation particulière de la gaine lamelleuse en vue du soutènement de la terminaison nerveuse ou du filament axile en transit dans la cavité centrale du corps de Pacini.

Celui-ci constitue chez l'Homme, le Chat, etc., un petit organe assez individualisé, volumineux et développé pour recevoir des vaisseaux sanguins propres, qui donnent un réseau capillaire dans les capsules superficielles et engagent seulement des anses plus ou moins longues dans les capsules moyennes. Ces capillaires sont compris dans l'épaisseur même des lames capsulaires; ils y sont limités par une paroi propre très épaisse, doublée d'une couche rameuse périvasculaire qui les sépare du tissu conjonctif de chacune des capsules dans lesquelles ils sont engagés (RANVIER).

Corpuscules paciniens de la langue et du bec des Oiseaux, ou Corpuscules de Herbst. — Ces corpuscules, tout d'abord étudiés par HERBST (3), puis plus tard par GRANDRY, réalisent à vrai dire le type le plus simple et histologiquement le mieux défini des terminaisons paciniennes. Beaucoup plus petits que les corps de Pacini des

(1) AXEL KEY et G. RETZIUS pensaient que le contenu de la massue est formé par un tissu conjonctif délicat, représentant le tissu intra-fasciculaire prolongé du petit nerf afférent uni-tubulaire. SCHAFER, de même qu'antérieurement KÖLLIKER (*Traité d'Hist.* 2^e éd. franc., p. 143), l'a considéré de son côté comme formé de couches emboîtées (The structure of the Pacini corpuscles *Quart. Journ. of microscopical Science*, t. XV. 1875, p. 137). MERKEL a ensuite prétendu que la massue est entièrement formée de cellules. On verra dans le texte que la constitution de la massue, qui est un milieu de soutènement intra-vaginal, prend en réalité une constitution variable dans les diverses espèces de corpuscules paciniens.

(2) MERKEL, *Ueber die Endigung der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere*, Rostock, 1880).

(3) HERBST, *Göttinger Nachrichten*, 1848.

mammifères, ils occupent chez les palmipèdes l'épaisseur du derme subjacent au bec corné, côte à côte avec les corpuscules du tact décrits plus haut. Le plus souvent, les troncules nerveux sensitifs qui parcourent ce derme donnent à la fois des branches aux corpuscules du tact et à ceux de Herbst. On voit même fréquemment une fibre nerveuse à moelle se résoudre en branches dont les unes vont aux corpuscules du tact et les autres à ceux de Herbst. On ne saurait donc douter que ces derniers ne soient des organes du tact ; seulement on ignore à quel mode précis de la sensibilité tactile ils répondent.

Chez le Canard domestique, leur enveloppe a une constitution plus simple que celle des corpuscules de Pacini de l'Homme et du Chien. Dans la portion périphérique, les lames capsulaires sont très épaisses et transparentes, gonflées par le plasma connectif et séparées par des espaces interlamellaires occupés par des plans endothéliaux, par suite très distants les uns des autres. L'épaisseur, qui est un peu plus considérable dans les lames moyennes, décroît ensuite dans celles plus profondes ; mais les traînées de cellules plates intercapsulaires se peuvent aisément compter. Dans le tiers interne, brusquement, l'aspect change. Les lames capsulaires deviennent de véritables lamelles serrées les unes contre les autres à la manière des traits concentriques au moyen desquels les graveurs expriment les ombres. Les lignes de cellules plates sont moins régulières qu'à la périphérie. Bref, cette région ressemble beaucoup à celle que j'ai appelée la « gaine hyaline » d'une gaine lamelleuse de nerf. Elle se colore également en brun par l'acide osmique.

La cavité en massue est, relativement au corpuscule entier, plus considérable que dans un corps de Pacini de l'Homme. Elle est bordée par une rangée unique de cellules prismatiques basses qui se continue dans le funicule avec l'endothélium de la cavité vaginale de ce dernier, occupée exactement par la fibre à myéline. Celle-ci dégage un cylindre d'axe à son extrémité, répondant à son point d'entrée dans la massue. Ce cylindre d'axe nu, assez souvent aplati comme un ruban (fig. 788), d'autres fois cylindroïde, se renfle progressivement en une sorte de spatule très allongée, admirablement striée en long et conséquemment formée de fibrilles distinctes. Il parcourt droit l'axe de la cavité et se termine au voisinage du pôle opposé à celui d'entrée, soit en se renflant progressivement en un bulbe terminal, soit par une extrémité arrondie comparable à un pompon de grenadier (voy. fig. 786) : c'est-à-dire formée de fibrilles rayonnant toutes au contact les unes des autres, de façon à former par leur ensemble une sphère régulière. — Ici, il n'y a aucun doute à avoir sur la nature du contenu de la massue : c'est une masse homogène semi-liquide que l'acide osmique colore en brun et que parcourt le cylindre-axe teint en noir enfumé, comme s'il était imprégné d'un plasma analogue à celui du corps de Malpighi.

Ce liquide, milieu incompressible et élastique, joue comme partout ailleurs le rôle d'un agent très délicat de soutènement du cylindre d'axe et de son pinceau terminal de fibrilles nerveuses réunies en houppe.

Corpuscules de Krause. — Les corpuscules qui portent ce nom ont été découverts en 1859 par KRAUSE (1) dans certaines muqueuses d'origine ectodermique, par exemple la peau des lèvres et surtout la

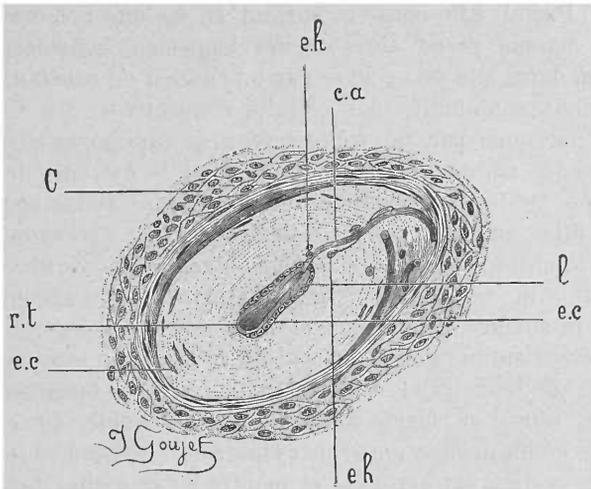


FIG. 788. — Coupe sagittale d'un corpuscule pacinien du bec du Canard fixé par les vapeurs osmiques dans la chambre humide, puis coloré à l'éosine hématoxylique et monté dans le baume par les procédés ordinaires.

eh, eh, noyaux de la gaine de Henle qui accompagne la fibre nerveuse *ea* jusque dans la cavité en massue; — *ec*, continuation, sous forme d'un épithélium cubique, de cet endothélium dans la massue: il règne sur tout le pourtour de celle-ci, qui renferme une substance demi-liquide *l*; — *rt*, élargissement terminal, fibrillaire du cylindre d'axe; — *ec*, noyaux capsulaires; — *C*, tissu péricorpuseulaire.

muqueuse conjonctivale dans son côté supérieur et externe (Ciaccio), c'est-à-dire dans le territoire sensitif commandé par la branche ophtalmique. Ils sont disposés, comme les grains d'une grappe, à l'extrémité des fibres nerveuses à myéline qui se branchent plus ou moins fréquemment en Y avant de les atteindre. Comme l'a démontré LONGWORTH (2), ce sont là des corpuscules paciniens particuliers en ce que leur cavité en massue a pris un énorme développement, tandis que leur paroi se réduit à un très petit nombre de capsules. Le tissu de

(1) Voyez à ce sujet le mémoire de KRAUSE qui résume l'historique et l'étude analytique des corpuscules qui portent son nom (*Die Nervenendigung innerhalb der terminalen Körperchen* (*Arch. f. mikr. Anatomie*, t. XIX).

(2) LONGWORTH, Ueber die Endkolben der Conjunctiva (*Arch. f. mikr. Anatomie*, t. XI, 1875).

soutènement occupant la massue est formé par des cellules polyédriques. Chez l'Homme, chaque corpuscule reçoit une ou plusieurs fibres nerveuses qui, avant de se terminer, s'enroulent en un peloton inextricable autour du corpuscule, puis le pénètrent en formant dans sa paroi des anses obliques (1).

Cylindres terminaux de Ruffini. — RUFFINI (2) a découvert, en 1891, une autre modification intéressante des terminaisons nerveuses du type de Pacini. Elle consiste surtout en ce que non seulement la cavité en massue prend alors un développement considérable, mais aussi qu'en outre elle est occupée par un *fuseau de soutien* formé par des faisceaux conjonctifs, des cellules connectives, des fibres élastiques et parcouru par un riche réseau de capillaires sanguins. La fibre nerveuse afférente aborde directement le cylindre terminal ou bien, à une petite distance de celui-ci, elle se divise en plusieurs branches filles qui s'y rendent isolément. A son niveau ou dans son voisinage immédiat, cette fibre unique ou ce groupe de fibres perdent leur myéline et dégagent une arborisation cylindraxile nue qui se déploie à la surface du fuseau et dans son épaisseur. Les branches de l'arborisation s'enchevêtrent de la façon la plus irrégulière, présentent sur leur trajet des renflements, puis se terminent par des extrémités libres en forme de bouton. L'ensemble du corpuscule affecte une configuration générale cylindrique. Quand on le coupe en travers, sa section est arrondie et montre les branches de l'arborisation disposées d'une façon irrégulièrement concentrique. Les rameaux terminaux se recourbent pour la plupart en dehors à la façon des demi-fleurons d'une inflorescence radiée. Il s'agit en somme ici d'un corpuscule pacinien dont la massue est devenue solide et vasculaire, et dont l'arborisation nerveuse s'est considérablement étendue, tandis que la formation capsulaire s'est absolument réduite (3).

(1) PONCET (de Cluny), *Recueil des travaux du laboratoire d'histologie du Collège de France pour l'année 1875*, pages 163, 179.

(2) RUFFINI, *Ulteriori ricerche sugli organi nervosi terminale nel connettivo tessuto cutaneo dei polpostr. del uomo, etc. (Lab. d'anat. norm. de l'Université de Rome, vol. IV, f. 3-4, 1896).*

(3) PASQUALE SFAMENI (Rech. comparatives sur les organes nerveux terminaux de RUFFINI, *commun. préalable in Anatomischer Anzeiger.*, t. IX, 1894, p. 671-676), a étudié ces organes par la méthode de l'or chez divers animaux (Homme, Chat, Singe). Il a constaté qu'ils peuvent exister côte à côte avec les corpuscules de Pacini dans l'hypoderme de la face palmaire des doigts et des orteils, palmaire des mains et plantaire des pieds. Ils sont, comme les corps de Pacini, engagés dans les pelotons adipeux des cônes fibreux de la peau ou du voisinage des glomérules sudoripares. Leur nombre est variable d'espèce en espèce, et même d'individu à individu. Dans la pulpe des doigts du Chien, où il n'y a jamais de corps de Pacini, ils sont très abondants. De même dans la plante du pied, où l'on trouve quelques corps de Pacini. Chez le Chat, ils prennent place en très grand nombre sur ces mêmes points à côté des corps de Pacini également nombreux. Chez le Singe, ce sont les corps de Pacini qui

Organes musculo-tendineux de Golgi. — GOLGI (1) a d'abord découvert des corpuscules paciniens de toute petite taille situés à l'union des muscles et des tendons. Ils sont arrondis ou ovalaires et rappellent les corpuscules de Krause par leur dimension et aussi parce que leur massue centrale renferme une arborisation cylindraxile compliquée. Mais ils en diffèrent en ce que leur formation capsulaire est beaucoup moins réduite. On les appelle quelquefois « corpuscules de Golgi-Mazzoni » ; car avec GOLGI, c'est MAZZONI qui en a donné la première bonne description. RUFFINI a trouvé entre les corpuscules de Golgi-Mazzoni et ceux qui portent son nom une série de formes de passage. De plus, P. SFAMENI (2) a constaté que non seulement ils prennent part à la constitution des appareils de la sensibilité interstitielle en se disposant à côté des « organes musculo-tendineux de Golgi », mais encore qu'ils peuvent prendre place, dans certains cas, avec des corpuscules de Pacini ordinaires dans l'hypoderme ou le derme. A côté d'eux aussi, dans les tendons et les expansions tendineuses de l'Homme, du Lapin, etc., on rencontre également de véritables corpuscules de Pacini.

Les *organes musculo-tendineux de Golgi* ont ceci de singulier, que par certains côtés ils ressemblent aux arborisations nerveuses des plaques motrices, et par d'autres aux corpuscules paciniens. Ils ont la forme de fuseaux plats disposés à la surface des tendons répondant à l'insertion des faisceaux primitifs ; ou bien ils prennent place sur de petits faisceaux tendineux qui, partis de la surface d'un tendon, s'engagent dans le muscle pour insérer des groupes particuliers de fibres musculaires. Chacun d'eux est constitué par un nombre variable d'arborisations terminales (de 2 à 30) enchevêtrées, comparables chacune à celle d'une éminence motrice terminale et provenant toutes d'une même fibre à myéline. Pour former ces arborisations, la fibre à moelle atteint l'organe musculo-tendineux par sa partie moyenne, soit directement, soit par les branches d'un bouquet préterminal dans lequel elle se résout en l'abordant. La gaine de Henle des fibres nerveuses se poursuit dans la capsule de l'organe, consistant dans une série de couches hyalines concentriques enfermant un petit nombre de noyaux plats dans leurs interlignes. Il s'agit donc encore ici d'une disposition pacinienne. En revanche, le contenu de la capsule est une substance

dominant, et de même chez l'Homme. On trouve à côté d'eux et des cylindres terminaux un certain nombre de corpuscules de Golgi-Mazzoni, tels que ceux des tendons et, à l'inverse des corps de Pacini ordinaires, ceux-ci sont quelquefois engagés dans la base des papilles qui d'autre part sont le siège bien connu des corpuscules de Meissner.

(1) GOLGI, *Sui nervi dei tendini dell'uomo e di altri vertebrati* (*Acad. des Sciences de Turin*, t. XXXII, 1880). On met aisément les organes musculo-tendineux en évidence, soit par la méthode de l'or, soit par celle du bleu de méthylène direct.

(2) P. SFAMENI, *loco citato*.

granuleuse rappelant celle d'une semelle de Kühne; et les arborisations cylindraxiles, dont les branches épaisses par places concourent en une sorte de plexus d'où se dégagent les tiges terminales, ressemblent beaucoup à celles d'une plaque motrice composée du Lézard: seulement ici elles sont encore plus complexes. Elles sont entièrement amyéliniques et chacune d'elles se dégage à l'extrémité des fibres nerveuses à myéline du bouquet préterminal, au moment où celles-ci abordent la cavité du corpuscule, étalée et aplatie comme celle d'un étui et remplie de substance granuleuse. — Les nerfs sensitifs qui se distribuent aux tendons et aux expansions tendineuses se subdivisent en branches plus ou moins nombreuses. Les unes donnent des fibres se rendant aux organes musculo-tendineux; tandis que d'autres fibres aboutissent soit à des corps de Pacini, soit à des corpuscules de Golgi-Mazzoni de la même région. Enfin, comme l'ont montré SACHS (1) et ensuite Tschiriew (2) chez la Grenouille, il y a aussi des fibres nerveuses qui, au lieu de se terminer dans des appareils spéciaux, dégagent à leur extrémité des arborisations amyéliniques se terminant par des tiges libres, soit à la surface des tendons, soit dans les espaces interfasciculaires de ceux-ci.

Pour terminer l'étude de la série pacinienne, il convient de dire un mot d'une variété très intéressante de corpuscules encapsulés, qui de leur côté établissent la transition entre les dispositifs de pure sensibilité et celui des fuseaux neuro-musculaires. Ce sont les « corpuscules neuro-musculaires » décrits par PILLIET et KERSCHNER. Ils consistent en des fuseaux allongés, composés de petits groupes de faisceaux musculaires striés serrés les uns contre les autres et très grêles. Ils renferment aussi des nerfs et des terminaisons nerveuses, soit mêlés aux faisceaux primitifs, soit séparés d'eux par des cloisons: le tout est entouré d'une gaine lamelleuse et constitue un fuseau neuro-musculaire complexe. Une variété, décrite en 1890 par PILLIET, possède une formation capsulaire tout à fait comparable à celle des corpuscules de Pacini: *corpuscules neuro-musculaires à gaine pacinienne*.

Signification générale des organes terminaux de la série pacinienne. — Tandis que la fonctionnalité des corpuscules du tact a été nettement déterminée en physiologie, particulièrement par les expériences bien connues des frères WEBER, on ne peut faire que des suppositions quant au rôle fonctionnel des corpuscules paciniens des diverses variétés. Tandis que l'existence d'un disque ou d'un ménisque tactile implique celle du toucher différencié dans l'organe qui les ren-

(1) SACHS, Die Nerven der Sehnen (*Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1875).

(2) Tschiriew, Sur les terminaisons nerveuses dans les muscles striés (*Arch. de Physiologie*, t. VI, p. 89).

ferme, on ne peut plus ici passer de la forme à la fonction. On répète toutefois que les corps de Pacini et leurs dérivés répondent à la notion du *sens des pressions*. Ceci a été dit parce qu'on les trouve surtout dans la peau, là où des pressions s'exercent, c'est-à-dire dans les régions préhensiles ou servant aux appuis : paume des mains, plante des pieds, bec et langue des palmipèdes, pulpe des pattes et des doigts du Chat, du Chien, etc. Dans ces régions, ils accompagnent les corpuscules du tact et, d'autre part, leurs variétés se remplacent les unes les autres ou coexistent en un même point. Enfin, ceux qui sont interstitiels comme dans le mésentère du Chat, dans les tendons, etc., ne peuvent guère fournir d'autres sensations que celles des pressions quand ils sont actionnés par les contacts extérieurs : attendu que ce sont les seules qu'on rapporte aux tendons, aux masses musculaires, etc., dans ce cas. Mais il est extrêmement probable que ces corpuscules ont une autre fonction sensitive plus générale en rapport avec la notion du *sens intime des parties*, très analogue à ce qu'on désigne habituellement, pour le cas particulier des muscles, par l'expression également peu précise de « sens musculaire ». L'existence dans les masses musculaires de certains corpuscules paciniens qui, d'autre part, ne sont qu'une simple modification des fuseaux neuromusculaires, milite du moins fortement en faveur d'une telle manière de voir. En outre, les nombreuses variétés de corpuscules paciniens et la façon abondante dont ils sont répandus au sein du tissu conjonctif, impliquent, à n'en pas douter, une fonctionnalité qui doit s'effectuer par des modes variables en même temps qu'elle est très étendue.

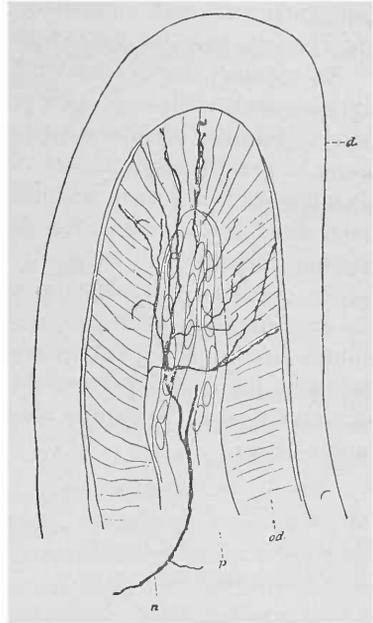


FIG. 789. — Arborisations nerveuses sensibles de la pulpe dentaire du Lézard gris. Méthode rapide de GOLGI. (D'après G. RETZIUS; fig. empruntée à DÉJÉRINE.)

d, ivoire ou dentine ; — *od*, couches des odontoblastes ; — *p*, tissu conjonctif de la pulpe dentaire ; — *n*, fibre nerveuse s'arborisant et se terminant dans le rang des odontoblastes.

Terminaisons sensibles des dents. — Les dents sont, comme on le sait, non seulement très sensibles, mais jusqu'à un certain point elles réalisent des organes du toucher : car elles donnent la notion de nombre de qualités des corps et même plus ou moins celle de leur forme.

On a d'ailleurs pensé longtemps que les fibres de Tomes qui parcourent les canalicules de l'ivoire sont douées de sensibilité, mais il n'en est rien. Les terminaisons des fibres nerveuses sensibles de la pulpe, étudiées récemment par G. RÆTZIUS chez le Lézard gris (fig. 789) et l'Anguille, se réduisent à des arborisations fibrillaires dont les branches montent dans l'intervalle des odontoblastes et se terminent soit entre eux, soit immédiatement sous la couche la plus profonde de l'ivoire, par des extrémités légèrement renflées.

En résumé, toutes les terminaisons sensibles bien connues et analytiquement étudiées jusqu'à présent, se font par des extrémités libres intercellulaires ou interstitielles ; j'ajouterai par application adhésive dans la grande majorité des cas. L'extrémité terminale est toujours exactement tenue dans un milieu, fût-il semi-liquide comme le contenu des massues terminales des corpuscules de Herbst ou comme le ciment interstitiel du corps de Malpighi. Quant aux terminaisons des prolongements protoplasmiques des cellules ganglionnaires qui sont les équivalents des fibres nerveuses sensibles dans les centres nerveux, toutes les fois qu'on peut observer des dispositifs réellement terminaux tels que les « nids péricellulaires » de CAJAL, les « corbeilles » de KÖLLIKER, etc., il semble bien qu'il s'agisse également ici d'extrémités libres.

CHAPITRE XIV

TERMINAISONS NERVEUSES ET NEURO-ÉPITHÉLIUMS SENSORIELS

Les organes des sens supérieurs font percevoir certaines propriétés de la matière autres que celles ressortissant aux notions de forme immédiate, de résistance, de pesanteur ou de température, etc., qui sont fournies par le tact et le toucher. Tous — et cette règle ne présente aucune exception en morphologie — sont constitués par une surface épithéliale réceptive des impressions sensorielles, surface prenant son origine en un point de l'ectoderme primitif modifié pour sa fonction et devenant un neuro-épithélium. Le neuro-épithélium est, de son côté, mis en relation avec des terminaisons sensitives de cellules nerveuses ganglionnaires. Il leur transmet sous une forme nouvelle le mouvement venu de l'extérieur et qu'il est, parmi les tissus de l'organisme, seul apte à recueillir puis à transmettre ainsi transformé aux cellules nerveuses. Ces dernières, soit directement, soit plus souvent au bout d'une série de passages de l'onde par d'autres cellules ganglionnaires, actionnent certaines cellules nerveuses des centres par des cylindres d'axe qui leur font percevoir le mouvement sensoriel sous sa forme spécifique et définitive.

Les impressions qui se rapprochent le plus des tactiles sont celles qui, comme les impressions gustatives, aboutissent à la perception de certaines propriétés de la matière réduite à l'état d'extrême division. Aussi les bourgeons gustatifs sont-ils disséminés sur toute la surface de la muqueuse buccale, et même souvent situés en dehors de celle-ci (barbillons des poissons). Ils restent, à la façon des organes du toucher, disséminés en surface. Dans l'organe olfactif, la surface réceptive tend davantage à se séparer de la surface générale : comme le montre le développement, il s'agit ici d'un neuro-épithélium disposé dans une *fosselle* particulière. — Quant aux organes des sens préposés à la perception des *mouvements vibratoires*, tels que les ondes sonores et lumineuses, leur neuro-épithélium, toujours issu de l'ectoderme

soit directement (crêtes acoustiques), soit par l'intermédiaire du névraxe (rétine), s'est absolument séparé de la surface générale et en fin de compte il tapisse des *ampoules* closes. Constamment, ce neuro-épithélium n'est apte à recevoir et à transformer, de mouvement ondulatoire physique en mouvement nerveux sensoriel, qu'une série de vibrations disposées en une gamme limitée à ses extrémités. En deçà et au delà, les ondes ne sont plus ni reçues, ni transformées, ni transmises aux centres nerveux supérieurs sous la forme sensorielle spécifique.

Dans les deux organes des sens ainsi constitués (l'oreille et l'œil), l'appareil auditif essentiel, neuro-épithélial, se développe seul aux dépens de l'ectoderme tégumentaire. Pour le former, l'ectoderme des côtés de la tête s'invagine d'abord en fossette, puis en ampoule, ne gardant plus avec la surface qu'une communication représentative. Le plus intellectuel de tous les sens, la vue, a pour agent fondamental la rétine, qui n'est qu'une expansion en ampoule du cerveau moyen. L'ectoderme cérébral fournit à l'œil son appareil esthésiogène, le tégument son appareil dioptrique essentiel : la cornée transparente et le cristallin.

§ 1^{er} — ORGANES DU GOUT

Le neuro-épithélium gustatif est constitué par de petits groupes de cellules particulières, rassemblées les unes à côté des autres comme les côtes d'une courge allongée. L'ensemble de ces cellules constitue un *bourgeon du goût* (1). Les bourgeons du goût sont engagés dans l'épithélium malpighien de certaines régions de la langue, du voile du palais et de l'épiglotte chez les mammifères. Chez certains poissons, ils prennent place dans l'épithélium analogue qui recouvre les barbillons.

On les trouve aussi en très grande abondance sur la muqueuse buccale des têtards d'anoures, immédiatement en arrière du bec corné. Ils y sont placés debout, occupent toute l'épaisseur de l'épithélium ; et leur pôle profond répond à la vitrée, traversée à ce niveau par de nombreuses branches nerveuses amyéliniques. Leur pôle superficiel répond à une petite perte de substance, à un trou ménagé dans l'assise superficielle des cellules épidermiques : c'est le *pore du goût*. Par le pore du goût, le bourgeon gustatif projette un petit cône réfringent à pointe aiguë, formée par la convergence — comme en un pinceau effilé en pointe — d'une série de petits bâtonnets cylindro

(1) Les bourgeons du goût ont été découverts simultanément par LOVÉN (*Bidrag till Kännedomen om tugans smakpapiller*, 1867), et par SCHWALBE, Ueber der Epithel. der Papillæ vallatæ (*Arch. f. mikr. Anatomie*, t. III, 1867).

coniques : ce sont les *bâtonnets gustatifs* que portent les cellules sensorielles ou *cellules gustatives* à leur extrémité périphérique. Dans les préparations faites par la méthode de l'or, le cône formé par la réunion des bâtonnets gustatifs se colore en violet très foncé. L'ensemble du bourgeon, c'est-à-dire de ses cellules, prend aussi une teinte violette plus ou moins accusée mais moins intense, et forme une masse dans laquelle viennent se perdre les fibrilles nerveuses colorées en violet. L'épithélium ordinaire qui sépare les bourgeons se teint au contraire légèrement en rose ou demeure tout à fait incolore. Les bâtonnets, les cellules neuro-épithéliales et les fibres nerveuses terminales ont donc là, vis-à-vis du chlorure d'or et à quelques variations près, un même chimisme.

Cellules neuro-épithéliales des bourgeons gustatifs des têtards. —

Sur les arcs mandibulaires des têtards (1), il est extrêmement facile de dégager, par la dissociation de coupes un peu épaisses, faites après fixation par l'alcool fort ou mieux les vapeurs

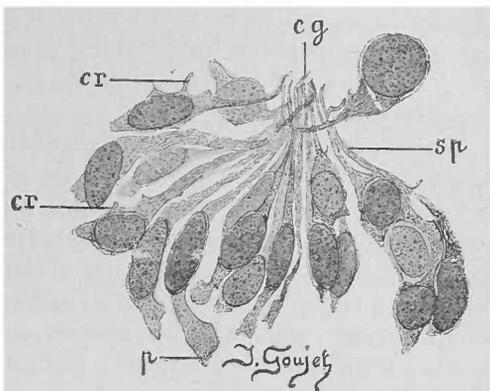


FIG. 790. — Bourgeon du goût de l'arc mandibulaire du têtard de *Bombinator igneus*, isolé puis effeuillé par sa base comme il est indiqué dans le texte. — (Ocul. 2, obj. 7 de Nachet; chambre claire.)

sp, prolongements périphériques des cellules sensorielles du bourgeon effeuillé par sa base : ils sont tous réunis en un faisceau occupant le pore du goût, et tous surmontés d'un petit bâtonnet gustatif court et terminé en pointe aiguë *cg*; — *p*, pied d'insertion, élargi, des cellules sensorielles; — *cr, cr*, crêtes d'empreinte formées sur leurs plans-côtés par les noyaux des autres cellules sensorielles. — Les corps protoplasmiques de ces cellules sont striés en long dans toute leur portion supra-nucléaire : les stries répondent à de petites gouttières imprimées à la surface des cellules par les fibrilles nerveuses.

(1) J'ai constaté il y a plus de dix ans, avec mon élève GABRIEL ROUX, que chez les têtards des anoues, le corps muqueux de Malpighi qui revêt les arcs mandibulaires immédiatement en arrière du bec corné, est pénétré par des bourgeons du goût sur une multitude de points. C'est là l'objet de choix pour l'étude du développement des bourgeons gustatifs; tant à cause de la simplicité de ces bourgeons qui n'ont point de capsule épithéliale, que parce que les parties où ils se développent étant en instance constante de remaniement, le dispositif du sens du goût varie aussi du même pas. On trouve ainsi, à côté les uns des autres, des bourgeons complètement formés et d'autres qui sont tout à fait au début de leur formation. Quelques-uns sont même réduits à une seule cellule sensorielle. Leurs cellules se colorent exactement comme les branches nerveuses fibrillaires par la méthode de l'or, même dans leur état tout à fait embryonnaire, et alors que le bâtonnet gustatif ne s'est pas encore développé distinctement sur leur pôle libre.

osmiques, les bourgeons gustatifs de l'épithélium ordinaire au sein duquel ils sont contenus. On les isole en bloc comme de petits bulbes qui, en général, s'ouvrent plus ou moins largement par leur base, répondant au pôle d'insertion des cellules qui les composent, à la façon d'une fleur à demi épanouie (fig. 790). Par leur pôle libre au contraire, les cellules restent ordinairement réunies, parce que les bâtonnets gustatifs disposés les uns à côté des autres en un cône serré ont été plus ou moins soudés entre eux par la fixation. — On a ainsi réunies par leur sommet toutes les cellules d'un même bourgeon ; et après les avoir soumises aux colorations électives, il est facile d'étudier leurs caractères histologiques.

Toutes ces cellules ont une configuration générale fusiforme et, rassemblées pour former un bourgeon ovoïde, elles prennent l'empreinte les unes des autres. Leurs plans-côtés sont irréguliers et creusés de fossettes plus ou moins accusées répondant à des loges ou portions de loges imprimées à leur surface par le relief des noyaux des cellules voisines, qui prennent place dans l'ensemble à des étages différents. D'une manière générale, les cellules centrales montent comme des fuseaux droits dans le bourgeon ; leurs noyaux sont ovalaires, bien développés et occupent le ventre du fuseau : ce sont eux dont le relief fait des empreintes sur les plans-côtés des autres cellules. Les cellules marginales sont incurvées en forme de côte de melon ; leurs noyaux sont larges, étalés sur le plan-côté correspondant à leur convexité, laquelle répond aussi à la surface extérieure du bourgeon. Elles sont irrégulièrement découpées sur les plans-côtés répondant à leur courbure ; ceux-ci s'engagent à l'intérieur du bourgeon, et envoient entre les cellules fusiformes des lames de protoplasma diversement découpées et portant des empreintes en fossettes. Elles réalisent ainsi une formation de soutien. Toutefois, les cellules fusiformes centrales portent également des empreintes, et certaines parmi elles envoient entre les autres cellules des expansions concourant à former les fossettes. — D'autre part, et c'est là un fait très important à spécifier, le pôle libre de la grande majorité des cellules marginales porte tout aussi bien, chez les têtards, un bâtonnet gustatif que celui des cellules fusiformes centrales. Toutes sont donc ici neuro-épithéliales sensiblement au même titre ; seulement, certaines d'entre elles jouent plus particulièrement, par rapport aux autres, le rôle d'éléments de limitation et de soutien : ce sont les cellules marginales.

De même pour le pôle d'implantation de toutes ces cellules chez le têtard. La portion des corps cellulaires située au-dessous du noyau s'étire en un prolongement basal très diversement configuré, tant dans les cellules centrales que dans les marginales. Il est ou cylindroïde, ou rubané, plus ou moins découpé et déformé par des empreintes. Ou bien il se subdivise en prolongements grêles, délicats, semés de

vacuoles et effilés à leur extrémité, de façon à ressembler à des fibres nerveuses. Mais le plus souvent il s'élargit en une sorte de pied qui répond à son insertion sur la vitrée dermique. Souvent ce pied, tant à l'extrémité d'un prolongement basal rubané plus ou moins épais qu'à celle d'un prolongement grêle rappelant de loin une fibre nerveuse, s'étale en un renflement massif, plat sur la ligne d'implantation (voy. fig. 793).

Dans les bourgeons dissociés par le procédé de l'alcool au tiers, on isole aisément les cellules les unes des autres et l'on reconnaît mieux encore la forme des cellules, centrales et marginales. On voit aussi qu'un grand nombre de ces dernières ne portent pas de bâtonnet gustatif, tandis que d'autres, en plus petit nombre, en sont pourvues. Mais il y a tout autant de cellules centrales et fusiformes qui n'en portent pas. Si l'on compare ces images avec celles fournies par le bourgeon effeuillé par sa base et montrant toutes ses cellules en place réunies par leurs pôles libres, on se convainc que dans la dissociation, la plupart des bâtonnets qui manquent ont été brisés. Si donc, dans le bourgeon, il y a des cellules qui ne possèdent pas de bâtonnet, elles sont très peu nombreuses. Je conclurai de là qu'il n'y a pas une différence aussi essentielle qu'on l'a prétendu entre les cellules de soutien et les cellules sensorielles des bourgeons gustatifs : ce sont là des éléments de même nature ; leur chimisme, tant à l'égard de l'or que du chromate d'argent et du bleu de méthylène direct, est le même pour les unes et les autres. Quand (chez le Lapin) on a injecté le bleu de méthylène par les artères ou les veines sur le vivant, les cellules des deux ordres restent incolores, tandis que les nerfs sont teints en bleu. Ce sont donc simplement là deux variétés d'une seule et même espèce cellulaire. Cette expérience démontre en outre que le chimisme des cellules neuro-épithéliales, bien que très semblable à celui des fibres nerveuses, n'est pourtant pas identique.

Chez les mammifères, toutefois, les cellules qui s'adaptent plus particulièrement aux fonctions de soutien, et, avant toutes les autres, les marginales, perdent leurs bâtonnets gustatifs et deviennent les éléments d'un fulcrum radial. En revanche, ce que je viens de dire à propos des bourgeons gustatifs des têtards permet de comprendre que ces cellules demeurent, tout aussi bien que les centrales, l'objet de terminaisons nerveuses très riches prenant appui à leur niveau.

Chez l'Homme et les mammifères, les bourgeons du goût sont logés dans des capsules spéciales, formées par l'écart et une ordonnance spéciale autour d'eux des cellules épithéliales du revêtement stratifié de la bouche. Ils reçoivent par leur base des fibres nerveuses provenant du glosso-pharyngien. On les trouve dans les papilles caliciformes ou circumvallées, et sur les côtés latéraux des papilles fongiformes. Enfin, chez certains animaux tels que le Lapin, le Chien, le

Porc, ils sont réunis en nombre considérable dans ce qu'on appelle l'*appareil folié*, dont l'étude doit être faite d'abord et prise pour type, parce qu'elle permet le mieux de se rendre compte du mécanisme général de la gustation.

Appareil folié. — L'appareil folié (papilles foliées ou feuilletées) est constitué par deux disques ovalaires, à grand axe longitudinal, situés de chaque côté de la base de la langue. Chacun de ces disques porte le nom de *papille foliée* (1). La papille foliée, de couleur rosée, est à peine saillante sur la muqueuse ; elle est longue de 5 à 6 millimètres, large de 3 à 5, et sa surface est parcourue par 12 à 14 crêtes transversales rappelant celles de la pulpe des doigts. C'est là l'organe du goût par excellence, comme le dit avec raison ENGELMANN. En effet, l'appareil folié ne paraît pas renfermer moins de 14.880 bourgeons du goût réunis dans une aire toute petite, alors que, chez les autres animaux, ils sont disséminés sur toute la surface de la langue.

Sur une coupe longitudinale de la papille foliée, faite par exemple suivant son grand axe, toutes les crêtes papillaires sont coupées en travers. Elles interceptent dans leurs intervalles des sillons profonds que j'appellerai *sillons gustatifs*, parce qu'ils sont le confluent commun de la portion libre (cône des bâtonnets) de tous les bourgeons du goût, et que sur leur plancher viennent s'ouvrir les canaux excréteurs des glandes séreuses du goût. Les sillons sont en effet, comme on le verra, le véritable milieu où se conditionnent les actes du goût.

Les crêtes papillaires règnent entre les sillons gustatifs à la façon des reliefs d'un champ labouré. Chacune d'elles répond à un triple relèvement du derme, dont l'épithélium stratifié de la langue efface les reliefs en passant droit au-dessus d'eux, sans se déprimer sur leurs intervalles. En coupe transversale, ce triple relèvement dermique, répondant à des crêtes secondaires, prend la figure d'une feuille de trèfle ou plutôt d'une fleur de lis. Le foliole moyen, étroit comme un pli quand ses vaisseaux sont vides, loge une énorme veine dont la paroi adhère au tissu conjonctif et qui conséquemment est

(1) HANS VON WYSS découvrit en 1869 l'appareil folié de la langue du Lapin et du Lièvre. Ueber ein neues Geschmacksorgan auf der Zunge des Kaninchens (*Centralblatt f. d. med. Wissensch.*, 1869, n° 35, p. 548); et Die becherförmigen Organe der Zunge (*Arch. f. mikr. Anat.* t. VI, p. 237, pl. XV, 1870). Quelques mois plus tard, TH. ENGELMANN donna de cet appareil et des bourgeons du goût une description qui, à quelques détails près, est restée classique (*Manuel de STRICKER*, p. 882, et traduction anglaise de New-York, 1872, p. 779).

L'appareil folié, d'après SCHWALBE, existe aussi chez le Porc ; mais les bourgeons du goût y sont disséminés sans ordre : de telle sorte que c'est chez le Lapin qu'il convient surtout de les étudier, d'abord parce que cet animal est à la portée de tous les histologistes, ensuite parce que son organe folié constitue un véritable objet de choix.

disposée en sinus : il répond à la section en travers de la *crête veineuse*. Les deux folioles latérales répondent de la même façon aux *crêtes nerveuses*, qui sont deux reliefs étroits du derme festonnés sur leur bord externe, quand l'appareil folié n'est pas en érection, pour recevoir la base des bourgeons gustatifs placés à droite et à gauche. Les crêtes nerveuses sont le chemin des nerfs gustatifs qui vont aborder les bourgeons du goût.

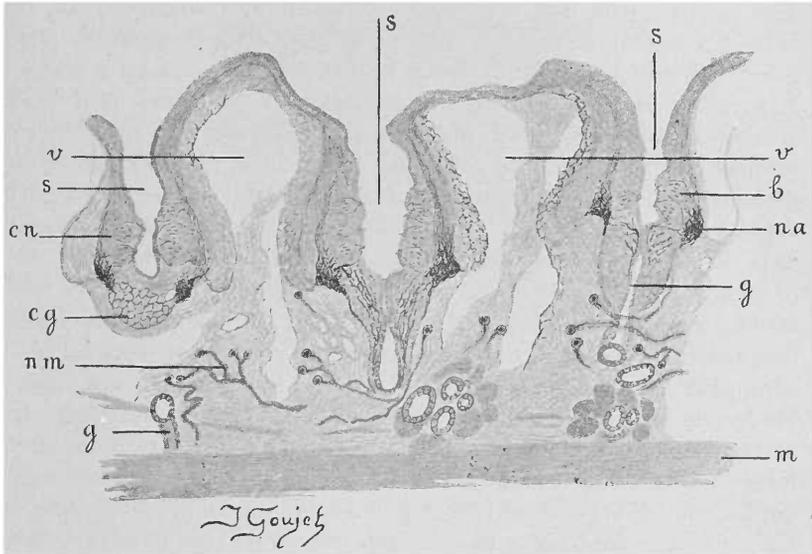


FIG. 791. — Coupe transversale de l'organe folié du Lapin pratiquée perpendiculairement à la direction des crêtes et des sillons. Les crêtes veineuses ont été développées par une injection du mélange osmio-picro-argentique. — Durcissement par l'alcool fort ; exposition à la lumière des coupes montées dans le baume au xylol. (Faible grossissement ; chambre claire).

s, s, s, sillons gustatifs ; — v, v, veine occupant entièrement la crête veineuse : quand cette veine est développée, elle confine de façon en apparence immédiate au corps de Malpighi (dont la couche génératrice est ici imprégnée sur sa ligne de base) ; — cn, crête nerveuse ; — b, bourgeons gustatifs dans les crêtes nerveuses ; — na, bouquets intriqués (plexus sous-gemmal) de fibres nerveuses amyéliniques qui vont se terminer dans les bourgeons gustatifs (le nitrate d'argent s'est réduit intensément à leur niveau sous forme d'un précipité granuleux) ; — gc, fond des sillons gustatifs où viennent s'ouvrir les canaux excréteurs des glandes du goût ; — g', ces mêmes canaux excréteurs, traversant la couche superficielle des muscles horizontaux de la langue m ; — nm, fascicules nerveux du glosso-pharyngien renfermant des fibres à moelle ; — cg, couche génératrice du corps muqueux des parois du sillon gustatif s, imprégnée d'argent sur sa ligne de base.

Quand, au contraire, les vaisseaux sont pleins, ou bien encore fixés-distendus au maximum et en même temps imprégnés d'argent par une injection de mélange osmio-picro-argentique, l'organe folié est placé dans les mêmes conditions que lorsqu'il est en érection, c'est-à-dire gorgé de sang veineux. La crête veineuse qui était étroite comme un pli se développe en un vaste espace arrondi, presque entièrement

occupé par la veine sectionnée en travers: l'endothélium de celle-ci est presque aussi festonné que celui des lymphatiques. On ne voit plus qu'une toute petite couche du tissu conjonctif entre le corps de Malpighi et la veine centrale, et les cellules génératrices du corps de Malpighi sont imprégnées d'argent sur leur ligne de base. En prenant son développement, la veine déploie pour ainsi dire les crêtes nerveuses situées à droite et à gauche en les ouvrant comme les branches d'un compas. Elle met leur tissu conjonctif, et conséquemment les nerfs traversant celui-ci, en état de tension. Dans ce mouvement, le relief individuel de chaque crête nerveuse diminue jusqu'à presque disparaître. De son côté, le sillon gustatif, de fissural qu'il était, devient ouvert en haut et ses deux pentes forment un angle dont le sommet répond au fond du sillon, où débouche le canal excréteur des glandes séreuses. Le flux de celles-ci remplit ce fond vers lequel les corps sapides, finement divisés, glissent aisément le long des deux pentes de la crête papillaire développée comme un cylindre en relief (fig. 791).

Tous les sinus compris dans l'épaisseur des crêtes veineuses marchent d'avant en arrière. Au pôle postérieur de chaque papille foliée, ils s'anastomosent entre eux pour former un plexus superficiel d'où le sang peut refluer dans la papille entière, et la gonfler par une véritable érection quand on la comprime à sa base (1). La turgescence des crêtes veineuses est assurée, pendant la mastication, par les mouvements incessants de la langue. Les assises superficielles de fibres musculaires de celle-ci sont, en effet, tendues comme un plan contractile sous l'organe folié, dont les veines efférentes traversent les muscles. Quand donc ceux-ci sont contractés, le sang veineux est par suite forcé de refluer dans les crêtes veineuses. Alors les sillons gustatifs s'ouvrent; leurs pentes se forment: et les fibres nerveuses des crêtes nerveuses déployées par dédoublement sont mises en état de légère tension (2).

(1) RANVIER, *Traité technique d'Histologie*, 2^e édition, p. 732.

(2) Pour étudier l'appareil folié dans son ensemble, il suffit d'en faire des coupes longitudinales ou mieux transversales sur une papille foliée, soigneusement enlevée par dissection de la surface de la langue et durcie soit par l'alcool fort, la gomme et l'alcool (coloration au picocarminate), soit par le liquide de Müller, la gomme et l'alcool (coloration par la purpurine ou l'éosine hématoxylique). Dans ce dernier cas, les globules du sang sont conservés dans les sinus des crêtes veineuses, et forment une injection naturelle si l'on a pris soin de faire mourir l'animal par le chloroforme et de lui lier la base de la langue avant de la fixer en masse par le liquide de Müller. Les coupes faites sur ces objets, et abandonnées plusieurs jours dans l'alcool fort à peine teinté d'éosine, puis montées dans le baume, fourniront des injections naturelles très instructives du système érectile. Il vaut mieux cependant faire séparément des injections de la langue, par la carotide, avec la masse au carmin. L'injection du mélange osmio-picro-argentique, suivie d'un durcissement dans l'alcool fort, permet toutefois seule de prendre une bonne idée de l'organe folié tel qu'il est disposé pendant l'érection qui précède et accompagne les actes gusta-

Les bourgeons du goût (fig. 792) sont rangés sur les parties latérales et moyennes des crêtes gustatives, où ils se disposent les uns au-dessus

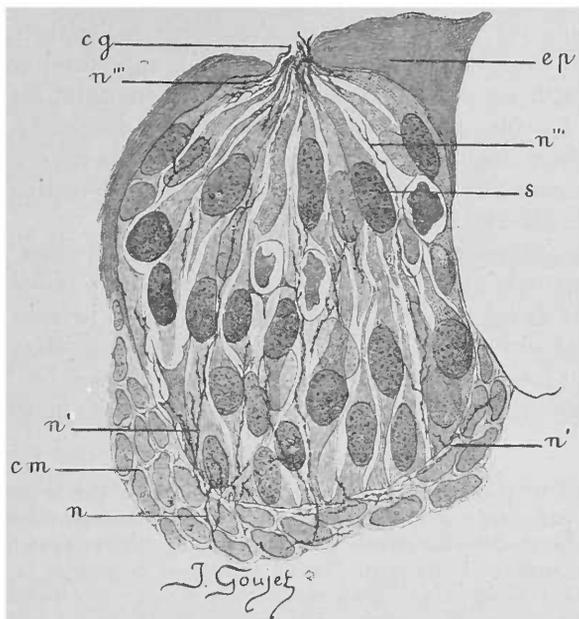


FIG. 792. — Bourgeon du goût pris sur la papille foliée du Lapin fixée par les vapeurs osmiques. Les coupes très minces, faites à main levée immédiatement au sortir des vapeurs, ont été colorées par le picocarminate, puis conservées dans la glycérine après un séjour de quarante-huit heures dans l'alcool au tiers. Exceptionnellement, les fibrilles nerveuses ont été colorées en brun foncé et peuvent être suivies comme sur une préparation au bleu de méthylène. — (Ocul. 2, obj. à immersion homogène n° 9 de Nachet; chambre claire.)

cg, groupe des bâtonnets gustatifs occupant le pore du goût; — *s*, cellules sensorielles : à la surface de leur corps protoplasmique, on voit les stries dues à l'impression produite par les fibres nerveuses, et, vers la base du bourgeon, on voit plusieurs d'entre elles s'insérer sur la vitrée par un pied élargi; — *ep*, épiderme dans lequel est creusé le pore du goût; — *cm*, cellules malpighiennes de la capsule épithéliale du bourgeon : elles sont étroites et ont été coupées en travers, parce qu'elles répondent à la partie inférieure des cellules qui contiennent le bourgeon en épousant sa forme ellipsoïdale.

n, fibres nerveuses afférentes donnant des branches *n'* au plexus sous-gemmal, des branches péri-gemmalles *n''*, et des branches intra-gemmalles *n'''*, se terminant au voisinage du pore du goût (à gauche) ou dans l'intérieur du bourgeon (à droite) par des tiges perlées délicates.

On voit à l'intérieur du bourgeon, engagées entre les cellules neuro-épithéliales dans des espaces arrondis en forme de thèque, trois cellules migratrices à noyau multiforme.

des autres sur les deux pentes du sillon gustatif. Le plus profond répond ordinairement au point où le sillon commence à s'évaser brus-

tifs. L'appareil folié bien disséqué, enlevé, tendu sur un liège et soumis pendant deux ou trois heures à l'action des vapeurs osmiques, montre les bourgeons gustatifs en place, avec leurs pores gustatifs, les bâtonnets des cellules du goût réunis en pinceau dans le pore, avec la plus grande netteté. Le durcissement est suffisant pour obtenir de bonnes coupes à main levée, que l'on fera transversales et qu'on

quement au-dessus de l'étroite rigole qui en fait le fond quand il est déployé par l'érection, et où s'abouchent les canaux glandulaires. On en compte deux, trois ou quatre pour chaque coupe transversale d'une crêtenerveuse(1). Ils occupent toute l'épaisseur de l'épithélium stratifié et ont la forme d'un ovoïde allongé. Leur pôle superficiel, confinant au sillon gustatif, répond au pore du goût où s'engagent les bâtonnets gustatifs. Le pôle opposé répond de son côté au derme. Le grand axe des bourgeons, incliné légèrement en haut quand la crête veineuse est vide et revenue sur elle-même, bascule pendant l'érection et devient presque transversal.

Capsule épithéliale et pore gustatif. — Pour prendre place dans l'épithélium malpighien, chaque bourgeon gustatif le refoule et le dispose autour de lui en une sorte de capsule(2). A la base du bourgeon, la couche génératrice est formée de cellules basses, déjetées à droite et à gauche et inclinées les unes sur les autres comme les tuiles d'un toit. Le plein du bourgeon est entouré par des cellules minces, courbes

montera dans la glycérine ou le baume après coloration par le picocarminate, la glycérine purpurinée, ou l'éosine hématoxylique excessivement faible.

Pour voir les rapports des cellules gustatives avec les cellules de soutien, il faudra employer la méthode de RANVIER (*Traité technique*, 2^e édition, p. 728), c'est-à-dire : vapeurs osmiques, une heure environ ; alcool au tiers de trois à cinq jours ; picocarminate vingt-quatre heures ; acide osmique en solution à 1 pour 100 vingt-quatre heures ; lavage, durcissement ultérieur dans l'alcool fort : coupes passant par le pédicule du bourgeon et le centre de son pore. Les parties constitutives du bourgeon sont de la sorte à la fois fixées et à demi dissociées. On achèvera la dissociation par des mouvements légers de glissement de la lamelle couvre-objet, ou, ce qui est plus difficile, mais donne de meilleurs résultats, à l'aide d'aiguilles.

Au lieu de colorer au picocarminate, on peut avantageusement employer la glycérine purpurinée, qui ne colore que les noyaux, ou l'éosine hématoxylique faible. La coloration devient alors le dernier temps de la manipulation. C'est ainsi que j'ai obtenu les meilleures préparations persistantes.

Pour imprégner d'or l'appareil folié, il faut prendre de tout petits fragments et les immerger successivement dans le jus de citron filtré (10 minutes), la solution de chlorure d'or à 1 pour 100 (40 à 60 minutes), puis les laisser jusqu'à réduction dans l'eau distillée (50 gr. pour une goutte ou deux d'acide acétique). Ensuite : alcool fort, coupes transversales, glycérine acétifiée à 1 pour 100.

(1) Les bourgeons du goût successifs sont séparés les uns des autres par des bandes du corps de Malpighi qui souvent paraissent très étroites, mais qui, lorsque l'organe folié est en érection, se développent de façon à les espacer plus ou moins largement. Assez souvent cependant deux bourgeons du goût viennent au contact direct l'un de l'autre ou même se fondent par leur base. On a alors affaire aux *bourgeons jumeaux*.

(2) Les bourgeons jumeaux sont entourés par une capsule épithéliale commune ; mais leurs pores gustatifs sont toujours distincts. Ils laissent passer les deux pinceaux également distincts de bâtonnets gustatifs émanant des deux groupes de cellules gustatives qui, unies à leur base, sont séparées dans leur portion superficielle par des cellules épithéliales disposées en couches régulières, de manière à les recouvrir comme la surface d'un bourgeon unique.

et imbriquées à sa surface, dont elles épousent la convexité. Autour du pôle superficiel du bourgeon, répondant au pore du goût, l'assise épidermique se termine en un biseau dont le bord aminci circonscrit le pore. Celui-ci est un trou découpé net comme à l'emporte-pièce ; il est limité par une épaisse ligne de cuticulisation traversée par une élégante striation radiée. Le pore a été foré dans sa courte hauteur, au-dessus de chaque bourgeon, sans aucun égard pour la disposition des couches épidermiques qu'il traverse. Pour le former, les cellules ont été percées n'importe où. Il répondra par exemple successivement à une ligne de ciment élargie, puis à une cellule percée d'un trou, derechef à une ligne de ciment ou au concours de deux cellules encochées sur leurs bords, etc. De même que la surface extérieure du bourgeon gustatif qu'elle enclôt, la surface interne de la capsule épidermique est parfaitement lisse : il y a une démarcation tranchée entre elle et les cellules sensorielles. En revanche, du côté du corps muqueux, ses cellules se continuent avec les éléments de ce dernier et leur envoient des filaments unitifs.

Neuro-épithélium. — Fixées dans leur forme par les vapeurs osmiques dans la chambre humide, les cellules marginales des bourgeons du goût, qui sont ici des cellules de soutènement, ont la figure exacte de côtes de melon ou de segments d'ellipsoïde. Leurs limites sont marquées par des lignes de ciment dessinant sur le bourgeon des méridiens comparables à ceux d'une sphère terrestre. Chaque cellule est formée par un corps protoplasmique transparent, parcouru à sa surface par des lignes granuleuses formant un rets délicat et convergeant d'une part vers le pore gustatif, d'autre part vers la base du bourgeon. Ce rets n'est autre chose, on le verra, qu'un entrelacs de fibrilles nerveuses perlées. Dans leur région moyenne répondant à leur plein, les cellules marginales renferment chacune un beau noyau ovalaire et nucléolé, situé près de la surface et que les réactifs des noyaux teignent faiblement. Au pôle superficiel où elles se terminent en cône émoussé, ces cellules ne portent pas, chez le Lapin, le Cobaye, etc., de bâtonnet gustatif constant : sur nombre d'entre elles il manque. La portion de leur corps située au-dessous du noyau ne se divise pas en arborisations filiformes. Elle se termine par une extrémité mousse ; ou bien elle se bifurque en deux prolongements qui finissent en se renflant, sur le pôle basal, en un pied plus ou moins élargi (fig. 793). A l'intérieur du bourgeon, la lame protoplasmique répondant au bord mince du segment s'engage entre les cellules centrales et fournit souvent au loin des expansions minces, terminées par des digitations de forme variée et portant des empreintes en fossette (1).

(1) Appareil folié du Lapin, macération de petits fragments pendant quelques semaines dans l'alcool au tiers ; coupes épaisses, soumises à l'agitation dans un

LOVÉN et SCHWALBE, puis après eux ENGELMANN, avaient pensé que ces cellules forment exclusivement l'écorce des bourgeons gustatifs et n'existent pas à leur centre, c'est pourquoi ils les avaient appelées « cellules de revêtement ». En réalité, comme l'ont montré MERKEL (1), puis RANVIER (2), on en trouve aussi à l'intérieur des

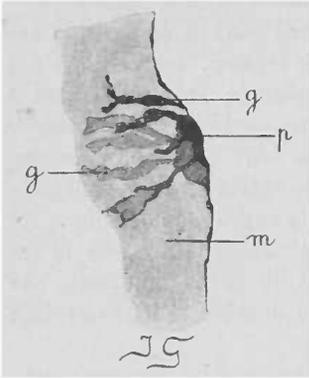


FIG. 793. — Cellules d'un bourgeon du goût de la papille foliée du Lapin, mises en évidence par la méthode du chromate d'argent de façon à faire voir leur forme générale et à montrer comment elles se terminent, sur leur pôle d'insertion, par un pied élargi ou subdivisé. — Ocul. 5, obj. 4 de Reichert, chambre claire.)

p, pore du goût comblé par un précipité de chromate d'argent masquant les bâtonnets gustatifs; — gg, cellules sensorielles; — m, corps de Malpighi de la crête nerveuse.

bourgeons. Elles y portent ordinairement un bâtonnet; mais on les reconnaît, bien qu'ayant perdu leur forme régulière de côtes, à leur minceur, aux nombreuses empreintes en fossette que porte leur corps, et à leur pied massif. Ce sont des cellules de soutien intercalaires; elles forment avec les marginales le fulcrum, ici exclusivement radial, du bourgeon du goût, tout en n'ayant pas, d'ailleurs, perdu sensiblement leur caractère de cellules sensorielles.

Mais ce sont avant tout les cellules occupant l'intérieur des bourgeons qui représentent ces dernières et doivent être désignées sous le nom de *cellules gustatives* que leur a donné RANVIER. Elles sont beaucoup plus régulièrement fusiformes que celles désignées sous le nom de cellules de soutien. Leur noyau, régulièrement ellipsoïdal et bien développé, prend place dans les loges qui lui sont fournies par les expansions délicates des autres cellules. Au-dessus de lui, le segment périphérique de la cellule, plus ou moins long suivant que le noyau est

placé plus haut ou plus bas sur sa hauteur, est en général aplati, déformé par des empreintes. Il se termine *toujours* par un bâtonnet gustatif très développé, conique, hyalin et réfringent. Au-dessous du noyau, le prolongement central, longtemps considéré comme répondant à une fibre nerveuse parce qu'il devient moniliforme

petit tube rempli d'alcool au tiers pendant quelques heures sur un diapason actionné par un courant interrompu. Coloration par le picrocarminate; examen dans une cellule de Cogit pour éviter la déformation des éléments dissociés. C'est cette méthode qu'il faut aussi employer pour observer les cellules sensorielles du centre du bourgeon. Elle est avantageusement applicable à l'étude du neuro-épithélium olfactif, pour laquelle BOVIER-LAPIERRE l'avait imaginée.

(1) MERKEL, *Ueber die Endigung der sensiblen Nervenfasern*, Rostock, 1880.

(2) RANVIER, *Traité technique d'Histologie*, 2^e édition, p. 728.

sous l'influence de l'acide chromique, se termine en s'implantant droit à la surface de la vitrée, ou bien par une extrémité, soit renflée en sphérule, soit élargie en un petit pied et quelquefois bifurquée (P JACQUES).

Il résulte de tout ceci que, dans les bourgeons du goût des mammifères et contrairement à ce qui a lieu dans ceux des têtards d'anoures, les cellules neuro-épithéliales se différencient en deux groupes morphologiquement distincts. Toutes ou à peu près toutes sont sensorielles, puisque dans toutes on peut constater l'existence d'un bâtonnet gustatif. Mais ce bâtonnet tend à devenir rudimentaire et parfois abortif dans les cellules qui se modifient pour soutenir celles occupant le centre de chaque bourgeon. Ces dernières, par contre, ainsi protégées développent jusqu'au bout leur type sensoriel. Mais c'est là, me semble-t-il, un fait pur et simple d'évolution poursuivie dans un milieu plus favorable. Voici, en effet, ce que j'ai observé quant au développement du neuro-épithélium gustatif dans les bourgeons du goût des têtards. Ils se présentent toujours aux divers stades de leur formation dans le corps de Malpighi qui revêt les arcs mandibulaires. J'ai décrit plus haut ceux qui sont complètement formés. Mais à côté d'eux on en trouve de tout à fait rudimentaires, constitués par des cellules sensorielles groupées par deux ou par trois, ou même isolées, montant dans l'ectoderme et, d'ailleurs, se terminant toutes par des bâtonnets gustatifs engagés dans un pore du goût tout petit, mais bien régulier. Ce sont là des bourgeons incomplets, qui n'ont pas encore toutes leurs cellules sensorielles. D'autres sont seulement représentés par des groupes de fibres nerveuses qui montent tout droit, et présentent sur leur trajet un renflement fusiforme avant de se terminer dans le pore du goût déjà formé. Le groupe est logé dans une sorte de perte de substance comme faite à l'emporte-pièce dans l'ectoderme (fig. 794); mais toutes les cellules sensorielles manquent. Elles répondent donc à une formation secondaire, dont le développement du bâtonnet gustatif marque l'achèvement. Ces observations, que j'ai faites autrefois avec GABRIEL ROUX, mettent un autre fait en évidence: c'est que les cellules gustatives prennent naissance une à une, dans l'ectoderme mandibulaire du têtard, par une différenciation s'opérant seulement en regard direct de la poussée à travers la vitrée des branches nerveuses fibrillaires, dont certaines répondent aux terminaisons sensorielles proprement dites. En effet, la méthode de l'or montre, dans l'intervalle des bourgeons, des arborisations intra-épithéliales répondant au dispositif tactile ordinaire et plus ou moins riches. En regard d'un bourgeon gustatif réduit à une cellule sensorielle unique, une seule fibre nerveuse trouve, en revanche, la vitrée pour gagner le pied de cette cellule avec lequel, de prime abord, elle semble se continuer. C'est donc la poussée

des nerfs gustatifs qui commande la différenciation des cellules sensorielles dans l'épithélium buccal.

Les bâtonnets gustatifs engagés dans les pores du goût font saillie au dehors et plongent dans le liquide occupant le fond du sillon gustatif. Ils restent toujours groupés comme les poils d'un pinceau aiguisé en pointe, c'est-à-dire accolés en un cône effilé. Tant à l'état vivant qu'après la fixation par l'acide osmique, l'emploi de la méthode de l'or ou de toute autre, même après une excitation vive de la langue,

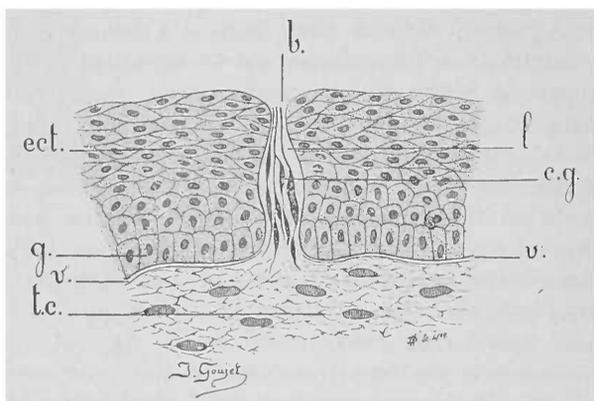


FIG. 794. — Bourgeon gustatif rétro-mandibulaire de la bouche du têtard de *Bombinator igneus* (méthode de l'or, figure dessinée par GABR. ROUX).

ect., ectoderme buccal du type malpighien; — *g.*, couche génératrice; — *v.*, membrane vitrée, ici très épaisse; — *tc.*, tissu conjonctif; — *cg.*, fuseaux terminaux des fibres nerveuses, formant par leur ensemble le bourgeon gustatif embryonnaire; — *b.*, pore gustatif, dans lequel sont engagées les extrémités libres des fuseaux terminaux *l.*

ils conservent toujours cette même disposition. Ils ne vibrent donc pas à la façon des cils ordinaires, ni des cils sensoriels tels que les cils olfactifs. Ils ne sont pas libres, mais bien agglutinés par un ciment mou et cependant tenace. L'or les colore en violet noir, et alors ils tranchent net sur la teinte plus claire des cellules. Ils n'ont aucune structure, appréciable du moins par les méthodes actuelles. Ce ne sont point là, en tout cas, des fils nerveux courts, bien qu'ils répondent au pôle réceptif de chaque cellule gustative. Injecté dans les vaisseaux sur le vivant, le bleu de méthylène les laisse incolores ainsi que les cellules sensorielles elles-mêmes de tout le bourgeon; tandis que toutes les fibrilles nerveuses entrant dans celui-ci sont colorées. Les cellules gustatives ne sont donc pas ici des neurones: ce sont des cellules neuro-épithéliales tout simplement (1).

(1) On a beaucoup discuté sur ce sujet. Le fait que le chlorure d'or teint les cellules sensorielles en violet et que la méthode du chromate d'argent colore quel-

Contrairement à ce que nous observerons soit régulièrement, soit par exception dans les autres neuro-épithéliums, celui qui forme les bourgeons du goût n'est jamais pénétré par les vaisseaux sanguins. En revanche, il l'est très largement (RANVIER) par des cellules migratrices plus ou moins nombreuses. On en trouve toujours quelques-unes engagées entre les cellules sensorielles. Elles sont à peu près constamment chargées de granulations graisseuses : ce qui porte à croire qu'elles concourent aux mutations nutritives qui se passent dans les bourgeons. De plus, RANVIER leur attribue aussi un rôle actif dans la formation des pores du goût, qu'elles foreraient comme les trous de l'épiploon ou ceux plutôt de la tête des follicules clos de l'intestin, pratiqués dans la ligne des plateaux des cellules épithéliales cylindriques. Toutefois, dans les bourgeons très jeunes des têtards où les cellules sensorielles n'ont pas encore gagné la surface et ne portent pas de bâtonnet, on ne trouve jamais, dans le pore en voie de formation, de cellules migratrices engagées en plus grand nombre au sein de l'épithélium correspondant au point où le bourgeon se développe.

Bourgeons gustatifs des papilles linguales. — Les bourgeons du

ques-unes d'entre elles en noir, ne suffit pas pour qu'on passe de là à leur signification nerveuse absolue. Je viens d'en donner une preuve tirée de la méthode du bleu de méthylène, beaucoup plus sûre que les deux autres toutes les fois qu'il s'agit de déterminer, par l'imprégnation faite sur le vivant et par l'intermédiaire des voies vasculaires, si un élément cellulaire ou une fibre d'apparence nerveuse sont ou non nerveux. P. JACQUES (*Terminaisons nerveuses dans l'organe de la gustation*, Paris, 1894, p. 26) a, de plus, montré que, contrairement à l'opinion de v. LENHOSSÉK (*Anatomischer Anzeiger*, janvier 1893, et *Die Nervenendigungen in den Endknospen der Mundschleimhaut der Fische. Verhandl. d. naturforsch. Gesellsch.*, t. X, Bâle 1892), les cellules de soutien et les cellules gustatives proprement dites se colorent exactement les unes comme les autres par la méthode du chromate d'argent. J'ai pu vérifier sa conclusion sur des préparations nombreuses faites dans mon laboratoire par mes élèves. Il semble bien, en outre, qu'il faille revenir à l'idée première de LOVÉN et ne pas faire une distinction tranchée entre les cellules dites à bâtonnet (*Stabzellen* de SCHWALBE) et les autres, encore moins distinguer avec HERMANN parmi les cellules de soutien des « cellules piliers » répondant aux marginales, et des « cellules internes à bâtonnet » répondant aux cellules de soutien intra-gemmales de RANVIER (HERMANN, *Studien über den feineren Bau der Geschmacksorgane, Acad. des Sciences de Munich*). Quant à l'hypothèse proposée sur leur nature par JACQUES (*loc. citat.*, p. 50), qui en ferait des cellules sensorielles secondaires, c'est-à-dire des éléments épithéliaux différenciés par l'action de présence des fibrilles nerveuses terminales des nerfs gustatifs et entrées secondairement au service de la conduction nerveuse, elle est très ingénieuse et d'ailleurs parfaitement acceptable, comme le montre le développement des cellules sensorielles tel que je l'ai observé dans l'arc mandibulaire des têtards des anoures. De plus, comme on le verra par la suite de l'étude que je fais ici des neuro-épithéliums, il n'y a parmi eux aucune cellule sensorielle qui ait une autre signification, même dans la rétine, sinon celle d'un élément épithélial adapté à la transmission aux nerfs spéciaux, des impressions sensorielles venues du dehors. Seule, la cellule olfactive semble échapper à cette loi et constituer un neurone intra-épithélial.

goût, tels qu'ils existent dans l'appareil folié du Lapin, mais distribués tout autrement, ont été retrouvés dans les papilles fongiformes, et quand ces papilles existent pour former le V lingual bien connu, dans les papilles caliciformes de la base de la langue de la plupart des mammifères (fig. 795). Ceux des papilles fongiformes sont disséminés dans l'épaisseur du revêtement épithélial des parties laté-

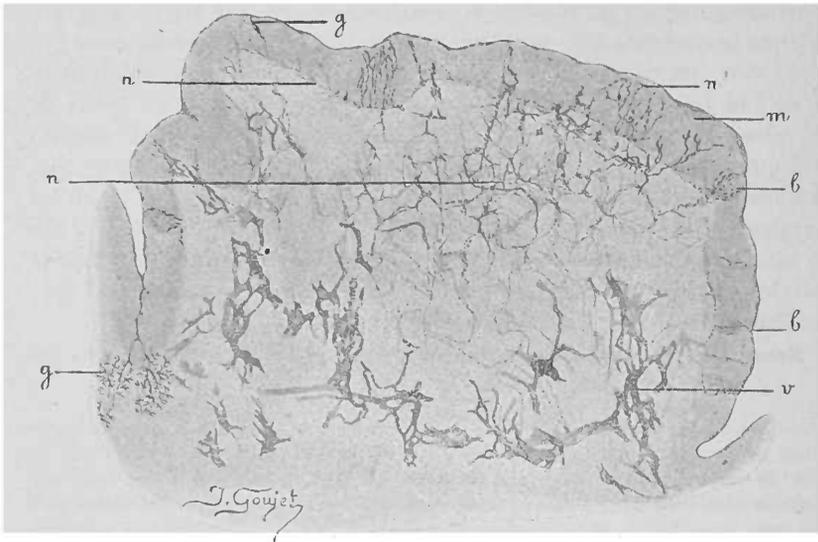


FIG. 795. — Coupe sagittale d'une papille fongiforme de la langue du Chien, dont les nerfs ont été mis en évidence par le chromate d'argent. (Préparation de CL. REGAUD). — Faible grossissement; chambre claire.

n, plexus nerveux occupant le tissu conjonctif de la papille, sectionnée ici un peu en dehors de la veine centrale; — *v*, vaisseaux des parties marginales de la papille, à la surface desquels rampent de nombreuses fibres nerveuses; — *n'n'*, arborisations nerveuses intra-épidermiques occupant les intervalles des bourgeons du goût; — *b, b'*, fibres nerveuses des bourgeons du goût; — *g*, une cellule neuro-épithéliale imprégnée par le chromate d'argent.

Au fond du sillon circumpapillaire, à gauche du lecteur, on voit l'imprégnation des canaux excréteurs d'une glande du goût, également indiqués par la lettre *g*.

rales, et toujours en petit nombre. Inversement, les papilles caliciformes peuvent être considérées comme de véritables appareils différenciés du goût.

Ces papilles sont, à l'inverse de celles de l'organe folié, isolées les unes des autres et entourées d'une sorte de fossé intercepté entre leur pourtour et le reste de la muqueuse, et qui se relève ensuite en talus comme le ferait un glacis autour d'une tour ronde. Ce fossé est un véritable sillon gustatif. Sa pente papillaire renferme des bourgeons du goût étagés les uns au-dessus des autres; la pente opposée n'en contient qu'exceptionnellement. La partie de la papille saillante au dehors n'en possède jamais chez l'Homme; exactement comme celle

correspondante des papilles fongiformes, elle présente seulement des papilles secondaires adélorphes. Au fond du sillon gustatif des papilles caliciformes et de celui qui sépare les crêtes de l'organe folié les unes des autres, vient s'ouvrir l'orifice excréteur des *glandes gustatives*, ou *glandes séreuses* d'EBNER, dont les papilles fongiformes sont dépourvues.

Glandes séreuses du goût. — Ce sont des glandes en grappe, construites sur le type de la lacrymale et de la parotide. Dans l'appareil folié du Lapin, elles forment par leur agglomération un véritable coussin glandulaire presque continu sous le derme de chacune des papilles foliées. En outre, il en existe de profondes logées de distance en distance entre les faisceaux musculaires de la langue. Elles sécrètent un liquide purement aqueux, qui fournit aux sillons gustatifs le milieu humide indispensable au maintien de l'intégrité des bâtonnets gustatifs : formations délicates que la dessiccation même incomplète ne tarderait pas à altérer. De plus, selon VON EBNER (1), leur mise en activité par des nerfs moteurs glandulaires spéciaux, au moment de la gustation, inonderait du liquide de la sécrétion les sillons gustatifs de façon à les nettoyer des particules sapides, et à assurer ainsi la pureté de la sensation gustative à venir.

Fibres et terminaisons nerveuses gustatives. — REMAK (2) a signalé le premier l'existence de petits ganglions sur les ramifications préterminales des nerfs glosso-pharyngien et lingual. Il est facile d'en vérifier la présence le long des fibres à myéline du glosso-pharyngien au niveau de l'organe folié du Lapin. Ils sont formés de cellules d'apparence unipolaire, parfois isolées et appendues à des fibres nerveuses soit superficielles, soit même engagées profondément dans les couches musculaires. Un certain nombre de fibres à myéline pénètrent par leur base les crêtes papillaires. Elles émanent le plus souvent de petits troncs nerveux occupant la base de la crête veineuse et courant parallèlement à celle-ci tout du long. De ces fibres à moelle, se dégagent latéralement des fibres amyéliniques nombreuses qui pénètrent dans les crêtes nerveuses et se distribuent sous l'épithélium en formant un riche plexus : c'est le *plexus sous-gemmal* (JACQUES), répondant à chacune des pentes des sillons gustatifs. La crête veineuse reçoit, par contre, un petit nombre de fibres qui paraissent destinées aux vaisseaux de son tissu conjonctif et à l'épithélium recouvrant la surface médiane de la crête. C'est de ce plexus que partent les fibres nerveuses qui se terminent dans les bourgeons

(1) VON EBNER, *Die acinösen Drüsen und ihre Beziehungen zu den Geschmacksorganen.*, Graz, 1873, *Centralblatt*, 1874, p. 261.

(2) REMAK, Ueber die Ganglien der Zunge bei Säugethieren und beim Menschen (*Müller's Archiv.*, 1852).

gustatifs et dans l'épithélium malpighien qui règne entre eux. Il forme, dans l'étage superficiel du derme muqueux, un entrelacs très serré de fibres amyéliniques flexueuses et variqueuses, à direction générale ascendante, entremêlées d'autres faisceaux nerveux obliques ou perpendiculaires au plan du plexus. Les faisceaux obliques ascendants forment autant de séries verticales et parallèles correspondant aux rangées verticales des bourgeons. Chacun d'eux aborde un bourgeon par sa base et, sur les préparations faites par la méthode de l'or; il semble se continuer avec lui comme l'a figuré RANVIER.

Comme LOVÉN (1) et SCHWALBE (2), RANVIER (3) constata ainsi que les prolongements périphériques des cellules gustatives sont en rapport de continuité avec des fibrilles nerveuses pénétrant dans le centre des bourgeons. Cette observation, confirmée par DRASCH, permit dès lors de considérer les cellules sensorielles comme se continuant par une fibre nerveuse très fine représentant son filament de Deiters; tandis que son prolongement périphérique terminé par le bâtonnet gustatif prenait la signification d'un prolongement protoplasmique répondant à son pôle réceptif. C'était donc là une véritable cellule nerveuse intra-épithéliale et bipolaire. Les recherches récentes de RETZIUS (4), de VON LENHOSSÉK (5) et d'ARNSTEIN (6), puis celles de DOGIEL (7), faites par la méthode du chromate d'argent ou du bleu de méthylène, ont changé la face de la question et conduisent à des conclusions tout opposées. Comme je l'ai déjà dit, le bleu de méthylène injecté par les vaisseaux sur le vivant met en évidence un nombre considérable de fibrilles nerveuses dans les bourgeons, à leur surface et dans l'épithélium qui les environne et les enclôt. Toutes ces fibrilles se montrent nettement indépendantes des cellules du neuro-épithélium, et simplement engagées dans leurs intervalles ou ordonnées par rapport à leur surface. De la sorte, les cellules gustatives apparaissent actuellement comme les simples supports du dispositif nerveux terminal, à la façon des cellules globuleuses de Merkel répondant aux ménisques tactiles dans le corps muqueux de Malpighi.

Les fascicules de fibres nerveuses amyéliniques (toutes perlées

(1) LOVÉN, Beitrag zur Kenntniss von Bau d. Geschmackswœerchen der Zunge, (*Arch. f. mikr. Anat.*, t. IV, 1868).

(2) SCHWALBE, Ueber die Geschmacksorgane der Säugethiere und des Menschen, (*Arch. f. mikr. Anat.*, t. IV, 1868).

(3) RANVIER, *Traité technique d'Histologie*, 1^{re} édition, p. 949.

(4) G. RETZIUS, *Biologische Untersuchungen*, IV, Stockholm, 1892.

(5) VON LENHOSSÉK, Der feinere Bau und die Nervenendigungen der Geschmacksknospen (*Anat. Anzeiger*, janvier, 1893).

(6) ARNSTEIN, Die Nervenendigungen in den Schmeckbechern der Säuger (*Arch. f. mikr. Anatomie*, t. XXI, 1893).

(7) DOGIEL, *Arch. f. mikr. Anatomie*, 1897.

quand on les observe (1) colorées par le bleu de méthylène sur le bourgeon vivant, et régulièrement variqueuses quand on a employé la méthode du chromate d'argent), atteignent le bourgeon par sa base. Les unes pénètrent dans l'intérieur du bourgeon : ce sont les « fibres intrabulbaires » de RETZIUS ou « intragemmales » de P. JACQUES (2). Les autres s'écartent en gerbe à la surface du bourgeon et entourent de leurs entrelacs celle-ci comme d'un rets : ce sont les « fibres pér bulbaires ou périgemmales ». Les unes et les autres répondent à des arborisations fibrillaires et à des intrications perlées.

Les *fibres intragemmales* marchent en tous sens dans le bourgeon, soit sous forme de rameaux ascendants, soit en enveloppant les cellules gustatives de leurs ramifications et en se moulant sur elles à la façon des branches d'un lierre. Dans ce cas, les fibrilles nerveuses sont intimement adhérentes à la surface des cellules sensorielles : c'est pourquoi, en dissociant celles-ci sur les bourgeons du goût imprégnés par l'or, on en a pu voir partir des fibres nerveuses qui semblaient être leur prolongement. En réalité, toutes les branches de l'arborisation intragemmale se terminent, au voisinage du pore du goût ou à diverses hauteurs dans le bourgeon entre les cellules, par des tiges perlées délicates présentant un petit renflement à leur extrémité (voy. fig. 792, n^o)

Les *fibres périgemmales* enveloppent les bourgeons du goût comme d'un filet et déploient leurs arborisations à sa surface, limitée par les cellules de revêtement. Ce sont leurs fibrilles perlées qui, dans les préparations à l'acide osmique, déterminent la striation granuleuse élégante des plans-côtés externes de ces cellules. Les fibrilles leur sont donc adhérentes et quand on les dissocie, elles les emportent avec elles. Ces fibrilles ont une direction générale ascendante et forment des traits parallèles ou des entrelacs allongés à la surface des cellules de soutien sur le ventre du bourgeon. Au voisinage de ses pôles, elles interceptent une intrication plexiforme serrée et, au niveau du pôle supérieur, nombre d'entre elles se terminent par de petits renflements en bouton formant autour du pore une sorte de couronne, comme l'a indiqué ARNSTEIN. De l'entrelacs périgemmal partent aussi des branches fibrillaires dans deux directions : les unes pénètrent entre les plans-côtés des cellules et vont se termi-

(1) Lapin, injection de bleu de méthylène sur le vivant par l'aorte abdominale. On fait des coupes sur l'organe folié frais, enlevé et pris dans la fente d'une moelle de sureau. Après avoir vérifié l'état perlé, on fixe par le picrate d'ammoniaque à la manière ordinaire.

(2) La question des nerfs du goût a été traitée d'une façon très complète dans le mémoire de P. JACQUES que j'ai cité plus haut, excellent à la fois comme travail de vérification et comme revue critique des travaux antérieurs. J'ai adopté sa nomenclature dans le texte courant.

ner entre elles à l'intérieur du bourgeon; les autres montent, s'arborisent et vont se terminer dans l'épithélium ambiant.

Outre les fibres nerveuses intragemmales et périgemmales constituant par leur ensemble le dispositif terminal des nerfs du goût dans les bourgeons gustatifs, il se dégage du plexus sous-gemmal et de ses prolongements sur les parties de la muqueuse dépourvues de bourgeons du goût (ex. plateau des papilles fongiformes, épithélium des crêtes veineuses de l'organe folié), de nombreuses branches amyéliniques pénétrant dans l'épithélium (voy. fig. 795, — *n*). Elles y forment des arborisations fibrillaires terminales du type ordinaire, plus ou moins riches et surtout développées dans les intervalles des bourgeons gustatifs. Là, elles constituent les fibres *nerveuses intergemmales* (Jacques). Celles-ci, découvertes par SERTOLI (1), montent dans le corps muqueux en se branchant. Puis leurs rameaux extrêmes se terminent par des tiges libres, soit courant horizontalement sous l'assise épidermique, soit ayant buté droit contre elle et recourbées en un crochet terminal (v. LENHOSSÉK), parce qu'elles n'ont pu s'engager dans l'épiderme trop résistant. Les fibres intergemmales proviennent du glosso-pharyngien. Elles dégénèrent avec les fibres de ce nerf quand on l'a sectionné, ainsi que les bourgeons du goût eux-mêmes (2).

(1) SERTOLI, Osservazioni sulle terminazioni dei nervi del gusto (*Gazzetta medico-veterinaria*, anno IV, 1874). SERTOLI avait fait cette découverte sur l'organe folié du Cheval. Une disposition analogue a été découverte par RANVIER dans celui du Lapin (*Traité technique*, p. 730, 2^e édit.). La disposition est générale et existe dans les papilles circumvallées et les fongiformes.

(2) Chez le Lapin, après la section du nerf glosso-pharyngien qui commande l'organe folié, les bourgeons du goût subissent la dégénération comme le ferait un nerf et disparaissent totalement (VINTSCHGAU et HÖNIGSCHMIED, Beobacht. über d. Veränderungen der Schmechbecher, etc. *Arch. de Pflüger*, t. XXIII, 1880); vers le quarantième jour, on n'en trouve plus aucune trace. Au bout de soixante heures après la section, les cellules gustatives ont, ainsi que l'a fait voir RANVIER (*Traité tech. d'Histologie*, 1^{re} édit., p. 949), déjà en partie disparu. Les cellules de soutènement ont pris des formes irrégulières, et leurs noyaux ont augmenté de volume. De plus, le bourgeon est envahi par un nombre considérable de cellules migratrices qui expulsent par leur action propre les cellules de soutènement par le pore du goût qui subsiste, après avoir morcelé et détruit les cellules sensorielles à la façon des cylindres d'axe d'un segment périphérique de nerf sectionné. En même temps, les terminaisons nerveuses intra-épithéliales qui environnent les bourgeons du goût dégénèrent et disparaissent. Ultérieurement, la capsule épithéliale des bourgeons dégénérés est comblée par la végétation du corps muqueux en son lieu et place; elle disparaît donc la dernière et avec elle le pore du goût. Ces observations de RANVIER, rapprochées de celles que j'ai faites sur la croissance des bourgeons du goût chez les têtards, viennent à l'appui de la manière de voir que j'ai exposée plus haut: à savoir que les cellules neuro-épithéliales des bourgeons reçoivent des nerfs gustatifs leur incitation à se différencier dans l'épithélium buccal. L'arrivée des nerfs dans cet épithélium les y fait apparaître et la disparition des nerfs disparaître.

La méthode du chromate d'argent révèle également l'existence (1), dans le plan du plexus sous-gemmal, d'éléments multipolaires (voy t. II, p. 967) dont certains répondent peut-être à des cellules ganglionnaires de Remak très superficielles, tandis qu'un grand nombre d'autres ne présentent pas les caractères essentiels d'une cellule nerveuse. Leur signification reste, par conséquent, contestée. On en trouve un certain nombre dans le derme muqueux des régions dépourvues de bourgeons du goût, en particulier chez le Chien, au-dessous du plateau des papilles circonvallées du V lingual où ils forment de petits groupes de trois à six éléments dirigés perpendiculairement à la surface du derme, dont leurs prolongements ne sortent pas (JACQUES). Ils accompagnent en général les vaisseaux sanguins.

Fonctionnalité des bourgeons du goût. — Les cellules neuro-épithéliales des bourgeons du goût sont, comme on l'a vu, toutes sensorielles : celles de revêtement à peu près au même titre que les autres, bien que celles du centre de chaque bourgeon semblent, chez les mammifères, les mieux différenciées et soient sans doute aussi de ce chef plus actives au point de vue gustatif. Mais on ne peut plus les considérer comme de véritables cellules nerveuses ; elles servent seulement de support aux terminaisons nerveuses du goût. A ce point de vue, on doit les rapprocher des cellules globuleuses de Merkel (servant à l'étalement et aussi à l'impression ménagée des ménisques tactiles dans le corps muqueux). Chez elles, de même, le développement des extrémités nerveuses du nerf sensoriel à leur surface se fait par un contact intime : on a vu que les cellules de revêtement emportent avec elles les fibrilles périgemmales répondant à leurs plans-côtés et dessinant les stries de ceux-ci. Contrairement à ce que supposait DRASCH (2), elles ne flottent donc pas librement dans le ciment semi-liquide intercellulaire du bourgeon ; elles se terminent au contact adhésif des plans-côtés des cellules sensorielles. De plus, le dispositif en couronne de la majorité des fibres périgemmales et d'un certain nombre d'intragemmales vers le pore du goût, à la base du cône formé par les bâtonnets gustatifs, indique bien que là est aussi le lieu par excellence des impressions gustatives. Le jeu des glandes séreuses de VON EBNER, glandes dont la sécrétion balaie les sillons gustatifs où plongent le cône des bâtonnets et ces bâtonnets eux-mêmes, en recréant ainsi un milieu pur et des surfaces nettes pour les

(1) Cette découverte est due à G. RETZIUS (*Biologische Untersuchungen*, IV, Stockholm, 1892) et à VON LENHOSSÉK (*Der feinere Bau und die Nervenendigungen der Geschmacksknospen*, *Anat. Anzeig.*, janvier 1893, et *Die Nervenendigungen in den Endknospen der Mundschleinhaut der Fische*. *Verhandl. d. naturforsch. Gesellsch.*, t. X, Bâle, 1892).

(2) DRASCH, *Histologische u. Physiologische Studien über die Geschmacksgorgane* (*C. R. de l'Acad. des Sciences de Vienne*, t. LXXXVIII, fasc. 3, 1884).

actes successifs de la gustation, vient également à l'appui de cette manière de voir.

Mais ce qui différencie fondamentalement l'impression gustative de celles du tact et du toucher, c'est qu'aucune déformation mécanique des régions occupées par les bourgeons du goût ne produit la sensation d'une saveur. En ce cas, les fibres intergemmales, peut-être empruntées au nerf trijumeau, comme le pense RANVIER, sont les seules impressionnées. Les corps sapides seuls, de leur côté, suscitent un ébranlement moléculaire des cellules sensorielles capable d'impressionner les extrémités nerveuses disposées à leur surface. Un dispositif érectile constant, qui se retrouve dans les papilles circonvallées et les fongiformes tout aussi bien que dans les barbillons à bourgeons gustatifs des cyprins, en développant les parties met d'ailleurs tous les nerfs qu'elles renferment en état de légère tension. Il substitue en même temps le régime du sang veineux au régime circulatoire ordinaire dans la région gustative, et concourt ainsi à la transformation des sensations générales en sensations spéciales.

DRASCH, et avec lui RAUBER (1), ont émis une autre hypothèse. Ils admettent que l'ensemble des cellules du bourgeon gustatif forme une sorte de filtre électif facilitant l'arrivée des substances sapides au contact des terminaisons nerveuses sensorielles : — la voie d'arrivée consistant dans les interlignes des cellules neuro-épithéliales. Je ne pense pas que cette conception, qui supprime l'intervention de la cellule sensorielle comme transformatrice des impressions extérieures, chimiques ou autres, en impressions spéciales, soit bien d'accord avec ce qu'apprend l'histologie comparée des neuro-épithéliums sensoriels.

§ 2. — MUQUEUSE OLFACTIVE. — NEURO-EPITHÉLIUM OLFACTIF.

Chez tous les vertébrés pourvus de fosses nasales, le passage de la muqueuse pituitaire (voy. t. II, p. 466) au neuro-épithélium olfactif (2) est marqué par une augmentation rapide de l'épaisseur du

(1) RAUBER, *Lehrbuch der Anatomie des Menschen*, t. II, fasc. 2, Leipzig, 1894.

(2) Chez les cyclostomes, le neuro-épithélium olfactif tapisse une fossette unique, la *fossette olfactive* impaire, ouverte en avant sur la peau de la tête et se terminant en arrière, au voisinage du pharynx, par une extrémité longue sans communication avec cette cavité. Chez la plupart des poissons tels que le Brochet, la Carpe, la Chevaine, etc., les fossettes olfactives sont doubles. Elles sont représentées par deux cavités communiquant avec l'extérieur et présentant à leur face interne une éminence : *l'éminence olfactive*, réticulée par des plis pour en multiplier la surface, et dans laquelle pénètrent les filets du nerf olfactif.

Chez les batraciens, les fosses nasales ont un squelette très comparable à celui

revêtement épithélial. On voit d'abord les cellules à cils vibratiles et les cellules caliciformes faire place sans transition à de hautes cellules prismatiques claires. Puis il apparaît, entre ces cellules qui deviennent de plus en plus allongées et le derme muqueux, une foule de noyaux pressés les uns contre les autres et formant une assise comparable à celle des grains de la rétine. Si l'on voulait faire une autre comparaison, le neuro-épithélium pourrait être rapproché, quant à sa première apparence, de l'épendyme des ventricules cérébraux du fœtus humain de 10 ou 11 centimètres. Les cellules claires, prismatiques, formant le rang épithélial superficiel, représenteraient alors les cellules épendymaires; l'assise profonde semblant formée par des noyaux répondrait aux chaînes radiales de prolifération. Je reviendrai plus loin sur cette comparaison et sur la valeur qu'il convient de lui donner au point de vue morphologique. Au-dessous de ce neuro-épithélium, épais et comme relevé en une sorte de *crête olfactive*, le derme muqueux renferme une multitude de glandes, celles de l'odorat, ainsi que les rameaux du *nerf olfactif* qui, après avoir formé un plexus plus ou moins compliqué, engagent leurs fibres pâles dans le neuro-épithélium.

Neuro-épithélium olfactif. — Si l'on pratique des coupes minces, perpendiculaires à la surface, dans la muqueuse olfactive du Cochon d'Inde (fig. 796), du Chien, ou par le travers de l'éminence olfactive de la Grenouille ou de la Salamandre (1), et qu'on les colore par la

existant chez les mammifères. Sur leur plancher existe un mamelon qui constitue le seul relèvement de leurs parois. Ce mamelon est occupé par l'éminence olfactive; il répond au neuro-épithélium. Enfin, chez les mammifères et chez l'Homme, la muqueuse olfactive, caractérisée par une coloration d'un jaune brun analogue à celle que donne au papier le liquide de Müller (Chien, Lapin) ou simplement jaunâtre (Homme, Mouton, Veau) occupe la région supérieure des fosses nasales, le cornet supérieur, le méat supérieur, une partie du cornet moyen et les portions correspondantes de la cloison. Elle répond à la région nommée autrefois *locus luteus* par Todd et Bowman (*Physiological Anatomy*, vol. II) à cause de la coloration jaune qui lui est propre.

(1) Le lambeau de muqueuse, enlevé avec précaution sur l'animal qu'on vient de sacrifier, est fixé à l'aide d'épingles sur une lame de liège évidée à son centre, puis durci dans le liquide de Müller ou mieux le bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100 pendant au moins deux mois. On le laisse ensuite dégorger dans l'eau jusqu'à ce que cette dernière ne prenne plus aucune coloration due au bichromate; puis on le durcit pendant deux ou trois jours dans l'alcool fort. Après cela, on exécute les coupes à main levée ou au microtome.

On lave à fond; puis on colore chaque préparation, sur la lame de verre, à l'aide d'une goutte de glycérine hématoxylique. Au bout de quelques minutes, à l'aide d'un faible grossissement, on reconnaît que les noyaux des cellules basales et ceux des cellules de soutien sont colorés en violet. On pose alors la lamelle, on enlève l'excès de glycérine hématoxylique et on l'introduit par capillarité de la glycérine hématoxylique diluée, pour que la préparation ne fonce pas. Ou bien on monte dans le baume après passage dans l'alcool, l'essence de bergamote et celle de girofles.

glycérine hématoxylique ou l'hématéine, on voit que le derme muqueux, comparable à celui de la pituitaire et parsemé de glandes, est parcouru par de gros vaisseaux sanguins et des troncules du nerf olfactif. Il est limité du côté du neuro-épithélium par une vitrée

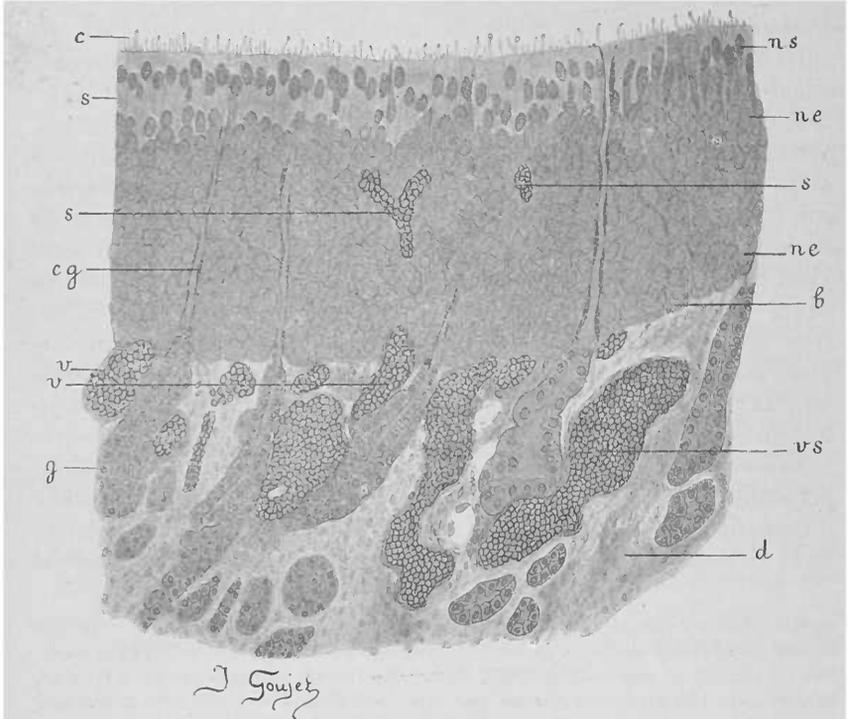


FIG. 796. — Coupe verticale du neuro-épithélium olfactif du Cochon-d'Inde. Fixation par le liquide de Müller. Coloration au picocarminate. Conservation dans la glycérine (préparation de BOVIER-LAPIERRE). — Ocul. 2, obj. 5 de Nacet. Chambre claire.

c, ligne des cils olfactifs, souvent déformés en tête d'épingle à leur extrémité parce qu'ils ont vacuolé; — *s*, cellules de soutien; — *ns*, noyaux des cellules de soutien; — *ne*, *ne*, assise des cellules sensorielles; — *b*, cellules basales; — *vs*, vaisseaux sanguins parcourant le derme muqueux *d*; — *v*, *v*, ces mêmes vaisseaux à demi engagés dans le neuro-épithélium, dans le plein duquel ils envoient des capillaires *s*, *s*; — *g*, glandes olfactives engagées dans le derme muqueux; — *cg*, leurs canaux excréteurs traversant le neuro-épithélium, où ils sont exclusivement formés par des cellules plates imbriquées.

épaisse, au dessus de laquelle on voit une ligne de noyaux vivement colorés. A la surface, le neuro-épithélium se termine par une autre ligne de cellules prismatiques non ciliées, dont les noyaux se colorent aussi d'une manière intense et forment une ou deux rangées parce qu'ils ne sont pas exactement placés à la même hauteur dans toutes les cellules. Entre la ligne profonde de noyaux plats, qui comme on le verra répond à celle des *cellules basales*, et la superficielle

répondant à la ligne des *cellules de soutien*, se superposent des noyaux nombreux rappelant les grains de la rétine, mais presque incolores à la façon de ceux des cellules nerveuses. Chacun de ces noyaux appartient en effet à une cellule de la formation essentielle du neuro-épithélium, c'est-à-dire à une *cellule sensorielle* ou *olfactive* proprement dite.

Lorsqu'on a convenablement dissocié le neuro-épithélium (1), on met en liberté très aisément les *cellules de soutien* et les *cellules sensorielles*. Ces deux ordres d'éléments, lorsqu'ils n'ont pas été complètement isolés les uns des autres, se montrent avec leurs relations réciproques. Celles-ci, alors, deviennent évidentes : parce que les cellules sensorielles et les cellules de soutien sont réunies par petits groupes à demi dissociés, mais dégagés de la complication qui auparavant masquait leurs rapports.

Les *cellules de soutien* sont formées par un corps protoplasmique étendu de la partie la plus profonde du neuro-épithélium jusqu'à sa surface, et renfermant un noyau vésiculeux nucléolé, au-dessus et au-dessous duquel le corps cellulaire est très différent. Au-dessus du noyau, ce corps est prismatique et allongé, parcouru par des cannelures parallèles qui logent les prolongements périphériques des cellules sensorielles. En outre, il existe le long des cellules de soutien une striation protoplasmique due à de fines granulations placées en série et sur laquelle insiste BABUCHIN. L'extrémité libre de la cellule n'a pas de plateau et ne porte pas de cils (RANVIER). Le protoplasma doit sa transparence et son aspect hyalin à ce qu'il est gonflé, à la façon d'une éponge, par une substance analogue à la mucine. Au-dessous du noyau, le corps cellulaire est irrégulier; il est creusé d'une série de fossettes. Cette portion répond à la partie de la cellule de soutien qui traverse la région moyenne du neuro-épithélium occupée par les cellules sensorielles. Chaque fossette résulte de l'empreinte faite par la saillie du noyau d'une cellule olfactive sur la paroi de la cellule de soutien qui lui est adjacente. RANVIER (2) a fait remarquer, l'un des premiers, l'analogie qui existe entre de tels éléments et les fibres de Müller de la rétine. Comme celles-ci, les cellules de soutien sont des cellules du neuro-épithélium primitif qui ne se sont point différenciées sur le type sensoriel et ont gardé leur signification épithéliale. Aussi, elles traversent la crête olfactive de part en part, à la façon de la formation homologue, constituée par l'ensemble des fibres de Müller, répondant dans la rétine au *fulcrum radial* (fig. 797).

(1) La méthode qui réussit la mieux est celle de l'agitation de coupes un peu épaisses sur le diapason (voy. plus haut t. II, p. 1083, note).

(2) RANVIER, de la Névroglië (*Arch. de Physiologie*, p. 180, 1883).

Les cellules *sensorielles* ou *olfactives* occupent les intervalles des cellules de soutien. Leur corps protoplasmique a la forme d'une fibre

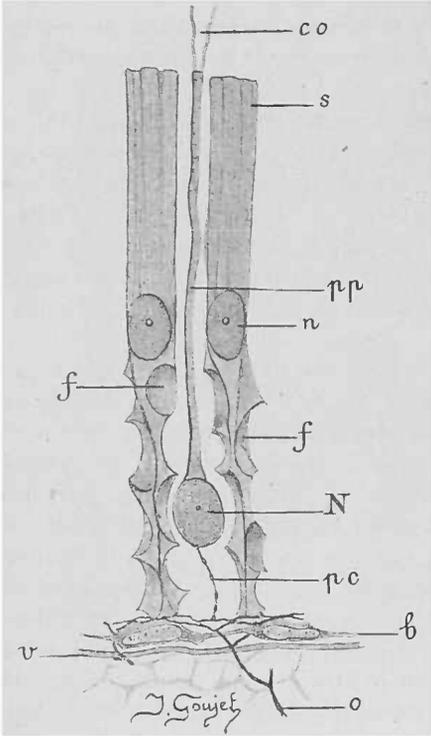


FIG. 797. — Cellule sensorielle de l'épithélium olfactif de la Salamandre terrestre, dans ses rapports avec les cellules de soutien et les nerfs. (Coupe dont les éléments ont été à demi dissociés par le diapason, après fixation par les vapeurs osmiques et macération des coupes, faites au sortir des vapeurs, pendant plusieurs jours dans l'alcool au tiers.)

N, noyau de la cellule sensorielle; — *pp*, son prolongement périphérique; — *co*, ses cils olfactifs; — *pc*, prolongement central entrant dans le plexus suprabasal et s'y continuant avec une des fibrilles de la fibre du nerf olfactif *o*; — *b*, cellules basales; — *n*, noyau d'une cellule de soutien; — *s*, segment supra-nucléaire de la cellule de soutien; — *f, f*, fossettes imprimées sur la portion infra-nucléaire des cellules de soutien; — *v*, vitrée du neuro-épithélium.

de section cylindrique, présentant sur son parcours un gros noyau qui se comporte en présence de l'hématoxyline comme celui des cellules nerveuses ganglionnaires. C'est-à-dire qu'il se colore peu ou point, ou seulement après un long temps en bleu de lin très pâle. Souvent ce noyau, comme celui des fibres de Remak ou mieux encore des chaînes radiales de prolifération de l'épendyme, est accolé latéralement à la fibre protoplasmique avec laquelle il fait corps, sans être entouré d'une zone distincte de protoplasma granuleux. Cette fibre semble être alors une différenciation tangentielle analogue aux fibres de la névroglie. Plus ordinairement, le noyau est placé dans l'axe du corps protoplasmique de la cellule étiré en fibre. De son pôle supérieur part alors le *prolongement périphérique*, et de son pôle inférieur le *prolongement central* de la cellule olfactive.

Le *prolongement périphérique* est formé d'un protoplasma transparent homogène. C'est une tige régulièrement cylindrique dont le relief répond aux cannelures des cellules de soutien voisines, c'est-à-dire aux empreintes

qu'il a déterminées à leur surface pour prendre place entre leurs plans-côtés. Il part toujours exactement du pôle supérieur du noyau. Il est plus ou moins long, suivant que ce noyau est plus ou moins bas

ou haut placé sur le trajet du corps de la cellule sensorielle. Au voisinage de la surface libre, il se termine par un petit renflement (bâtonnet) qui lui-même porte un ou plusieurs cils. Parfois les cils sont groupés en pinceau ou en bouquet, et ils font tous saillie à la surface du neuro-épithélium : ce sont les *cils olfactifs*.

Ces cils, qu'on observe surtout avec facilité chez les batraciens pérennibranches, urodèles ou anoures, sont tout à fait différents des bâtonnets gustatifs décrits plus haut. Ils possèdent en effet des mouvements actifs : ce sont donc des cils véritables, qu'on ne peut mieux comparer qu'à ceux des cellules épithéliales de l'épendyme. En effet, leur délicatesse est extrême ; ils vacuolent sous l'influence de la plupart des réactifs en formant des boules, et pour la plupart ils sont si fins qu'il faut user de précautions très grandes et d'un éclairage particulier pour les apercevoir. Ils ne sont pas tous semblables les uns aux autres ; il y en a de grêles et de gros, comme dans l'épendyme. Chez la Grenouille, on peut les observer vivants et à l'état d'action, comme l'a fait RANVIER, sur un pli de la muqueuse olfactive vivante. On constate alors qu'au lieu de vibrer dans un sens unique, comme les cils de l'épithélium de la pituitaire, ils se comportent comme les doigts d'une main réunis parallèlement les uns aux autres, et qu'on ouvrirait puis qu'on rapprocherait alternativement. De cette façon, souvent deux cils d'un même bouquet, placés à l'opposite l'un de l'autre, semblent en vibrant se saluer (RANVIER), parce qu'ils s'inclinent en même temps tous deux en sens opposé. Ils se comportent donc comme une série d'agitateurs qui brasseraient les particules odorantes de façon à multiplier leurs contacts avec la surface sensible.

Le prolongement central de chaque cellule olfactive se détache, soit dans l'axe du noyau et du pôle opposé à celui d'où naît le prolongement périphérique, soit des parties latérales du noyau comme l'a indiqué RANVIER. C'est une fibre fine, grêle, qui, sous l'influence des solutions chromiques les mieux ménagées, devient variqueuse à la manière des fibres nerveuses amyéliniques ordinaires (MAX SCHULTZE) (1) ; mais elle en diffère cependant en ce qu'elle ne se colore pas en violet foncé dans les préparations faites par la méthode de l'or.

Le prolongement central des cellules olfactives est toujours plus grêle que le périphérique et présente une longueur inversement proportionnelle à celle de ce dernier. La raison en est que le noyau établit la ligne de démarcation entre les deux prolongements. Pour prendre place, dans la portion profonde du neuro-épithélium, au-dessous de la ligne des prismes formée par la portion superficielle des cellules

(1) MAX SCHULTZE, *Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut* ; Halle, 1862.

de soutien, les noyaux des cellules olfactives sont forcés de se disposer les uns au-dessus des autres. Les plus superficiels appartiennent à des cellules dont le prolongement externe est court et le prolongement central long. C'est l'inverse pour les cellules profondes, et entre les deux on trouve tous les intermédiaires.

Ainsi constituées, les cellules sensorielles occupent les intervalles des cellules de soutien. Ces dernières, qui sont nues et formées

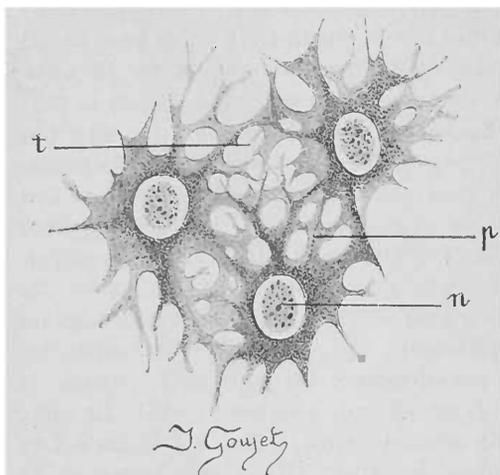


FIG. 798. — Cellules basales de l'épithélium olfactif du Chien, isolées après l'action du bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100, par l'agitation dans l'alcool au tiers de fragments de la membrane olfactive sur le diapason. Coloration au picrocarminate; achèvement de la fixation par l'acide osmique; conservation dans la glycérine neutre.

n, noyau; — p, prolongements des cellules basales croisés ou anastomotiques entre eux; — t, trous interceptés par le concours des prolongements rameux.

logent les noyaux formant ventre sur le trajet des cellules olfactives, dans les fossettes dont leur portion profonde est creusée. Par leur réunion, ces fossettes interceptent des capsules qui protègent les noyaux et les isolent les uns des autres. Les segments périphériques sont logés dans les cannelures de la portion superficielle prismatique. Aussi BABUCHIN (1), en imprégnant d'argent la surface de l'éminence olfactive du Protée, a-t-il obtenu le dessin polygonal des extrémités libres des cellules de soutien et, dans les intervalles des polygones, une série d'innombrables grains réservés en blanc et répondant chacun à l'extrémité terminée en bâtonnet du segment périphérique d'une cellule olfactive. Quant au prolongement central, il file entre les noyaux et le long de la paroi des cellules de soutien jusqu'à la ligne profonde des cellules basales : de manière que, dans le sens radial, les cellules sensorielles sont séparées les unes des autres et soutenues dans leur position par une formation épithéliale tout à la fois résistante et offrant la consistance, l'incompressibilité et l'élasticité d'une gelée. Ce milieu, on le conçoit,

d'un protoplasma infiltré de mucus ayant l'élasticité parfaite d'un liquide tout en étant résistant, logent les noyaux formant ventre sur le trajet des cellules olfactives, dans les fossettes dont leur portion profonde est creusée. Par leur réunion, ces fossettes interceptent des capsules qui protègent les noyaux et les isolent les uns des autres. Les segments périphériques sont logés dans les cannelures de la portion superficielle prismatique. Aussi BABUCHIN (1), en imprégnant d'argent la surface de l'éminence olfactive du Protée, a-t-il

(1) BABUCHIN, *Manuel de Stricker* : trad. Angl. de New-York, p. 797, fig. 308.

est éminemment favorable à la protection des cellules sensorielles et au maintien de leur intégrité.

Les cellules basales (fig. 798) répondent à la lame de protoplasma semée de noyaux indiquée pour la première fois par EXNER (1), mais dont la signification morphologique a été depuis indiquée par RANVIER (2). Ces cellules occupent, au-dessus de la vitrée du derme, la place de la ligne des cellules génératrices de l'ectoderme et répondent à ces cellules modifiées. Isolées par dissociation après l'action de l'alcool au tiers, elles affectent la forme de cellules plates, étoilées, et dont les prolongements sont rompus. Mais en réalité ces cellules forment un plan continu. Sur les pièces durcies par le liquide de Müller et traitées par l'action combinée des aiguilles et du pinceau, l'on peut isoler des lambeaux assez étendus de cette membrane formée de cellules unies par leurs prolongements fondus les uns avec les autres. Les ponts unitifs ne sont traversés par aucune ligne de ciment. Par leur union, les prolongements interceptent des trous arrondis pour le passage des fibres nerveuses. Bref, il s'agit ici d'une formation réalisant un *fulcrum tangentiel* (3).

Au niveau du neuro-épithélium, l'ectoderme primitif s'est donc différencié en trois formations : 1° la *formation sensorielle*, constituée par l'ensemble des cellules olfactives ; 2° un *fulcrum radial*, formé par les cellules prismatiques ; 3° un *fulcrum tangentiel*, constitué par la couche perforée des cellules basales. Les deux formations de soutènement ont conservé le caractère épithélial exclusif, contrairement à ce qui a lieu dans les bourgeons du goût.

De plus, les cellules de la formation sensorielle — les cellules olfactives — sont devenues ici de véritables cellules nerveuses : ce sont des neurones neuro-épithéliaux et bipolaires. Comme l'avait affirmé autrefois MAX SCHULTZE, leur prolongement central se continue directement par une fibre du nerf olfactif (fig. 799). Il est l'origine d'un filament de Deiters dont le pôle d'application est situé dans les glomé-

(1) EXNER, *Acad. des sciences de Vienne*, 1871, t. LXIII, 2^e partie, p. 44 — 1872, t. LXXVI, 3^e partie, p. 171.

(2) RANVIER, *Traité technique*, p. 933, 1^{re} édition.

(3) KRAUSE (*Handbuch der Anatomie des Menschen.*, p. 178, 1876) a considéré les cellules basales, qu'il n'a d'ailleurs pas mieux vues ni décrites qu'EXNER, comme constituant une couche de cellules embryonnaires destinées à la rénovation du neuro-épithélium lorsque ses éléments, arrivés au terme de leur évolution, doivent être remplacés par d'autres. Les relations de la couche de cellules basales avec les cellules radiales de soutien ne sont pas aisées à déterminer, et d'autre part ces cellules basales tiennent la place des cellules génératrices de l'ectoderme. Néanmoins, aucun fait positif ne vient à l'appui de l'hypothèse de W. KRAUSE. On sait bien que, à la suite d'un coryza intense, l'odorat est aboli, mais on ne sait pas jusqu'ici quelles sont les lésions qui se produisent en pareil cas dans le neuro-épithélium olfactif.

rules (papilles olfactives de BROCA) du bulbe olfactif, où il se développe sous forme d'une courte, mais très riche arborisation terminale, placée en regard de celle des cellules mitrales de ce même bulbe.

D'autre part, le prolongement périphérique terminé par le petit bâtonnet surmonté de cils olfactifs représente le prolongement réceptif (de signification protoplasmique) de la cellule neuro-épithéliale sensorielle et bipolaire. Les cellules de soutien, radiales et basales, représentent la névroglie du petit centre nerveux périphérique répondant à la surface olfactive. Ces faits, aujourd'hui bien connus et acceptés de tous, ont été découverts par les méthodes du bleu de méthylène et du chromate d'argent, seules capables de mettre en évidence la continuité directe des cellules olfactives et des fibres nerveuses du nerf olfactif (1). Par suite, il faut

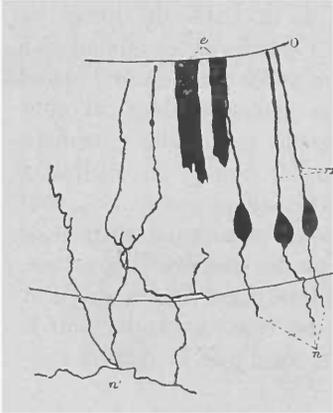


FIG. 799. — Cellules olfactives, et terminaisons nerveuses sensibles du trijumeau dans le neuro-épithélium olfactif. — Méthode rapide de GOLGI. (G. RETZIUS, figure empruntée à DÉJÉRINE)

n, fibres nerveuses olfactives répondant chacune au prolongement central d'une cellule neuro-épithéliale; — *n'*, fibres nerveuses du trijumeau ramifiées dans le neuro-épithélium olfactif; — *e*, partie externe de deux cellules de soutien imprégnées en noir par le chromate d'argent; — *o*; surface libre du neuro-épithélium olfactif.

deux ordres de cellules: les *cellules fusiformes* et les cellules épithéliales ordinaires, ou *prismatiques*. Il admet que le nerf olfactif, après s'être divisé et subdivisé, aborde les deux ordres de cellules et s'y termine (*Beiträge zur Anatomie und Physiologie*; Heft I, p. 77, 1855).

B. *Découverte de la nature sensorielle des cellules fusiformes: cellules olfactives*. En 1862, MAX SCHULTZE décrit les cellules olfactives, leur bâtonnet, leurs cils (qu'il méconnaît cependant chez le Protée et chez les animaux à respiration branchiale où BABUCHIN les démontra depuis); et enfin, ce qui est le point important, il considère leur prolongement central comme de nature nerveuse. Sur l'éminence olfactive du Brochet, il établit ainsi le schéma qui jusqu'ici a été adopté par tous les auteurs. Il voit les prolongements centraux s'engager dans la profondeur de l'épithélium; il voit d'autre part les fibrilles du nerf olfactif monter dans ce même épithélium. Il admet, sans l'avoir constaté objectivement, que la continuation des fibrilles du nerf avec les prolongements centraux variés des cellules se fait en *ligne directe*. Il attribue aux cellules prismatiques leur signification d'éléments de soutien (MAX SCHULTZE, *Untersuchungen über den Bau der Nasenscheidhaut*, Halle, 1862).

(1) Le neuro-épithélium olfactif a été l'objet d'un grand nombre de travaux. Je ne puis ici les rappeler tous, ni m'étendre sur les discussions qui se sont produites au sujet de l'organe, des voies et du mécanisme de l'olfaction dans ces trente dernières années. Je préfère résumer en quelques mots les découvertes qui se sont succédé, en rappelant à propos de quelques-unes les conceptions du moment.

A. *Découverte des deux ordres de cellules cylindriques*. En 1855, ECKHARDT distingue, dans l'épithélium olfactif de la Grenouille,

considérer les cellules olfactives comme des cellules nerveuses ayant conservé leur position épithéliale primitive et envoyant de là, aux cellules nerveuses du névraxe, un prolongement ayant la signification d'un filament de Deiters. Ce sont donc des cellules ganglionnaires périphériques et intra-épithéliales: les seules, d'ailleurs, qu'on connaisse chez les animaux supérieurs.

Vaisseaux sanguins du neuro-épithélium. — Un fait démontrant bien que le neuro-épithélium olfactif est réellement un petit centre nerveux périphérique, c'est la présence de vaisseaux sanguins dans son intérieur, signalée il y a quelques années par BOVIER-LAPIERRE chez certains animaux, tels que le Cobaye (voy. fig. 796 — *v, s*). Ils manquent, au contraire, dans l'éminence olfactive des batraciens, ainsi du reste que dans leur rétine. Il est probable que lorsque les fonctions olfactives, de même que celles du névraxe, deviennent très actives ou que le neuro-épithélium est très épais sur un point donné, les vaisseaux pénètrent en dépit de la barrière morphologique que leur oppose la vitrée. Ils se jouent de cet obstacle et introduisent avec eux la vie par le sang dans l'épithélium olfactif, ainsi réduit à l'état para-épithélial.

Chez le Cobaye, c'est en effet dans les portions les plus épaisses du neuro-épithélium, répondant au plein du léger relief produit à la surface par la crête olfactive, que les vaisseaux sanguins franchissent la vitrée. Ce sont tous des capillaires vrais à parois d'une fragilité extrême et, m'a-t-il semblé, non doublés par les éléments ordinaires

C. *Découverte de la formation basale et du plexus basal* (1877). EXNER, faisant en cela une erreur complète, rejette la signification sensorielle des cellules fusiformes. Il les considère comme de jeunes éléments destinés à remplacer les cellules prismatiques, qu'il regarde comme des cellules épithéliales ordinaires. Cette opinion avait déjà été soutenue par ECKER (*Bericht über die Verhandlungen zur Beförd. d. Naturwissenschaft zu Freiburg i. Brisg.*, 1855, n° 12). Mais il entrevoit la formation basale comme une nappe de protoplasma percée de trous et semée de noyaux. Il en fait une *plaque nerveuse intermédiaire* au-dessus de laquelle le nerf olfactif se termine en un plexus.

D. RANVIER (*Traité technique d'Histologie*, 1^{re} édition) donne une description définitive des cellules de soutien et des cellules olfactives, ainsi que de l'assise des cellules basales. Il voit les fibres nerveuses du nerf olfactif former un plexus au-dessus de la ligne des cellules basales. Il reconnaît qu'« au moins en certains points, les prolongements centraux des cellules olfactives sont en rapport de continuité avec les fibres du plexus basal » (*loc. citat.*, p. 940).

E. RAMÓN Y CAJAL (*Origen y terminacion de las fibras nerviosas olfatorias*, *Gaz. Sanitar. de Barcelona*, décembre 1890), par la méthode du chromate d'argent, montre que le prolongement central des cellules olfactives est l'origine des fibres axiles du nerf olfactif, et que celles-ci se terminent par une arborisation en rapport avec l'arborisation terminale d'un prolongement protoplasmique des cellules mitrales dans le bulbe olfactif. Cette conception a été ensuite confirmée et développée par ses élèves, puis par VAN GEHUCHTEN et MARTIN, KÖLLIKER, G. RETZIUS, CALLEJA, etc.

du tissu conjonctif. Ils ressemblent absolument à ceux d'une rétine. Ils sont de très grand diamètre, et beaucoup semblent répondre à des capillaires veineux. Ils montent droit dans le neuro-épithélium en franchissant la vitrée, puis les cellules basales. Ils décrivent ensuite une anse rétrograde, et sortent de l'épithélium sans s'être engagés dans la zone répondant aux noyaux ou aux portions supranucléaires des cellules de soutien. Quelques-uns de ces capillaires suivent un trajet horizontal plus ou moins étendu sous la ligne de ces noyaux. D'autres se renflent en une sorte de massue qui semble souvent terminale, à la façon des bourgeons des veines dans la phase fœtale du développement des vaisseaux (voy. t. I, p. 861).

Fibro-muqueuse, vaisseaux, glandes et nerfs des régions olfactives. —

Le derme muqueux subjacent aux crêtes olfactives est à peu près constitué comme celui de la muqueuse de Schneider. Il adhère intimement aux pièces osseuses ou cartilagineuses des cornets et de la cloison par sa face profonde. Dans sa portion superficielle, terminée par une surface lisse que double la vitrée sous le neuro-épithélium et l'épithélium cilié qui lui fait suite, il renferme un grand nombre de troncules du nerf olfactif et donne passage aux tubes glandulaires, ainsi qu'à un certain nombre de fibres nerveuses venues du rameau nasal de la branche ophtalmique. Ces fibres vont se terminer, tant dans l'épithélium ordinaire que dans le neuro-épithélium, par des arborisations fibrillaires sur lesquelles BRUNN, puis G. RETZIUS ont attiré l'attention. D'après ce que j'ai observé, ce sont surtout ces fibres amyéliniques qui, prenant durant un certain parcours une direction tangentielle au-dessus des cellules basales, y interceptent avec les prolongements nerveux des cellules olfactives le plexus sur lequel insiste RANVIER. On voit nettement ces fibres tangentielles même sur les préparations légèrement dissociées du neuro-épithélium fixé et durci par les bichromates. — Dans l'étage moyen du derme sont compris de très nombreux vaisseaux sanguins dirigés en tous sens. Les veines adhèrent au tissu fibreux, et affectent par suite une disposition en sinus. J'ai d'ailleurs insisté déjà (voy. t. II, p. 466) sur cette particularité qui introduit dans la muqueuse des fosses nasales un véritable dispositif érectile, ici comme dans l'organe du goût extrêmement favorable au développement des impressions sensorielles. Les écarts de ces vaisseaux sont presque entièrement comblés soit par des glandes, soit par de petits troncs du nerf olfactif.

Les *glandes* diffèrent beaucoup de celles des portions non olfactives de la muqueuse. Elles ont été découvertes par BOWMAN et portent son nom. Elles n'existent que chez les vertébrés à respiration aérienne, où leur présence signifie probablement que l'olfaction, de même que la gustation, l'audition et la vision, ne peuvent s'effectuer que lorsque les cellules sensorielles agissent dans un milieu liquide ou semi liquide.

Les plus simples (fig. 800) sont celles de la Grenouille. Elles ont la forme d'utricules dont les plus courts sont compris dans l'épaisseur même du neuro-épithélium, tandis que la plupart des autres s'enfoncent plus ou moins profondément dans le derme muqueux, en refoulant la membrane vitrée qui devient alors leur membrane propre. La paroi de ces glandes est revêtue d'une seule couche d'épithélium dont les cellules, renflées en tête à leur extrémité libre qui renferme de grosses granulations, s'insèrent obliquement sur la membrane propre par une sorte d'écaille ou lame protoplasmique dentelée sur ses bords et

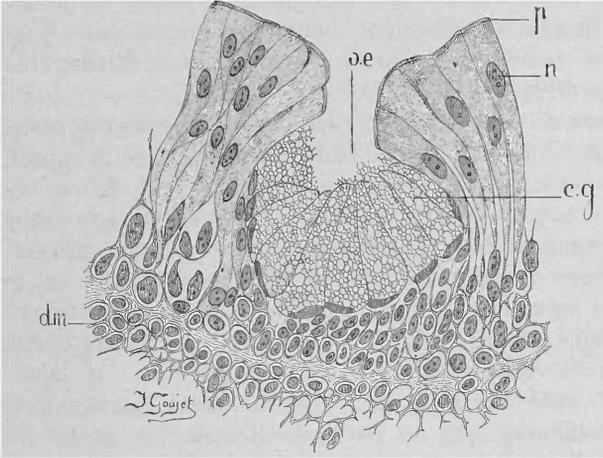


FIG. 800. — Glandule intra-épithéliale de la région olfactive de la Grenouille (*R. esculenta*). — Fixation par les vapeurs osmiques, coloration par le carmin aluné. Coupes en série après inclusion dans la paraffine, glycérine picrocarminée. — (Ocul. 1, Obj. 9 de Leitz. Chambre claire)

p, plateaux, *n*, noyaux des cellules épithéliales ordinaires de l'épithélium cylindrique stratifié. Au-dessus du derme, on voit la couche génératrice de cet épithélium qui, incurvé autour de la glandule intra-épithéliale, est nécessairement coupé obliquement ou en travers sur plusieurs points (notamment à la droite du lecteur).

oe, orifice émissaire de la glandule; — *cg*, ses cellules glandulaires avec le noyau refoulé et disposé en cupule; — *dm*, derme muqueux.

renfermant le noyau. Ces écailles, à cause même de leur mode d'insertion oblique, se recouvrent comme les tuiles d'un toit si on les considère dans les cellules glandulaires successives d'une même rangée.

Chez les mammifères et chez l'Homme, les glandes olfactives pénètrent toutes dans l'épaisseur de la muqueuse. Ce sont des glandes en tubes. Pour prendre place dans le tissu fibreux du chorion, elles s'incurvent en divers sens comme les glandes sudoripares, mais sans former comme ces dernières de glomérules réguliers. A l'extrémité de chaque cul-de-sac existe un petit croissant de Giannuzzi. Partout ailleurs, le revêtement épithélial forme une couche unique de cellules

renfermant des granulations pigmentaires concourant « pour la plus large part » (RANVIER) à donner à la muqueuse olfactive sa coloration jaune. Le canal excréteur de ces glandes est entièrement réduit à leur trajet intra-épithélial. Il est formé par des cellules aplaties imbriquées à demi, et soudées entre elles pour former un tube qui s'amincit progressivement d'autant plus qu'il s'approche de la surface libre. Là, il s'ouvre par un pore terminal constituant un orifice émissaire très petit. Ces glandes sont extrêmement nombreuses chez l'Homme, le Chien, le Cobaye, etc. Sur les coupes sagittales de la muqueuse, on voit leurs tubes coupés en travers, en long ou obliquement. Ils sont extrêmement voisins les uns des autres, tandis que dans leurs intervalles marchent les vaisseaux sanguins et les ramuscules du nerf olfactif (voy. fig. 796).

Les *fibres du nerf olfactif*, nées des prolongements périphériques des cellules olfactives et par suite centripètes, se groupent dans la portion superficielle du derme muqueux en petits faisceaux, puis en troncules et enfin en troncs. Ceux-ci, après un trajet variable dans le derme, s'engagent dans les trous de la lame criblée et gagnent le bulbe olfactif où les fibres nerveuses se terminent. Isolées ou groupées, toutes sont amyéliniques, bien que l'acide osmique les teigne presque en noir. Dans les fascicules, troncules et troncs intra-dermiques de l'olfactif aussi bien que dans ceux engagés dans la lame criblée, ces fibres sont toutes à peu près de même diamètre et beaucoup plus volumineuses que les fibres de Remak des nerfs ordinaires. Elles restent parallèles entre elles dans les faisceaux nerveux sur un parcours souvent très étendu. Chacune d'elles répond à un cylindre d'axe composé, formé par les concours successifs et à angle aigu des filaments de Deiters multiples. Elles résument ainsi plusieurs prolongements de cellule sensorielle en un cordon axile unique : c'est pourquoi elles deviennent plus grosses à mesure qu'on s'approche de la lame criblée : si bien que le nerf, qui en réalité se compose de la périphérie au centre, semble de prime abord se brancher tout comme les nerfs ordinaires du centre à la périphérie. Chaque cylindre-axe répondant à une fibre de l'olfactif est constitué par des fibrilles nerveuses groupées en petits paquets ; sa coupe transversale dans les faisceaux nerveux fixée par l'acide osmique donne une série de petits champs comparables aux champs de Cohnheim des fibres musculaires. Il s'agit ici de grosses fibres axiles ayant la même constitution que les nerfs périphériques amyéliniques des cyclostomes.

Entre les fibres d'un même fascicule nerveux sont engagées des cellules fixes du tissu conjonctif, portant les empreintes des fibres nerveuses à leur surface. Sur le pourtour du petit faisceau règne une gaine lamelleuse composée d'un nombre variable de lamelles et doublée à sa face interne d'un revêtement endothélial. Les cordons nerveux d'un

certain diamètre contiennent aussi des cloisons connectives et des vaisseaux sanguins. Sur leur voie de marche, les fibres nerveuses olfactives qui proviennent d'un élément épithélial et ne ressemblent à aucune autre chez les animaux supérieurs, se comportent et se groupent donc absolument comme des fibres nerveuses ordinaires.

Bulbe olfactif et voies nerveuses de l'olfaction. — Les petits troncs nerveux olfactifs se jettent un à un, au-dessus de la lame criblée, dans le renflement ou bulbe olfactif du lobe olfactif antérieur du cerveau. Ce bulbe fait suite à la bandelette olfactive improprement appelée « nerf olfactif », laquelle n'est que le pédoncule du bulbe, creux chez les animaux doués d'un odorat développé et recevant alors un prolongement de la cavité ventriculaire. Les deux « racines » interne et externe du nerf olfactif ne sont de leur côté, chez l'Homme, autre chose que des circonvolutions abortives, « olfactive interne et externe », au contraire très développées chez les animaux macrosomatiques ainsi que la corne d'Ammon et la circonvolution de l'hippocampe, dont le crochet se renfle alors en un lobe puissant (lobe piriforme). C'est dans ces parties du cerveau antérieur ainsi que dans la substance perforée antérieure (1), que se déploient les voies nerveuses intra-cérébrales de l'olfaction.

Le bulbe olfactif, comme l'a démontré CAJAL (2), comprend de dehors en dedans cinq couches concentriques (voy. fig. 802) : 1° une couche superficielle exclusivement formée par les fibres olfactives, dont les fascicules s'entre-croisent en un feutrage serré, puis se résolvent en leurs cylindres d'axe dont chacun va se terminer dans la seconde couche.

2° Cette couche est celle des *glomérules olfactifs* ou des « papilles olfactives » de BROCA. Les glomérules y forment en se superposant une assise épaisse. Ce sont de petits corps ovoïdes ou sphériques au sein desquels, comme l'a montré GOLGI en 1874, se déploient les arborisations cylindraxiles terminales des nerfs olfactifs et l'arborisation réceptive d'un prolongement protoplasmique long et indivis des cellules mitrales, situées plus en dedans. GOLGI pensait qu'à ce niveau ces deux arborisations concourent entre elles pour former un réseau, mais il n'en est rien. En effet, quand l'une ou l'autre seulement est mise en évidence dans le glomérule par la méthode du chromate d'argent, elle finit par des extrémités libres, perlées et terminées par de petits renflements en bouton. Il s'agit donc bien là d'un double dispositif terminal vrai. Quand, au contraire, les deux arborisations sont imprégnées

(1) Voy. à ce sujet DÉJÉRINE, *Anatomie des centres nerveux*, t. I, Paris, 1895, p. 304 et 733.

(2) RAMÓN Y CAJAL, *loc. citat.* et *Nouv. idées sur la struct. du syst. nerveux*, trad. franç. d'AZOULAY, p. 104 à 110.

simultanément dans le glomérule, elles forment une intrication perlée inextricable au sein de la substance granuleuse de ce dernier. C'est donc dans les glomérules que les cellules olfactives projettent leur pôle d'application sur le pôle réceptif des cellules mitrales, lesquelles sont des éléments nerveux du cerveau antérieur. Les deux arborisations sont exactement renfermées dans le glomérule, tant chez les mammifères (RAMÓN Y CAJAL) que chez les oiseaux, les reptiles et les batraciens (P. RAMÓN).

3° Entre la couche des glomérules et celle des cellules mitrales, règne une *couche moléculaire* analogue à celle de la rétine. Elle renferme un certain nombre de petites cellules ganglionnaires fusiformes qui, comme les mitrales, envoient aux glomérules un prolongement protoplasmique qui s'y arborise et s'y termine. Mais elle est surtout parcourue par une foule de prolongements protoplasmiques issus des cellules mitrales et des éléments divers de la couche des grains.

4° La *couche des cellules mitrales* est caractérisée par ces éléments, dont on doit la description précise à GOLGI. Elles forment une assise concentrique à celle des glomérules mais beaucoup plus mince, et leur forme est celle d'une pyramide ou d'une mitre (fig. 801). Elles déploient leurs prolongements protoplasmiques ordinaires dans la couche moléculaire. Chacune d'elles en envoie un plus épais que les autres, issu de sa face inférieure et indivis sur son parcours, à chacun des glomérules, auquel il fournit son arborisation terminale réceptive. Le cylindre d'axe part au contraire du sommet ou pôle interne de chaque cellule mitrale. Il marche d'abord droit, puis se coude et se continue ensuite avec une fibre nerveuse à moelle du pédoncule olfactif. Il passe de là dans la racine olfactive externe et va se terminer, comme l'a indiqué CALLEJA (1), dans la couche moléculaire de la circonvolution de l'hippocampe. Là il se met en relation, par ses arborisations terminales, avec les prolongements protoplasmiques des cellules pyramidales de l'écorce de la circonvolution en crochet. Sur son parcours dans le bulbe olfactif, il donne naissance à un certain nombre de collatérales qui s'engagent ensuite dans la couche moléculaire et s'y terminent.

5° En dedans de l'assise des cellules mitrales se place la *zone des grains et des fibres à myéline*. Les grains, très nombreux et tout à fait analogues à ceux qu'on appelle dans la rétine des spongioblastes, répondent comme ces derniers à des cellules amacrines. Leurs prolongements se projettent les uns dans la zone granuleuse elle-même, les autres dans la couche moléculaire où ils fournissent des arborisations d'apparence terminale à branches épineuses. Ce sont là probablement, ici comme ailleurs, des éléments assurant l'union

(1) CALLEJA, *La region olfatoria del cerebro*, thèse de Madrid, 1893.

synergique entre les diverses cellules nerveuses du bulbe olfactif. Leur branche maîtresse, qui ne manque jamais tandis que les autres disparaissent une à une chez les vertébrés inférieurs comme l'a montré P. RAMÓN, est celle portant l'arborisation à branches épineuses engagée dans la couche moléculaire. Dans cette même assise, outre

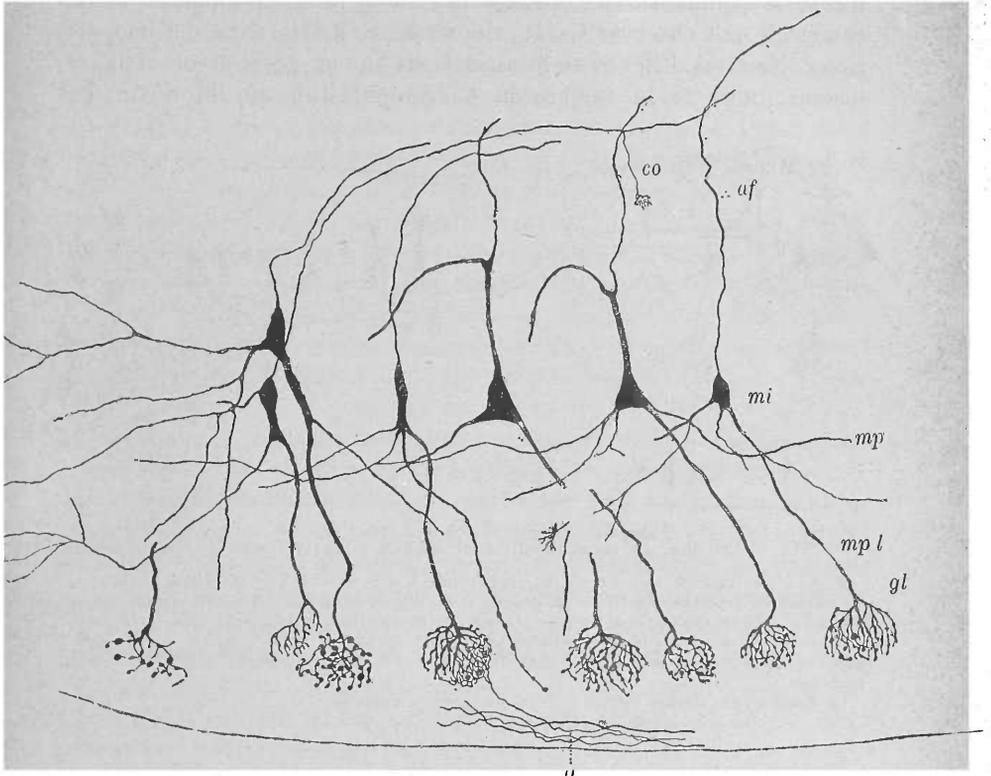


FIG. 801. — Cellules mitrales du bulbe olfactif du Lapin de 2 jours, mises en évidence par la méthode du chromate d'argent. L'une d'elles est en rapport par son glomérule avec l'arborisation cylindraxile terminale d'une fibre nerveuse du nerf olfactif. (D'après RAMÓN Y CAJAL, figure empruntée à DÉJÉRINE.)

mi, ligne des cellules mitrales; — *mp*, ligne des prolongements protoplasmiques ordinaires des cellules mitrales; — *mp'*, prolongement protoplasmique indivis terminé par l'arborisation glomérulaire *gl*; — *o*, fibres du nerf olfactif, dont une va se terminer en s'arborisant dans un glomérule; — *f*, filament axiale de la cellule mitrale *mi*; — *co*, collatérale du filament axiale d'une autre cellule mitrale, terminée par une arborisation courte.

les grains, on rencontre aussi quelques cellules à cylindre-axe assez court déployé dans la couche moléculaire. Tout cet ensemble est parcouru par de grandes cellules névrogliales, formant un fulcrum radial ou des éléments de soutien tangentiels.

Voies olfactives. — Le cylindre-axe répondant à chaque fibre nerveuse du nerf olfactif est formé d'un plus ou moins grand nombre de

fibrilles élémentaires, dont chacune répond au prolongement nerveux d'une cellule sensorielle constituant un premier neurone. Il fournit par contre au glomérule une arborisation terminale unique en regard de celle unique aussi de la cellule mitrale correspondante (fig. 802). Il en résulte que celle-ci est impressionnée en bloc, et résume en elle seule une série d'impressions s'opérant distinctement à la périphérie. De là, comme le fait observer CAJAL, le caractère indéterminé des impressions olfactives. Elles ne se localisent pas sur un point précis et exactement limité de la surface du neuro-épithélium qui les reçoit. La

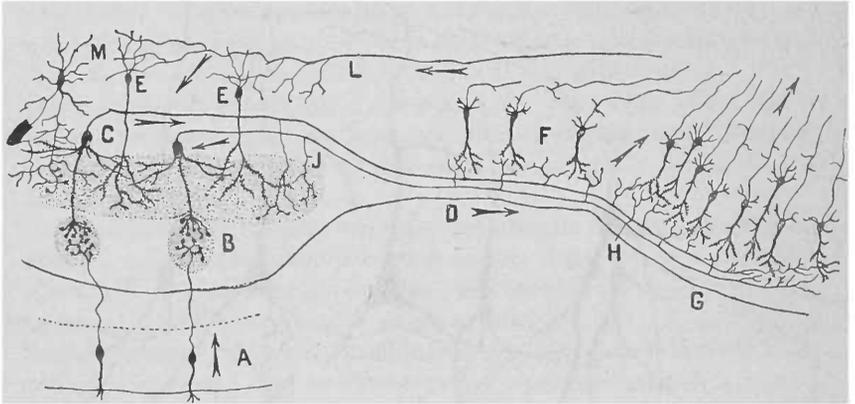


FIG. 802. — Schéma des voies olfactives de RAMÓN Y CAJAL (pour les mammifères).

A, Neuro-épithélium olfactif; — B, glomérule olfactif du bulbe; — C, cellule mitrale; — D, tractus ou pédicule olfactif; — E, grains; — G, région de la racine blanche externe du nerf olfactif; — F, cellules pyramidales du tractus; — M, cellule à cylindre-axe court; — J, collatérales des filaments axiles des cellules mitrales au niveau du bulbe olfactif; — H, collatérales de ces mêmes filaments axiles dans le tractus; — I, fibre centrifuge; — L, fibre centrale terminale.

La direction des flèches indique le sens des courants nerveux.

cellule mitrale représente ici le second neurone et le premier relai sur la voie olfactive.

Elle projette à son tour l'impression qu'elle a totalisée, et la distribue par son cylindre-axe aux cellules pyramidales de la couche moléculaire de la circonvolution du crochet et de l'hippocampe. Pour actionner celles-ci, le cylindre-axe amené par la voie de la substance blanche du pédoncule olfactif et de sa « racine olfactive externe » donne, chemin faisant, des collatérales en regard des prolongements protoplasmiques des cellules pyramidales de la région. Puis il se termine par une arborisation aussi en rapport avec certaines d'entre elles. Ces cellules constituent ainsi le troisième neurone de la chaîne, et à leur niveau s'effectue le second relai.

Les cellules mitrales forment donc un point nodal dans cette série. Elles rassemblent en elles seules un grand nombre d'impressions

périphériques, qu'elles répartissent ensuite à leur gré dans les cellules pyramidales des circonvolutions olfactives auxquelles elles parlent vraisemblablement le langage des odeurs. Leur jeu, probablement tant collecteur que répartiteur, est lui-même influencé par un certain nombre de fibres centrifuges que la méthode du chromate d'argent met en évidence dans le pédoncule du bulbe olfactif, et qui se terminent par une arborisation et de nombreuses collatérales également arborisées dans la zone des grains. Elles ont été découvertes par CAJAL, et paraissent actionner les grains, qui, de leur côté, semblent agir sur les prolongements protoplasmiques ordinaires des cellules mitrales dans la couche moléculaire. Il s'agit là probablement d'un dispositif de régulation de l'activité des neurones nodaux.

Je crois qu'il est dès maintenant avantageux de catégoriser comme suit les trois termes du dispositif précédent. Quelle que soit sa nature, le mouvement extérieur qui est l'origine des sensations olfactives est tel qu'il impressionne physiquement ou chimiquement les segments périphériques des cellules sensorielles. Il suscite en elles un autre mouvement tout différent du mouvement extérieur, lequel n'agirait point du tout sur le prolongement sensoriel des cellules mitrales. J'appellerai ce nouveau mouvement *mouvement esthésiogène*, parce que, seul, il est capable de transformer le mouvement extérieur de façon à inciter la cellule mitrale à engendrer, puis à projeter à son tour par son cylindre-axe et sur les prolongements réceptifs des cellules des circonvolutions olfactives, le mouvement définitif ou *mouvement sensoriel* qui leur fait percevoir les odeurs selon le mode et l'intensité propres à chacune d'elles. Les neurones représentés par les cellules neuro-épithéliales olfactives répondent dans cette conception à la *formation esthésiogène*, l'ensemble des cellules mitrales à la *formation ganglionnaire sensorielle* de l'organe olfactif. Entre les deux prend place la *formation intermédiaire* ou des grains de l'assise moléculaire, répondant probablement à un dispositif de régulation. Nous retrouverons également toutes ces formations dans la rétine (1).

(1) L'organe de l'olfaction se forme, comme chacun sait, aux dépens de l'ectoderme, un peu après le début du développement de l'œil et de l'appareil auditif. Il se montre d'abord à droite et à gauche du prolongement frontal sous forme d'une simple épaisseur de l'ectoderme, auquel HIS a donné le nom de « champ nasal ». L'épaissement est dû à ce que l'ectoderme primitif prend à ce niveau le dispositif neuro-épithélial et forme des chaînes radiales de prolifération comme dans un névraxe embryonnaire. Secondairement, les champs nasaux accroissent leur étendue et du même pas se dépriment en une *fosslette olfactive*, contre laquelle vient s'appliquer le lobe olfactif qui, parallèlement, s'est formé de chaque côté par évagination de la vésicule hémisphérique. Je n'ai pas à suivre ici pas à pas le reste du développement de l'organe olfactif ; ceci suffit pour caractériser la position périphérique et la différenciation sur place, dans l'ectoderme tégumentaire, de son neuro-épithélium repré-

§ 3. — ORGANE DE LA VISION — RÉTINE

Je m'occuperai ici principalement de la *rétine*, et seulement accessoirement des autres parties constitutives de l'œil, parce qu'actuellement pour les décrire comme il convient, il faudrait une monographie comprenant un volume entier. Je commencerai toutefois par dégager la signification morphologique des deux formations générales unies entre elles pour constituer l'organe essentiel de la vision. L'une est un neuro-épithélium sensoriel, la *rétine*; l'autre un organe dioptrique, le *cristallin*, destiné à laisser passer jusqu'à la surface sensible et à concentrer sur elle les ondes lumineuses. La rétine, formation sensorielle, est une expansion de l'ectoderme cérébral; le cristallin, formation dioptrique, en est une de l'ectoderme tégumentaire. L'union des deux constitue essentiellement l'œil tel qu'il est chez les vertébrés, c'est-à-dire une portion du cerveau qui voit.

L'œil embryonnaire et l'œil primordial. — 1^o Ébauche rétinienne.

sentant ici la formation esthésiogène. On voit qu'au contraire les autres formations, ganglionnaires proprement dites, viennent du névraxe cérébral.

Je veux toutefois dire un mot de l'*organe de Jacobson*. Cet organe existe chez tous les mammifères, comme l'ont fait voir il y a longtemps DURSÝ (*Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfes*, Tubingue, 1869) et KÖLLIKER (*Ueber die Jacobson'schen Organe des Menschen*. Gratulationschrift d. Wurtzb. Medic. Facultät für Rinecker; 1877). Il consiste dans un tube, placé de chaque côté de la partie inféro-antérieure de la cloison cartilagineuse des fosses nasales. Il a pour squelette une paroi de cartilage hyalin (cartilage de Jacobson), et s'ouvre soit directement en avant dans le sillon nasal (par exemple chez le Lapin, le Cochon d'Inde et le Rat), soit comme chez le Chien dans le « Canal de Stenson » qui passe à travers le conduit naso-palatin et s'ouvre sur la voûte palatine dans la bouche, immédiatement derrière les dents incisives supérieures. En arrière, le canal de Jacobson et le cartilage qui l'enveloppe se terminent par un cul-de-sac. La paroi interne du canal est revêtue d'un neuro-épithélium du type olfactif, donnant naissance à un rameau même important du nerf olfactif chez l'embryon et recevant des nerfs périphériques qui s'arborescent dans son épaisseur. La muqueuse à ce niveau contient de nombreuses glandes olfactives. La paroi externe du canal est tapissée par un épithélium semblable à celui de la pituitaire. La méthode du chromate d'argent a mis en évidence, dans les portions neuro-épithéliales de l'organe de Jacobson, exactement le même dispositif que dans les aires olfactives ordinaires (G. RETZIUS).

La signification morphologique de l'organe de Jacobson est donc certainement celle d'un département particulier de l'appareil olfactif. Il naît chez les mammifères par une petite fossette olfactive spéciale comme l'a démontré DURSÝ. On l'a assimilé quelquefois à l'éminence olfactive des amphibiens, qui, comme lui, est une formation du plancher des fosses nasales. Il pourrait également représenter — ce qui me paraît encore mieux admissible — la longue fossette olfactive distincte de la bouche des cyclostomes et des poissons inférieurs. Chez les animaux supérieurs et chez l'Homme, c'est surtout un organe représentatif.

— Chez l'embryon de Poulet du 2^e jour, la vésicule cérébrale antérieure, dont les parois sont formées par l'épithélium neural stratifié, fournit à droite et à gauche une évagination de ses parois latérales. Chacune d'elles porte le nom de *vésicule optique primaire*. La vésicule opti-

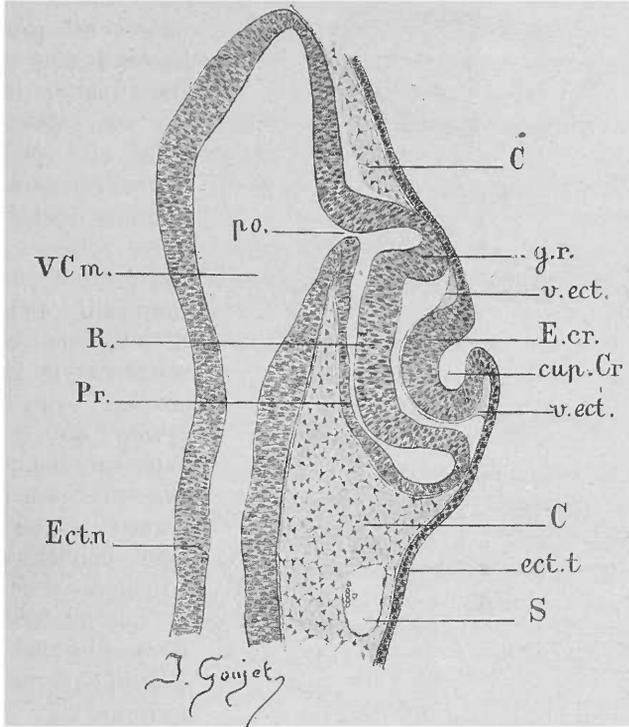


FIG. 803. — Coupe verticale oblique de la tête d'un embryon de Poulet du 3^e jour, passant par l'axe de la vésicule cérébrale et le pédicule optique d'un seul côté. — Coloration par le carmin-aluné; coupes en série; résine Dammar. — (Ocul. 1, obj. 2 de Verick, tube demi-lévé. Chambre claire.)

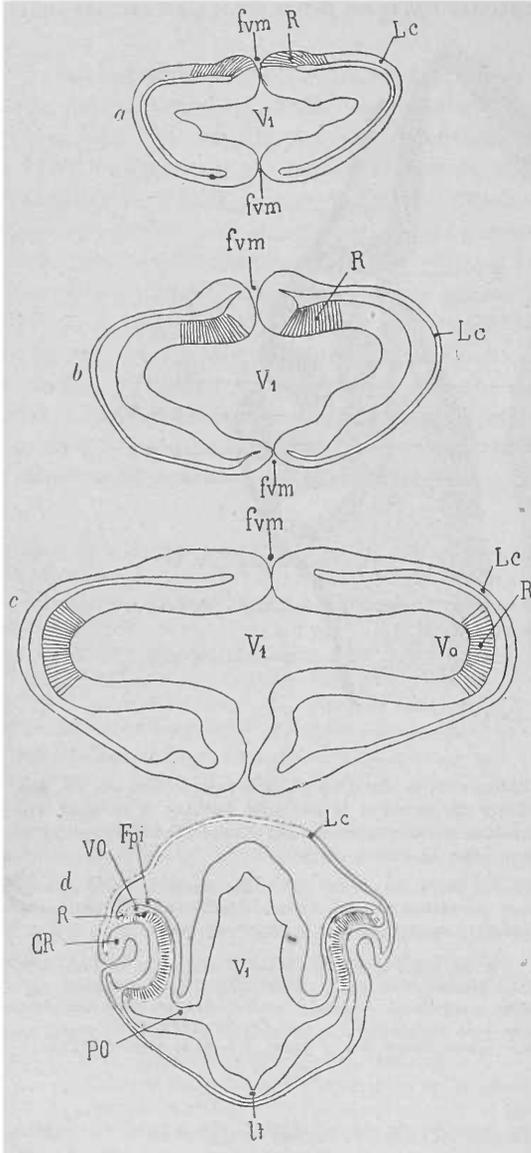
VCm., vésicule cérébrale moyenne; — Ect.n., ectoderme neural des parois de cette vésicule; — *po.*, pédicule de la cupule optique (rétinienne); — R, feuillet distal, *rétinien*, de la cupule optique; Pr, feuillet proximal, plus tard *pigmentaire* de la cupule optique; — *g.r.*, genou de la cupule optique.

ect.t., ectoderme tégumentaire; — E. cr, reflet et épaissement cristallinien de l'ectoderme tégumentaire dessinant l'ébauche du cristallin; — *v.ect.*, vitrée de l'ectoderme tégumentaire réfléchi sur l'ébauche du cristallin et détachée accidentellement sur l'angle de réflexion: elle montre ainsi l'origine de la cristalloïde; — *cup. Cr.*, cupule cristallinienne.

C, C, tissu conjonctif embryonnaire, ne dépassant pas le genou *g.r.* de la cupule optique; — S, vaisseau sanguin embryonnaire.

que, occupée par le liquide épendymaire, se développe à son extrémité; puis elle s'étrangle de plus en plus au niveau de sa continuité avec le cerveau. Elle finit par ne plus être réunie à la portion intermédiaire de celui-ci que par un pédoncule creux très étroit (fig. 803) lorsque, par suite de l'apparition des ampoules moyenne et postérieure, concu-

remment avec l'abaissement du plancher du 3^e ventricule (commandé par la flexion cranienne), l'ébauche du cerveau moyen s'est en fin dégagée de l'ensemble. En même temps, et par suite du dévelop-



pement des hémisphères, chaque vésicule optique est peu à peu déjetée de côté et prend une situation latérale. Par son pôle convexe, distal, elle vient buter contre l'ectoderme tégumentaire doublé par sa vitrée, ici sans aucune interposition de tissu conjonctif. Dans tout ce mouvement, elle a été suivie par la vitrée du névraxe (*membrana prima*) qui la limite extérieurement ainsi que son pédicule. Ce dernier, en tant que neuro-épithélium, s'atrophiera; il deviendra la voie du faisceau de fibres blanches improprement appelé le *nerf optique*.

L'hémisphère interne, creux, proximal de la vésicule optique,

FIG. 804. — Une série de coupes obliques de la tête d'un embryon pour montrer le glissement de la plaque rétinienne de DARESTE de son origine à sa position définitive. (Schéma, emprunté à DÉJERINE.) — *a*, *b*, *c*, *d*, répondent aux stades successifs du glissement.

R, plaque rétinienne; — Lc, lamc cutanée de l'ectoderme; *fvm*, fente vertico-médiane de la première vésicule céphalique *V*₁; — *Vo*, vésicule optique primitive (stade *c*); — *Vo*, la même quand la vésicule optique s'est tournée en calotte pour former la cupule optique (stade *d*); — R, rétine et *Fpi*, feuillet pigmentaire à ce même stade; — *PO*, pédicule de la cupule optique; — *lt*, plancher de la portion de la vésicule cérébrale répondant au cerveau moyen; — *CR*, invagination cristalliniennic (cupule cristalliniennic).

fournira le neuro-épithélium pigmenté de la rétine. L'hémisphère externe, convexe ou distal, deviendra l'origine du neuro-épithélium et des formations ganglionnaires rétiniennes. Il répond au neuro-épithélium rétinien proprement dit, qui ainsi proviendra icidirectement du cerveau, tandis que celui de l'organe olfactif provenait de l'ectoderme tégumentaire. Peut-être cependant, la différence entre les deux neuro-épithéliums sensoriels n'est-elle pas aussi grande qu'il le semblerait de prime abord. Il paraît en effet résulter des recherches de DARESTE (1) que l'épithélium de la vésicule optique primitive consiste initialement en un groupe de cellules ectodermiques tégumentaires répondant d'abord aux lèvres de la fente vertico-médiane de la vésicule encéphalique antérieure non encore fermée, puis absorbées par celle-ci et parvenant secondairement sur ses côtés latéraux par suite d'une apparence de glissement (fig. 804) : en réalité parce qu'au niveau de la fermeture, il se forme activement un neuro-épithélium cérébral ordinaire, origine des hémisphères (2). Voilà pour l'ébauche première du dispositif neural.

(1) C. DARESTE, *Rech. sur la production artificielle des monstruosité, etc.*, 2^e édition, Paris, 1891.

(2) DARESTE a fait voir que l'accroissement de la vésicule encéphalique antérieure quant à l'étendue de sa paroi, alors qu'elle est encore ouverte à son pôle dorsal, se fait non seulement par prolifération de son propre épithélium neuraxial, mais aussi très largement aux dépens de l'ectoderme voisin de sa fente vertico-médiane. Sur le genou du reflet entre cet ectoderme tégumentaire et l'ectoderme neural, il s'effectue en effet un mouvement actif de prolifération avec glissement vers le névraxe, qui absorbe ainsi des éléments cellulaires nombreux issus de l'ectoderme ambiant. Ce serait pour les recevoir, que la première vésicule encéphalique reste ouverte jusqu'après la formation des vésicules oculaires primitives. La *plaque rétinienne* ainsi venue du dehors et plus ou moins homologue de la crête neurale de Marshall qui donne dans la portion médullaire du névraxe la première ébauche des ganglions sensitifs spinaux, prend ensuite une position latérale. Car après qu'elle a été formée, les éléments propres du névraxe étendent seuls la paroi de la vésicule cérébrale à droite et à gauche du point de soudure. Ce dernier stade ne se comprend pas toutefois aisément. Quoi qu'il en soit, si, pour une raison quelconque, la fente s'oblitére prématurément, de façon que le mouvement d'extension en surface de la vésicule cérébrale au point soudé n'intervienne plus pour refouler progressivement les plaques rétiniennes sur les côtés, il en résulte la *cyclopie* : monstruosité où un œil unique résulte de l'évolution des deux plaques rétiniennes, restées au contact l'une de l'autre à droite et à gauche de la fente vertico-dorsale en un seul et même champ neuro-épithélial médian et impair. Il y a en même temps avortement complet des vésicules hémisphériques. Si la fermeture a lieu un peu plus tard, l'œil unique renferme les éléments de deux yeux distincts soudés en partie. Un peu plus tard encore, on aura deux yeux entièrement distincts, mais enfermés dans une orbite unique. Le glissement indiqué par DARESTE a donc bien lieu, encore qu'il soit difficile de comprendre comment, après la production des plaques rétiniennes, l'épithélium qui continue à se former sur les lèvres de la fente et dont l'interposition les fait glisser de chaque côté, reprend le caractère neuraxial ordinaire. En tout cas, ces faits semblent bien venir à l'appui de la formation de toutes les parties, sensitives et sensorielles, du système nerveux aux dépens d'une première différenciation neu-

2° *Ébauche cristallinienne*. — Toujours chez le Poulet, à la fin du deuxième et pendant le troisième jour (chez le Lapin, vers le dixième jour), apparaît la première ébauche du cristallin, organe essentiel du dispositif dioptrique. Au point où il est en contact avec la

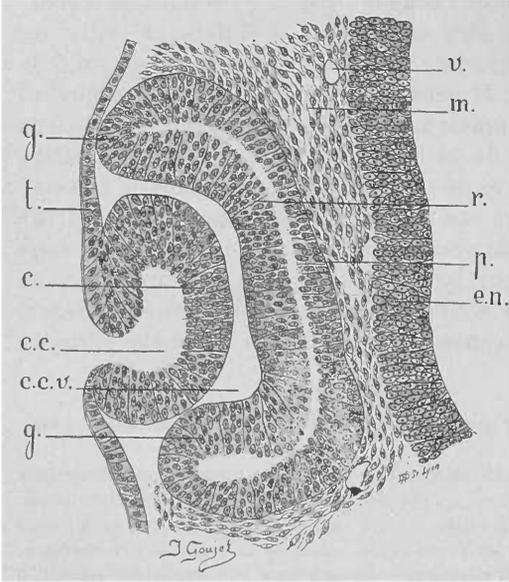


FIG. 805. — Coupe sagittale de l'œil d'un très jeune embryon de Mouton, passant un peu en dehors du pédicule de la cupule optique (rétinienne). — Fixation lente par le bichromate d'ammoniaque; coloration au carmin aluné et à l'éosine; conservation dans la résine Dammar. Chambre claire.

en, ectoderme neural de la vésicule cérébrale moyenne; *p*, feuillet pigmentaire; — *r*, feuillet rétinien de la cupule optique: tous deux sont formés par l'ectoderme neural stratifié, moins dans le feuillet rétinien que dans la paroi de la vésicule cérébrale, moins dans le feuillet pigmentaire que dans le feuillet rétinien; — *g, g*, genou de la cupule optique (rétinienne); — *t*, ectoderme tégumentaire; — *c*, son reflet cristallinien; — *c.c.*, cupule cristallinienne: sur son genou supérieur, on voit comment s'opère le déjettement des cellules en sens inverse pour aboutir à la fermeture de la cupule cristallinienne et à sa séparation de l'ectoderme tégumentaire; — *c.c.v.*, espace rétro-cristallinien qui sera occupé par le corps vitré; — *m*, tissu conjonctif embryonnaire: il n'a pas encore contourné le genou de la cupule rétinienne; — *v*, vaisseau sanguin embryonnaire.

plé à angle vif de la vitrée sur les parois de celle-ci (Mouton). Le pédicule est, de la sorte, réduit au simple reflet des vitrées tégumen-

rale de l'ectoderme précédant la formation de la gouttière médullaire, tout le long du sillon primitif.

vésicule optique qui bute contre sa vitrée par son pôle externe, l'ectoderme tégumentaire s'épaissit brusquement (*plaque cristallinienne*). Puis il s'infléchit en une petite fossette (*fossette cristallinienne*), qui déprime en calotte la vésicule optique sur son pôle distal et s'en coiffe comme d'un bonnet double, d'autant plus profondément que son étendue augmente. Cette fossette (fig. 805) s'approfondit en même temps. Ses bords s'infléchissent en lèvres qui se touchent d'abord et enfin se soudent, en formant ainsi une vésicule close (*vésicule cristallinienne*), dont le pédicule s'atrophie rapidement et qui même parfois n'en a pas. Dans ce dernier cas, l'ectoderme tégumentaire s'amincit en coins affrontés au-dessus de l'ouverture étroite de la cupule cristallinienne, avec re-

taire et cristallinienne au point de concours. La portion de la vitrée réfléchie autour de la vésicule cristallinienne est l'origine de sa capsule ou membrane cristalloïde (voy. fig. 803, v, ect.).

La vésicule rétinienne, tournée de plus en plus en bonnet double par le refoulement que subit son hémisphère distal par suite de la poussée contre lui du cristallin qui s'en coiffe, arrive peu à peu à prendre, par rapport au cristallin, la disposition d'une cupule telle que celle qu'on formerait avec une balle creuse de caoutchouc, déprimée sur un point de sa surface par une bille de diamètre plus petit.

Elle devient ainsi la *cupule optique*. — Le feuillet proximal et le feuillet distal sont dès lors définitivement départis l'un de l'autre par le repli ou « genou » de la cupule optique, répondant au reflet de la double paroi de celle-ci tout autour de la vésicule cristallinienne. Le feuillet proximal sera l'épithélium pigmentaire, le feuillet distal la rétine, bien que tous les deux aient à ce stade exactement la même constitution. Ils ne se touchent pas alors, quoiqu'ils se doublent l'un l'autre. Une large fissure, la « fente rétinienne », les sépare encore ; elle est remplie du liquide épendymaire et communique avec le troisième ventricule par le pédicule optique.

3° *Ebauche du corps vitré, fissure optique inférieure*. — Tandis que la vésicule cristallinienne se forme, la face inférieure de la vésicule optique primaire s'invagine sur une ligne qui s'étend de l'ectoderme au pédicule optique et se prolonge sur ce dernier. Ceci est dû à ce que, tout le long de cette ligne, le neuro-épithélium s'accroît beaucoup moins vite que dans le reste de la vésicule optique. Il en résulte naturellement une gouttière en retrait dont le prolongement sur les lèvres de la cupule optique, une fois cette cupule formée, y détermine une échancrure par laquelle pénètre une anse vasculaire, et avec elle la substance du tissu conjonctif. Celle-ci est à ce stade entièrement homogène et semi-liquide, comme celle des « îlots de substance » séparant les germes vasculaires sanguins de Wolff et de Pander. Le tout prend place entre le cristallin obstruant l'orifice de la cupule et le feuillet distal ou rétinien de celle-ci. L'expansion du corps vitré dans cet espace ne tarde pas à accoler les deux feuillets, rétinien et pigmentaire de la cupule, par leurs surfaces libres en effaçant la fente rétinienne. Ce même mouvement, tout le long du pédicule optique, efface également la cavité de celui-ci, et le fait passer de l'état de tube à celui de manchon à double paroi, disposé tout autour du bourgeon connectivo-vasculaire qui, plus loin, forme le corps vitré. Le vaisseau afférent deviendra l'artère centrale de la rétine, autour duquel les deux lèvres du pédicule tourné en manchon ne tardent pas à se souder. L'*œil embryonnaire* est de la sorte constitué, individualisé ; et la cavité désormais virtuelle de l'évagination optique est séparée de celle du tube neuraxial. En même temps, le feuillet moyen fournit à la cupule

rétinienne un réseau vasculaire enveloppant, homologue de celui du névraxe et origine de la chorio-capillaire. Puis il édifie une formation squelettale également enveloppante, origine de la sclérotique, qui prend la forme d'une cupule cartilagineuse chez les anoures et devient osseuse chez certains oiseaux. Ce sont là les parties essentielles d'un « œil primordial ».

Différenciations dioptriques et neuro-épithéliales à la phase fœtale.

— **Cristallin.** — Un organe à la phase embryonnaire ne possède que des ébauches des diverses formations concourant à sa constitution ; à la phase fœtale, toutes ces formations sont reconnaissables à leurs caractères histologiques majeurs. C'est surtout à cette dernière période qu'on peut bien déterminer leur signification, tant morphologique qu'histologique, parce que, du moins sur la majorité d'entre elles, on peut aussi dégager leur processus histogénétique individuel et en déduire leurs homologues au point de vue élevé de l'anatomie générale.

Chez le fœtus humain du troisième mois (11 centimètres), l'œil possède à l'état distinct toutes ses parties essentielles : rétine et nerf optique plein, parties qui lui viennent du système nerveux central ; cristallin solide qui lui vient de l'ectoderme tégumentaire ; cornée et sclérotique, corps vitré vascularisé, chorio-capillaire et choroïde vasculaire, iris et corps ciliaire ensemble issus du mésoderme. De toutes ces parties, et les envisageant au point de vue de leur signification générale et du mécanisme de leur constitution histologique, je prendrai seulement les plus intéressantes pour les étudier à la phase fœtale, en commençant par celles qui, par leur concours, constituent le dispositif dioptrique.

La partie essentielle ou plutôt l'organe majeur de celui-ci est le cristallin, dont je parlerai ici une fois pour toutes ainsi que du corps vitré. Chez le fœtus du troisième mois et les divers mammifères arrivés à la phase correspondante, il constitue un sphéroïde solide entouré d'une capsule épaisse, transparente, sans structure aucune et continue sur tout son pourtour. À tous les stades antérieurs, on la retrouve avec ces mêmes caractères, séparant constamment en arrière le tissu cristallinien du corps vitré et des vaisseaux qu'il renferme alors, en avant de la membrane pupillaire et, chez l'Ammocète, du tissu connectif occupant la chambre antérieure. C'est une vitrée ayant son origine dans le reflet de celle de l'ectoderme sur la fossette cristallinienne ; je ne crois pas qu'on puisse actuellement lui attribuer une autre signification.

En avant, dans les limites d'une calotte sphérique comprenant un peu moins de la moitié de la surface cristallinienne, cette vitrée est doublée d'un rang unique de cellules cubiques, transparentes bien que présentant une striation délicate suivant leur hauteur, et renfer-

mant un noyau unique. Ceci constitue l'*épithélium antérieur* du cristallin, tel qu'il restera définitivement. En arrière, sur la vitrée s'implantent de longues fibres ayant chacune la forme d'un cylindre droit, rendu prismatique par les contacts de ceux qui lui sont juxtaposés. Leur section transversale est hexagonale ou pentagonale. Sur une coupe sagittale de l'œil fœtal, les fibres cristalliniennes forment deux séries par rapport à l'axe antéro-postérieur du cristallin supposé en place. Dans chacune de ces séries, elles sont légèrement courbées en arc à concavité externe. Toutes leurs extrémités antérieures butent sur une ligne continue, répondant à la *ligne de cuticulisation* de l'épithélium antérieur. Latéralement, entre les fibres cristalliniennes et l'épithélium antérieur, il y a une région de passage des unes à l'autre. Là, on voit les cellules de l'épithélium antérieur commencer par s'allonger et à renfermer deux noyaux ; la ligne épithéliale s'épaissit. Puis, brusquement la ligne de cuticulisation, qui arrête toutes au même niveau les extrémités libres des cellules épithéliales, cesse d'exister ; et les cellules, continuant à s'allonger et à renfermer des noyaux multiples, s'infléchissent légèrement en S pour la contourner et venir buter ensuite contre elle par leur pôle libre. Dans la zone de transition, les noyaux sont très nombreux et semblent superposés, c'est pourquoi on l'appelle « zone des noyaux ». Dans la région moyenne, chaque fibre cristallinienne renferme un ou plusieurs noyaux, allongés et placés dans son axe exact (fig. 806).

Les fibres cristalliniennes sont donc des corps cellulaires, des cellules de l'ectoderme tégumentaire qui se sont modifiées pour leur fonction dioptrique. Le mouvement qui aboutit à leur différenciation est le suivant : l'ectoderme, primitivement formé d'assises multiples, se réduit à une seule dans les deux hémisphères, tant antérieur que postérieur, de la vésicule cristallinienne. Le centre est occupé par un plasma entièrement liquide chez les oiseaux, et renfermant chez les mammifères des cellules résultant de l'exfoliation épidermique, qui continue de s'opérer la vésicule une fois close. Mais très rapidement, toute la région qui doit répondre à l'épithélium antérieur est délimitée par la formation de la ligne de cuticulisation répondant à celle des pôles libres. Là, les cellules ne grandiront plus jamais ; leur croissance sous forme de fibres est arrêtée par la ligne de cuticulisation.

La preuve qu'il en est bien ainsi est fournie par l'examen du cristallin de l'œil de la Taupe, lequel a épuisé son évolutivité dès le début de son stade fœtal et a achevé son développement comme tel. Il faut faire des coupes sagittales sur cet œil fixé par la méthode de l'or. On y voit l'épithélium antérieur formé par une rangée unique de cellules, limité par sa ligne de cuticulisation nette et comme tracée à l'encre. En arrière, ce ne sont pas des fibres cristalliniennes qui viennent buter contre l'épithélium antérieur, mais un nombre variable de

groupes flocculeux terminés par une extrémité arrondie, répondant chacun à une série de cellules en calottes qui résultent de l'évolution d'un petit nombre de cellules à pied, implantées sur la cristalloïde postérieure et commandant la végétation de chaque groupe. L'épithélium du segment postérieur du cristallin, au lieu de prendre la

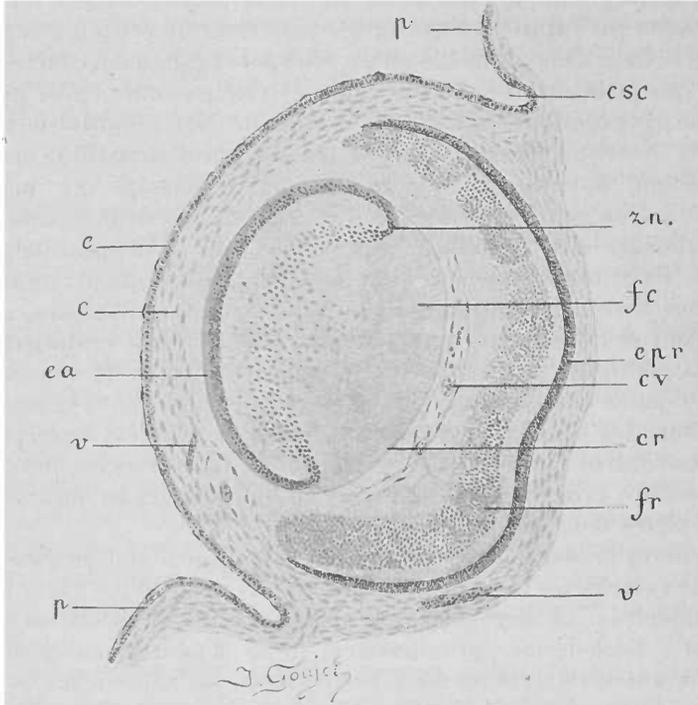


FIG. 806. — Coupe sagittale de l'œil d'un embryon de Mouton au premier stade de la période fœtale (âge indéterminé). Fixation par le bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100; coloration à l'co-ine hématoxylique. Conservation dans le baume du Canada. Faible grossissement.

p, p, bourgeons palpébraux; — *e*, ectoderme tégumentaire devenu l'épithélium antérieur de la cornée; — *c s c* cul-de-sac conjonctival; — *c*, limbe cornéen fœtal; — *v*, vaisseaux embryonnaires du limbe cornéen; — *e a*, épithélium antérieur du cristallin; — *zn*, zone des noyaux du cristallin; — *fc*, fibres du cristallin; — *cr*, corps vitré renfermant à ce stade des éléments cellulaires étoilés et des vaisseaux; — *cr*, cristalloïde (membrane propre du cristallin); — *fr*, feuillet rétinien de la rétine; — *epr*, feuillet pigmentaire, déjà très pigmenté, de la rétine; — *v*, vaisseau sanguin du tissu conjonctif périoculaire.

forme de fibres montant droit d'arrière en avant pour combler le vide de la vésicule cristallinienne (comme c'est le cas même chez l'Am-mocète), a ici végété en formant des séries élevatoires par le mécanisme des cellules à pied. Il s'ensuit que l'intérieur du cristallin est occupé par les têtes de tous les bourgeons épithéliaux, groupés derrière la ligne nette et continue de l'épithélium antérieur avec des inflexions

variables et butant contre elle. Les cellules, tant à pied qu'en calottes, ont sensiblement la même structure que celles de l'épithélium antérieur de la cornée. L'ensemble forme un petit cristallin entièrement transparent, bien qu'il se soit achevé sur un type inférieur et abortif.

L'étude de ce cristallin est instructive à un autre point de vue. Elle montre que l'épithélium cristallinien postérieur végète non pas par une poussée uniforme sur toute la surface concave de l'hémisphère postérieur de la cristalloïde, mais bien *par groupes* distincts, indiqués ici par chacun des groupes flocculeux. Ceci explique la raison d'être des étoiles du cristallin : elles répondent aux surfaces de rencontre des divers groupes de végétation secondaires qui viennent doubler le noyau cristallinien primitif tel qu'il a été décrit un peu plus haut. Cette poussée nouvelle a pour siège exclusif l'équateur de l'organe. Là, les cellules cubiques de la zone marginale de l'épithélium antérieur se divisent, en donnant d'abord des figures de juxtaposition répondant à des éléments qui sont rejetés au delà de la ligne de cuticulisatation. Ceux-ci donnent, à leur tour, des figures de superposition ; mais au lieu de se diviser ensuite comme chez la Taupe, ils prennent la forme de fibres du cristallin renfermant des noyaux multiples.

Pour dégager la structure intime des fibres cristalliniennes qui semblent absolument homogènes et sont transparentes dans toutes leurs parties, il convient d'étudier celles très courtes et très grosses du cristallin de l'Ammocète, à l'aide de l'acide osmique ou en employant la méthode de l'or. On peut alors se convaincre qu'elles comprennent deux parties : 1° un protoplasma central semi-liquide, qui vacuole finement et que l'or colore en rose, l'acide osmique en noir enfumé : il renferme par conséquent une substance grasse plus ou moins analogue à la myéline au sein de laquelle les noyaux sont placés ; 2° une écorce, ou exoplasme délicat et membraniforme, limitant la fibre et déterminant sa configuration. L'écorce est parcourue par des cannelures parallèles, homologues des crêtes en relief existant à la surface des séries élévatoires de cellules ectodermiques dans l'épithélium cornéen et dans celui du corps de Malpighi. Les saillants et les rentrants de cette striation s'appliquent les uns dans les autres sur les fibres juxtaposées du cristallin. Quand celles-ci sont sectionnées en travers, elles paraissent par suite dentées sur leur pourtour, comme tous les histologistes qui se sont succédé l'ont fait remarquer.

Dans l'ectoderme tégumentaire des vertébrés supérieurs, on ne rencontre d'autre homologue lointain des cellules cristalliniennes que les hautes cellules à pied. D'autre part, l'étude du cristallin développé sur un type abortif tel que celui de la Taupe, montre qu'en effet une végétation par le mécanisme des cellules à pied peut remplacer celle des fibres cristalliniennes et fonctionnellement l'équivaloir. Chez les

vertébrés inférieurs, on trouve dans l'ectoderme diffus du tégument une autre forme cellulaire qui se rapproche davantage des fibres du cristallin : ce sont les « massues » de F.-E. SCHULTZE. Les massues (voy. t. II, p. 727, 4), sur la signification desquelles on a émis nombre d'hypothèses, forment évidemment dans l'épithélium tégumentaire des cyclostomes une sorte de fulcrum radial discontinu. De plus, elles sont très réfringentes et absolument transparentes. Leur tête, renflée, pourrait bien jouer un rôle pour concentrer la lumière sur certains points de la ligne d'insertion de l'ectoderme, occupés par de grands chromoblastes que chacun peut aisément observer. Enfin, dans leurs intervalles prennent place les « cellules granuleuses de Kölliker » : formations neuroïdes ou paraneurales très probablement de l'épithélium tégumentaire des poissons à peau nue. Pour ces divers motifs, j'incline à penser que l'ectoderme de la « plaque cristallinienne » subit, en regard du neuro-épithélium de la vésicule optique primaire qui bute contre lui, une différenciation fondamentalement semblable à celle des « massues de Kölliker ». Ces cellules deviennent à la fois des pièces de soutien et des agents de transmission et de concentration de la lumière de dehors en dedans. Le même ectoderme constituerait aussi, dans cette conception, un neuro-épithélium ayant évolué tout entier en cellules de soutien assurant du même coup la convergence des ondes lumineuses vers le point occupé par l'évagination visuelle du névraxe. Il est d'ailleurs certain qu'avant de jouer le rôle d'organe dioptrique, le cristallin embryonnaire se comporte, à l'égard de la vésicule optique, comme une formation de soutien comparable à la corde dorsale par rapport au névraxe entier. C'est en effet à la surface du cristallin que la rétine se modèle et prend sa forme définitive, au moment où la vésicule optique primaire se tourne en cupule optique.

C'est pendant la période fœtale que le développement du cristallin est le plus actif. Chez le fœtus humain de quatre mois, il a même acquis presque le terme de sa croissance : puisqu'en moyenne il pèse déjà 123 milligrammes, et celui de l'adulte seulement 67 milligrammes de plus, soit 190 milligrammes. Entre les deux stades, il gagne donc moins d'un tiers de son poids. Cette croissance précoce et rapide de l'organe dioptrique, qui le rend prêt à fonctionner bien avant l'organe sensoriel de la vision, est tout entière due à ce que, dans la phase fœtale, le cristallin possède la vie par le sang, qui lui manquera ensuite totalement au delà de cette phase.

Chez l'embryon, puis dans la phase fœtale, le cristallin possède un système vasculaire enveloppant, tout à fait comparable à celui des culs-de-sac glandulaires et formant ce qu'on appelle la *tunique vasculaire du cristallin* (fig. 807), déjà complètement développée chez l'embryon humain du deuxième mois. Ses vaisseaux sont des branches

de ceux du corps vitré, fournis par le rameau hyaloïdien qui continue l'artère centrale de la rétine en avant. Ce rameau, divisé en plusieurs branches qui traversent le corps vitré, est comme tous ceux du tissu conjonctif à ce stade un vaisseau fœtal, c'est-à-dire à parois embryonnaires bien que fonctionnellement il représente une artère. A sa surface on voit des cellules plates représentant la couche péricapillaire. Tout autour du cristallin, le vaisseau afférent se résout en un réseau de capil-

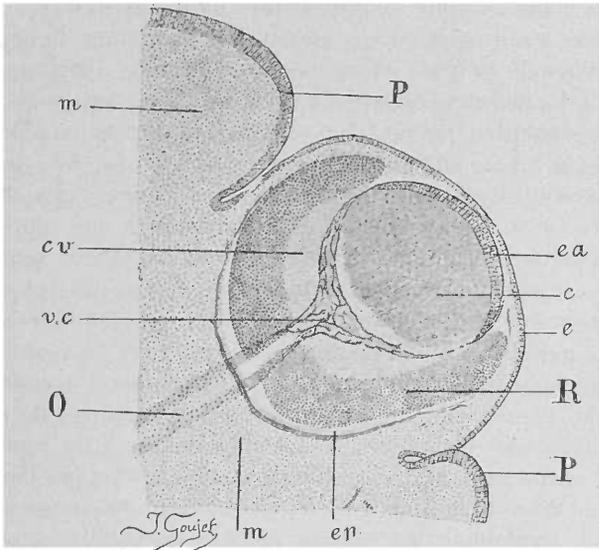


FIG. 807. — Coupe sagittale de l'œil d'un embryon de Lapin, passant un peu en dehors du pédicule optique. Fixation par le liquide de Müller; coloration à la purpurine et l'éosine. Faible grossissement.

O, pédicule de la cupule optique; — R, son feuillet rétinien, doublé à petite distance en arrière par le feuillet pigmentaire *ep*, déjà réduit à une seule assise de cellules et pigmenté; — *ea*, épithélium antérieur du cristallin, encore formé de deux rangées de cellules; — *c*, fibres du cristallin; — *vc*, vaisseaux du cristallin; — *e*, ectoderme tégumentaire se doublant, de la marge au centre, de tissu conjonctif embryonnaire origine de celui de la cornée; — P, P, bourgeons papillaires, formés par deux reliefs du tissu conjonctif embryonnaire *m, m*.

laires fœtaux appliqués sur la surface externe de la cristalloïde. Les capillaires contournent le cristallin au niveau du genou de la cupule optique et se dirigent comme des rayons vers le centre. Arrivés là, ils se réfléchissent en formant des anses terminales; et à ce niveau aussi ils communiquent avec les vaisseaux enveloppants de l'œil. Ces vaisseaux antérieurs, rampant sur la face externe de la cristalloïde antérieure, forment en avant ce qu'on appelle la « membrane pupillaire », qui avec eux disparaît avant la naissance. L'ensemble des vaisseaux sanguins entourant le cristallin répond au *réseau lenticulaire* de ce dernier. D'autre part, sur le point où il aborde le corps

vitré, le vaisseau afférent hyaloïdien émet un autre rets de capillaires à mailles polygonales, qui double en dehors la vitrée du feuillet rétinien de la cupule optique, — vitrée qui répond plus tard à la « limitante interne de la rétine ». C'est le réseau *vitro-rétinien* qui subsiste, chez la Grenouille par exemple, tout autour du corps vitré, et occupe une mince membrane sans structure, bien que de signification connective. Celle-ci limite la masse du corps vitré en doublant la vitrée rétinienne et porte le nom de *membrane hyaloïdienne*.

Excepté chez les oiseaux où elle aboutit à la formation du peigne, la partie antérieure de la fente choroi'dienne » ou fissure optique fœtale inférieure, ne donne entrée dans le corps vitré qu'à des bourgeons vasculaires aussitôt abortifs. Ou bien même elle ne sert de voie à aucun. Sauf au niveau de la future chambre antérieure de l'œil où les vaisseaux cristalliniens s'anastomosent, sur la face antérieure de la lentille, avec ceux du système enveloppant chorio-capillaire qui contournent le genou de la cupule optique et ceux du tissu conjonctif sous-ectodermique en voie de développement, il ne se forme pas de tissu conjonctif même jeune. On n'en trouve qu'entre les capillaires de la « membrane pupillaire ». La masse du corps vitré se réduit à une substance fondamentale homogène dont le volume s'accroît peu à peu, mais où il n'existe jamais de formation régulière de cellules fixes. J'entends par formation, l'ensemble des cellules connectives qui partout ailleurs caractérisent le tissu conjonctif. Chez l'embryon de Mouton de 25 à 30 millimètres, on voit bien au voisinage du vaisseau afférent hyaloïdien un certain nombre de cellules migratrices dans le corps vitré. Certaines d'entre elles, à noyau unique et vésiculeux, répondent probablement aux « fibroblastes » de QUERTON (1) et tendent dans la substance du corps vitré une série de prolongements délicats en aiguilles ou même arborisés ; mais jamais il ne se forme de réseau ou d'éléments de réseau de cellules fixes.

Il n'en faut pas moins attribuer à la masse du corps vitré la signification d'une formation de tissu conjonctif : d'abord parce qu'elle sert de voie et de milieu de développement à des vaisseaux qui s'y terminent, soit par des anses capillaires, soit par des pointes d'accroissement et avec le mode limbiforme de végétation caractéristiques ; ensuite, parce qu'on voit toujours certaines parties du corps vitré devenir le lieu de la formation de certains éléments d'une trame conjonctive. Il s'agit de la « région de la zonula », répondant au point où le cristallin bouche l'orifice antérieur de la cupule optique. Les *fibres de la zonula* (fig. 808) sont étendues à travers le corps vitré dans l'œil adulte, entre la vitrée (limitante externe) de la partie antérieure de

(1) L. QUERTON, *Du rôle des cellules migratrices... etc. dans l'organisation des tissus chez les animaux à sang chaud*. Bruxelles, 1897.

la rétine, et la vitrée (cristalloïde postérieure et équatoriale) du cristallin. Ce sont des fibres ressemblant, sous quelques rapports, aux fibres élastiques, mais en différant sous d'autres. Elles se divisent plus rarement en Y et surtout elles sont roides et cassantes, peu ou pas volubiles. L'acide osmique les colore en noir et ne décèle pas de grains à leur intérieur. L'hématoxyline les teint en bleu foncé, le picocarminate en rouge tout comme les fibres suturales de la cornée de la Raie ou de la membranenycitante de la Grenouille. A leur insertion sur les vitrées, elles perdent net ces caractères histo-chimiques tout en se fondant avec la membrane propre. De fait, ce sont là des fibres suturales, étendues à travers le corps vitré d'une membrane limitante à l'autre, comme elles le sont d'ailleurs à travers le tissu conjonctif de la cornée (1).

(1) Je rappellerai ici seulement pour mémoire quelques opinions sur la signification du corps vitré. LIEBERKÜHN admit d'abord qu'il répondait à une pénétration du mésoderme dans la cupule optique par l'espace compris entre les lèvres de celle-ci et l'équateur du corps vitré. CIACCIO suppose qu'il prend son origine dans le liquide

de la vésicule optique, qui transsuderait à travers le feuillet rétinien au fur et à mesure que celui-ci se rapproche du feuillet pigmentaire et que la fente rétinienne se rétrécit. KESSLER (Thèse de Dorpat, 1871 et *Zur Entwicklung der Auges der Wirbelthiere*, Leipzig, 1877) admet que le corps vitré résulte d'un transsudat des vaisseaux hyaloïdiens. Il a constaté que les seules cellules qu'on y trouve sont des cellules migratrices sorties de ces vaisseaux embryonnaires. Plus récemment, HACHE (*C. R. de la Soc. de Biologie*) a considéré le corps vitré comme formé de lamelles emboîtées et lui donne la signification d'une gaine lamelleuse où les cellules endothéliales auraient avorté. J'ai essayé vainement de mettre en évidence une telle structure lamelleuse là où on devrait la trouver le plus accusée, c'est-à-dire dans le corps vitré du fœtus du troisième et du quatrième mois et chez les jeunes enfants.

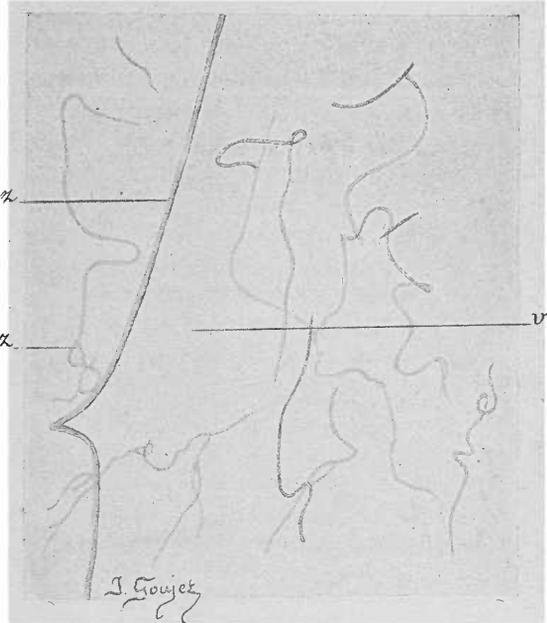


FIG. 803. — Fibres de la zonula du *Stryx flammea*, fixées par les vapeurs osmiques. Conservation dans la glycérine. — (Ocul. 2, obj. 9 à immersion homogène de Nachet. Chambre claire.)

z, z, fibres de la zonula : l'une d'elles se bifurque et une autre s'arborise; — v, substance fondamentale du corps vitré.

Chez les oiseaux rapaces nocturnes tels que la Chouette (*Stryx flammea*), les fibres zonulaires, au lieu de n'occuper que la région très limitée de la zonula, sont répandues largement dans le corps vitré. La substance fondamentale de ce dernier, bien que semi-liquide, est

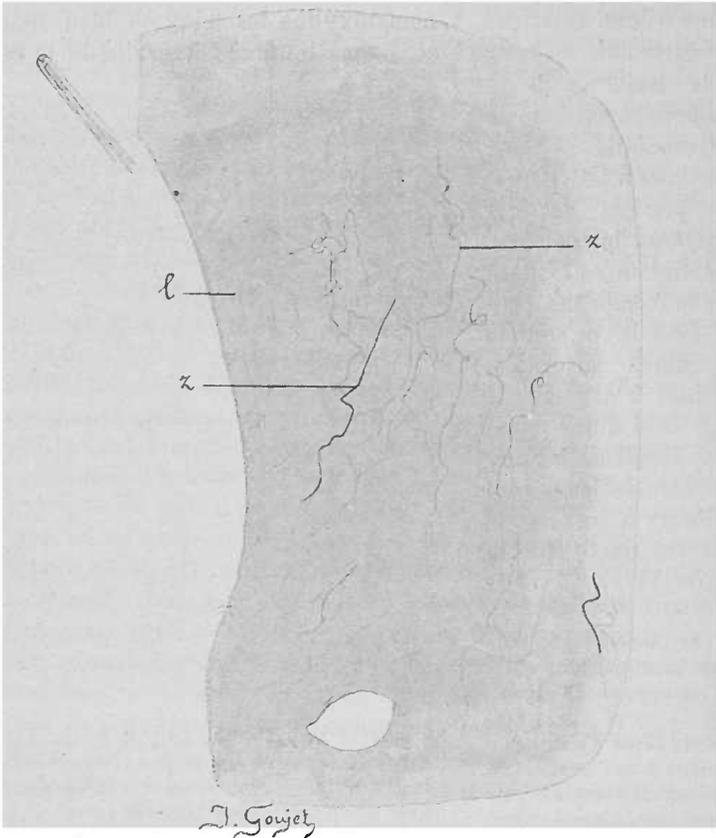


FIG. 809. — Fragment d'une coupe du corps vitré de *Stryx* répondant au fond de l'œil, après fixation par les vapeurs osmiques. Conservation dans la glycérine.

z, fibres épaisses, du type zonulaire; — *z'*, fibres plus fines, formant un rets délicat à travers la substance fondamentale *l* du corps vitré, qui a pris l'apparence spongieuse.

comprise de la sorte dans une multitude de cloisons rétifformes d'une délicatesse très grande et formées par des fils zonulaires intriqués et très délicats. Elle acquiert ainsi une solidité, une homogénéité parfaites, et une résistance considérable aux déformations survenant du fait de l'accommodation chez ces animaux à vision nocturne. Pour se déformer, le cristallin s'appuie dans ce cas, en arrière sur une masse molle, incompressible et rendue entièrement solidaire de son hémisphère

postérieur. Dans l'intervalle des fibres zonulaires règne la substance fondamentale, de consistance muqueuse et gonflée par le plasma, que de même la fixation par les vapeurs osmiques rétracte en réunissant l'eau diffusée à son intérieur dans une multitude de petites vacuoles. Elle prend alors une teinte générale enfumée et une apparence finement spongieuse (fig. 809). Je conclus sur ces données que le corps vitré est une masse de tissu conjonctif où toutes les formations — sauf une seule, qui est la formation suturale — ont avorté.

L'appareil dioptrique, résultant de l'union du cristallin, son organe essentiel, avec la cornée et l'espace sous-cornéen en avant et avec le corps vitré en arrière (les uns et les autres issus d'adaptations particulières du tissu conjonctif aux fonctions dioptriques), est ainsi établi. Puis cet appareil est peu à peu rendu exsangué dans toutes ses parties; de sorte qu'il n'existe plus entre les objets extérieurs et le neuro-épithélium sensoriel de milieux jouant le rôle perturbateur de verres colorés (1). Le cristallin est en outre fixé solidement à la cupule neuro-épithéliale par la formation des fibres zonulaires. Enfin, un organe d'accommodation, qui fait varier la courbure de la lentille cristallinienne biconvexe, prend assez tardivement naissance par suite de la végétation, tangentielle sur la lèvre de la cupule optique, du bourgeon formateur de l'iris. C'est là une formation d'abord vasculaire émanant de la végétation du mésoderme et des vaisseaux du système enveloppant de l'œil, et au sein de laquelle se différencie ensuite le muscle et les procès ciliaires dont on trouvera la description, ainsi que celle de la choroïde vasculaire, dans tous les ouvrages d'anatomie descriptive (2). Tout le système enveloppant

(1) Chez quelques animaux, tels que le Mouton, les lames antérieures de la cornée sont toutefois parcourues par quelques capillaires sanguins.

(2) J'ai déjà parlé plus haut (t. II, p. 1022) de la signification et de la différenciation tant de la cornée que de la chambre antérieure de l'œil; je dois dire maintenant quelques mots de celle des autres tuniques. Le feuillet proximal ou postérieur de la cupule optique, limité par une vitrée très mince, est doublé en dehors d'un rets serré de capillaires: c'est la *chorio capillaire*, qui nourrira l'épithélium pigmenté dans lequel évoluera l'ectoderme neural de ce feuillet. Plus en dehors, le tissu conjonctif se dispose sous deux assises déjà distinctes chez l'embryon humain de la sixième semaine (KÖLLIKER). La *choroïde* est un feuillet vasculaire et pigmentaire, d'où part la chorio-capillaire répondant à l'assise interne. La sclérotique est une membrane fibreuse, cartilagineuse (ex. batraciens), ou même ostéo-fibreuse (ex. Stryx) constituant la capsule de l'organe de la vision, c'est-à-dire son squelette proprement dit.

C'est la choroïde fœtale qui forme l'iris et les procès ciliaires par le mécanisme suivant: — elle engage un bourgeon connectif et vasculaire sur la lèvre antérieure de la cupule optique, concentriquement sur tout le pourtour de celle-ci. Le feuillet rétinien et le feuillet pigmentaire de la cupule semblent entraînés par ce mouvement de glissement sur la face antérieure du cristallin. Le feuillet rétinien cesse alors de proliférer ou plutôt de donner par ses mitoses des figures de superposition. Il donne

les parties dioptriques se pigmente de façon à réaliser une chambre noire qui les enclôt ainsi que le neuro-épithélium sensoriel, que je vais décrire maintenant.

J'étudierai successivement l'*épithélium pigmenté* de la rétine, répondant au feuillet postérieur ou proximal de la cupule optique,

des figures de juxtaposition, et s'étend par suite en une portion amincie (sous le bourgeon choroïdien et le feuillet pigmentaire qui double celui-ci), à la surface antérieure du cristallin. Il se réduit bientôt à un rang de cellules cubiques dont l'extrémité libre touche celle des cellules du feuillet pigmentaire. Les deux feuillets ainsi affrontés forment, avec le bourgeon irien (choroïdien), une membrane étendue circulairement jusqu'au voisinage du centre du cristallin et circonscrivant là un orifice arrondi, la *pupille*. En même temps que les deux feuillets neuro-épithéliaux s'étaient en surface au bord de la cupule optique, le mésoderme qui les revêt extérieurement s'épaissit et devient le stroma de l'*iris*, dans lequel se développent de nombreux vaisseaux et des fibres musculaires lisses. Chez tous les mammifères, ce stroma se continue avec la tunique vasculaire antérieure du cristallin : d'où la clôture de la pupille par celle-ci pendant un certain temps, comme je l'ai indiqué plus haut. La couche pigmentée de l'*iris*, ou *uvée*, répond donc au tissu connectif, vasculaire et pigmenté de la choroïde prolongée, doublé du feuillet pigmentaire et du feuillet rétinien affrontés. En arrière, l'*iris* est séparé du cristallin par la vitrée rétinienne prolongée sur toute son étendue. Au niveau de l'équateur du cristallin, vers le début du troisième mois chez l'Homme, on voit apparaître des replis radiés du double feuillet pigmentaire et rétinien ; ils font relief postérieurement. Dans l'épaisseur de ces replis s'engagent des bourgeons de tissu conjonctif choroïdien renfermant des bouquets de capillaires ; chaque repli devient de la sorte un *procès ciliaire*. Dans toute l'étendue des procès ciliaires et de la portion membraneuse de l'*iris*, qu'il double en arrière, le feuillet rétinien, réduit à une assise unique de cellules cubiques, se reconnaît d'emblée à ce qu'il n'est jamais envahi par la pigmentation, même chez l'adulte avancé en âge. De même il est toujours doublé, du côté du cristallin et du corps vitré, par sa membrane propre très amincie prolongeant la limitante externe de la rétine. On ne doit, par suite, jamais considérer l'assise des cellules cubiques non pigmentées qui prolongent la rétine sur les procès ciliaires et l'*iris*, comme une ligne épithéliale à surface libre dirigée vers le segment postérieur de l'œil et assimilable à une surface glandulaire ordinaire. C'est des procès ciliaires que partent les fibres zonulaires les plus abondantes. Elles font leur apparition, comme l'a fait voir N. LIEBERKÜHN (a), dès que l'œil a acquis la moitié de son volume définitif. ANGELUCCI (h) a montré que ces fibres zonulaires apparaissent précisément au moment où se forment l'*iris* et les procès ciliaires, et que les cellules qu'on peut alors observer dans leurs intervalles sont des cellules migratrices ne prenant aucune part à leur formation.

A une période beaucoup postérieure du développement, se forment les paupières. Ce sont deux replis de la peau qui se dessinent l'un au-dessus, l'autre au-dessous de la cornée, et s'accroissent ensuite en marchant à la rencontre l'un de l'autre. Ils finissent par se toucher suivant une ligne transversale répondant à la fente palpébrale et déterminent ainsi la formation, en avant du globe oculaire, de ce qu'on appelle le sac conjonctival tapissé par une muqueuse du type malpighien, la *conjonctive*. Chez beaucoup de mammifères et aussi chez l'Homme (3^e mois), le sac conjonctival commence par se fermer par soudure des bords de la fente palpébrale. Peu avant ou peu après la naissance, la fente palpébrale s'ouvre de nouveau. Chez nombre d'ophidiens toutefois, l'occlusion subsiste indéfiniment. Chez beaucoup de vertébrés, il se forme aussi une troisième paupière, la « membrane nyctitante », qui est un repli vertical de la conjonctive au niveau de l'angle interne de l'œil. Cette paupière

et la *rétilne proprement dite*, répondant à son feuillet antérieur ou distal. Ces deux feuillets, ramenés au contact par l'opposition des deux surfaces libres du neuro-épithélium de la vésicule optique tournée en calotte, ont désormais pour ligne de concours commune la « limitante externe » de la rétine définitive.

Épithélium pigmenté de la rétine. — L'épithélium pigmenté est formé chez tous les vertébrés d'une façon uniforme, tandis que la

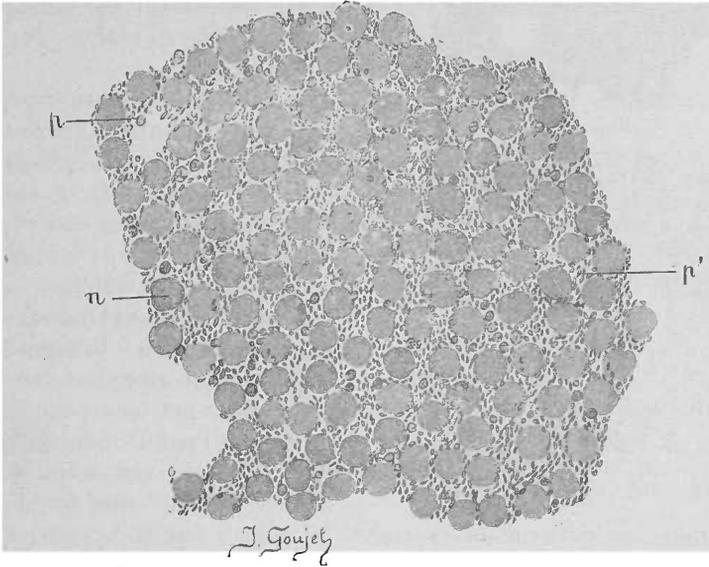


FIG. 810. — Épithélium pigmenté de la rétine d'un embryon de Mouton long de 8 centimètres, dégagé puis étalé à plat. Coloration au picrocarminate après fixation par l'alcool absolu. Conservation dans la glycérine picrocarminée. — (Ocul. 2, obj. 7 de Nacet. Chambre claire)

n, noyau des cellules pigmentaires; — p, pigment en boules, dans l'aire occupée par une cellule pigmentaire qui s'est détachée; — p' pigment en petits bâtonnets aciculaires.

constitution histologique de la rétine qu'il double présente de nombreuses variations. Il est disposé sur la face interne de la vitrée du feuillet postérieur et concave de la cupule optique, où ses cellules forment une seule rangée. C'est quand le neuro-épithélium de l'hémisphère postérieur de la cupule s'est ainsi réduit à une assise unique de cellules ou un peu avant, que celles-ci commencent à se pigmenter (fig. 810). Les grains de pigment ont dès le début, pour la plupart,

conjonctivale, qui renferme chez les anoures des glandes séreuses dont j'ai parlé déjà (voy. t. II, p. 125), reste abortive chez l'Homme, où elle est représentée par le « repli semi-lunaire » de l'angle interne de l'œil renfermant dans son épaisseur aussi, lui, des glandes. Celles-ci dessinent, par leur relief, la petite nodosité connue sous le nom de « caronculé lacrymale ».

a) LIEBERKÜHN. — Ueber das Auge der Wirbelthierembryos (*Schriften d.*

la forme géométrique de petits bâtonnets, terminés à leur extrémité par des pointes coniques mousses. Quelques-uns, plus volumineux, ont l'apparence de sphères. Tous occupent d'emblée la zone marginale de chaque cellule, dont le noyau est central, arrondi, et subit de

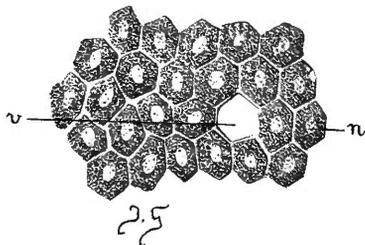


FIG. 811. — Épithélium pigmenté de la rétine du *Stryx flammea*, isolé et observé à plat, la face externe en haut. — Fixation par le bichromate d'ammoniaque à 1 pour 200, picrocarminate, glycérine. — (Ocul. 2, obj. 5, de Nachet. Chambré claire.)

n, noyau des cellules pigmentées; — v, vide laissé dans la série épithéliale, par la chute d'une cellule: ce vide est régulier et bordé d'un cadre à double contour, se continuant avec le cadre clair des autres cellules.

Cette figure met en évidence la forme polyédrique régulière, mais variable des cellules sur leur ligne de base.

des dimensions variables suivant la région qu'elles occupent. Ainsi, chez la Grenouille, celles occupant le fond de l'œil sont de

Gesellsch. zur Beförderung d. Ges. Naturwissenschaften zu Marburg, t. X, 1872); — Zur Anatomie des embryonalen Auges (*Ibid* t. XV, 1877); — Beiträge zur Anatomie der embryonalen Auges (*Arch. f. Anat. u. Entwickl. Anat. Abh.*, 1879).

b) ANGELUCCI. — Ueber Entwicklung und Bau der vorderen Uvealtractus der Vertebraten (*Arch. f. mikr. Anatomie*, t. XIX).

(1) LINDSAY JOHNSON (*Archives of ophthalmology*, vol. XXIV, no 3) a décrit récemment la couche pigmentée de la rétine d'une façon toute nouvelle. Pour lui, il n'y a pas de cellules épithéliales à contours hexagonaux dans cette couche, mais seulement des dessins hexagonaux formés par le pigment. En outre, ce qu'on considère comme les noyaux des cellules pigmentées ne serait pas des noyaux, mais des « boules élastiques libres » beaucoup plus nombreuses au niveau de la macula que partout ailleurs. Tout autour de ces boules, des granulations pigmentaires arrondies, plongées dans un protoplasma gélatineux disposé en nappe, constitueraient le dessin qui donne « l'illusion » des cellules hexagonales. Au-dessous, le « pigment cristallin » constitué par une foule de petits cristaux bruns, libres et mobiles, serait englobé par un réseau de mailles répondant de son côté à ce que l'illusion des différents histologistes qui se sont succédé leur faisait prendre pour les franges pigmentaires. Ce plexus réunit les segments externes des bâtonnets aux « boules élastiques » de la couche gélatineuse.

Je n'entrerais pas longuement dans la critique de cette opinion. Il me suffira de

fréquentes divisions indirectes. L'existence des noyaux au sein de la couche pigmentaire, mise en doute récemment par quelques auteurs, n'est en réalité pas contestable (1).

L'épithélium pigmenté prend son insertion sur la vitrée très amincie du neuro-épithélium primitif, devenue la « basale pigmentaire de Henle » ou « lame vitrée d'Arnold ». Il est formé de cellules prismatiques très régulières (fig. 811), mais non pas absolument hexagonales comme on l'avait autrefois soutenu. Vues par leur pôle d'insertion sur l'épithélium pigmenté étalé à plat, ces cellules se montrent avec une forme et

petits prismes hexagonaux à peu près réguliers. A l'équateur de l'œil, ce sont des hexagones ou des pentagones à faces obliques et allongées qui répondent à la base de chacune d'elles. Vers l'*ora serrata*, ce sont des polygones plus petits, irréguliers (MORANO). Chez le Lapin, l'épithélium pigmenté est formé de prismes polygonaux irréguliers. Il y a de grandes cellules possédant deux noyaux et des petites qui n'en ont qu'un seul. Ces cellules à deux noyaux avaient fait supposer à KUHN que l'épithélium pigmenté est sans cesse en voie de prolifération et de remaniement.

L'épithélium pigmenté le plus régulier et le mieux développé que je connaisse est celui des rapaces nocturnes, en particulier de la Chouette (*Stryx flammea*); c'est donc lui que je décrirai comme type.

Quand on le voit étalé à plat, la face répondant au pôle d'insertion tournée en haut, on reconnaît d'emblée qu'entre les cellules régulièrement polygonales qui le constituent, règnent des bandes réfringentes qui forment à chaque cellule autant de cadres et qui ne renferment jamais de pigment. Si une cellule a été détachée au milieu des autres (1), le

trou laissé par elle est bordé par ce cadre et conserve la forme de la cellule expulsée (voy fig. 811, — v). Si maintenant on traite légèrement l'épithélium pigmenté par le pinceau ou qu'on le tende sur la lame de verre (fig. 812), on voit que l'ensemble de tous les cadres régnant entre ses cellules constitue une formation particulière, figurant

un rets à mailles polygonales régulières, et dont les traits, formés d'une substance molle et ductile, s'étirent de multiples façons en s'amincissant comme des fils de mucus avant de se rompre. C'est la

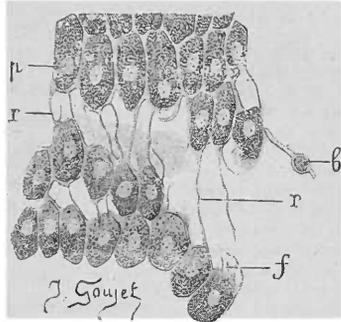


FIG. 812. — Épithélium pigmenté de la rétine de la Chouette (*Stryx flammea*), isolé, puis légèrement tendu à plat sur la lame de verre et ensuite fixé par les vapeurs osmiques. Picrocarminate. Conservation dans la glycérine. — (Ocul. 2, obj. 5 de Nachet. Chambre claire.)

p, cellules de l'épithélium pigmenté; — *r, r*, leurs cadres réticulaires allongés; — *f*, pointes de Morano; — *b*, un bâtonnet détaché adhérant à l'épithélium pigmenté par son extrémité et emporté avec lui.

dire que les prétendues « boules élastiques » sont si bien des noyaux, qu'à la période fœtale chez tous les mammifères elles se multiplient par division indirecte, et que ce phénomène continue chez le Lapin nouveau-né, alors que le pigment est déjà parfaitement formé. Il s'agit donc bien de noyaux cellulaires véritables, contrairement à ce qu'avance LINDSAY JOHNSON.

(1) Fixation par le liquide de Müller; coloration à la glycérine hématoxylique; conservation dans la glycérine saturée de sel marin.

formation réticulaire de Boll (1). Pour la constituer, il semble que les cellules épithéliales se soient implantées sur une substance molle, de façon à la faire refluer dans leurs interlignes pour former les cadres (fig. 813). Le relief de ceux-ci s'avance légèrement entre les plans-côtés. Un peu au-dessous, il existe entre ces mêmes plans-côtés

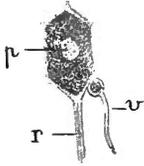


Fig. 813.

p, Une cellule de l'épithélium pigmenté de la rétine du *Stryx flammea*, entourée de son cadre cuticulaire; — *r*, portion du cadre d'une cellule voisine, dédoublée en deux par un refend; — *v*, un bâtonnet, détaché fortuitement et accolé à la cellule pigmentaire *p*.

des pointes très délicates étendues obliquement d'une cellule à l'autre et parallèles entre-elles par séries. Ces pointes sont formées d'une substance hyaline tout à fait semblable à celle des cadres. Elles ont été découvertes par MORANO (fig. 814) qui les a assimilées, et je crois avec raison, aux filaments unitifs des cellules malpighiennes. Comme ces derniers, elles traversent les lignes de ciment intercellulaire semi-liquide pour relier les cellules entre elles. Elles répondent de même — ainsi que la formation réticulaire de Boll — à une différenciation du protoplasma cellulaire à sa surface (exoplasme).

Vues de profil, les cellules de l'épithélium pigmenté montrent un pôle d'insertion légèrement convexe en forme de dôme, répondant à la concavité de chaque petite loge limitée par les cadres de la formation réticulaire. Elles s'insèrent de la sorte dans une série de petites fossettes à la surface de la vitrée. Le noyau, qui se colore exactement comme celui des épithéliums et diffère en cela de celui des cellules nerveuses, remplit la concavité du dôme. Autour de lui on voit une petite masse de protoplasma renfermant un certain nombre de gouttelettes d'apparence grasseuse (gouttes huileuses de HANNOVER), mais ne noircissant pas toutes par l'acide osmique (par exemple chez l'*Emys caspica*). Elles ne sont donc pas formées de graisse ordinaire, mais bien d'une substance intermédiaire et probablement azotée de couleur jaune, à laquelle CAPRANICA donne le nom de *lutéine*. Il a fait également voir que les gouttes de lutéine sont jaune d'or après un long séjour à l'obscurité et à peine de couleur jaune paille dans l'œil insolé: d'où l'hypothèse qu'elles serviraient à la sécrétion de la pourpre rétinienne dont la lutéine représenterait une étape de formation. Quoi qu'il en soit, ces gouttes sont très régulièrement groupées autour du noyau et extrêmement nombreuses chez le *Stryx*, dont la vision est nocturne et la rétine surtout à bâtonnets. Dans les rétines à cônes (Tortues, Caméléon), elles sont au contraire disséminées sans ordre et en même temps peu nombreuses.

(1) Cette formation très intéressante a été décrite par F. BOLL dans son cours fait en 1876 à l'Université de Rome et resté inédit (voy. à ce sujet ANGIUCCI, Recherche istologica sull'epitelio retinico dei vertebrati, *Atti della R. Acc. dei Lincei*, 1877-1878). F. BOLL a considéré avec raison cette formation comme de nature cuticulaire.

A côté d'elles, le protoplasma périnucléaire renferme ce que F. BOLL a appelé les *grains aleuronoïdes* (1).

Ces grains, réfringents et incolores, sont solubles dans la potasse. Ils diffèrent des grains d'aleurone des cellules végétales en ce qu'ils ne montrent ni strates, ni corps globoïdes ou cristalloïdes. Ils se colorent, comme le corpuscule lentiforme des bâtonnets et des cônes, en bleu pur par l'hématoxyline, ce qui a conduit ANGELUCCI, mais je crois à tort, à penser qu'il s'agit là de deux différenciations homologues. En réalité, on a affaire ici, tout comme pour les gouttes de lutéine, à un produit de l'activité sécrétoire de la cellule pigmentaire. Celle-ci, on le sait, élabore la matière pourpre destinée aux segments externes des bâtonnets, qu'on connaît et qu'on saisit parce qu'elle est vivement colorée. Elle fournit très vraisemblablement autre chose aux cônes: car l'épithélium pigmenté est aussi développé dans les rétines à cônes que dans celles à bâtonnets. Il est donc naturel que son activité sécrétoire aboutisse à des produits variés.

En dehors du noyau et de la masse protoplasmique périnucléaire, se projettent vers la rétine, c'est-à-dire en dedans, les plans-côtés des cellules épithéliales pigmentaires (*pans* de HANNOVER). Ceux-ci émettent bientôt une série de franges dirigées vers la limitante externe de la rétine auxquelles elles vont s'insérer. Ce sont les *franges pigmentaires*. Elles partent du corps de la cellule légèrement renflé en dôme, comme les poils d'une brosse dont ce dôme serait le dos convexe. Les franges sont très nombreuses et forment souvent des panaches distincts (MORANO), encore ici comparables à ceux des poils d'une brosse. C'est dans les intervalles de ces panaches que s'engagent les segments externes des bâtonnets et des cônes longs. Chaque intervalle ainsi intercepté répond à ce que HANNOVER appelle un calice. Les franges sont hyalines, sans structure; MAX SCHULTZE les a comparées à des cils. De fait, elles possèdent comme ces derniers une contractilité énergique. A leur intérieur, les grains de pigment sont étirés de diverses manières et se meuvent, on va le voir, sous l'influence des variations de la lumière impressionnant directement l'épithélium pigmenté. — En s'insérant sur la limitante externe de la rétine, les franges dessinent autour des segments internes des

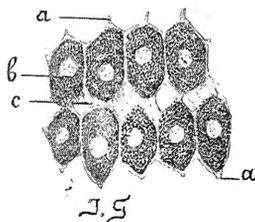


FIG. 814. — Épithélium pigmenté de la rétine de la Chouette, isolé et observé à plat (la face externe en haut). Fixation par les vapeurs osmiques après étalement sur la lame de verre. Coloration au picrocarmine. Glycérine picrocarminée. — (Obj. 5, Ocul. 2 de Nachet. Chambre claire.)

a, a, cadres des cellules épithéliales pigmentées *b*; — *c*, pointes de Morano.

(1) ANGELUCCI, *loc. citat.*

bâtonnets et des cônes, ce qu'on appelle les *corbeilles*. Quand l'épithélium pigmenté tend (1) à se séparer du feuillet rétinien à partir d'un point donné, on voit les franges s'étirer d'abord de plus en plus comme de petits fils élastiques, qui plus loin se rompent. On voit de même les segments externes des bâtonnets, et ceux des cônes longs dans les rétines à cônes, s'étirer de la même façon entre leur insertion sur la limitante externe et le feuillet pigmentaire soulevé. Ils adhèrent donc, par leur extrémité répondant au fond des calices, aux cellules épithéliales pigmentaires correspondantes. Chez la Grenouille, une cellule pigmentaire enveloppe de ses franges un bâtonnet au fond de l'œil et de douze à quinze vers l'équateur. Elle enveloppe quarante cônes chez la Tortue grecque (MORANO). La fonction pigmentaire s'exerce donc plus activement à l'égard des bâtonnets qu'à l'égard des cônes ; et le travail est d'autant plus divisé que la cellule répond à une région plus visuelle de la rétine.

Entre les franges pigmentaires et les bâtonnets ou les cônes, il n'y a point de ciment, même comparable au ciment interstitiel liquide des épithéliums. Là règne seulement le plasma rétinien. Dans ce milieu liquide, les segments externes des bâtonnets et des cônes, intriqués avec les franges pigmentaires, sont tenus tendus les uns et les autres, sauf quand il existe des cônes courts ou abortifs dont le segment externe ne rejoint pas le corps des cellules de l'épithélium pigmenté.

Le *pigment* n'occupe jamais ni le noyau, ni la petite masse de protoplasma entourant celui-ci. Il est contenu dans les pans et dans

(1) Pour étudier la rétine des animaux ayant des yeux de petite taille, tels que par exemple la Grenouille, la Tortue grecque, la Lamproie, etc., le meilleur moyen consiste à suspendre l'œil par son nerf optique au-dessus d'une solution d'acide osmique à 2 pour 100, dans la chambre humide, après avoir au besoin diminué l'épaisseur de la sclérotique en enlevant un copeau au rasoir, sans ouvrir le globe oculaire. Au bout de six à dix heures, la rétine est fixée dans sa forme et, sur nombre de points, sans que le feuillet pigmentaire se soit séparé du feuillet rétinien. Mais cela n'a pas lieu partout. Là où les vapeurs d'acide osmique ont pénétré trop lentement pour fixer net les deux feuillets dans leurs rapports exacts, un décollement se produit sur une étendue variable. C'est là où il commence à s'opérer qu'on peut observer très aisément, sur les coupes sagittales de la rétine, l'élongation simultanée des segments externes des bâtonnets (Grenouille) ou celle des segments externes des cônes (Caméléon) ou des deux à la fois (Lamproie), et celle des franges pigmentaires. Puis on voit les uns et les autres se rompre au delà.

On fait les coupes de la rétine sur un fragment de l'œil comprenant aussi la choroïde et la sclérotique, engagé dans la fente d'une moelle de sureau immédiatement au sortir des vapeurs osmiques. On colore à la purpurine, ou mieux au picocarminate ou à l'éosine hématoxylique qui donne des colorations électives immédiates et magnifiques. Si l'on veut que ces colorations ne fonce pas, il faut monter dans le baume au xylol après passage dans l'alcool éosiné, l'essence de bergamote et celle de girofles. Dans la glycérine, les préparations deviennent noires très rapidement ; elles perdent leurs élections et très vite toute leur netteté et leur beauté.

les franges des cellules pigmentaires. Là, il se montre soit sous forme de grains arrondis, soit sous celle de petits bâtonnets ressemblant à des bacilles quand il est engagé dans les franges. Les grains n'occupent pas, en effet, une situation fixe dans la cellule pigmentaire. Les pans et les franges de celle-ci sont contractiles, et les mobilisent en modifiant en même temps leur forme parce qu'ils les expriment suivant leur longueur. — Les cellules pigmentaires impressionnées par une vive lumière repoussent, comme l'ont montré BOLL et ANGELUCCI (1), les grains de pigment dans les franges jusque vers la limitante externe de la rétine, de façon à envelopper le segment externe des bâtonnets d'un chevelu de fils noirs. Il semble alors qu'un véritable rideau pigmentaire se soit abaissé. Dans l'obscurité, les grains de pigment se retirent, au contraire, vers le corps de la cellule, et il semble que le rideau pigmentaire se lève.

A toutes ces propriétés des cellules de l'épithélium pigmenté, il faut joindre celle de régénérer la pourpre rétinienne ou érythropsine du segment externe des bâtonnets, comme l'a démontré KÜHNE. On voit ainsi que la cellule pigmentaire constituée, peut-être, l'élément de l'économie dont la fonctionnalité se rapproche le plus d'un organisme complet. Elle est *sensible* à la lumière; cette sensibilité suscite la *contractilité* de ses franges et la mobilisation du pigment le long de celles-ci. Elle *sécrète* la lutéine, les grains aleuronoïdes et régénère l'érythropsine en même temps qu'elle se *nourrit* en tant que cellule et que son noyau souvent se divise. Elle est donc à la fois sensitive, excito-motrice, contractile et glandulaire. Elle résume en elle seule toutes les différenciations ectodermiques. Cette même cellule, au point de vue des fonctions visuelles, joue le rôle le plus important : puisque c'est elle qui fournit aux prolongements réceptifs des cellules sensorielles la matière impressionnable que la lumière détruit ensuite en formant les « optogrammes ».

Cette fonction cesse avec le dernier bâtonnet dans la partie antérieure de la rétine. Dans la *pars anterior*, les cellules pigmentaires, devenues cubiques, n'ont plus de pans ni de franges. Leur pôle libre s'affronte au pôle libre des cellules cubiques du feuillet rétinien,

(1) ANGELUCCI, *loc. cit.* On laisse une Grenouille à l'obscurité dans un cabinet noir pendant vingt-quatre heures, puis on lui bande un œil avec des bandelettes de taffetas d'Angleterre noir. On l'immobilise sur une planchette (au besoin on la curarise); puis on expose l'œil ouvert directement au soleil pendant une heure. Au bout de ce temps, on enlève rapidement les deux yeux. On les ouvre sur le pourtour de la cornée et on les plonge dans l'alcool fort. Quand ils sont durcis, on en fait des coupes sagittales qui montrent le pigment baissé jusqu'au voisinage de la limitante externe de la rétine dans l'œil insolé, tandis que dans l'autre il arrive à peine à mi-hauteur des bâtonnets.

sur une ligne qui fait suite directement à la limitante externe de la rétine.

Feuillet rétinien proprement dit. — La rétine proprement dite, répondant au feuillet distal de la cupule optique, a exactement la constitution d'une portion mince du névraxe encéphalique telle qu'on la trouve de chaque côté du sinus rhomboïdal des cyclostomes au niveau du ganglion de l'habenula, par exemple. De même aussi à ce niveau, la voûte du thalamencéphale reproduit l'épithélium pigmenté — car elle est formée de cellules disposées sur une seule rangée et également pigmentées (1). Dans un tel névraxe, au-dessus des amas de cellules ganglionnaires, on voit les cellules épendymaires disposées sur une seule rangée et isolées les unes des autres sur leurs plans-côtés. Au-dessous des ganglions règne une épaisse couche moléculaire; de longues fibres de Hannover traversent le tout de la vitrée neuraxiale à la limitante de l'épendyme en formant un fulcrum radial; entre l'épendyme et les ganglions passe le faisceau tangentiel plexiforme de Reissner. Telle, très sensiblement, sera aussi la rétine des cyclostomes. Les cellules sensorielles y seront représentées, à l'évidence, par des cellules épendymaires modifiées, contiguës vers leur pied avec les parties nerveuses profondes. Seulement, ici, les cils épendymaires auront fait place à des formations plus complexes, les cônes et les bâtonnets.

Dans toutes les rétines, c'est également d'une flexion morphologique des cellules épendymaires de l'hémisphère distal de la vésicule optique primitive que résulte le neuro-épithélium rétinien proprement dit : c'est-à-dire l'ensemble des cellules sensorielles ou « visuelles » de RANVIER, leur limitante ou limitante externe de la rétine, les formations particulières de leurs pôles libres, cônes ou bâtonnets, homologues des cils épendymaires ou sensoriels dont ils tiennent la place. Dans cette assise neuro-épithéliale, les vaisseaux sanguins ne pénètrent jamais. Elle se clive aisément sous l'influence des solutions chromiques diluées et de l'alcool au tiers (RANVIER). On peut alors la séparer complètement, du moins chez les poissons et les anoures, des formations nerveuses et ganglionnaires proprement dites, plus profondes et au sein desquelles, chez la plupart des mammifères, les vaisseaux sanguins pénètrent secondairement comme dans le reste du névraxe.

(1) C'est aussi sur cette voûte que se différencient, chez les cyclostomes, les deux organes oculiformes pinéaux : l'un « l'œil pinéal » dont le nerf aboutit au ganglion de l'habenula droit; l'autre « l'organe parapinéal » situé au dessous du premier et dont le nerf aboutit au ganglion de l'habenula gauche. Ce sont là deux yeux pinéaux droit et gauche, bien qu'ils soient superposés et que, par suite, ils semblent l'un et l'autre impairs.

De même que l'épithélium pigmenté, l'assise des cellules visuelles jouit d'une grande fixité dans la série, tandis que les principales formations ganglionnaires sous-jacentes peuvent varier selon que, dans le neuro-épithélium rétinien primitif, leur différenciation se sera de préférence opérée sous l'épendyme (rétine du type juxta-épendymaire), ou au contraire loin de lui au voisinage de la basale (rétine du type juxta-basal). Le premier type n'est complètement réalisé d'ailleurs que chez les seuls cyclostomes. La rétine des autres vertébrés répond au second type; elle comprend de dehors en dedans (c'est-à-dire de la surface libre du feuillet rétinien à sa membrane basale ou vitrée), une série d'*assises* qui se subdivisent elles-mêmes en *couches* plus ou moins nombreuses et distinctes.

I. — **Assise neuro-épithéliale ou des cellules sensorielles.** — Elle comprend de dehors en dedans : 1° la *couche des cônes et des bâtonnets*, les uns et les autres formations du pôle libre des cellules visuelles; 2° la *limitante externe*, répondant à la ligne de ces pôles libres et de ceux des cellules radiales de soutien du névraxe rétinien; 3° la *couche des cellules visuelles*, répondant à la ligne des corps des cellules sensorielles disposées sur une seule rangée et renfermant les noyaux de celles-ci. Ce sont les noyaux qui, sur nombre de rétines (oiseaux, mammifères), sont surtout apparents : ce qui avait valu d'abord à cette couche le nom de « couche granuleuse externe » ou de « couche des grains externes » (1).

A chaque cellule visuelle comprise dans la troisième couche correspond soit un cône, soit un bâtonnet, qui, morphologiquement, représente son cil sensoriel et occupe la première couche au-dessus de la limitante externe répondant à la seconde couche.

(1) Sur une rétine de Salamandre terrestre, de Triton ou de grande Lamproie, fixée pendant quelques minutes (15 à 30) dans la chambre humide par les vapeurs osmiques pu's laissée dans l'alcool au tiers deux ou trois jours, on isole assez facilement, par la dissociation faite avec des aiguilles, des cellules visuelles qui, sur leur pôle libre, portent leur bâtonnet ou leur cône tout comme une cellule olfactive porte ses cils. Le corps des cellules visuelles est étiré en une fibre répondant au cône ou au bâtonnet, et renferme un noyau ovalaire ou arrondi, qui chez la Lamproie fait relief comme celui d'une longue cellule épendymaire. La portion supra-nucléaire, prolongement périphérique du corps cellulaire, s'articule avec le cône ou le bâtonnet par une ligne nette répondant à la limitante externe. Le prolongement central, répondant à la portion infra-nucléaire, présente un renflement basal dont l'irrégularité indique qu'il a été isolé du reste de la rétine par arrachement. Un bien plus grand nombre de cellules visuelles ont été séparées de leur cône ou de leur bâtonnet, qui, entiers ou au contraire fragmentés soit sur un point quelconque de leur travers, soit à la jonction de leurs segments interne et externe, peuvent être aisément étudiés surtout chez la Salamandre, où ils sont de grande dimension. On les colore soit par le picrocarminate ou le carmin aluné, en masse au sortir des vapeurs osmiques, soit au sortir de l'alcool au tiers à l'aide de l'écsine hématoxylique faible, et on les observe dans la glycérine.

Au point de vue des cônes et des bâtonnets, toutes les rétines ne

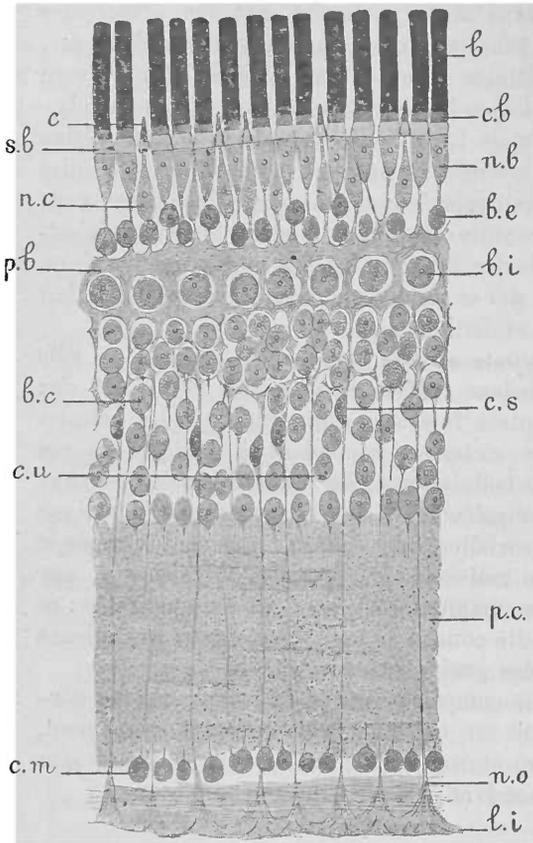


FIG. 815. — Rétine du Pélobate brun. Coupe trans-
versale faite après fixation par les vapeurs osmiques
dans la chambre humide. Coloration au picocar-
minate. Conservation dans la glycérine.

b, segment externe des bâtonnets; — *cb*, corps lentiforme ou intercalaire des bâtonnets; — *sb*, corps accessoire formant le reste du segment externe des bâtonnets; — *c*, cônes, qui ici sont tout petits; — *nb*, noyau des cellules visuelles répondant aux bâtonnets; — *nc*, noyau des cellules visuelles répondant aux cônes: ces noyaux forment une rangée au-dessous de celle des noyaux des bâtonnets; — *pb*, plexus basal et ganglion horizontal dont les cellules ganglionnaires répondent aux « cellules basales » externes *be* et interstitielles *bi* des auteurs; — *bc*, cellules bipolaires du ganglion rétinien; — *cu*, cellules unipolaires de ce même ganglion; — *pc*, plexus cérébral; — *cm*, cellules multipolaires du ganglion optique, au-dessous desquelles passent les fibres optiques ici coupées en long; — *cs*, cellules épithéliales de soutien; — *no*, pieds en entonnoir des cellules de soutien formant un revêtement épithélial continu sur leur ligne de base *li*, répondant à la limitante interne.

d'une cellule visuelle. Ils sont formés de deux parties : le corps ou

sont pas organisées de la même façon. Il en est qui ne renferment absolument que des cônes (Tortues, Caméléon, par ex.); tandis que d'autres, et c'est le plus grand nombre, ont à la fois des cônes et des bâtonnets. Dans certaines rétines, les bâtonnets sont beaucoup plus nombreux que les cônes (ex. Grenouille); et dans d'autres les cônes sont tout petits (fig. 815) et en quelque sorte abortifs (Pélobate brun). Dans aucune rétine, à ma connaissance du moins, les cônes ne manquent; ils répondent donc à la formation primordiale du genre. On verra, en effet, que les cônes et les bâtonnets sont seulement deux espèces d'un même genre anatomique. Les cônes étant à la fois constants et de structure plus complexe, il convient de les étudier d'abord.

CÔNES. — Les cônes (fig. 817 et 815, — *c*) affectent ordinairement la forme d'une bouteille à col allongé dont la base serait appliquée sur la limitante externe au niveau du pôle libre

segment interne renflé, et le bâtonnet ou *segment externe*, cylindrique et répondant au col de la bouteille. Le corps repose à plat sur la limitante et y est soudé par un ciment peu solide; aussi, sous le moindre effort, voit-on les cônes se détacher à ce niveau par séries. Entre le segment externe et le corps, il existe une articulation du même genre et un autre point faible de la continuité du cône, dont le segment externe se détache également du corps et avec la plus grande facilité. Dans l'un et l'autre cas, rien n'est déchiré sur le trait de séparation: il s'agit d'un détachement et non d'une fracture.

Le corps ou segment interne des cônes, est moins réfringent que leur segment externe ou bâtonnet. Ce dernier devient d'un noir plus ou moins foncé sous l'influence de l'acide osmique, à peu près à la façon du segment externe des bâtonnets dont je parlerai plus loin. Chez le Caméléon commun, on peut se convaincre que le corps de chaque cône, qui dans tous est très développé, est limité à sa surface par une pellicule incolore, hyaline et parfaitement lisse. C'est la *paroi du corps du cône*; elle enclôt la masse centrale qui paraît également hyaline, quoique moins réfringente quand elle a été bien fixée, mais qui devient granuleuse sous l'action de l'alcool. Cette masse se colore en gris de lin par l'hématoxyline, en rose par le carmin et elle est liquide comme de la colle. Car fréquemment, par suite d'une fixation incomplète, on voit le noyau de la cellule visuelle correspondante (qui chez le Caméléon est tout voisin de la limitante), se mobiliser et s'engager dans la base du cône repoussée et déformée alors en fond de bouteille commune. Néanmoins, cette masse fluide délicate est subdivisée en deux formations distinctes. L'une, que le carmin et l'hématoxyline teignent avec élection bien que faiblement, occupe le sommet du corps du cône immédiatement au-dessous de son point d'union avec le segment externe ou bâtonnet. C'est pourquoi RANVIER l'appelle *corps intercalaire*. L'autre a reçu de RANVIER le nom de *corps accessoire*, et répond tout simplement à ce qui reste de la masse semi-fluide du corps du cône au-dessous du corps intercalaire.

Le corps intercalaire a été découvert par KRAUSE et désigné par lui sous le nom de *corpuscule lentiforme* qui lui convient parfaitement et mérite de lui être conservé. Il a, en effet, la forme des différentes espèces de lentilles: ellipsoïdale, plan-convexe, en croissant, etc.; et il jouit aussi comme une lentille d'une grande réfringence. C'est pourquoi HANNOVER (1) et MAX SCHULTZE (2) l'ont rapporté à une partie catoptrique, à une sorte de cristallin des bâtonnets et des cônes, car

(1) HANNOVER, *La Rétine de l'Homme et des vertébrés*, Paris, 1876.

(2) M. SCHULTZE, *Manuel de Stricker*, art. RETINA.

il existe tout aussi bien dans les bâtonnets. C'est un corps parfaitement différencié et figuré, limité sur tout son pourtour par une pellicule anhiste d'une minceur extrême qui ne se colore pas comme le centre par les réactifs. Chez la grande Lamproie le contenu du corps lentiforme apparaît, après fixation par les vapeurs osmiques, constitué par des grains. Chez l'Homme et les Singes, où il est conique et allongé, il est filamenteux (MAX SCHULTZE) tandis que chez beaucoup d'autres vertébrés il est absolument sans structure (1). Immédiatement au-dessus de lui, on voit la ligne de jonction entre le corps et le segment externe du cône. La surface d'union, nette et continue, épouse la forme de la surface correspondante du corpuscule lentiforme quand entre les deux il n'y a pas de « globule coloré ».

Le *globule coloré* est une formation accessoire mais typique du cône parfait, sauf chez les mammifères où les cônes n'en possèdent pas davantage que les bâtonnets. Au contraire, chez les poissons, les batraciens et les sauropsides, il est constant et permet à lui seul de reconnaître un cône. Il prend place entre le corps intercalaire (lentiforme) et le segment externe. C'est chez l'être le plus sensible à la lumière colorée, le Caméléon, que je l'ai trouvé le plus développé. Il a toujours la forme d'une petite sphère parfaite, limitée par une pellicule albumino-graisseuse que l'acide osmique (vapeurs) teint seule en noir; tandis que le centre demeure coloré, tel qu'il l'était sur le vivant, — en rouge ou grenat, orangé ou jaune d'or, jaune pâle, vert, bleu azuré, — ou bien il est incolore (2). Cette réaction montre qu'il ne s'agit pas du tout ici d'un pigment chimiquement altérable, mais bien d'une propriété optique de la substance centrale du globule. Celle-ci est une matière intermédiaire aux albuminoïdes et aux graisses; car lorsque l'acide osmique agit sur elle énergiquement et longtemps, il finit par la colorer en noir.

Dans la rétine du Caméléon tout aussi bien que dans celle du Poulet, les globules colorés se succèdent par alternances irrégulières comme on peut le voir sur la rétine observée à plat. Mais d'autre part, ils reproduisent toutes les couleurs sauf celles des rayons chimiques, et leur gamme comprend les couleurs fondamentales de YOUNG-HELMHOLTZ, moins le violet. De là, le rôle qu'a voulu leur faire jouer HENSEN (3) dans sa théorie de la perception par les seuls cônes

(1) HOFFMANN, Zur Anatomie der Retina (*Niederländ. Arch. für Zoologie*, t. III, 1876), a étudié avec le plus grand soin les cônes des divers vertébrés et la configuration des corpuscules lentiformes ou intercalaires chez nombre d'espèces, surtout d'oiseaux et de reptiles.

(2) Tous sont incolores chez la Grenouille, un grand nombre chez le Poulet. Chez le Caméléon au contraire presque tous sont colorés.

(3) HENSEN, Ueber das Sehen in der Fovea centralis (*Arch. de Virchow*, t. XXXIX, p. 475, 1867).

des impressions colorées. Il est du moins incontestable que là où existe un globule coloré, rouge par exemple, le segment externe du cône, étant supposé réceptif de l'onde lumineuse, ne recevra rien autre chose que les radiations rouges, puisque son globule coloré n'en laisse point passer d'autres. Mais là non plus n'est pas la clef du mécanisme de la vision colorée, puisque l'Homme, dont les cônes manquent tous de globule coloré, voit parfaitement toutes les couleurs et distingue leurs moindres nuances.

Le *segment externe* des cônes est constitué sur le même type que celui des bâtonnets ; mais quand ce dernier se colore fortement en noir par l'acide osmique, il se teint seulement en gris foncé. De plus, par sa base répondant au sommet du corps du cône ou au globule coloré, il est légèrement élargi. Dans les rétines formées exclusivement de cônes, comme celle du Caméléon, il adhère par son extrémité à l'épithélium pigmenté. Quand, au contraire, le cône est petit et coexiste dans la rétine avec des bâtonnets, ce sont ordinairement ces derniers seuls dont le segment externe adhère aux cellules épithéliales pigmentaires.

BÂTONNETS. — Les bâtonnets (fig. 815, *b*) ne diffèrent des cônes que par certains détails de leur structure ; cependant on les en distingue ordinairement d'emblée parce que, le plus souvent, leur segment interne ou corps du bâtonnet est à peu près de même diamètre que le segment externe reposant sur lui à la façon d'une colonne cylindrique sur une base un peu élargie.

Quand on a isolé les bâtonnets de la rétine de la Salamandre terrestre dans l'humeur du corps vitré, puis qu'on les a fixés par une goutte de solution à 1 pour 100 ou mieux par les vapeurs d'acide osmique, on peut aisément se rendre compte de leur constitution histologique : car on en voit d'entiers, et d'autres dont le corps ou même le corpuscule lentiforme ont été isolés sur leurs lignes de jonction (fig. 816). Le corpuscule lentiforme, dont la coupe optique est celle d'un croissant, affecte la forme d'une coupe ou plutôt il ressemble à un globule rouge tourné en calotte. Sa concavité reçoit l'extrémité interne convexe du segment externe, et sa convexité répond à la concavité du reste du corps du bâtonnet. Soit isolés, soit réunis, ces trois articles sont limités chacun par une pellicule qui leur est propre. D'une minceur extrême, mais s'accusant par un double contour, la pellicule est réfringente et sans aucune structure. Chez le Triton (voy. fig. 817), le corpuscule lentiforme est, au contraire, plan-concave avec la concavité tournée en bas, embrassant un corps accessoire sphérique. Le corpuscule lentiforme et le corps accessoire des bâtonnets se comportent, devant les réactifs (carmin, hématoxyline, etc.) exactement comme ceux des cônes et ils en sont les homologues exacts. La coloration foncée et parfois presque noire du premier sous

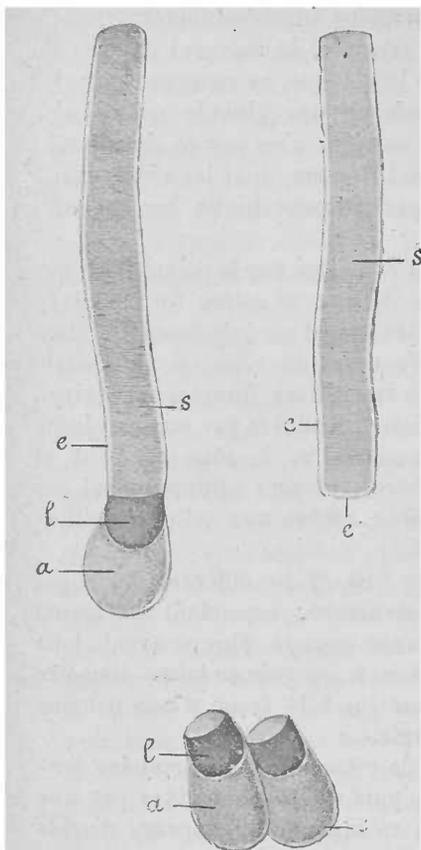


FIG. 816. — Batonnets de la rétine de la Salamandre terrestre, isolés dans l'humour du corps vitré, puis fixés par l'acide osmique en solution à 1 pour 100. — (Oc. 2, Obj. 7 de Nacet; chambre claire.)

A gauche du lecteur, un bâtonnet complet. — *s*, segment externe, à striation spiroïde parce qu'il a été fixé légèrement tordu; — *e*, mince couche enveloppante du segment externe, non striée et formant l'écorce de ce segment, qu'elle contourne à son extrémité *e'*; — *l*, corpuscule lentiforme; — *a*, corps accessoire.

A droite du lecteur, un segment externe isolé du segment interne et, de plus, rompu en haut par son travers. — *s*, striation à traits parallèles normale (le bâtonnet n'ayant pas été fixé tordu); — *e*, écorce ou couche enveloppante, réfléchiée en *e'* sur l'extrémité du segment.

Au bas de la figure, deux segments internes de bâtonnet isolés. — *l*, corps lentiforme, dont s'est dégagé le segment externe: on voit sa forme en cupule; — *a*, corps accessoire; — *e*, écorce ou enveloppe du segment interne du bâtonnet.

l'influence de l'acide osmique, indique qu'il renferme une forte proportion de matières grasses, tout comme le segment externe.

Le segment externe est extrêmement altérable. Au bout de peu de temps il subit, dans tous les liquides additionnels qui ne le fixent pas net comme l'acide osmique, une série de déformations rappelant la vermiculation de la myéline. Comme celle-ci, il se colore en noir d'ébène par l'acide osmique chez les batraciens anoures et les urodèles, mais seulement en faible teinte de lavis d'encre de Chine chez les mammifères et les poissons. Il renferme donc une substance grasse analogue à la myéline, mais en quantité variable suivant les classes ou même les espèces (1). Les segments externes, tant des cônes que des bâtonnets, se colorent par exemple fortement en noir chez la Chouette, tandis qu'ils sont à peine teints en gris chez la Poule, et aussi chez le Chat qui est comme la Chouette un animal à vision nocturne.

C'est seulement la portion centrale des segments externes des bâtonnets et des cônes qui ren-

(1) Cette substance est soluble dans l'alcool. En effet, si après avoir durci une rétine de Grenouille dans l'alcool ordinaire on y fait des coupes qu'on reçoit dans l'alcool absolu, et qu'on traite par l'acide osmique après les avoir lavées à l'eau distillée, la coloration noire du segment externe des bâtonnets ne se produit plus (RANVIER, *Traité technique*, 2^e édit., p. 740).

ferme de la substance grasse. La mince couche enveloppante superficielle en est dépourvue, car elle ne se teint jamais en noir par l'acide osmique et elle contourne le segment externe du bâtonnet à ses deux extrémités. Cette sorte de moelle semi-liquide et grasse centrale n'est d'ailleurs pas homogène. Elle possède une striation transversale qu'on reconnaît déjà sur les bâtonnets qui viennent d'être isolés, puis qui ensuite s'accuse de plus en plus. Chez la Salamandre, on la voit d'emblée sur les segments externes des bâtonnets dissociés dans une goutte de solution d'acide osmique à 1 pour 100. Au bout de quelques jours, dans la glycérine et mieux encore dans l'eau, elle s'accroît jusqu'à déterminer la décomposition en disques. Cette striation, cependant, ne se poursuit pas dans la pellicule superficielle. Quand le bâtonnet a été tordu avant d'être fixé, elle prend souvent une apparence entrecoupée ou même spiroïde qui, ainsi que quelques autres images, avait autrefois fait croire à HENSEN (1) que le segment externe est creusé d'un canal parcouru par des fibrilles nerveuses (fibrilles de RITTER).

Mais là où on a le plus fréquemment placé ces fibrilles imaginaires, c'est dans une série de cannelures longitudinales de la surface, tant du corps des cônes et des bâtonnets que de leur segment externe, dont RANVIER (2) a fait la description exacte et a montré l'engagement parfois très profond dans la substance du segment externe (fig. 817). J'ai pu, de mon côté, me convaincre qu'elles répondent à des sillons occupés par les franges des cellules épithéliales pigmentaires tendues entre l'épithélium pigmenté et la limitante externe. Celles-ci forment, au pourtour des cônes et des bâtonnets volumineux qu'elles entourent individuellement, une sorte d'étui de fibres parallèles, comparable à ceux qu'on fait avec de la paille pour protéger des bouteilles qu'on veut transporter. A leur point d'union avec la limitante, elles répondent à ce que j'appelle les « corbeilles des cônes et des bâtonnets »; elles impriment en creux les cannelures longitudinales.

Cônes et bâtonnets jumeaux. — HANNOVER et RANVIER (3) ont

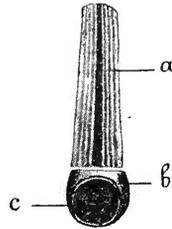


FIG. 817. — Unbâtonnet, isolé sur la rétine du Triton dans l'humeur du corps vitré.

a, segment externe parcouru par des cannelures longitudinales dont une plus profonde se marque en noir et simule un canal qu'on avait supposé renfermer la fibre hypothétique de Ritter; — *b*, corpuscule lentiforme ou corps intercalaire, articulé avec le segment externe suivant un plan exact indiqué par une mince bande claire; — *c*, corps accessoire répondant au reste du segment interne du bâtonnet.

(1) HENSEN, Ueber das Sehen in der Fovea centralis (*Arch. de Virchow*, t. XXXIX, p. 475, 1867).

(2) RANVIER, *Traité technique d'histologie*, 2^e édit., p. 738.

(3) HANNOVER, *loc. cit.* — RANVIER, *Traité technique*, 1^{re} édition.

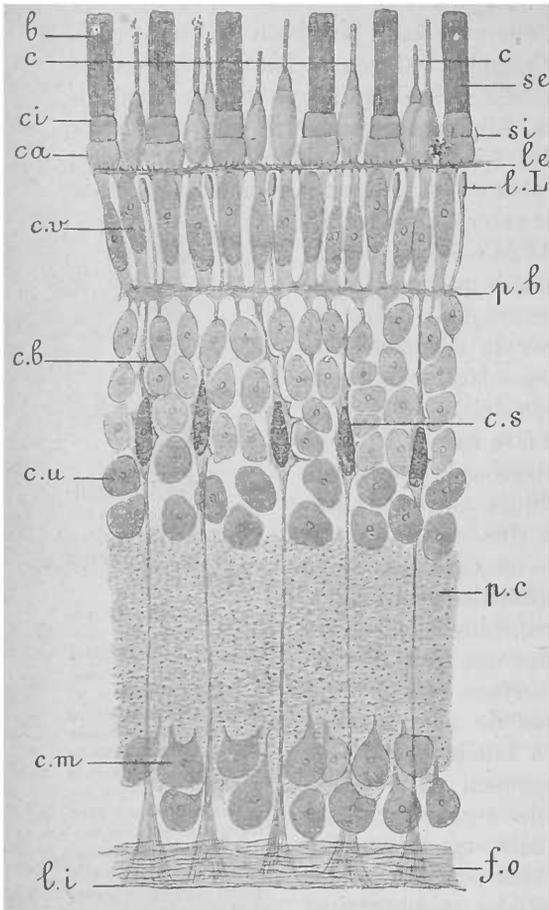


FIG. 818. — Rétine du Triton crêté. Coupe transversale faite après fixation par les vapeurs osmiques dans la chambre humide. Coloration au picrocarminate; conservation dans la glycérine.

b, segment externe des bâtonnets portant des cannelures longitudinales sur le segment externe *se*; — *si*, segment interne des bâtonnets; — *ci*, corps lentiforme ou intercalaire; — *ca*, corps accessoire des bâtonnets; — *c*, cône simple; — *c'* cône double; — *le*, limitante externe, à la surface de laquelle on voit les « corbeilles des cônes et des bâtonnets »; — *cv*, cellules visuelles; — *ll*, masses de Landolt; — *pb*, plexus basal; — *cb*, couche des cellules bipolaires du ganglion rétinien; — *cu*, couche des cellules unipolaires de ce même ganglion; — *pc*, plexus cérébral; — *cm*, cellules multipolaires du ganglion optique, ici en double rangée; — *f.o*, fibres du nerf optique sectionnées suivant leur longueur; — *cs*, cellules épithéliales de soutien (fibres de Müller) présentant leur noyau à mi-hauteur du ganglion rétinien, et leurs pieds en entonnoir joints sur la limitante interne *li*.

décrit l'un des cônes (fig. 818), l'autre des bâtonnets juméaux, dont l'étude est très instructive. On les observe les uns et les autres chez les vertébrés inférieurs, et ils répondent constamment au pôle libre de deux cellules visuelles distinctes, mais dont la formation cono-bacillaire s'est fusionnée en une seule. Les cônes juméaux sont extrêmement nombreux chez les poissons et surtout le Caméléon; les bâtonnets juméaux chez le Gecko (RANVIER).

Chez le Caméléon, on peut observer trois formes de cônes juméaux : 1° le corps du cône, bifide à son sommet comme une mitre, se termine par deux corpuscules colorés situés à la même hauteur, mais non toujours de même couleur (1), doublés chacun d'un corps lentiforme distinct; cette variété répond à deux cônes égaux, fusionnés par leur base; 2° même disposition, sauf qu'une des pointes du corps du cône double est moins haute que

(1) MAX SCHULTZE, *Arch. f. mikr. Anat.*, t. III, 1867,

l'autre et que le corpuscule coloré et le corps lentiforme sont placés plus bas dans la pointe moins haute; il y a là un cône *principal*, et un cône *secondaire* plus mince et excavé sur l'une de ses faces pour s'emboîter avec le premier; 3° le cône principal est beaucoup plus haut que le secondaire; il possède un globule coloré et un corps lentiforme; le cône secondaire n'a qu'un corps lentiforme et point de globule coloré. — C'est dire que le cône secondaire a la constitution d'un bâtonnet de Triton ou de Gecko, puisque, chez les amammaliens, ce qui caractérise le bâtonnet, c'est qu'il n'a point de globule coloré. Les cônes jumeaux, quelle que soit leur variété, ne renferment qu'un corps accessoire unique.

Chez le Gecko (voy. fig. 825), les bâtonnets jumeaux présentent les mêmes variétés que les cônes jumeaux quant à la taille respective des corps de leurs bâtonnets principal et secondaire.

Formes intermédiaires aux cônes et aux bâtonnets. — Les bâtonnets et les cônes n'ont pas tous la même forme générale. Par exemple, chez la Grenouille verte, comme l'a fait voir SCHWALBE (1), les uns sont régulièrement cylindriques et d'autres sont « en massue », c'est-à-dire que leur corps est relié à la cellule visuelle correspondante par un pédicule effilé. Chez le Brochet et la Perche, tous les bâtonnets sont en massue. De même les rapaces nocturnes, en particulier la Chouette (*Stryx flammea*), ont tous leurs cônes en massue. Le corps de ces cônes est fuselé, très étroit, lié à la cellule visuelle dont le noyau touche alors la limitante externe par un pédicule mince comme un fil. A l'autre extrémité du fuseau, on voit un corps lentiforme et un globule coloré, puis le segment externe à peine moins large que le corps. Ces cônes ressemblent à des bâtonnets (2). C'est pour cela, sans doute, que MAX SCHULTZE avait cru que les cônes manquent chez les oiseaux de nuit. Comme, d'autre part, nous venons de voir que les moins développés parmi les cônes secondaires des cônes jumeaux du Caméléon perdent de leur côté leur globule coloré qui, chez les amammaliens, caractérise le cône, nous pouvons conclure que les cônes et les bâtonnets sont bien deux espèces d'un seul et même genre anatomique, qui parfois même tendent à passer l'une dans l'autre.

Toutefois, les cônes et les bâtonnets, bien que présentant entre eux certains points de passage, ne s'équivalent pas certainement au point de vue fonctionnel. Seuls, les segments externes des bâtonnets ren-

(1) SCHWALBE, Die Retina (*Handbuch der Augenheilkunde*, de GRAEFE et SAEMISCH).

(2) Les bâtonnets ont, chez le *Stryx flammea*, un corps lentiforme sphérique occupant leur base et assez semblable au globule coloré des cônes. Mais on peut toujours en distinguer ce dernier, bien qu'il n'ait pas de couleurs vives, parce qu'il occupe un étage plus élevé dans la rangée des cônes et des bâtonnets (fixation par les vapeurs osmiques).

ferment « l'érythrospine » ou « pourpre rétinienne », dont les rechargent incessamment les cellules pigmentaires, tandis que les parties lumineuses des images projetées par le dispositif dioptrique sur la rétine la détruisent dans les bâtonnets correspondants en y dessinant ce qu'on appelle des *optogrammes* (1). C'est cette érythrospine qui

(1) Le 12 novembre 1876, FRANZ BOLL (Zur Anat. u. Physiol. der Retina, *Monatsber. d. Acad. zu Berlin*, p. 783, 1876) fit voir que la rétine de la Grenouille, surtout si l'animal a été conservé à l'obscurité pendant quelques heures, se montre d'un beau rouge, lequel siège uniquement dans le segment externe des bâtonnets. La plupart sont colorés en pourpre et un petit nombre (bâtonnets en massue) en vert bleu complémentaire. Exposée à la lumière, la rétine passe du pourpre au jaune; puis la coloration s'évanouit en laissant un reflet satiné qui disparaît à son tour. Toutes les rétines à bâtonnets reproduisent ce phénomène. Les rétines exclusivement à cônes comme celles des Tortues ne le présentent pas.

KÜHNE, en 1877, s'empara pour ainsi dire de la question et lui fit faire de grands progrès (*Rech. du Lab. de Phys. de Heidelberg*, 1877). Il démontra tout d'abord la *survie du rouge rétinien*. Un Lapin maintenu à l'obscurité est tué et laissé dans un endroit obscur. Quand il a déjà commencé à entrer en putréfaction, on ouvre l'œil et l'on voit que la rétine est pourpre. Le rouge disparaît à la lumière comme sur une rétine vivante. Même conservation du rouge sur les yeux chauffés à 43 degrés, dans l'eau salée à 1 pour 100. D'autre part, le rouge est détruit par certains agents physico-chimiques : alcool, acide acétique glacial, soude et potasse, température de 100 degrés. Au contraire, il résiste dans l'obscurité à des agents analogues : sel marin à 1 pour 200 dans l'eau ou en solution saturée, solution de carbonate de soude, d'alun, d'acétate de plomb, d'acide tannique à 2 pour 100 dans l'eau. Après avoir fait macérer la rétine à l'obscurité dans la glycérine, on peut même la dessécher lentement sans qu'elle perde son rouge. Si ensuite on y fait une incision en croix à l'aide d'un scalpel à lame convexe bien tranchante, on peut s'assurer, en examinant les lèvres de la fente sous un faible grossissement et à la lumière monochromatique jaune, que la coloration rouge occupe seulement l'assise des bâtonnets correspondant à la ligne de leurs segments externes. En ajoutant un peu d'ammoniaque à la glycérine, on augmente la fixité et la survie du rouge d'environ $\frac{10 \text{ à } 20}{1}$ dans la rétine ainsi desséchée.

Il est également facile d'obtenir des *optogrammes*. Pour cela, on prend une petite caisse de bois cubique au couvercle de laquelle on pratique un volet, dans lequel on insère par exemple une vitre carrée traversée par une croix de papier d'étain. Dans le cabinet noir éclairé avec une lampe à sodium, on enlève l'œil d'un Lapin mis préalablement à l'obscurité, puis on le colle au fond de la caisse, avec de la cire à modeler, dans une situation telle qu'il puisse recevoir l'image de la fenêtre. Ensuite on couvre celle-ci. Il est alors aisé d'obtenir des *optogrammes*, avec l'image de la croix réservée en rouge sur la rétine décolorée, en exposant le petit appareil à la lumière. Avec la lumière blanche, l'*optogramme* est obtenu très rapidement, mais les diverses couleurs du spectre n'impressionnent pas la rétine de la même façon. Avec le bleu (sulfate de cuivre ammoniacal) interposé entre la fenêtre et la source lumineuse, on obtient l'*optogramme* en deux heures. Avec le vert (verre vert à spectre pur et étroit), il faut de quatre à cinq heures. Avec le verre rouge violacé il en faut six; et le rouge orangé d'une solution d'hémoglobine dans l'eau arrête toute destruction du pourpre. Pour fixer ces *optogrammes*, on ouvre à l'obscurité l'œil impressionné, dans un cristalliseur rempli d'une solution d'alun à 4 pour 100 dans l'eau distillée. On enlève le segment antérieur avec le cristallin et le corps vitré;

donne à la rétine riche en bâtonnets de la Grenouille la coloration pourpre qui, aussitôt après exposition à la lumière blanche, s'évanouit. Une rétine de Caméléon, exclusivement formée de cônes, ne montre, au contraire, aucune coloration quand on a maintenu longtemps, puis qu'on ouvre l'œil dans un cabinet noir éclairé à la lumière jaune. Ce n'est pas à dire que la lumière ne fasse pas varier le chimisme de la substance des segments externes des cônes; mais s'il en est ainsi comme il est probable, cette variation est d'un genre différent.

puis on laisse le segment postérieur vingt-quatre heures dans la solution d'alun où le rouge se fixe. Au bout de ce temps, on donne sur le fond de l'œil un coup de petit emporte-pièce de façon à sectionner la portion de la rétine contenant l'optogramme; puis on dégage celle-ci et — agissant toujours sous l'eau et à l'obscurité — on passe au-dessous d'elle une bille à jouer ayant à peu près le diamètre de l'œil enlevé et sur laquelle elle s'étale. On fixe cette bille sur une lame de verre avec une goutte de paraffine et on examine à une faible lumière du jour. On voit alors la petite image de la fenêtre dans laquelle les parties obscures (c'est-à-dire les branches de la croix) sont réservées en rouge. Peu à peu, cette image perd de sa netteté, s'estompe et enfin disparaît.

Dans la rétine exposée à la lumière, le rouge se régénère au fur et à mesure qu'il se détruit chez l'animal vivant. Chez la Grenouille, il faut plusieurs jours d'exposition à la grande lumière pour arriver à une décoloration permanente répondant à l'épuisement. Si au contraire on insole l'œil par les rayons solaires concentrés par une lentille, il suffit de dix ou quinze minutes. Le rouge rétinien se régénère dans la rétine épuisée quand on replace l'animal à l'obscurité; cette rétine est complètement redevenue rouge au bout d'une heure et demie à deux heures (BOLL). KÜHNE a en outre montré que c'est sous l'influence de l'épithélium pigmenté que se produit la régénération du rouge. Il décolle sur une certaine étendue la rétine d'une Grenouille de l'épithélium pigmenté. Quand elle s'est décolorée à la lumière, il replace le segment postérieur de l'œil à l'obscurité et le rouge revient, même dans la partie décollée, occuper le segment externe des bâtonnets. Mais si l'on a eu soin d'interposer entre l'épithélium pigmenté et la rétine un petit tasseau mince de porcelaine, le rouge ne revient pas dans la partie décollée et séparée de la sorte par une lame solide de l'épithélium pigmenté. *L'épithélium pigmenté régénère donc le rouge rétinien et le distribue aux bâtonnets.* Ou pour mieux dire, il sécrète une substance qui, passant dans le segment externe des bâtonnets, y développe l'érythroopsine; car les franges ni les cellules épithéliales pigmentaires ne possèdent jamais la coloration rouge.

L'érythroopsine est d'ailleurs certainement un produit de sécrétion et non pas un jeu de lumière. *Le rouge rétinien est matériel*, et KÜHNE a pu le dissoudre dans la bile de bœuf purifiée. En solution, l'érythroopsine se décolore à la lumière comme si elle était encore comprise dans les segments externes des bâtonnets.

KÜHNE a enfin montré que la rétine vivante tend sans cesse à régénérer le rouge au fur et à mesure que la lumière le détruit. Si l'on fait le même optogramme sur la rétine d'un Lapin vivant et sur celle d'un Lapin mort depuis seulement deux minutes, puis qu'on les fixe tous les deux par l'alun en ayant soin d'énucléer l'œil du Lapin vivant et de réduire les manœuvres au même temps dans les deux cas, l'œil fixé vivant montre un optogramme imprécis, et celui sur lequel la lumière a agi après la mort un optogramme net. KÜHNE conclut de là que « la rétine est non seulement une plaque photographique, mais un atelier de photographie complet où l'ouvrier, renouvelant sans cesse la matière sensible à la lumière, remet continuellement la plaque en état en même temps qu'il efface l'image qui vient de se former ».

Dans certaines rétines, telle que celle du Pélobate, les cônes deviennent d'une extrême petitesse ; dans d'autres, ce sont les bâtonnets qui se réduisent, ou même deviennent tout à fait abortifs, comme je l'ai constaté chez une petite Tortue (*Emys caspica*). Dans la rétine du Pétromyzon, qu'on peut prendre comme type d'une rétine primordiale de vertébré, il y a, au contraire, autant de cônes que de bâtonnets, seulement distincts par la position de leur corps lentiforme plus élevée dans les cônes. Il faut donc conclure qu'il y a initialement deux formes de cils sensoriels modifiés et aussi que la vision peut s'opérer avec une seule, le cône : car la rétine des reptiles et des chéloniens, par exemple, ne renferme que des cônes. Quant à déterminer, de par la seule morphologie, quelle est de ces deux formes, cône ou bâtonnet, celle qui est la supérieure au point de vue visuel, cela est difficile. Chez l'Homme, le point de la rétine correspondant à une vision parfaite est déterminé : c'est la tache jaune ou *macula*. La *macula* existe aussi chez les Singes et, à son niveau, il n'y a que des cônes. En revanche, la rétine du Caméléon qui, dans tout le reste de son étendue, n'a que des cônes, possède également une *macula* et celle-ci n'a que des cônes bacilloïdes sans globule coloré (ce qui même identifie les bâtonnets chez tous les amammaliens). J'ai été étonné de constater un pareil fait et je le considère comme très important, si surtout on le met en regard des hypothèses qu'on s'est complu à faire quant au rôle respectif des bâtonnets et des cônes dans le mécanisme de la vision des formes assez généralement attribuée aux bâtonnets, et des couleurs qu'on a le plus souvent rapportée aux cônes.

LIMITANTE EXTERNE. — La limitante externe de la rétine (fig. 818, *le*) règne sous la ligne de base des bâtonnets et des cônes, tout à fait à la façon de la limitante de l'épendyme sous la ligne des cils de celui-ci. Elle répond à la surface libre du feuillet neuro-épithélial rétinien. Elle résulte, comme celle de l'épendyme, de la fusion de toutes les cellules du neuro-épithélium demeurées épithéliales, en une mince formation cuticulaire sur leur pôle libre. En effet, elle est aussi bien formée par les extrémités périphériques des cellules de soutien que par celles des cellules visuelles. Les cellules de soutien traversent le feuillet rétinien dans toute sa hauteur. Tous leurs pieds d'insertion répondent à la vitrée ou limitante interne de la rétine, et ils y forment un revêtement épithélial continu. Tous leurs sommets aboutissent, d'autre part, à la limitante externe, ainsi que les pôles libres des cellules visuelles. Mais là, pas plus que sur la cuticule de l'épendyme, le nitrate d'argent ne dessine les limites des cellules épithéliales. De même aussi l'on ne peut davantage isoler la limitante, en tant que membrane indépendante, des cellules, soit sensorielles, soit de soutien, subjacentes et concourant ensemble à sa for-

mation. Elle se montre seulement, sur les coupes sagittales de la rétine, comme une mince ligne continue à double contour.

KRAUSE (1), qui la croyait percée de trous pour le passage des prolongements des cellules visuelles en leurs cônes ou leurs bâtonnets, l'avait considérée comme une première membrane fenêtrée (*membrana fenestrata*). Il n'en est rien. Toutefois, la limitante est beaucoup plus solide dans les intervalles des cônes et des bâtonnets que dans les points répondant à leurs cercles de base. Là elle est molle et ductile, comme le montre la migration, dans les corps des cônes et des bâtonnets, des noyaux des cellules visuelles lorsqu'ils ont été gonflés par l'eau des réactifs fixateurs lents. Ces noyaux soulèvent en dôme la limitante au-dessus d'eux et, la refoulant dans le segment interne du bâtonnet ou du cône, ils s'en coiffent pour y prendre place.

Chez nombre d'animaux, la limitante se réduit à une formation d'une minceur extrême, lisse du côté des cellules visuelles et montrant entre les cônes et les bâtonnets un simple granulé répondant à l'insertion des franges pigmentaires. Nombre de grains de ce granulé portent un petit cristal de pigment (Ex. *Grenouille*, *Emys caspica*). Chez l'Homme et les Singes où les cônes sont très volumineux, mais encore mieux chez le Caméléon où ils acquièrent leur plus haut développement, on voit tout autour d'eux régner comme une grille de fils parallèles très fins, d'inégale hauteur : ce sont les *corbeilles des cônes* (*Faserkorb*, corbeille de fils), de SCHULTZE (1) (fig. 818). Elles ne correspondent ni à des fils nerveux comme SCHULTZE l'avait pensé tout d'abord, ni exclusivement à des prolongements des cellules de soutien au pourtour des cônes et des bâtonnets ainsi qu'il l'avait ensuite supposé, mais bien surtout à l'insertion des franges pigmentaires sur la limitante externe (2).

Toutefois, comme le montre leur imprégnation par la méthode du chromate d'argent, les cellules de soutien concourent également à former les corbeilles des cônes. Elles leur fournissent un étui de fils fins appliqués à leur surface et bien décrits par HOFFMANN (3). Ces fils renforcent la corbeille et se poursuivent même au pourtour et à la surface des segments externes.

(1) MAX SCHULTZE, art. *Retina* du Manuel de Stricker.

(2) Il suffit d'observer un point d'une rétine (fixée par les vapeurs osmiques) où l'épithélium pigmenté se sépare de la couche des cônes et des bâtonnets, pour se convaincre qu'il en est bien ainsi. On voit les franges s'étirer, ainsi que les segments externes des cônes, d'autant plus que l'épithélium pigmenté s'écarte davantage. Un peu au delà, les bâtonnets des cônes se décollent et les franges pigmentaires se rompent, laissant sur la limitante externe les corbeilles de Schultze dont les fils renferment en majorité des grains de pigment allongés dans leur épaisseur.

(3) HOFFMANN, Zur Anatomie der Retina. Ueber den Bau der Retina der Amphibien und Reptilien (*Niederländ. Arch. f. Zoologie*, t. III, 1876).

COUCHE DES CORPS DES CELLULES VISUELLES. — Chez la grande Lamproie (fig. 819), les corps des cellules visuelles sont tous semblables entre eux, bien que les uns répondent à des cônes et les autres à des bâtonnets. Ils sont disposés sur une seule rangée et sortent, comme des bouquets de fibres courtes, des entonnoirs formés de distance en distance par les fibres des cellules de soutien, qui ensuite divergent pour con-

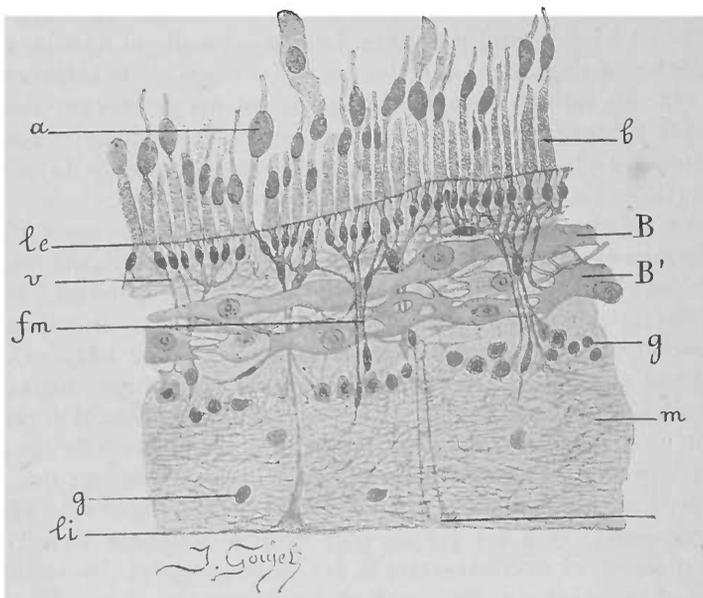


FIG. 819. — Rétine de la grande Lamproie fluviatile. Coupe de la partie marginale, faite après fixation par les vapeurs osmiques dans la chambre humide. Coloration au picrocarminate; conservation dans la glycérine.

a, b, cônes et bâtonnets; — *le*, limitante externe; — *v*, cellules visuelles, formant des sortes de bouquets dans l'écart des fibres de Müller disposées en arcades; — *fm*, arcades formées par les fibres de Müller et soutenant le plexus basal qui règne sous les pieds arqués des cellules visuelles; — *B*, rangée externe des cellules géantes du ganglion horizontal: elles ont des prolongements plats qui s'accrochent de façon à simuler une membrane continue; — *B'*, rangée interne des cellules géantes du ganglion horizontal, beaucoup plus rameuses: entre leurs prolongements passent les gerbes des cellules de soutien; — *g, g*, grains; — *m*, plexus cérébral; — *li*, limitante interne; — *p*, pieds en entonnoir des fibres de Müller insérés sur la limitante interne.

(Cette rétine est du type juxta-épendymaire, parce que les cellules ganglionnaires les plus importantes se sont différenciées immédiatement au-dessous des cellules visuelles, ici exactement comparables aux cellules épendymaires du plancher du ventricule rhomboidal).

courir à la formation du plexus basal. Les cellules visuelles atteignent donc droit la limitante externe quand elles répondent au centre du bouquet, et obliquement quand elles en occupent la marge. Aucune d'elles ne touche ses congénères. Le noyau, ovalaire et dont le grand axe est dirigé dans le sens du corps cellulaire étiré en fibre, est situé à mi-hauteur de celui-ci. La cellule sensorielle a donc un prolongement

supra-nucléaire ou périphérique et un prolongement infra-nucléaire ou central qui forme son *piéd*. Ces deux prolongements sont cylindriques, délicats et réfringents, vaguement fibrillaires et ils diffèrent de ceux des cellules épendymaires en ce qu'ils n'ont point de granulations graisseuses. Le noyau répond à un renflement fusiforme de la cellule. Le prolongement périphérique se termine par un cône ou un bâtonnet. Le pied du prolongement central se subdivise brusquement en un entrelacs de fibres très fines, roides et intriquées avec la fibrillation compliquée du plexus basal subjacent. Dans les intervalles des cellules visuelles règne une formation de membranules délicates, incolores, semblables à des bulles de savon entées les unes sur les autres, et qui sont des expansions des cellules de soutien. Le tout est imprégné d'un plasma analogue à celui de l'épithélium cornéen, c'est-à-dire renfermant une substance grasse diffusée, que l'acide osmique teint en lavis très faible d'encre de Chine. Sur le vivant, ce plasma a une teinte légère de rose de Chine ou de rose thé : c'est le *plasma rétinien* qui existe dans toutes les rétines et que l'alcool dissout comme celui du corps de Malpighi. — Telle est la disposition qu'on peut considérer comme fondamentale de la couche des cellules visuelles. Elle se présente, chez le vertébré vrai le plus inférieur, avec les caractères nets d'une formation neuro-épithéliale du type épendymaire au minimum de la différenciation : puisque toutes les cellules sensorielles y sont semblables et rangées les unes à côté des autres comme celles d'un épithélium ordinaire.

Chez les batraciens, les reptiles et les chéloniens, la même disposition épithéliale existe, mais on peut distinguer les cellules visuelles répondant aux cônes de celles répondant aux bâtonnets par la position du noyau dans le corps cellulaire. Chez la Grenouille et les autres anoures, le noyau des cellules visuelles à bâtonnets est adjacent à la limitante externe et placé immédiatement sous le segment interne du bâtonnet, où il émigre quelquefois quand la rétine a été mal fixée. — Même position chez le Triton, la Salamandre et le Gecko (1). Dans ce cas, le prolongement périphérique de la cellule visuelle est réduit à rien, et la forme générale de celle-ci devient celle d'un cône dont la base répond à la limitante externe. Les cellules répondant aux cônes restent, dans ce cas, fusiformes ; leurs noyaux, distants de la limitante externe, forment une rangée au-dessous de ceux des bâtonnets (voy. fig. 815). Mais c'est exactement l'inverse chez les mammifères. Là, tous les noyaux des cônes, qui sont très volumineux, sont adjacents à la limitante externe (fig. 820). Ils émettent un prolongement central épais et strié en long, la *fibres du cône*. Les noyaux des bâtonnets sont

(1) Les cellules visuelles des bâtonnets en massue (colorés en vert) de SCHWALBE ont des noyaux à peu près à mi-hauteur, conséquemment *distants*.

tous distants. Comme aussi ils sont devenus très nombreux, parce que les bâtonnets le sont également et de plus sont très fins en comparaison des cônes, pour prendre place ils se superposent (1). Conséquemment, chacun d'eux prend position à des hauteurs variables sur le corps cellulaire, dont les prolongements central et périphérique sont ténus.

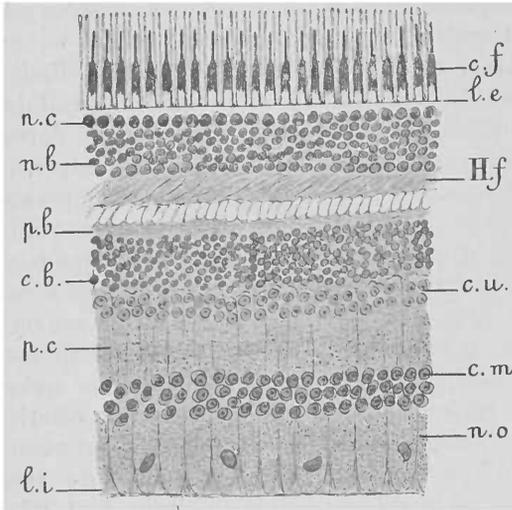


FIG. 820. — Rétine d'un Singe macaque. Coupe faite au voisinage de la macula, après fixation par les vapeurs d'acide osmique dans la chambre humide. Coloration au picrocarminate. Conservation dans la glycérine picrocarminée.

cf, corps intercalaire filamenteux (*Fadenapparat*) des cônes; — *le*, limitante externe; — *nc*, noyaux des cellules visuelles répondant aux cônes; — *nb*, noyaux des cellules visuelles répondant aux bâtonnets; — *Hf*, couche fibreuse de Henle, formée par les fibres (prolongements centraux ou infra-nucléaires) des cellules visuelles à cônes et à bâtonnets; — *pb*, plexus basal et ganglion horizontal, à la surface desquels viennent s'implanter les fibres des cônes et des bâtonnets; — *cb*, assise des cellules bipolaires du ganglion rétinien; — *cu*, assise des cellules unipolaires de ce même ganglion; — *pc*, plexus cérébral; — *cm*, cellules multipolaires du ganglion optique, ici disposées sur trois rangs; — *no*, travées de fibres du nerf optique occupant les intervalles des cellules de soutien et coupées en travers: elles renferment dans leur épaisseur des noyaux répondant à de grandes cellules névrogliales; — *li*, limitante interne.

séparées par des bandes claires de réfringence moindre. Les bandes sombres se colorent seules en rouge ou en violet foncé par la purpurine ou l'hématoxyline, tandis que les bandes claires restent absolument

La disposition devient alors toute semblable à celle existant dans l'épithélium olfactif; et là aussi les cellules de soutien fournissent latéralement des expansions qui, en concourant entre elles, forment de petites capsules pour loger les noyaux des cellules visuelles et leurs prolongements. Ceux-ci s'infléchissent en divers sens pour gagner le bâtonnet ou pour se terminer dans le plexus basal. Ils sont très grêles, et on leur donne le nom de *fibres des bâtonnets*.

Les noyaux des cellules visuelles destinées aux bâtonnets présentent, chez les mammifères, une particularité intéressante découverte par HENLE. Ils sont traversés par deux ou trois bandes transversales, parallèles à la surface de la rétine et

(1) C'est cette superposition qui avait fait donner à l'assise du corps des cellules visuelles le nom de *couche granuleuse externe*, et à ces mêmes noyaux le nom de *grains externes* par les anciens observateurs.

incolores. Les noyaux des cellules visuelles à bâtonnets forment chez quelques mammifères, tels que le Chat (fig. 821), une assise puissante. Dans la hauteur de celle-ci, on peut compter jusqu'à vingt noyaux et seulement de cinq à huit chez les Singes et l'Homme.

Chez les Tortues (ex. *Emys caspica*), on peut très bien se rendre compte de la constitution histologique des cellules visuelles répon-

dant aux cônes. Chacune d'elles, renfermant le noyau ou « grain », semi-distant de la limitante et qui fait ventre sur le tiers externe de sa hauteur, réalise une fibre cylindrique au-dessus et au-dessous du noyau, quand la rétine a été fixée sans déformation par les vapeurs osmiques. Sur son pôle libre, cette fibre protoplasmique, que l'osmium laisse incolore, s'élargit un peu au-dessous du cône correspondant. Sur son pôle d'implantation répondant au plexus basal, elle se termine par un pied épais, comparable au sabot du pied d'un meuble et dans lequel s'engage son prolongement central. De la base de ce pied partent cinq à six fibrilles courtes étalées en patte d'oiseau

et se terminant dans l'intrication du plexus basal, assez souvent distinctement par des sortes de petites griffes. C'est du reste le seul cas où, avec la méthode des vapeurs osmiques, j'aie pu voir le dispositif terminal d'implantation des cellules visuelles avec une réelle certitude. La sorte de sabot où s'engage leur pied est une expansion des fibres de soutien qui parfois se prolonge le long du corps de la cellule visuelle, en lui formant un support latéral ou une demi-gouttière jusqu'à la limitante externe. Chez la Tortue mauresque, dont les cellules visuelles,

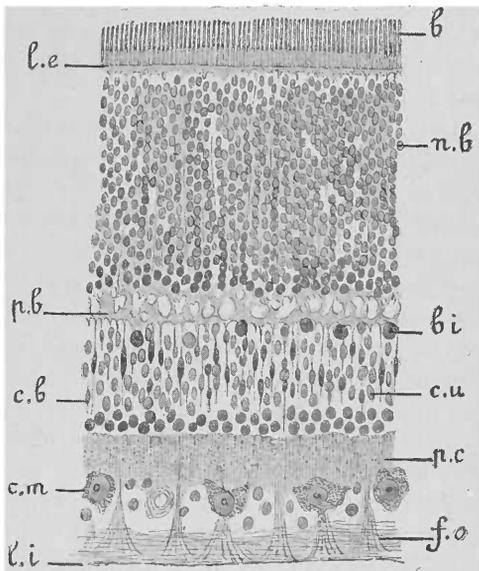


FIG. 821. — Rétine du Chat, coupe transversale faite après fixation par les vapeurs osmiques dans la chambre humide. Coloration au picrocarminate. Conservation dans la glycérine.

b, couche des bâtonnets; — *le*, limitante externe; — *nb*, couche des cellules visuelles (noyaux des bâtonnets); — *pb*, plexus basal et ganglion horizontal dont les plus grosses cellules ganglionnaires, *bi*, répondent aux cellules basales internes des auteurs; — *cb*, cellules bipolaires; — *cu*, cellules unipolaires; — *pc*, plexus cérébral; — *cm*, cellules multipolaires du ganglion optique : les unes grosses, les autres petites; — couche des fibres optiques; — *li*, limitante interne sur laquelle viennent prendre pied les cellules de soutien.

qui toutes répondent à des cônes, se terminent également par un petit pied élargi, la cellule est protégée par une corbeille de fils également issus des cellules de soutien, et traversant la limitante pour concourir à la constitution des corbeilles des cônes. Elles y forment les « cils de Hoffmann ». Comme, d'autre part, l'extrémité supérieure des cônes longs s'engage entre les « épines de Morano » appartenant à la formation réticulaire de l'épithélium pigmenté, on voit ainsi que les dispositifs de soutien, partis tant de la basale rétinienne que de la basale pigmentaire, se poursuivent puis se rejoignent à travers les deux feuillets de la rétine.

Mais, pour se rendre un compte exact du dispositif d'implantation des cellules visuelles sur l'assise plexiforme de la rétine, il faut avoir recours à la méthode du chromate d'argent comme l'ont fait tout d'abord TARTUFERI (1) et ensuite RAMÓN Y CAJAL (2). On voit alors que, dans toutes les classes des vertébrés, les cellules visuelles portant des cônes se terminent par un pied élargi émettant une série de fibrilles terminales courtes comme chez l'Emys. Cette terminaison s'effectue dans la zone moyenne du plexus basal. Celle des cellules visuelles à bâtonnets se fait, chez les poissons osseux tels que la Perche, par un petit renflement ovalaire ou arrondi, et à peu près de la même façon chez les mammifères dans l'étage le plus externe du plexus basal. Chez les batraciens, les cellules des bâtonnets ordinaires (dont le segment externe est coloré en rouge), s'implantent dans l'étage externe du plexus basal par un petit cône plus ou moins filamenteux ou émettant des fibres courtes. Il en est ainsi également chez le Gecko et les oiseaux diurnes. Les cellules visuelles en rapport avec les bâtonnets en massue de SCHWALBE (qui sont du vert complémentaire du rouge rétinien des bâtonnets ordinaires), ont leur noyau à mi-hauteur de leur corps cellulaire et un prolongement périphérique oblique. Ce dernier, comme l'a fait voir CAJAL, se subdivise fréquemment en fibrilles fines constituant une petite arborisation terminale. Celle-ci se déploie tangentiellement dans l'étage le plus profond, c'est-à-dire le plus interne du plexus basal.

Un fait extrêmement important c'est que, tandis que la méthode du chromate d'argent colore avec élection les cônes, les bâtonnets et les cellules visuelles correspondantes au même titre que les cellules nerveuses, l'*injection artérielle ou veineuse du bleu de méthylène sur le vivant ne leur donne aucune coloration*, alors que tous les éléments vraiment nerveux de la rétine, y compris les cellules dites « basales externes » et les massues de Landolt, sont énergiquement

(1) TARTUFERI, Sull'anatomia della retina (*Intern. Monatschrift f Anat. u. Physiologie*, 1887).

(2) RAMÓN Y CAJAL, La rétine des vertébrés (*La Cellule*, t. XI, 1^{er} fasc. 1893).

teints en bleu. L'épithélium pigmenté et les cellules de soutien ne sont pas colorés non plus. Il en faut conclure, comme je l'ai fait en 1895 (1), que les cellules visuelles ne sont pas des neurones, mais simplement des cellules neuro-épithéliales (2).

Mode d'insertion des cellules visuelles. — Sur une rétine séparée de l'épithélium pigmenté par décollement (dans la solution de sel marin à 7 pour 1000), puis divisée en quatre secteurs dont la papille est le centre, et ensuite étalée à plat, sa face externe en haut, on peut se rendre compte, en vue cavalière, du nombre des cônes et des bâtonnets. Les premiers forment des cercles d'un certain diamètre et qui ne se touchent pas, tandis que les bâtonnets apparaissent comme une foule de petits grains qui se touchent et occupent l'intervalle des cônes. Chez l'Homme, on trouve de la sorte au moins de quatre à cinq bâtonnets pour un cône. En revanche, chez les oiseaux de nuit, il y a une foule de bâtonnets d'une finesse extrême et seulement un très petit nombre de cônes, reconnaissables à leur globule coloré. Ordinairement, l'insertion de ces cônes et de ces bâtonnets est perpendiculaire à la limitante externe, sauf au niveau de l'ora-serrata, où ils s'inclinent en avant. Il en est de même de leurs cellules visuelles, qui se projettent radialement vers le plexus basal, sauf dans la macula et le voisinage de celle-ci chez l'Homme et chez les Singes. Dans ce dernier cas, toutes les fibres ou prolongements centraux des cellules visuelles forment, au-dessous des noyaux des bâtonnets empilés les uns sur les autres (voy. fig. 820), une couche de fibres délicates obliques (*couche fibreuse de Henle*). Ce mode d'insertion oblique, particulier à la macula et à son voisinage dans les autres rétines, est généralisé dans toute l'étendue de celle du Caméléon (*Chamaeleon vulgaris*) qui n'a que des cônes. Là, les fibres des cellules visuelles sont énormes, cylindriques et presque du volume d'une fibre à myéline. A partir du noyau accolé à la limitante externe sous le corps du cône correspondant, elles se projettent en arc de cercle pour gagner excentriquement et au loin leur insertion sur le plexus basal. Elles marchent de telle façon que, sur tout leur parcours, elles croisent

(1) J. RENAULT, Contribution à l'étude de la constitution, de l'articulation et de la conjugaison des neurones (*Congrès des médecins aliénistes et neurologistes français et de langue française*, Bordeaux, 2 août 1895).

(2) Elles se comportent vis-à-vis du bleu de méthylène, sur le vivant, comme des éléments épithéliaux d'un neuro-épithélium et non comme des cellules nerveuses. Ce sont là, très probablement, des éléments simplement récepteurs électifs des vibrations de l'éther lumineux que, grâce aux variations physico-chimiques produites en eux-mêmes par la lumière, ils transforment en un nouveau mouvement capable de susciter des vibrations nerveuses dans les cellules ganglionnaires en rapport avec eux. Les cellules visuelles, dans cette conception, répondraient à la formation *réceptive* du mouvement lumineux, et *inductrice* du mouvement nerveux esthésiogène dans les premières cellules ganglionnaires de la rétine qui leur correspondent.

perpendiculairement les fibres du nerf optique rayonnant en étoile de la papille de ce dernier vers l'ora-serrata. Il en résulte que la couche des corps des cellules visuelles est non seulement fibreuse, mais que par son ensemble, elle reproduit le dessin du dos d'une montre quand on l'observe d'ensemble et de front. A l'extrémité interne de chaque trait courbe répondant au parcours d'une fibre, on voit la projection de la base d'un cône et le noyau de sa cellule visuelle, si l'on a coloré la rétine à l'hématéine rapidement, après l'avoir disposée les cônes en haut sur la convexité d'un verre de montre employé comme lame porte-objet. Une pareille observation met hors de conteste la parfaite individualité des cellules visuelles en tant que formation épithéliale distincte du reste du feuillet rétinien; et rien d'autre part ne ressemble moins à un dispositif terminal de fibres nerveuses, que la couche fibreuse résultant de l'ensemble des fibres obliques des cônes entre la limitante externe et le plexus basal où chacune s'insère par un pied élargi.

A partir de l'insertion des pieds des cellules visuelles sur la ligne du plexus basal, tout le reste des formations nerveuses rétinienne devient au contraire nerveux; et sauf les cellules de soutien, tous les éléments ainsi que leurs prolongements se teignent par le bleu de méthylène injecté sur le vivant dans les vaisseaux sanguins. Là aussi, la variété que nous avons constatée dans le dispositif des cellules visuelles et de leurs cônes ou de leurs bâtonnets chez les différents animaux, prend également fin. Si le neuro-épithélium rétinien est variable, les formations ganglionnaires et nerveuses de la rétine ont au contraire une grande fixité. Elles diffèrent à peine par des détails chez les divers vertébrés.

II. — **Assise ganglionnaire plexiforme externe.** — L'assise plexiforme externe, la première qui soit exclusivement formée d'éléments nerveux, règne dans le plan de courbure de la rétine, d'un bout à l'autre sous la ligne des pieds des cellules visuelles qui y prennent leur insertion basale. Elle comprend deux formations tout à fait distinctes, bien que se pénétrant réciproquement : *a*) le *plexus basal* (RANVIER), et *b*) une série de cellules nerveuses ganglionnaires dont la réunion constitue ce que j'appellerai le *ganglion horizontal* ou externe. Ce sont les cellules qu'on nommait jusqu'à ces derniers temps « cellules basales » (fig. 822), parce qu'on les considérait avec HENRI MÜLLER (1) comme les éléments d'un fulcrum tangentiel, et avec RANVIER (2) comme les homologues des cellules basales de

(1) H. MÜLLER, Anatom. histologische Untersuchungen über die Retina beim Menschen und Wirbelthieren (*Zeitschrift f. wissenschaft. Zool.*, t. VIII, 1857) et surtout : Ueber sternförmige Zellen der Retina (*Verhandl. d. physikalisch. medic. Ges. zu Wurtzburg*, t. II, p. 216).

(2) L. RANVIER, *Traité technique d'histologie*, 2^e édit., p. 751.

l'épithélium olfactif. On doit les rapporter à l'assise plexiforme et non pas à l'assise granuleuse externe. Car elles peuvent non seulement occuper une position subréticulaire (basales internes); mais certaines viennent s'engager dans l'étage moyen du plexus basal (basales interstitielles), et d'autres même prennent place entre les pieds des cellules visuelles (cellules basales externes). Dans l'une quelconque de ces positions, leurs caractères généraux et essentiels changent peu. Elles appartiennent donc à l'assise plexiforme, et l'on doit les réunir en une seule et même formation ganglionnaire.

a) *Plexus basal.* —

Dans une rétine imprégnée sur le vivant (Lapin) par le bleu de méthylène et étalée à plat, il se présente comme une intrication sur plusieurs plans de filaments nerveux d'une ténuité et d'une richesse inouïes. Ces filaments sont en grande partie entrecroisés au contact. Les uns sont perlés, les autres non; et ils circonscrivent de petits espaces arrondis très nombreux et régulièrement distancés, répondant au

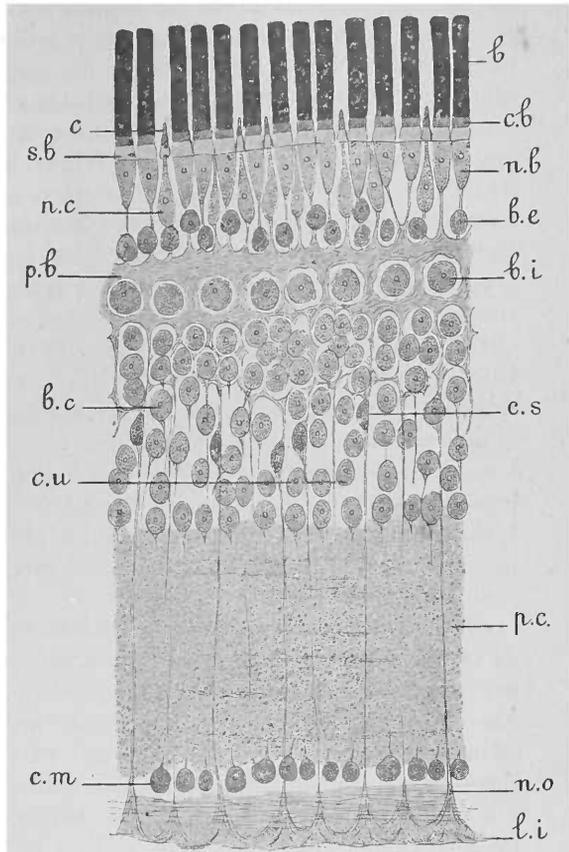


FIG. 822. — Rétine du Pélobate brun. Coupe transversale faite après fixation par les vapeurs osmiques dans la chambre humide. (Coloration au picrocarminate. Conservation dans la glycérine.)

b, segment externe des bâtonnets; — *cb*, corps lentiforme ou intercalaire des bâtonnets; — *sb*, corps accessoire formant le reste du segment externe des bâtonnets; — *c*, cônes, qui ici sont tout petits; — *nb*, cellules visuelles répondant aux bâtonnets; — *nc*, cellules visuelles répondant aux cônes et dont les noyaux forment une rangée au-dessous de celle des noyaux de bâtonnets; — *pb*, plexus basal et *ganglion horizontal* dont les cellules ganglionnaires répondent aux « cellules basales » externes *be* et interstitielles *bi* des auteurs; — *bc*, cellules bipolaires du *ganglion rétinien*; — *cu*, cellules unipolaires de ce même ganglion; — *pc*, plexus cérébral; — *cm*, cellules multipolaires du *ganglion optique*, au-dessous desquelles passent les fibres optiques ici coupées en long; — *cs*, cellules épithéliales de soutien; — *no*, pieds en entonnoir des cellules de soutien formant un revêtement épithélial continu sur leur ligne de base *li*, répondant à la limitante interne. Au-dessus de celle-ci passent les fibres du nerf optique.

passage des prolongements périphériques des cellules bipolaires en marche vers les pieds des cellules visuelles. Le plus souvent, en effet, ces bipolaires ne sont pas mises en évidence par le bleu de méthylène. Avec la méthode du chromate d'argent, où elles sont imprégnées de même que les cellules visuelles soit ensemble, soit séparément, et sur des coupes sagittales de la rétine, on se convainc que le plexus basal comprend deux étages. Dans l'étage externe confinant aux pieds des cellules sensorielles, on peut voir les sphérules terminales des cellules visuelles des bâtonnets entrer en relation avec l'arborisation terminale réceptive des bipolaires correspondantes. D'autre part, on les voit circonscrites par les mailles étroites des arborisations cylindraxiles des cellules ganglionnaires horizontales. Quelquefois cependant, le pied d'une cellule visuelle répondant à un bâtonnet pénètre dans l'étage interne ou profond du plexus (CAJAL). Ce dernier est le lieu où vient s'étaler tangentiellement le pied élargi et plus ou moins ramifié des cellules visuelles des cônes, immédiatement au-dessous duquel s'épanouit à plat l'arborisation réceptive du prolongement périphérique de la cellule bipolaire correspondante. L'étage interne est également occupé par les cellules internes ou interstitielles du ganglion horizontal, et parcouru en tous sens par leurs prolongements.

b) *Ganglion horizontal*. — Pour se rendre un compte immédiat de la valeur morphologique et aussi de l'individualité de cette formation ganglionnaire, il faut d'abord l'étudier chez les cyclostomes où elle a pris un tel développement, qu'elle renferme les seules cellules nerveuses de grande taille qui existent dans toute la rétine. C'est à cause de cette différenciation majeure des éléments nerveux sous le neuro-épithélium, que j'ai autrefois désigné la rétine des Pétromyzontes (fig. 823) sous le nom de « rétine du type juxta-épendymaire ». Les cellules nerveuses ganglionnaires, de dimensions colossales, sont disposées sur deux rangées séparées l'une de l'autre par un entrelacs de fibres et de prolongements nerveux ou de fibres névrogliales issues des cellules de soutien, arquées pour laisser place entre elles au développement du corps de chaque cellule nerveuse. Dans la première assise, plus externe et recouverte par l'étage sous-épithélial du plexus basal, les cellules donnent naissance à de longs prolongements qui filent tangentiellement en sens opposés et au loin. Dans la seconde assise, interne et doublée par la couche moléculaire (car ici les bipolaires sont contenues dans les écarts des fibres de Müller), les cellules nerveuses sont tout aussi volumineuses mais beaucoup plus stellaires, et leurs prolongements s'engagent pour la plupart dans l'interligne des deux plans de cellules. Chez les autres vertébrés, les cellules de la formation ganglionnaire homologue sont beaucoup moins développées, mais tout aussi caractéristiques. Elles

sont horizontales ou déploient leurs prolongements dans le sens du plexus, c'est-à-dire de la surface générale de la rétine. Aussi, quand on les a dégagées par le pinceau des cellules visuelles et des parties subjacentes de la rétine, puis qu'on les observe étalées à plat, elles forment comme une membrane tendue tangentiellement dans le plexus basal. L'assise externe répond chez le Pétromyzon à la *membrana*

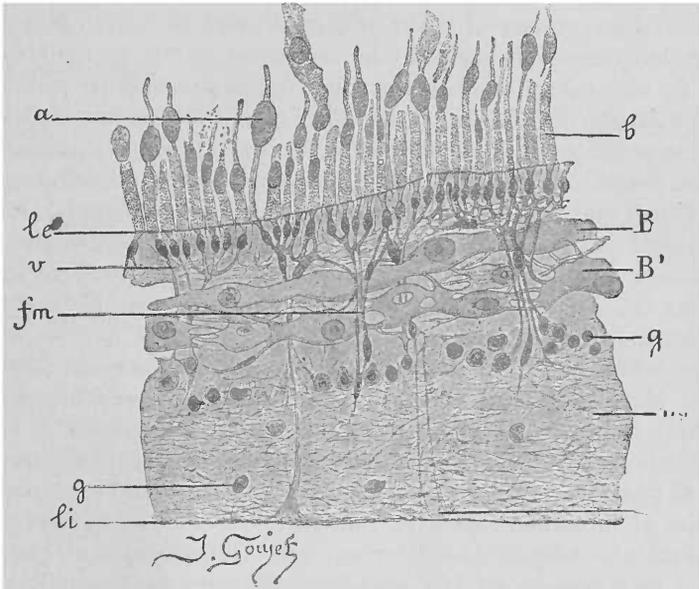


FIG. 823. — Rétine de la grande Lamproie fluviatile. Coupe de la partie marginale, faite après fixation par les vapeurs osmiques dans la chambre humide. Coloration au picrocarminate; conservation dans la glycérine.

a, b, cônes et bâtonnets; — *le*, limitante externe; — *v*, cellules visuelles, formant des sortes de bouquets dans l'écart des fibres de Müller disposées en arcades; — *fm*, arcades formées par les fibres de Müller et soutenant le plexus basal qui règne sous les pieds arqués des cellules visuelles; — *B*, rangée externe des cellules géantes du ganglion horizontal: elles ont des prolongements plats qui s'accroient de façon à simuler une membrane continue; — *B'*, rangée interne des cellules géantes du ganglion horizontal, beaucoup plus rameuses: entre leurs prolongements passent les gerbes des cellules de soutien; — *g, g'*, grains; — *m*, plexus cérébral; — *li*, limitante interne; — *p*, pieds en entonnoir des fibres de Müller insérés sur la limitante interne.

(Cette rétine est du type juxta-épendymaire, parce que ses cellules ganglionnaires les plus importantes se sont différenciées immédiatement au-dessous des cellules visuelles, ici exactement comparables aux cellules épendymaires du plancher du ventricule rhomboidal).

fenestrata, l'interne à la *membrana perforata* de W KRAUSE (1). Les trous sont équidistants, régulièrement arrondis; ils résultent de l'entrelacs des prolongements des cellules ganglionnaires dans les

(1) W. KRAUSE, *Die Retina* II, Die Retina der Fische; *International Monatschrift f. Histol. u. Anat.*, t. III, 1886.

intervalles des corps de celles-ci. Ces prolongements sont étroitement accolés aux corps cellulaires en passant à leur surface ; c'est pourquoi KRAUSE avait supposé qu'ils concourent pour former un réseau vrai. Mais il n'en est rien ; il s'agit simplement de croisements au contact adhésif entre eux. Par les trous ménagés entre les cellules et circonscrits par les fibres nerveuses, passent les prolongements périphériques des cellules bipolaires en marche vers les pieds des cellules sensorielles. Ceux-ci reposent en réalité sur le plexus basal issu en grande partie des prolongements des cellules horizontales ; et l'on se rend compte ainsi du rôle mécanique parfaitement réel que jouent ces cellules en tant qu'agents de soutien en surface, quand bien même il s'agit de cellules ganglionnaires et non pas de vraies cellules de soutien.

Chez les poissons osseux, outre ces deux rangées de cellules ganglionnaires tangentielles, il existe une troisième assise plus interne découverte par SCHIFFERDECKER (1) et composée de grands corps fusiformes dépourvus de noyau selon lui, ce que conteste RAMÓN Y CAJAL (2). Chez les batraciens, on ne retrouve que deux rangées tout comme chez les cyclostomes : elles répondent aux « cellules basales interstitielles » et aux « cellules basales-internes » de RANVIER. Enfin, chez les mammifères (Chien, Chat, Lapin, Cochon d'Inde, Mouton), on distingue aussi nettement, soit par la méthode de Golgi, soit par le bleu de méthylène, deux couches de cellules ganglionnaires dans le ganglion horizontal : 1° les cellules horizontales externes, très aplaties et formant corps avec l'intrication perlée du plexus basal ; 2° les cellules horizontales internes, très volumineuses et disposées sur un plan sous-jacent aux premières. Morphologiquement donc, le ganglion horizontal se réduit en somme à deux assises de cellules nerveuses. Les prolongements protoplasmiques de celles-ci, extrêmement nombreux, se répandent dans l'intrication plexiforme et relèvent fréquemment des tiges courtes entre les pieds des cellules visuelles. Chacune des cellules donne naissance à un cylindre d'axe marchant dans le plan du plexus basal et s'étendant souvent à de grandes distances sous forme d'un ruban plat, qui ensuite donne une arborisation terminale formée de branches rubanées, épaisses, curvilignes, figurant des sortes d'étoiles irrégulières. Ce sont les « grands cylindres d'axe horizontaux » de RAMÓN Y CAJAL. A l'aide de ma méthode de fixation du bleu de méthylène par le picrate d'ammoniaque en présence des vapeurs d'iode, j'ai pu constater que ces cylindres d'axe proviennent, chez le Cobaye, tout aussi bien des cellules horizontales internes que des cellules situées en ordre régulier dans l'étage externe du

(1) SCHIFFERDECKER, Studien zur vergleichenden Histologie der Retina (*Arch. f. mikr. Anat.*, t. XXVIII).

(2) RAMÓN Y CAJAL, La Rétine des vertébrés (*La Cellule*, t. IX, 1^{er} fasc., p. 139).

plexus basal (basales externes des auteurs), de configuration très particulière. Leur corps a la forme d'une poire dont l'origine du cylindre-

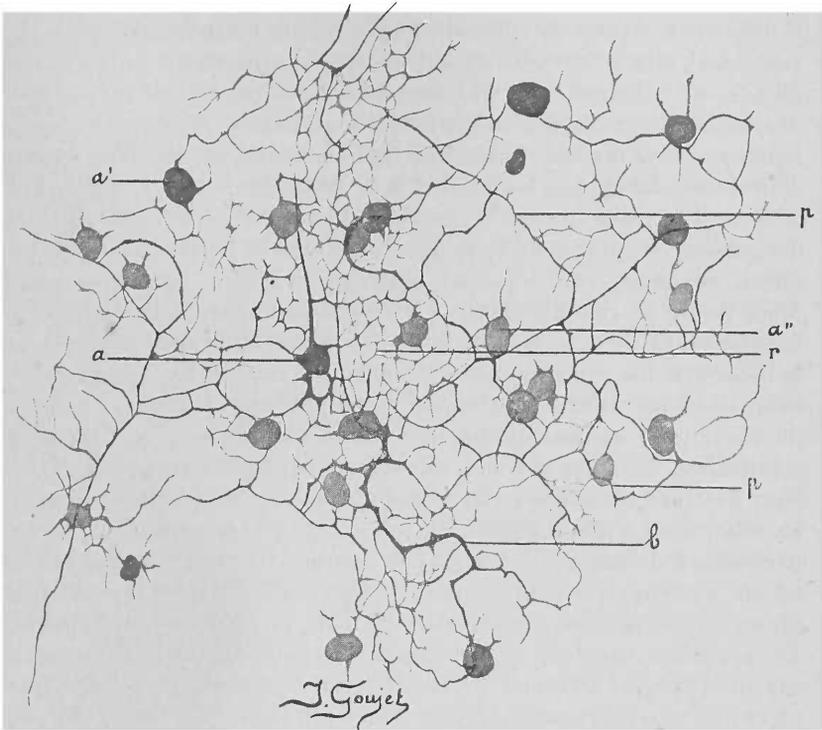


Fig. 824. — Assise la plus externe, doublant le plan des cellules visuelles, de la rétine du Cochon d'Inde et montrant les petites cellules horizontales improprement appelées basales. Injection de bleu de méthylène sur le vivant, par le cœur. Fixation par le picrate d'ammoniaque dans la chambre humide en présence des vapeurs d'iode pendant quarante-huit heures. Conservation dans la glycérine saturée de picrate d'ammoniaque, puis de bleu de méthylène. (Project. à la chambre claire sous l'ocul. 2 et l'obj. 7 de Nachet.) La photogravure a fortement réduit le dessin original.

a, cellule émettant un long cylindre-axe horizontal qui cesse d'être imprégné au niveau de son segment perlé; — *a'*, cellule dont on ne voit pas partir de cylindre-axe; — *a''* cellule émettant par un de ces côtés un cylindre-axe court: ce cylindre-axe, qui monte droit sur un bref trajet, se divise en branches d'abord grêles, puis dont certaines deviennent épaisses et épineuses et aussi curvilignes (cylindre-axe horizontal). Des épines partent des fibrilles d'une énorme délicatesse entrant dans la constitution d'un rets général présentant sur nombre de points des concours par appuis adhésifs, mais aussi en *r* des mailles fermées; — *b*, tranches courbes des cylindres d'axe horizontaux: — *p, p'*, branches perlées.

Dans l'intrication réticulaire s'entremêlent des branches perlées et d'autres qui ne le sont pas. Certaines branches sont perlées dans une portion de leur parcours et lisses dans d'autres. — A gauche de l'observateur, un filament nerveux venu du plexus cérébral vient s'arboriser et concourir à la formation du rets étendu sous les pieds des cellules visuelles.

axe représente la queue effilée. Après un trajet assez court, ce cylindre-axe s'élargit et s'arborise dans le plan du plexus basal en grandes

branches rubanées, massives, épineuses sur leurs bords, s'entre-croisant tangentiellement, formant d'immenses et larges mailles un peu au-dessous des pieds des cellules visuelles et envoyant entre ceux-ci de petits relèvements épineux. De ces rubans cylindraxiles plats, qui répondent aux « grands cylindres-axes horizontaux de la couche plexiforme » (RAMON Y CAJAL), partent des prolongements interceptant des mailles curvilignes innombrables et toutes petites. Un grand nombre de ces mailles, lesquelles sont régulières et, par leur énorme délicatesse, échappent totalement à la méthode de Golgi, sont manifestement fermées (fig. 824). — Du pôle opposé de la cellule partent des prolongements protoplasmiques qui s'étalent horizontalement, eux aussi, en concourant à former l'intrication perlée du plexus basal. Mais ils ne se rejoignent pas : il n'y a donc pas de réseau sur ce dernier point. Je dois ajouter que celui formé sur certains points par le concours des ramifications cylindraxiles rubanées, s'est certainement établi par une fusion secondaire des extrêmes branches nerveuses de végétation, qui sur la majorité des points ne font que s'appliquer étroitement les unes sur les autres, comme des rubans plats collés, pour dessiner les mailles répondant aux pieds des cellules visuelles. En effet, vers l'*ora serrata*, là où il n'y a plus de fonction conobacillaire à diffuser, il n'y a plus de mailles fermées. Chaque cellule basale externe, qui a la forme générale d'un grain encapsulé (par exemple chez le Chat), donne par son pôle réceptif un petit bouquet de branches courtes, se terminant du côté des cellules visuelles par un dispositif terminal net. Par le pôle opposé, la cellule émet un cylindre d'axe épanoui plus profondément en branches rubanées, curvilignes et marchant tangentiellement, mais dessinant des arcs tous ouverts (1). Je n'ai jamais pu constater la descente et l'engagement d'un cylindre-axe de l'assise basale dans le plexus cérébral, puis de là dans le nerf optique, comme l'avait indiqué DOGIEL (2). Quant aux branches des cellules horizontales internes qui descendent vers le plexus cérébral, on les peut observer avec la plus grande facilité. Les deux plexus principaux de la rétine sont donc reliés entre eux par des rameaux nerveux communicants.

L'assise plexiforme et ganglionnaire externe réalise l'une des for-

(1) En identifiant, chez le Cochon d'Inde et le Chat, etc., ces cellules basales externes aux autres, et en montrant qu'elles donnent des cylindres d'axe horizontaux semblables à ceux des cellules basales internes, je m'écarte de l'opinion soutenue par CAJAL qui fait des cellules basales externes uniquement des bipolaires déplacées. Les bipolaires déplacées répondent le plus ordinairement aux massues de Landolt, dont je parlerai un peu plus loin.

(2) A.-S. DOGIEL, Zur frage über den Bau der Nervenzellen und über das Verhältniss ihres Axencylinder (Nerven) Forsätzes zu den Protoplasmaforsätzen (Dendriten) (*Arch. f. mikr. Anat.*, t. XLI, p. 62, 1893).

mations les plus importantes du petit centre nerveux rétinien, comme d'ailleurs son développement énorme chez les poissons et même prépondérant chez les cyclostomes permettait d'emblée de le prévoir. Elle est le siège d'un double dispositif majeur : 1° A son niveau, les cellules bipolaires, — neurones essentiels de propagation, dans le sens *radial*, de la commotion lumineuse reçue par les cellules visuelles, — se mettent en relation avec celles-ci ; et pour ce faire elles abordent radialement l'assise plexiforme. 2° Tangentiellement dans toute son étendue et par le jeu de ses cellules ganglionnaires horizontales, cette même assise transmet des impressions, prises au pied des cellules visuelles par ses prolongements réceptifs, aux pieds d'une multitude d'autres cellules visuelles plus ou moins éloignées des premières. Les innombrables mailles, fermées autour des pieds des cellules sensorielles soit par fusion, soit par application adhésive des ramuscules curvilignes des cylindraxes horizontaux les uns sur les autres, répondent à ce dispositif de *diffusion en surface* et dans toute la rétine, d'impressions résultant de la variation moléculaire de quelques-unes de ses cellules visuelles seulement. On comprendrait ainsi que l'ébranlement lumineux reçu par une cellule visuelle, lorsqu'il est propagé dans le sens radial par la bipolaire correspondante, donnât lieu à une *sensation visuelle localisée* ; tandis que, simultanément propagé dans le sens tangentiel de façon à faire vibrer harmoniquement une série de cellules visuelles, il répondrait à un renforcement de l'intensité de la *sensation lumineuse* et à sa diffusion. Il suffirait pour cela que les cellules visuelles non excitées directement par la lumière, mais recevant le signal de celle-ci par la voie des cylindre-axes horizontaux, subissent un ébranlement capable seulement de les mettre en jeu, mais différent toutefois de celui de la cellule directement excitée et propagé radialement par les bipolaires. A l'appui de cette hypothèse vient le fait que le ganglion horizontal est beaucoup plus développé par exemple chez le Chat, animal à vision nocturne, et aussi chez les poissons, plus sensibles aux variations de l'intensité lumineuse que capables d'une vision parfaite des formes. De même, comme l'a fait remarquer RAMÓN Y CAJAL, plus les bâtonnets sont nombreux dans une rétine, plus aussi le ganglion horizontal de celle-ci est développé.

III. — Assise ganglionnaire intermédiaire : zone des grains. —

Cette assise, limitée en dehors par la précédente et les cellules horizontales internes, en dedans par la couche moléculaire renfermant le plexus cérébral, répond à la « couche des grains internes » des anciens auteurs. Elle comprend, elle aussi, deux formations qu'on appelle des couches, bien que, dans nombre de rétines, elles soient plus ou moins mélangées. Ce sont : 1° la couche des cellules bipo-

lares ; 2° la couche des cellules dites aussi « grains unipolaires » ou « spongioblastes ».

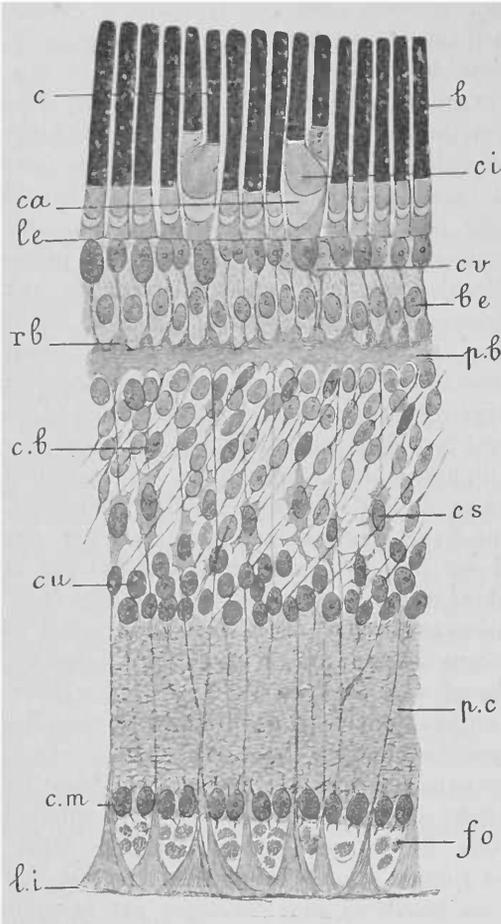


FIG. 825. — Rétine du Gecko, coupe faite après fixation par les vapeurs osmiques dans la chambre humide. Coloration au picocarminé ; conservation dans la glycérine.

c, segments externes des bâtonnets jumeaux ; — *b*, segments externes des bâtonnets ordinaires ; — *ci*, corps lentiforme ou intermédiaire des bâtonnets ; — *ca*, leur corps accessoire ; — *le*, limitante externe ; — *cv*, cellules visuelles ; — *be*, cellules dites « basales externes » ; — *rb*, renflement basal filamenteux des cellules visuelles ; — *pb*, plexus basal ; — *cb*, cellules bipolaires du ganglion rétinien ; — *cu*, cellules unipolaires (spongioblastes) ; — *pc*, plexus cérébral ; — *cm*, grandes cellules multipolaires du ganglion optique ; — *fo*, fibres optiques coupées en travers ; — *li*, limitante interne, répondant à la ligne des pieds jointifs des cellules épithéliales ou fibres de Müller ; — *cs*, noyau et masse protoplasmique principale de ces mêmes cellules épithéliales.

Couche des cellules bipolaires. — Dans toutes les rétines, les cellules bipolaires répondent à un étage plus externe de l'assise intermédiaire que les unipolaires. Leur nombre est également proportionnel à celui des cellules visuelles. Leur noyau, ordinairement sphérique et quelquefois un peu ovalaire, présente les caractères ordinaires d'un « grain » (voy. t. II, p. 690). Leur corps cellulaire, mince comme un fil, s'étire radialement au-dessus et au-dessous du noyau en deux prolongements, l'un périphérique qui s'engage dans l'assise ganglionnaire plexiforme externe, l'autre central qui pénètre en sens inverse dans le plexus cérébral. Chez le Caméléon, les bipolaires sont obliques comme les cellules visuelles, et de même chez le Gecko (fig. 825) ; on les distingue donc d'emblée des unipolaires dont le noyau est aussi plus gros, et qui occupent l'étage le plus interne de la zone des grains.

Dans toute l'étendue de celle-ci, les noyaux soit des bipolaires, soit des

grains internes, sont régulièrement arrondis; ils ne prennent pas l'empreinte les uns des autres, bien qu'ils forment, par leur ensemble, une masse serrée. Ceci tient à ce qu'ils sont tous encapsulés et que, de plus, les cellules de soutien leur fournissent des loges comme cela a lieu dans l'épithélium olfactif. Tous aussi se teignent intensément par l'hématoxyline, qui laisse les noyaux des cellules du ganglion optique et, chez les cyclostomes, ceux des cellules du ganglion horizontal presque incolores.

Comme l'ont démontré TARTUFERI et DOGIEL, le prolongement central est toujours unique et se termine à diverses hauteurs dans le plexus cérébral par une arborisation : c'est un cylindre d'axe. L'expansion ascendante, ou prolongement périphérique, se résout en branches multiples dans le plexus basal en regard des pieds des cellules visuelles : c'est-à-dire par une arborisation de signification protoplasmique et réceptive. On met aisément ces faits en évidence par la méthode du chromate d'argent. En outre, RAMÓN Y CAJAL a fait voir que les cellules bipolaires ne sont pas toutes semblables. Les unes déploient leur arborisation protoplasmique dans l'étage externe du plexus basal répondant à l'insertion des pieds des cellules visuelles des bâtonnets; tandis que d'autres l'étalent à plat dans l'étage profond de ce plexus, en front de l'étalement du pied, soit élargi, soit arborisé des cônes. Il en a conclu que les premières sont destinées aux bâtonnets, les secondes aux cônes.

a) Les *bipolaires des bâtonnets*, mises en évidence par le chromate d'argent chez les mammifères, le Chat ou le Chien, par exemple, sont épaisses et leur noyau est situé immédiatement au-dessous ou non loin des cellules horizontales internes. Leur prolongement périphérique est donc court ou bien même nul. Immédiatement au-dessus du noyau, naissent en ce cas une série de branches protoplasmiques courtes, plus ou moins arborisées à brefs intervalles et montant droit dans l'assise plexiforme comme les branches d'un arbre (panache ascendant). Elles gagnent ainsi la surface du plexus basal, où l'on voit les pieds d'une série de bâtonnets s'engager dans les écarts de leurs ramuscules comme des coins dans une mortaise. C'est là que se ferait, d'après RAMÓN Y CAJAL, « l'articulation » entre le pied d'une série de cellules sensorielles avec le neurone radial. Il est absolument certain que le pôle réceptif des bipolaires des bâtonnets répond à la ligne des pieds des cellules de ces derniers; mais le dispositif précis n'est peut-être pas aussi simple que le suppose CAJAL. Dans le cas même où « le chromate d'argent s'est déposé simultanément sur les deux facteurs de l'articulation nerveuse » (1), on ne voit pas d'embrassement *au contact* du pied de la cellule visuelle par les tiges

(1) RAMÓN Y CAJAL, La rétine des vertébrés (*La Cellule*, t. IX, 1893, p. 206).

nerveuses ascendantes. Avec le bleu de méthylène, il règne seulement sous les pieds de ces cellules l'intrication perlée, et au pourtour d'eux les mailles toutes petites des grands cylindres d'axe horizontaux. Toutefois, je ne pense pas avec DOGIEL et TARTUFERI que les prolongements protoplasmiques des bipolaires, tant celles des bâtonnets que celles des cônes, interceptent un réseau avec les autres fibres nerveuses du plexus basal sous les pieds des cellules visuelles. Les relations de celles-ci avec les ramuscules réceptifs des bipolaires sont probablement analogues à celles des fibrilles des nerfs gustatifs avec les cellules sensorielles des bourgeons du goût.

Le prolongement central, axile et descendant, est toujours très long à l'inverse du périphérique. Il traverse toute l'épaisseur du plexus cérébral sans donner des collatérales; puis il déploie son pôle réceptif dans la ligne des grosses cellules ganglionnaires d'où partent les filaments axiles constitutifs des fibres du nerf optique. A ce niveau, il forme une arborisation entourant souvent le corps globuleux de ces cellules comme d'un rets. La commotion lumineuse est donc ici transmise, en ligne directe, d'une série (1) de cellules visuelles portant des bâtonnets à une seule cellule nerveuse du ganglion optique par la voie du neurone radial. Plus rarement, le cylindre-axe descendant de la bipolaire déploie son pôle d'application dans un étage quelconque du plexus cérébral : il pourra impressionner de cette façon des branches protoplasmiques issues de plusieurs cellules du ganglion optique. Enfin, comme l'a vu CAJAL, l'arborisation terminale du filament descendant est parfois tout à fait réduite et ressemble à une tige terminale en fourche. Chez les poissons osseux, les bipolaires des bâtonnets, extrêmement volumineuses et à panache réceptif énorme, sont exactement semblables à celles des mammifères.

b) Les *bipolaires des cônes* siègent à toutes les hauteurs de la couche des bipolaires, mais de préférence leur noyau prend place au voisinage de la couche des grains unipolaires. Leurs deux prolongements, périphérique et central, ont donc une certaine étendue. L'arborisation protoplasmique (réceptive) du prolongement périphérique se déploie brusquement en une série de branches s'étalant à plat, dans le sens tangentiel et dans l'étage profond du plexus basal, parallèlement au pied des cellules visuelles répondant aux cônes, arborisé lui aussi horizontalement un peu au-dessus. Les derniers ramuscules de cette arborisation ne donnent jamais de fibrilles montantes comme celles du panache ascendant des bipolaires des bâtonnets. Ils entrent dans

(1) Les dimensions du panache ascendant sont très variables. Quand il est très développé (cellules bipolaires géantes de CAJAL), il peut se mettre en rapport avec 15 ou 20 pieds de cellules visuelles à bâtonnet, et seulement avec 3 ou 4 quand il est le plus réduit. Entre ces deux formes extrêmes on trouve des intermédiaires.

l'intrication plexiforme perlée du plexus basal, ainsi que les fibrilles terminales des pieds des cellules visuelles des cônes; et l'articulation s'effectue là, selon toute probabilité, par des contacts adhésifs.

Le prolongement central, descendant ou cylindraxile, marche droit radialement et s'engage dans le plexus cérébral. Là, chez les mammifères, il déploie tangentiellement son arborisation dans l'un quelconque des étages de ce plexus, et s'y met en rapport avec les branches protoplasmiques des cellules du ganglion optique qui s'y distribuent. Chez les batraciens, les reptiles et les oiseaux, en traversant les divers étages du plexus cérébral il donne à chacun d'eux une arborisation collatérale comparable au déploiement horizontal successif des branches d'un sapin. On retrouve exceptionnellement des vestiges de cette disposition chez les poissons osseux et même chez les mammifères.

c) Sous le nom de cellules « bipolaires géantes », CAJAL (1) a aussi décrit chez le Chien des cellules bipolaires de grande taille, ressemblant aux bipolaires des bâtonnets et par contre munies, comme celles des cônes, d'une arborisation protoplasmique étalée tangentiellement, mais sur une étendue considérable dans le second étage du plexus basal. Toutefois, certaines branches de cette arborisation, se détachant des autres comme des bourgeons ascendants, montent vers les pieds des cellules visuelles répondant aux bâtonnets; tandis que les rameaux horizontaux passent sous le pied d'une série de cellules visuelles répondant à des cônes dans l'étage moyen du plexus. Il semble donc qu'on ait affaire ici à des *bipolaires mixtes*, recevant l'incitation à la fois des cônes et des bâtonnets sur une grande étendue de la surface rétinienne.

d) *Bipolaires à massue de Landolt*. — Chez les batraciens et les reptiles (voy. fig. 818, *IL*), un grand nombre de cellules bipolaires, et chez les oiseaux seulement quelques-unes, portent une *massue de Landolt* (2) : c'est-à-dire une fibre nerveuse indivise qui se dégage (3) dans le plexus basal, de la partie centrale de l'arborisation protoplasmique des bipolaires ou d'une de ses grosses branches. Puis cette fibre monte dans le rang des cellules visuelles et se termine, par un petit renflement conique ou au contraire renflé en massue, dans l'épaisseur de la limitante externe ou même un peu au delà. Dans ce cas, la massue fait une petite saillie entre les segments internes des

(1) RAMÓN Y CAJAL, *loc. cit.*, p. 208.

(2) LANDOLT, Beiträge zur Anatomie von Frosch, Salamander und Triton (*Arch. f. mikr. Anat.*, t. VII, 1871).

(3) Les rapports des massues de Landolt avec les bipolaires ont été déterminés par HOFFMANN, Zur Anat. d. Retina. I, Ueber den Bau der Retina bei Amphibien und Reptilien (*Niederländisches Archiv. f. zool.* t. III, 1876). puis par RANVIER, *Traité technique*, 1^{re} édition.

cônes et des bâtonnets. Elle est d'ordinaire sensiblement plus épaisse que la plupart des branches du panache protoplasmique. Très souvent, comme l'a fait remarquer DOGIEL, elle paraît être la continuation même, dans le sens radial, de la tige ascendante de la bipolaire. Elle en constitue de la sorte le véritable prolongement périphérique direct, dont les branches du panache seraient de simples collatérales protoplasmiques.

Telle semble bien être, en effet, sa signification morphologique. Chez les reptiles (*Lézard vert*) et surtout chez certaines Tortues, telles que *l'Emys caspica* dont la rétine ne renferme que des cônes, on voit, entre les cellules visuelles répondant aux cônes, une série de cellules occupant régulièrement leurs intervalles prendre rang dans l'assise épithéliale. Leur corps est en forme de raquette ou de poire et repose sur le plexus basal. Leur prolongement périphérique, long et mince comme un fil, s'insère sur la limitante entre les pieds des cônes. Mais au-dessus de lui il n'y a ni cône, ni bâtonnet; et il ne s'agit pas d'une cellule visuelle à bâtonnet abortif, ni davantage d'une cellule de soutien (*basales externes de Ranvier*). En dissociant les coupes épaisses de la rétine, on voit aisément que du corps cellulaire part un prolongement descendant. Le chromate d'argent montre d'autre part qu'on a affaire à une cellule bipolaire à cylindre d'axe descendant du type ordinaire, et étalant dans le plexus basal des branches protoplasmiques que son corps, déplacé et engagé dans le rang des cellules visuelles, émet latéralement au passage. Le pôle périphérique vrai d'une telle « bipolaire déplacée » (CAJAL) répond en réalité à la massue de Landolt engagée dans la limitante externe ou faisant saillie comme un petit bourgeon à sa surface, entre les corbeilles des cônes. Cette observation a un grand intérêt morphologique. Elle montre que chez les animaux tels que les reptiles, où en grande majorité les cellules bipolaires sont pourvues d'une massue de Landolt, le neurone radial, bipolaire, étend, comme dans le neuro-épithélium olfactif, son pôle réceptif jusqu'à la surface de la ligne épithéliale et le projette même au dehors. Les cellules bipolaires déplacées à massue de Landolt engagée dans les intervalles des cellules sensorielles, répondent aussi d'autre part très probablement aux bipolaires des cellules visuelles à bâtonnets qui ont toutes avorté dans la rétine des lacertiens et des chéloniens. La bipolaire correspondante a par suite végété en droite ligne sans rien trouver jusqu'à la limitante externe; et son corps cellulaire a pris rang dans les intervalles des cellules sensorielles répondant aux cônes, dont elle recueille du reste les impressions accessoirement un peu plus bas par ses courts prolongements protoplasmiques latéraux.

Couches des cellules unipolaires (spongioblastes). — Les cellules unipolaires (voy. fig. 825, *cu*) disposées en nombre variable sur

plusieurs rangées dans l'étage interne de la couche des grains au-dessous des bipolaires, ont comme ces dernières chacune la constitution histologique d'un grain (grains unipolaires des anciens auteurs), et une capsule disposée en calotte. De la concavité tournée en dedans de celle-ci partent des prolongements qui s'engagent tous dans le plexus cérébral et parmi lesquels, comme l'a montré le premier DOGIEL, nul ne présente les caractères nets d'un cylindre-axe. Les grains ou cellules unipolaires de la rétine sont en effet tous des cellules dépourvues de filament axile différencié (*amacrines*). Ou plutôt, il est probable qu'à chacun de leurs prolongements répond un pôle d'application du mouvement nerveux suscité par le corps cellulaire. Dans cette manière de voir, tous leurs prolongements prendraient par contre la signification cylindraxile.

Ces prolongements vont se distribuer tangentiellement dans chacun des étages que comprend le plexus cérébral, et entrent dans la constitution des plexus répondant à ces étages. Il y a donc des grains unipolaires dévolus à chaque étage de la couche moléculaire et leur appartenant en propre (*stratifiés* de RAMÓN Y CAJAL). D'autres distribuent leurs prolongements à toutes les couches du plexus cérébral, mais plus spécialement à l'étage inférieur : ce sont les spongioblastes ou grains *diffus* de CAJAL. Leur configuration et leur volume sont extrêmement variables (1). Je prendrai, pour type de tous les autres, les grains à prolongements rectilignes de la rétine du Lapin, parce que leur étude particulière jette un certain jour sur le rôle probable des spongioblastes, en général dans la rétine.

Ces spongioblastes répondent surtout, quant au déploiement de leurs prolongements, aux étages externes du plexus cérébral. Ce sont des cellules nerveuses à petit corps cellulaire et à capsule en calotte. Au voisinage de l'ora-serrata, on les distingue d'emblée (fig. 826) sur les préparations au bleu de méthylène injecté sur le vivant, parce que là, les cellules du ganglion optique deviennent de plus en plus rares et ne les masquent pas. Les prolongements protoplasmiques, partis tangentiellement d'une des faces de l'ovoïde représentant le corps cellulaire, marchent dans le plan de la rétine comme autant de lignes droites effectuant leurs intersections sur un point. Ce sont d'immenses fils nerveux tendus : on n'en voit pas la fin. L'imprégnation par le bleu, qui se fait par des sortes de taches ou de flaques, forme des îlots qu'ils dépassent. Ces prolongements n'ont que peu ou point de perles et sont, je le répète, tendus comme des cordes. Ils sont rigides à la façon des fibres névrogliales. Ils se croisent à des contacts

(1) Voyez à ce sujet RAMÓN Y CAJAL (*op. citat.*); DOGIEL (*loc. citat.*); S. BOUIN, Contribution à l'étude du ganglion moyen de la rétine chez les oiseaux (*Journ. de l'anat. et de la physiol.*, n° 4, p. 313, 1895).

étroits ou par accolements parallèles dans une même gaine de givre de Boll. Certains prolongements paraissent même devenir continus entre eux tant l'accolement parallèle est étroit, et réunir ainsi deux corps

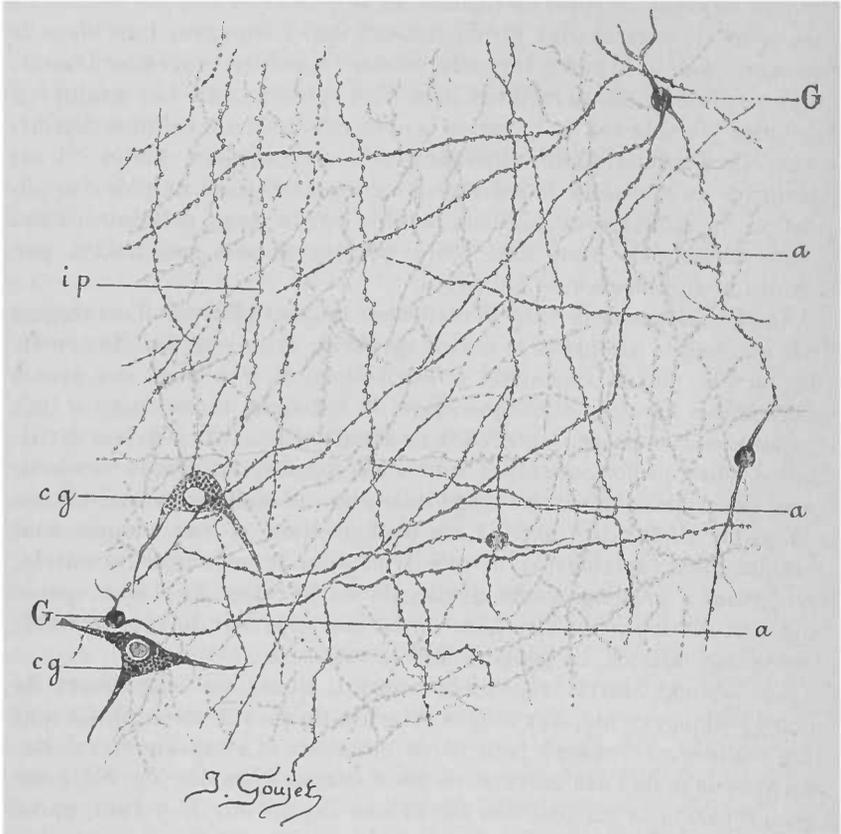


FIG. 826. — Grands grains nerveux à prolongements rectilignes de la partie externe du plexus cérébral de la rétine du Lapin. — Bleu de méthylène injecté sur le vivant (voie artérielle). Fixation par le sublimé. Conservation dans la glycérine. (Chambre claire, projection sous le syst. Ocul. 1, obj. 5 de Leitz.)

G, G, grains, dont les longs prolongements rectilignes ou coudés à angle vif vont à de grandes distances, au sein de l'intrication perlée *ip*; — *aaa*, une branche unissant ces deux grains G, G, (elle a été suivie tout du long avec un bon objectif apochromatique de Zeiss); — *cg*, *cg*, cellules multipolaires.

Sur l'intrication perlée et les prolongements rectilignes des grains, les perles se montrent ici sous forme de petits bourgeons latéraux.

cellulaires, souvent assez éloignés l'un de l'autre. Le dispositif des grains unipolaires à prolongements rectilignes, semble d'ailleurs établi en vue d'une diffusion en surface de l'action nerveuse, dans toute la rétine au niveau du plexus cérébral. A ce titre, on doit rapprocher les spongioblastes des éléments cellulaires du ganglion horizontal de

l'assise plexiforme, et leur attribuer la signification d'un second ganglion tangentiel. RAMÓN Y CAJAL, qui a vu monter et se terminer, dans la couche des grains unipolaires, un certain nombre de fibres nerveuses centrifuges amenées à la rétine par la voie du nerf optique, pense qu'elles ont pour fonction d'actionner les spongioblastes, éléments de ce ganglion tangentiel interne. En outre, comme il l'a également indiqué et qu'on le peut aisément voir avec le bleu de méthylène (fig. 826, *cg*), la couche des grains renferme aussi quelquefois des cellules ganglionnaires du type ordinaire, engageant leurs prolongements protoplasmiques dans le plexus cérébral et leur cylindre d'axe dans l'assise ganglionnaire plexiforme. Il s'agit évidemment là d'éléments établissant la communication entre l'assise la plus interne et l'assise la plus externe de la rétine : ganglion optique et ganglion horizontal. Remarquons également que les bipolaires qui, par leur ensemble, constituent le ganglion radial de la rétine, se projettent entre deux formations ganglionnaires accessoires et à disposition tangentielle : le ganglion horizontal et la zone des spongioblastes (1).

IV — **Assise ganglionnaire interne. Ganglion optique.** — Il convient de réunir sous ce titre la *couche des cellules multipolaires* des auteurs et la couche moléculaire ou *plexus cérébral* de RANVIER. La couche moléculaire ou neurosponge n'est, en effet, autre chose qu'un plexus stratifié comparable au plexus basal. C'est le lieu du déploiement des arborisations protoplasmiques des grosses cellules multipolaires (fig. 827) de la rétine et de l'expansion parallèle des arborisations cylindraxiles des cellules bipolaires répondant aux cônes et aux bâtonnets, ainsi que des prolongements des spongioblastes marchant tangentiellement dans chaque étage du plexus. Il y a donc lieu de considérer dans l'assise interne deux formations tout comme dans les précédentes : 1° la couche des cellules multipolaires, séparée seulement de la vitrée rétinienne par les fibres optiques formées par leurs filaments axiles ; 2° le plexus cérébral, interposé entre les cellules multipolaires et la couche des spongioblastes, et constituant l'intrication

(1) Les caractères des spongioblastes (grains internes) tels qu'ils viennent d'être exposés dans le texte, la propriété surtout qu'ils possèdent sans exception de se teindre par le bleu de méthylène injecté sur le vivant, ne permettent plus de les considérer, ainsi que le faisait W. MÜLLER, Ueber die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere (*Beiträge zur Anat. u. Physiol. als Festgabe Carl Ludwig gewidmet*, Leipzig, 1875) comme des cellules du neuro-épithélium non différenciées et destinées seulement à sécréter la substance propre de la couche moléculaire ou « neurosponge ». C'est RANVIER qui, dès sa première édition de *Traité technique d'histologie*, les a ramenées formellement à la signification de cellules nerveuses, tout comme la couche moléculaire à la signification d'un plexus analogue à celui qui occupe la substance moléculaire des circonvolutions cérébrales. Il l'a fait avec les méthodes ordinaires, et les recherches ultérieures n'ont fait que développer ses premières conceptions à ce sujet.

où s'établissent les connexions nerveuses entre les éléments du ganglion basal ou *optique* et ceux du ganglion intermédiaire ou *rétinien* comprenant les bipolaires des deux ordres et les grains nerveux (spongioblastes). Les *fibres optiques*, formées par la réunion des filaments de Deiters des cellules multipolaires, constituent la troisième couche de l'assise ganglionnaire interne.

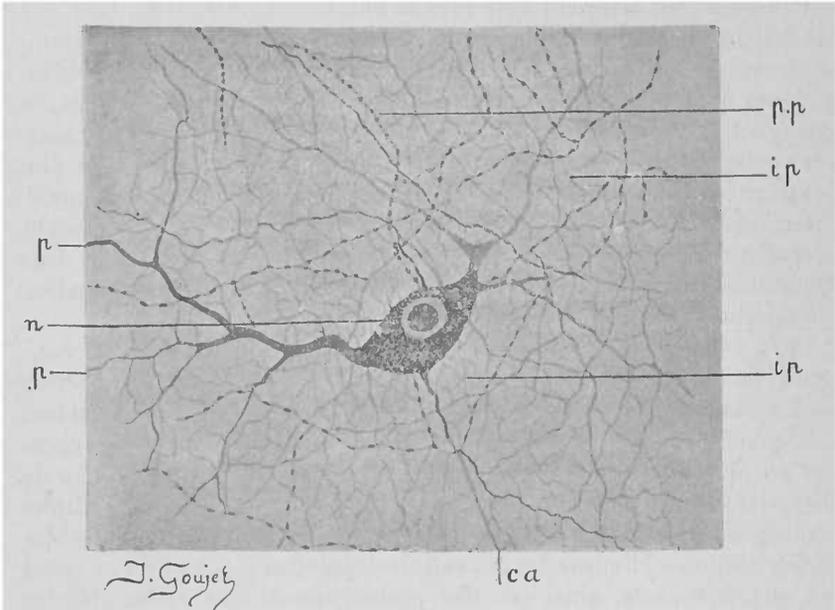


FIG. 827. — Cellule nerveuse multipolaire du type de Deiters, prise dans la rétine colorée sur le vivant par l'injection (chaude, à 39°) de bleu de méthylène dans l'aorte du Lapin. Fixation au sublimé. Conservation dans la glycérine. -- (Ocul. 1, obj. 8 de Leitz, chambre claire.)

n, noyau de la cellule nerveuse; — ca, son prolongement cylindraxile ou de Deiters; — p, p, prolongements protoplasmiques lisses; — pp, prolongements protoplasmiques perlés compris dans un plan plus externe que les lisses; — ip, ip, intrication perlée avec une multitude de croisements par appuis adhésifs, comprise dans le plexus cérébral de la rétine.

a) *Cellules multipolaires du ganglion optique.* — Je ne revien-
drai pas ici longuement sur les grandes cellules multipolaires de la
rétine, qui ont précisément servi de type à la description des cellules
nerveuses multipolaires en général (voy. t. II, p. 648 et suiv.). Elles
sont de formes et de dimensions variables. Les unes sont de véritables
multipolaires géantes, tandis que d'autres sont toutes petites. Elles
sont disposées sensiblement en rangée simple ou double dans toute
l'étendue de la rétine à partir de la *fovea centralis* où il n'en existe
point, jusqu'à l'union de la rétine avec la *pars anterior* où elles
cessent d'exister après s'être espacées les unes des autres. Elles

émettent un filament de Deiters qui, comme l'a constaté le premier CORTI (1), passe après un trajet plus ou moins étendu et parfois curviligne dans les faisceaux de fibres du nerf optique (fig. 828). Toutefois, dans le cas très rare où l'on a affaire à des neurones jumeaux (voy. t. II, p. 689), une seule des deux cellules multipolaires géminées envoie un

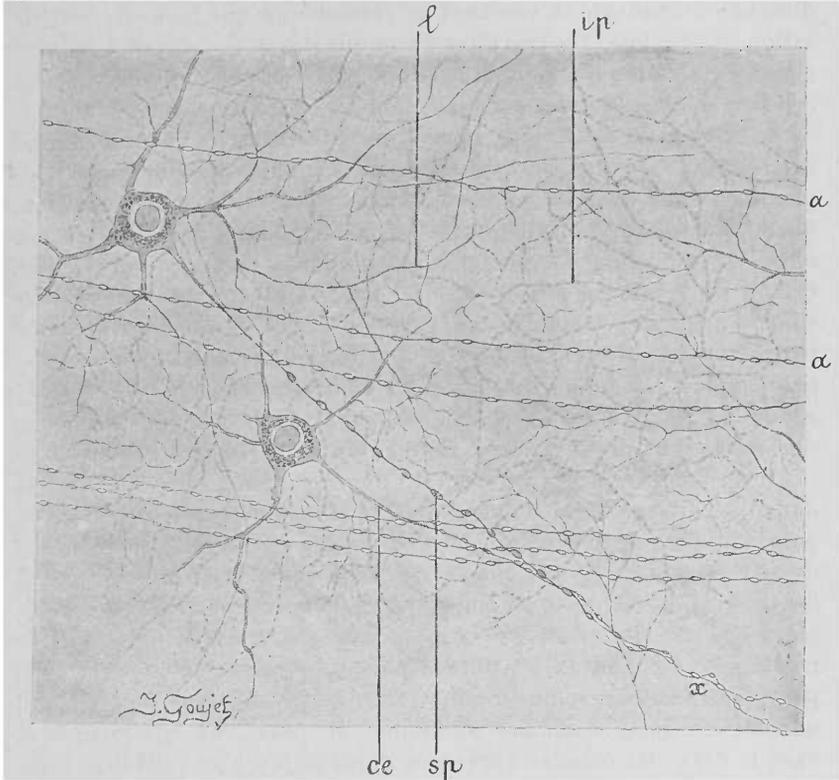


FIG. 828. — Cellules nerveuses multipolaires (du type de Deiters) du ganglion optique de la rétine du Lapin. Injection au bleu de méthylène par voie artérielle sur l'animal vivant. Fixation au sublimé. Conservation dans la glycérine neutre. Dessin fait aussitôt après la fixation. — (Ocul. 1, obj. 6 de Leitz, chambre claire.)

Les deux cellules multipolaires envoient leur cylindre d'axe dans une travée de fibres optiques : on *x*, les deux filaments de Deiters s'enroulent l'un autour de l'autre sur un certain parcours ; — *ce*, cône d'émergence ; — *sp*, segment perlé du filament de Deiters ; — *l*, prolongements protoplasmiques lisses, s'arborisant, dans un plan plus externe, au sein de l'intrication perlée d'un des étages du plexus cérébral où un certain nombre d'entre eux deviennent perlés.

prolongement cylindraxile au nerf optique. Constamment, avant de prendre son parcours dans la couche des fibres optiques, le cylindre d'axe présente un segment perlé dans sa portion la plus grêle, qui

(1) CORTI, *Müller's Archiv., Zeitschr. f. Wissenschaft. Zool.*, t. V, 1854,

fait suite à son cône d'émergence sur le corps de la cellule ou sur une grosse branche protoplasmique de celle-ci.

Le corps de toutes les cellules multipolaires est entouré par une capsule membraniforme, mince et délicate, d'où se dégagent ses branches protoplasmiques. Celles-ci prennent, pour la plupart, une direction ascendante et viennent se résoudre en une immense arborisation horizontale et perlée dans un ou plusieurs des étages du plexus cérébral, où elles s'intriquent avec les arborisations cylindraxiles des cellules bipolaires et les prolongements des grains ou spongioblastes. Avec le bleu de méthylène injecté sur le vivant, on peut se rendre compte de l'étendue, de la délicatesse infinie de ces intrications plexiformes, et aussi de ce fait que tous les prolongements nerveux, quelle que soit leur origine, sont tendus ou bien, dans leurs trajets curvilignes ou sinueux, ne jouissent d'aucune mobilité individuelle. Quand la rétine se plisse, elle le fait en bloc. On ne peut donc supposer ici des terminaisons par des filaments dégagés de toute connexion adhésive et capables de changer leur orientation autrement que par des variations de tension. Quant aux réseaux que formeraient suivant DOGIEL les prolongements protoplasmiques des cellules nerveuses d'un même groupe, il m'a toujours été impossible de les observer dans les préparations où l'imprégnation par le bleu injecté dans les vaisseaux était le plus étendue et le plus complète. On ne voit pas davantage de dispositifs terminaux vrais, ou du moins le bleu de méthylène ne les met pas en évidence quand bien même il donne des figures beaucoup plus complètes que le chromate d'argent. Je n'entends pas déclarer par là qu'il n'y a pas ici de terminaisons réceptives ni cylindraxiles libres, mais simplement qu'on ne les voit pas avec la netteté indiquée par CAJAL et les histologistes qui ont adopté son opinion comme un dogme. Je pense, au contraire, que dans la règle les cellules nerveuses gardent jusqu'au bout leur individualité, mais qu'elles fixent leurs prolongements (ici dans les intervalles des expansions des cellules épithéliales) à leur extrémité pour prendre appui en vue des variations de tension ou autres changements moléculaires, seuls capables de faire passer l'onde nerveuse des unes aux autres.

Quoi qu'il en soit, il convient de distinguer, avec DOGIEL (1) et RAMÓN Y CAJAL (2), les cellules nerveuses multipolaires en plusieurs catégories : 1° les cellules à expansion protoplasmique *diffuse*, qui distribuent leurs ramifications réceptives à la fois dans tous les étages

(1) DOGIEL, Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen (*Arch. f. mikrosk. Anat.*, t. XXXVII, 1891).

(2) RAMÓN Y CAJAL, *Notas preventivas sobre la retina y gran simpatico de los mamíferos*, 1891.

du plexus cérébral sans donner de stratification horizontale particulière à chacun d'eux ; 2° les cellules *multistratifiées*, dont la ramification protoplasmique s'éploie dans deux ou plusieurs étages du plexus : leurs branches détachant au passage une arborisation tangentielle pour chaque étage ; 3° les cellules *unistratifiées*, dont la ramification protoplasmique est destinée à un seul étage du plexus cérébral. Ces étages sont, chez les mammifères, au nombre de cinq (du moins principaux). Il y a donc des cellules dont les branches protoplasmiques montent directement jusqu'au premier, le plus externe, pour s'y déployer ; d'autres cellules en font autant pour le second, le troisième et le quatrième étage. Celles répondant au cinquième étage sont les unes grosses, les autres petites : le corps des secondes occupant les intervalles de ceux des premières. Elles émettent des branches horizontales à long parcours en dehors du plan des fibres optiques ; puis elle se résolvent en rameaux et ramuscules protoplasmiques également horizontaux et à long parcours. Ceux qui proviennent des plus petites cellules sont, comme l'a bien indiqué CAJAL, très délicats, peu ramifiés et d'une longueur énorme, ressemblant à des fibres nerveuses. Avec le bleu de méthylène, en grande majorité, ces fils protoplasmiques sont tendus tant sur le corps cellulaire qu'au niveau de leurs bifurcations, qui se font à angle vif et par des traits droits.

b) *Plexus cérébral*. — Comme on le voit, le plexus cérébral qui règne en dehors de la ligne des corps des grosses cellules ganglionnaires et les sépare de la zone des grains internes, répond, comme l'a le premier indiqué RANVIER, « à une série de plexus parallèles à la surface, reliés entre eux par des fibrilles à direction verticale ou oblique » (1). Il n'est nullement formé par une substance particulière (neurosponge) que sécrèteraient les spongioblastes qu'il renferme toujours en plus ou moins grand nombre comme je l'ai indiqué, et d'ailleurs dans tous ses étages. C'est pourquoi, dans les rétines fixées par les vapeurs osmiques, le plexus apparaît sous forme d'une bande granuleuse constituée par des strates superposés et d'épaisseur variable. De distance en distance, cette bande est traversée par les cellules de soutien ou *fibres de Müller* (fig. 829) qui montent droit de la limitante interne à la limitante externe à travers la rétine. Au-dessous de la ligne des cellules ganglionnaires, ces cellules projettent vers la vitrée rétinienne leurs pieds évasés en entonnoir au-dessus desquels passent horizontalement les fibres optiques. Au niveau des cellules ganglionnaires, elles donnent à celle-ci, comme l'a montré DOGIEL, des capsules formées par leurs expansions et qui doublent la capsule propre de chaque cellule multipolaire. Les entrelacs de fibrilles nerveuses pro-

(1) RANVIER, *Traité technique d'histologie*, 2^e édition, p. 754.

venant en partie de l'arborisation cylindraxile des cellules bipolaires

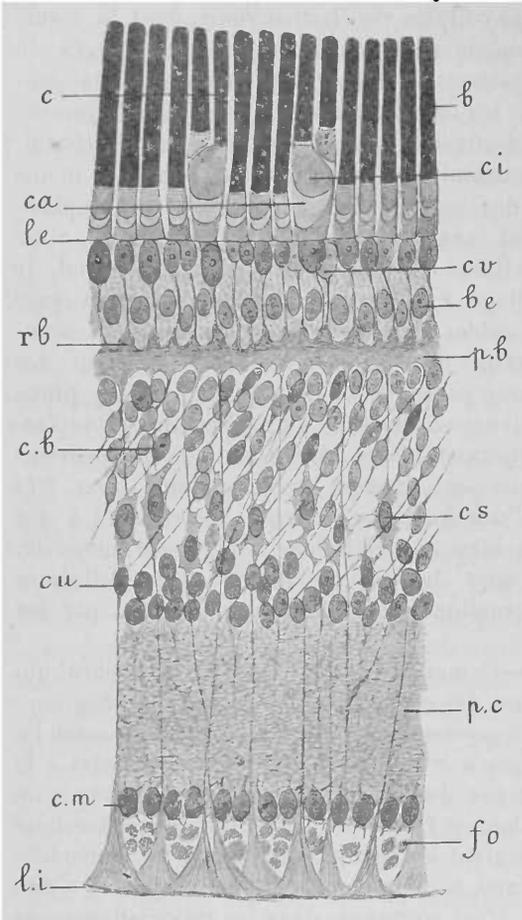


FIG. 829. — Rétine du Gecko, coupe faite après fixation par les vapeurs d'acide osmique dans la chambre humide. Coloration au picrocarminate; conservation dans la glycérine.

Cette coupe montre les *cellules de soutien* *cs* traversant radialement toutes les formations rétiniennes et se terminant sur la limitante interne *li*, par des pieds en entonnoir tous tangents entre eux sur leurs limites respectives.

c, segments externes des bâtonnets jumeaux; — *b*, segments externes des bâtonnets; — *ca*, corps intermédiaire lentiforme; — *ca*, corps accessoire; — *le*, limitante externe; — *cv*, cellules visuelles; — *be*, cellules dites « basales externes »; — *rb*, renflement basal des cellules visuelles; — *rb*, plexus basal; — *cb*, cellules bipolaires du ganglion rétinien; — *cu*, cellules unipolaires (spongioblastes); — *pc*, plexus cérébral; — *cm*, grandes cellules multipolaires du ganglion optique; — *fo*, fibres optiques coupées en travers; — *li*, limitante interne.

(1) Les solutions et les vapeurs osmiques fixent l'assise répondant au plexus cérébral sous forme d'une

répondant aux bâtonnets, sont toujours extérieurs à la capsule propre et même je ne les ai pas vu prendre appui à sa surface. Il est donc probable qu'ils sont également extérieurs à la capsule fournie par les expansions des cellules de soutien. Au-dessus de la ligne des cellules nerveuses multipolaires, les cellules de soutien montent droit; toutefois, elles engagent dans la substance du plexus cérébral une série d'expansions horizontales qui, sur les coupes, figurent des sortes d'épines tout le long de leur portion ascendante. En réalité, il s'agit d'expansions membraneuses délicates qui se subdivisent en lamelles horizontales feuilletées, d'une minceur extraordinaire, se poursuivant dans toute l'étendue du plexus cérébral de façon à former un fulcrum tangentiel à ses éléments nerveux. Ce système lamellaire, imprégné par le plasma rétinien qui renferme une matière grasse voisine de la myéline (1) est, pen-

(1) Les solutions et les

vapeurs osmiques fixent l'assise répondant au plexus cérébral sous forme d'une

nant la vie ou même sur la rétine imprégnée au bleu de méthylène puis fixée net par la solution concentrée de sublimé, d'une homogénéité apparente parfaite. Il tient en place exacte tous les éléments nerveux, fibres et cellules, qui y sont engagés. C'est pourquoi la rétine se plisse puis revient sur elle-même, sans que le dispositif ait si peu que ce soit varié dans le plexus cérébral. Toutefois, la substance de soutien est peu élastique ; elle se rompt net par des cassures à la façon de la névroglie, bien qu'elle ne renferme aucune cellule névroglie en dehors des cellules radiales de soutien. Elle devient granuleuse sous l'influence de la fixation directe soit par l'alcool, soit par les solutions ou les vapeurs d'acide osmique : d'où le nom de « substance moléculaire » qu'on lui donnait autrefois. Cet aspect granuleux résulte de la vacuolisation qui s'opère alors tant dans les lamelles délicates issues des cellules de soutien, que dans les innombrables fibres et fibrilles nerveuses qui parcourent horizontalement ou obliquement le plexus cérébral tout entier.

Au fur et à mesure qu'on s'avance vers la partie antérieure de la rétine, l'épaisseur du plexus cérébral se restreint progressivement, en même temps que les cellules multipolaires et aussi les bipolaires diminuent de nombre. La puissance du plexus est donc proportionnelle au nombre et à l'importance des deux ordres de cellules nerveuses dont les prolongements concourent entre eux pour former des intrications dans ses divers étages. Les grands spongioblastes à prolongements rectilignes parcourant ces mêmes étages restent, tout au contraire, aussi nombreux et régulièrement disposés dans la portion marginale du plexus cérébral que dans les portions centrales.

Outre ces spongioblastes, qui font partie du plexus cérébral et constituent une sorte de pénétration de la formation tangentielle du ganglion moyen ou rétinien dans le plexus du ganglion interne ou optique, on trouve dans les différents étages de ce dernier de véritables cellules ganglionnaires émettant, un cylindre-axe qui prend part à la formation des fibres optiques. A cause de leur position dans le « neurosponge », on leur a donné le nom de spongioblastes nerveux (DOGIEL). En réalité, le mouvement de déplacement des cellules ganglionnaires du ganglion optique peut aller jusqu'à la pénétration de celles-ci dans l'assise des grains unipolaires. Chez le Caméléon, par exemple, on voit souvent une énorme cellule nerveuse multipolaire et pourvue d'un cylindre-axe descendant au milieu des grains impolaires, surtout au voisinage de la partie antérieure de la rétine. C'est là ce que RAMÓN Y CAJAL appelle une « cellule ganglionnaire déplacée »,

substance granuleuse et avec une teinte enfumée qui n'existe pas au contraire quand, après avoir fixé la rétine par l'alcool, on la soumet à l'action de ces mêmes solutions ou de ces mêmes vapeurs.

c'est-à-dire qui s'est différenciée dans une autre assise que celle à laquelle appartiennent les autres cellules nerveuses de son groupe. On a vu plus haut qu'il y a également des bipolaires déplacées dans la ligne des cellules visuelles; d'autres ont, comme l'a montré DOGIEL, leur corps cellulaire engagé profondément dans le plexus cérébral et sont donc déplacées en sens inverse.

Couche des fibres du nerf optique. — Cette couche occupe l'espace compris entre la limitante interne ou vitrée rétinienne, et la rangée générale des cellules multipolaires du ganglion optique. Elle résulte de la convergence vers la papille, suivant les rayons d'une étoile, des filaments de Deiters des cellules multipolaires, groupés sous forme de fibres extrêmement nombreuses, ordinairement amyéliniques. Cependant, chez le Lapin, un certain nombre de ces fibres possèdent une gaine de myéline disposée comme celle des fibres blanches de la moelle et du cerveau, un peu avant d'avoir gagné la papille. Elles ne présentent point alors, non plus que dans le nerf optique, d'étranglements annulaires.

Le cône d'émergence du cylindre d'axe se fait ordinairement par un relèvement du corps de la cellule ganglionnaire. Plus rarement, il prend naissance sur un prolongement qui a déjà fourni des branches protoplasmiques. Il se dégage de ce cône un filament de Deiters qui suit une marche horizontale, et souvent décrit de longues courbes élégantes avant de marcher radialement vers la papille du nerf optique. Dans la rétine colorée sur le vivant par le bleu de méthylène en injection intra-vasculaire, le filament axile est coloré en bleu pur très intense et continue le cône d'émergence par un fil constituant la pointe élongée de celui-ci. Progressivement, il s'amincit et devient d'une ténuité excessive; puis un peu plus loin il se renfle de nouveau pour acquérir son calibre définitif, qu'il conserve jusqu'à ce qu'il entre dans la constitution des fibres optiques. Au niveau de sa partie la plus mince, il présente sur son trajet un plus ou moins grand nombre de perles; c'est pourquoi j'ai appelé cette partie le *segment perlé*. Le segment perlé ne manque pour ainsi dire jamais entre le fil très atténué qui fait suite au cône d'émergence, et le filament axile devenu robuste et entièrement constitué. Mais le nombre des perles et aussi leur grosseur varient; et à leur niveau le mince fil axile n'est jamais sinueux, ni ondulé par retrait, même si sur ce point il décrit une courbe. Au delà du segment perlé, le *filament axile primitif* devenu cylindrique ne présente plus de perles rondes, mais des varicosités oblongues sur lesquelles TARTUFERI avait déjà insisté, et qui se succèdent sans régularité sur le reste de son parcours.

Voici maintenant comment se forment les *fibres optiques* : aux extrémités de l'épanouissement rétinien du nerf optique, vers la marge de la rétine, on voit les filaments axiles primitifs, provenant

chacun d'une cellule ganglionnaire, se grouper en cylindraxes proprement dits, c'est-à-dire occupant plus loin l'axe d'une fibre nerveuse à myéline du nerf optique. Ils ne le font pas d'emblée. Ils se rapprochent, s'éloignent tour à tour en une fasciculation d'abord plexiforme, dont les travées échangent une série de fois leurs filaments axiles primitifs. Un cylindraxe de fibre nerveuse optique doit donc être considéré comme un faisceau de filaments de Deiters issus de cellules ganglionnaires différentes, et souvent très distantes les unes des autres dans le ganglion optique de la rétine. Cela est évident chez le Chien et surtout le Chat. Là, à l'extrémité marginale des pinceaux de fibres optiques, on a affaire à un véritable plexus. Au sein de celui-ci, les filaments axiles primitifs ont contracté souvent une multitude de contacts avec d'autres qui ne feront pas partie du cylindre-axe composé de la même fibre du nerf optique à laquelle ils sont destinés. Aucun d'eux n'émet sur son parcours de branches collatérales. Le pôle d'application des fibres optiques est donc extra-rétinien.

C'est au niveau de la fasciculation plexiforme des fibres optiques que la névroglie fait son apparition. Les cellules névrogliales ne se teignent que par le bleu de méthylène direct, et en rose pur mais non pas en bleu. Ce sont de petites cellules étoilées, dont les prolongements anastomotiques forment un réseau très net dans les intervalles des travées plexiformes. On ne voit pas leurs fibrilles tangentielles et rigides par cette méthode, non plus que la fibrillation des cellules ganglionnaires et de leurs prolongements dont l'existence est cependant incontestable. Le bleu de méthylène ne se fixe que sur le protoplasma hyalin qui englobe ces fibrilles comme d'un vernis.

Tous les cylindres d'axe de l'épanouissement du nerf optique ne se résolvent pas en filaments de Deiters liés à une cellule multipolaire du ganglion optique. Bon nombre plongent dans le plexus cérébral, et rejoignent des cellules engagées dans ce plexus ou même déplacées plus en dehors dans la couche des grains. Certains forment ainsi le filament axile de cellules très petites, ressemblant à des grains nerveux; mais je n'ai jamais observé, comme DOGIEL, de grains réunissant plusieurs de leurs prolongements en un filament de Deiters unique. Enfin, comme l'a fait observer le premier RAMÓN Y CAJAL dans la rétine des oiseaux puis dans celle du Chien, par la voie du nerf optique il pénètre également dans la rétine un petit nombre de *fibres nerveuses centrifuges*. Les unes montent obliquement dans la zone des grains unipolaires et déploient là leur arborisation terminale, de façon à apporter aux grains une incitation d'origine cérébrale que certaines observations de MONAKOW (1) permettent de soupçonner,

(1) MONAKOW, Experiment. u. pathologisch-anatomische Untersuchungen über die optischen Centren u. Bahnen (*Arch. f. Psych.*, t. XX, 3, 1889).

mais non de préciser. D'autres se distribuent aux divers étages du plexus cérébral et sont d'une minceur extrême. Le bleu de méthylène ne les met pas en évidence, et leurs rapports avec les éléments si divers dont est formé le plexus cérébral ne peuvent être jusqu'à présent du tout déterminés.

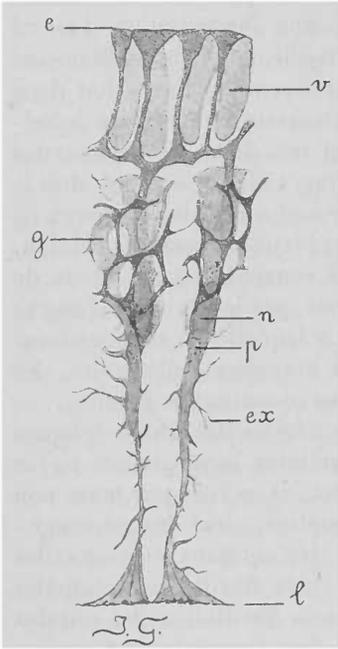


FIG. 830. — Deux cellules épithéliales de soutien (fibres de Müller) de la rétine du Triton, isolées jointes l'une à l'autre après l'action successive de l'acide osmique et de l'eau distillée.

e, bord cuticulaire répondant à la limitante externe; — v, loges des cellules visuelles, sous la rangée desquelles passent le plexus basal et le ganglion horizontal; — g, loges des grains des bipolaires et des unipolaires, formées par des expansions membranées des cellules de soutien; — n, noyau; — p, corps protoplasmique étiré en fibre dans sa portion infra-nucléaire, celle-ci est parcourue par une striation longitudinale répondant aux différenciations fibrillaires dans le sens radial; — ex, expansions transversales s'engageant dans le plexus cérébral; — l, pieds des cellules épithéliales, élargis en entonnoir et jointifs entre eux sur leur ligne d'implantation en ordre épithélial.

niveau de son équateur et on le met macérer deux ou trois jours dans l'eau distillée. Puis on dissocie à l'aide des aiguilles, sur la lame de verre et dans une goutte d'eau, de petits fragments de la rétine. On peut ainsi isoler des cellules de soutien parfois

Formation de soutien. Vitree rétinienne et cellules épithéliales. — Le feuillet rétinien est traversé de part en part, dans le sens radial, par une série de cellules (fig. 830) qui montent droit de la limitante interne répondant à leur base d'implantation, à la limitante externe répondant à la série de leurs pôles libres fusionnés en une cuticule continue. Sur celle-ci se terminent également les cellules visuelles, par leurs extrémités surmontées de cônes ou de bâtonnets. Dans les coupes sagittales, ces cellules radiales prennent l'apparence de fibres: d'où leur nom de *fibres de Müller*. Chaque fibre de Müller répond à une cellule épithéliale de soutien. De l'ensemble de celles-ci résulte le *fulcrum radial*, ou plutôt l'appareil épithélial de soutènement tout entier de la rétine. Car ces cellules épithéliales donnent une série d'expansions horizontales aboutissant à la formation d'un véritable fulcrum « tangentiel », bien qu'il n'existe point de cellules de soutien horizontales comme l'ont cru MÜLLER, puis RANVIER.

Ce sont de hautes cellules cylindriques (1) dont le noyau, ovulaire

(1) On fixe un œil de Triton ou de Salamandre par l'acide osmique à 1 pour 100, en l'y plongeant aussitôt après l'avoir énucléé. Au bout de vingt-quatre heures, on le divise au

macérer deux ou trois jours dans l'eau distillée.

et allongé dans le sens de la hauteur, répond en général à la région moyenne de l'assise des grains et occupe une position marginale sur l'un des côtés de la cellule, au sein d'une petite masse protoplasmique granuleuse. A ce niveau, elles émettent dans toutes les directions un grand nombre de lames membraneuses limitant des fossettes, dans lesquelles sont logées les cellules bipolaires et unipolaires. Elles se rétrécissent pour traverser l'assise ganglionnaire plexiforme et, au-dessus d'elle, elles s'épanouissent en un bouquet de gouttières ou de cornets montant droit, dans lesquels sont logés les corps des cellules visuelles, les massues de Landolt et, dans la rétine des reptiles, les bipolaires déplacées et les massues de Landolt qui les terminent. Elles se terminent elles-mêmes sur la ligne de la limitante externe, qu'elles concourent à former par la fusion de leurs pôles périphériques en une cuticule.

Au-dessous du noyau, le corps des cellules de soutien s'étire en une sorte de fibre étroite qui, en traversant le plexus cérébral, émet dans le sens horizontal des sortes d'épines auxquelles font suite les membranules délicates dont j'ai déjà parlé et qui servent d'appuis tangentiels aux divers étages du plexus. Comme l'a montré DOGIEL, elles fournissent également des loges membraneuses délicates aux corps des grosses cellules multipolaires du ganglion optique. Enfin, pour s'insérer au niveau de la limitante interne, elles finissent par un pied élargi en cône ou en entonnoir renversé. Le plus souvent, auparavant elles se subdivisent; de façon que chacune émet deux ou plusieurs pieds d'inégale dimension et se terminant au même niveau par des entonnoirs inégaux. Sur la ligne de la limitante interne, ces pieds se joignent tous et forment un revêtement épithélial continu comme l'a montré R. SCHELSKE (1). L'imprégnation par le nitrate d'argent met en évidence cette disposition épithéliale chez les mammifères tels que le Chevreau, le Bœuf, le Chien, etc., sous forme d'un pavé endothéliforme continu (fig. 834), dont les champs polygonaux sont inégaux et répondent aux interlignes des pieds indivis ou subdivisés des cellules de soutien. Ces champs ne renferment aucun noyau et il n'y a point entre eux de stomates ni de pores (2).

absolument complètes, et les colorer au picrocarminate ou à l'éosine hématoxylique. Sur les coupes épaisses faites après l'action du chromate d'argent ou mieux par le procédé indiqué par DOGIEL dans son dernier mémoire sur la névroglie, on peut mettre également en évidence les cellules de soutien qui sont alors imprégnées et déterminer leur configuration et leurs rapports.

(1) R. SCHELSKE, Ueber die Membrana limitans der menschlichen Netzhaut (*Arch. de Virchow*, t. XXVIII, p. 482, 1863).

(2) On a vu (t. II, p. 799) que cette disposition est générale sur tout le pourtour du névraxe chez les cyclostomes, et j'ajouterai chez tous les vertébrés, comme vient

Au-dessous des grosses cellules multipolaires, il s'effectue toutefois une pénétration plus facile du nitrate d'argent, et le corps de la cellule nerveuse correspondante est souvent teint en noir (fig. 832). Il s'agit donc ici d'un ciment de charpente ou polaire qui, comme celui de la couche génératrice du corps de Malpighi, réduit le nitrate d'argent avec élection sur la ligne d'implantation des cellules épithéliales. A l'intérieur de la rétine, règne seulement un ciment interstitiel et mou qui ne réduit pas l'argent, puisqu'alors que les cellules ganglionnaires sont atteintes par la diffusion de ce réactif et colorées, il ne dessine

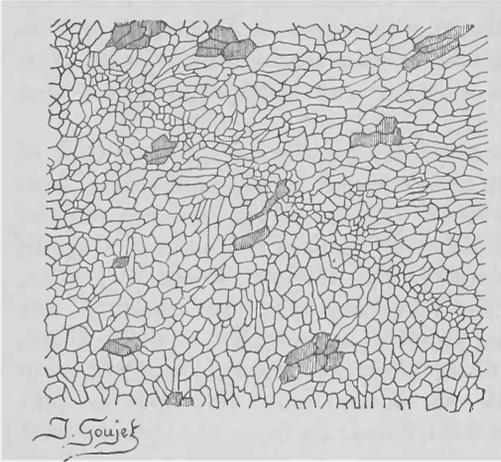


FIG 831. — La limitante interne de la rétine du Chevreau, imprégnée de nitrate d'argent en solution à 1 pour 400. Conservation dans le baume du Canada. — (Obj. 7, ocul. 1 de Véric; chambre claire.)

Les traits d'imprégnation limitant les pieds des cellules de soutien, sont tous jointifs en ordonnance épithéliale sur leur ligne de base, répondant à la vitrée du névraxe rétinien. — La traînée de tout petits champs répond au passage d'un vaisseau sanguin. — Les petits groupes de champs où l'argent s'est réduit en noir répondent à des cellules ganglionnaires (voy. fig. 832).

les tels que la Salamandre terrestre et le Triton, qu'il est plus facile de dégager et d'observer à cause de leur grande taille, présentent des stries ou crêtes longitudinales en relief plus ou moins accusées. Chez les cyclostomes (*Petromyzon marinus*), on trouve une disposition beaucoup plus intéressante, parce qu'elle établit la relation entre les cellules de soutien et les cellules névrogliales

pas de traits sur les points de concours intra-rétiens des cellules de soutien, dont les expansions se rencontrent pour intercepter des loges closes au pourtour des corps des cellules nerveuses. — En somme, de cette façon la rétine reste un épithélium continu dans toute son étendue et dans toute son épaisseur; bien que dans celle-ci il se soit différencié un centre nerveux très complexe, puisqu'il comprend trois formations ganglionnaires superposées, deux plexus concentriques et une assise de fibres nerveuses optiques.

Dans leur portion ascendante et étroite qui traverse le plexus cérébral, les cellules de soutien des urodèles

de le démontrer CH. BONNE. Il a vu en effet que les champs de Schelske existent tout aussi bien chez le Chat que chez la Lamproie, à la surface externe d'une partie quelconque du névraxe sous la pie-mère.

ordinaires des centres nerveux. Les pieds de ces cellules, disposés à peu près régulièrement en quinconce dans toute l'étendue de la rétine, non seulement s'élargissent en entonnoirs, tous à peu près de même diamètre, sur la ligne de la limitante interne; mais, en outre, au-dessus d'eux règnent des expansions bulleuses superposées, formant une sorte d'assise ou de coussinet élastique basal dans toute la région moyenne de la rétine. De plus, dès qu'il s'engage dans le plexus cérébral, le corps de chaque cellule de soutien différencie à sa surface des fibres ascendantes, névrogliales vraies,

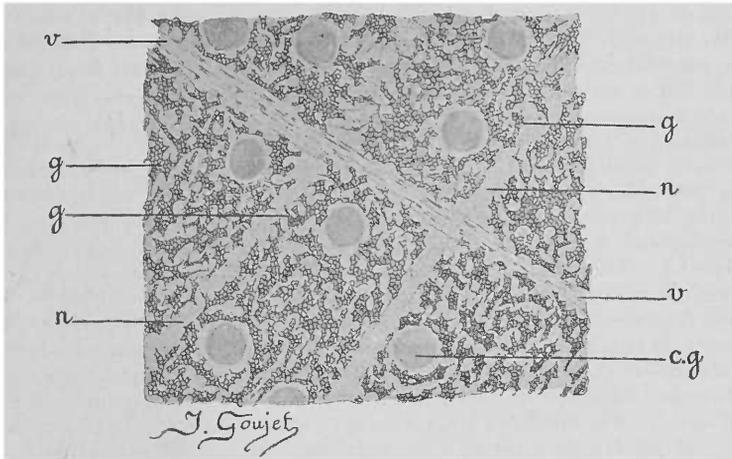


FIG. 832. — Action du nitrate d'argent sur les parties profondes de la rétine immédiatement en dehors de la ligne des pieds jointifs des cellules épithéliales de soutien. — (Obj. 7, ocul. 1 de Véric; chambre claire.)

Les fig. 831 et 832 répondent à un seul et même point de la préparation et se superposent. *cg*, cellules ganglionnaires dont le globe est teint par l'argent; elles sont entourées à distance par les fibres de Müller; — *g, g, g*, coupes optiques, sous forme de grains, des fibres de Müller et des différenciations fibrillaires toutes ici radiales de celles-ci; — Les îlots réservés en blanc répondent aux parties nerveuses de la rétine; — *n, n*, travées de fibres optiques; — *v, v*, vaisseau sanguin.

car elles ont toutes les réactions optiques et histochimiques de celles de la névroglie ordinaire. Les bichromates les teignent en jaune d'or, l'éosine en rouge pourpre. Au-dessus, au-dessous du ganglion horizontal et dans l'interligne des deux rangées de cellules horizontales, ces fibres prennent une direction tangentielle et entrent dans la constitution des divers étages du plexus basal. En revanche, aucune d'elles ne pénètre dans le plexus cérébral, ni dans la rangée unique des cellules visuelles où s'engagent seulement des expansions ou des cornets membraniformes. Les cellules épithéliales ou « fibres de Müller » des auteurs ne sont donc à tout prendre qu'une variété des cellules névrogliales, comme je l'ai indiqué plus haut (voy. t. II, p. 718). D'autre part, parmi les cellules névrogliales, ce sont celles

qui, au plus haut degré, ont conservé les caractères d'éléments épithé-
liaux (1).

(1) Je dois donner ici quelques détails sur la partie de la rétine connue sous le nom de fosse centrale (*fovea centralis*) qui renferme elle-même la tache jaune (*macula lutea*). C'est une dépression répondant exactement, chez l'Homme et les Singes, au pôle postérieur de l'ellipsoïde oculaire et située à environ 2 millimètres en dehors de la papille répondant elle-même au point d'issue des fibres nerveuses optiques. Parmi les amammaliens, le Caméléon est celui qui possède une macula la plus semblable à celle des primates. On trouve encore la fosse centrale chez nombre de reptiles et aussi chez les oiseaux. Chez les falconidés, elle est même double (H. MÜLLER). Mais la tache jaune est loin d'être chez tous ces animaux aussi nettement différenciée que chez l'Homme, les Singes et le Caméléon. Dans tous les cas elle doit sa coloration à un plasma rétinien particulier teinté en jaune, réduisant considérablement l'étendue de la bande violette du spectre comme l'a fait voir MAX SCHULTZE. Chez l'Homme et les Singes, elle ne renferme jamais de vaisseaux et sa forme est elliptique. Elle a un grand diamètre variant entre 2 et 4 millimètres et un petit diamètre d'environ 1^{mm}50. La fosse centrale doit se subdiviser en « macula proprement dite » et en « bourrelet de la fovea ». Ce dernier répond à l'épaississement que subit la rétine sur le pourtour de la fosse centrale, par suite du report de toutes les cellules nerveuses sur la marge de la macula de façon à réduire à ce niveau l'épaisseur de la membrane rétinienne à son minimum.

Chez l'Homme, il se produit tout d'abord en arrière de la fosse centrale un épaississement du pigment de la choroïde vasculaire. Ce pigment forme là une étoile décrite par HANNOVER, et sa teinte y est plus foncée que partout ailleurs. Le feuillet pigmentaire de la rétine passe droit sans inflexion en arrière de la fosse centrale. Il est formé de cellules épithéliales à longues franges, toutes petites et répondant chacune à un petit nombre de cônes ou à un seul. Dans l'aire de la macula, la hauteur des cônes augmente progressivement de la marge au centre, où elle atteint son maximum qui est de près du double de la hauteur ordinaire. Il s'ensuit que pour insérer ces cônes longs, étroits, presque bacilloïdes et dont le corps n'a que 1 μ . 5 de large environ (WELCKER), la limitante externe se creuse et dessine un feston rentrant vers le corps vitré. Inversement la limitante interne, pour former la fovea, dessine un feston saillant en sens opposé, sur les pentes duquel on voit toutes les couches de la rétine s'amincir et finir en bec vers le centre de la fovea à la façon des strates d'un talus. C'est ainsi que sur le bord interne du bourrelet de la fovea on voit disparaître, par amincissement progressif et de dehors en dedans : 1° la couche des fibres optiques ; 2° la couche des cellules multipolaires du ganglion optique ; 3° la couche des grains, ou cellules nerveuses du ganglion rétinien. Il n'y a de continu, au-dessous de l'assise des cellules visuelles dans l'aire de la macula, que le plexus cérébral très aminci et le plexus basal, qui de la sorte arrivent à se doubler l'un l'autre.

Sur le bourrelet de la fovea, on voit peu à peu les bâtonnets diminuer de nombre et faire place aux cônes étroits et bacilloïdes, très longs et à segment externe toujours tendu et adhérent à l'épithélium pigmenté, qui occupent seuls la tache jaune. L'arrangement de ces cônes est remarquablement régulier ; ils forment des rangées curvilignes convergeant toutes vers le centre de la macula, et comparables dans leur ensemble au dessin du dos d'une montre (MAX SCHULTZE). Les cellules visuelles correspondantes ont, entre la limitante externe et l'assise basale plexiforme, un parcours oblique et tel que je l'ai indiqué plus haut pour la rétine du Caméléon. Les noyaux de ces cellules visuelles sont, chez l'Homme, adjacents à la limitante externe. Il en résulte que les segments centraux de ces cellules sont d'autant plus longs qu'ils

On admet généralement que la *limitante interne* de la rétine résulte purement et simplement de la soudure des pieds des cellules de soutien, c'est à-dire qu'elle répond au pavé endothélioforme dont j'ai déjà parlé. Telle est l'opinion de MAX SCHULTZE et de RANVIER. On ne peut, en effet, par aucune méthode dégager la limitante interne, non plus que l'externe, sous forme d'une membrane distincte et isolable. De plus, quand après l'action successive de l'alcool au tiers, de l'acide osmique et de l'alcool, on examine les cellules de soutien sur des coupes de la rétine des urodèles, on reconnaît que leurs pieds sont souvent déplacés et occupent des hauteurs différentes, en rompant la continuité de la ligne limitante interne. Il en faut conclure, je crois, non pas que cette ligne (qui répond à la vitrée de l'ectoderme, puis à

appartiennent à des cellules plus voisines du centre de la macula. Ils forment par leur ensemble une couche de fibres obliques horizontales se projetant en arcs de cercle jusqu'au plexus basal où ils se terminent, comme l'a fait voir RAMÓN Y CAJAL, par des extrémités peu ou pas arborisées : chacune pour ainsi dire en regard avec l'arborisation protoplasmique très réduite d'une cellule bipolaire. Celle-ci est oblique comme les fibres des cônes dont elle continue la direction, ainsi que le montrent bien les préparations au chromate d'argent ; elle va porter son arborisation cylindraxile en regard de l'arborisation d'une des cellules multipolaires du bourrelet de la fovea. Les cellules multipolaires du bourrelet sont disposées sur plusieurs rangées, mais toutes sont monostratifiées et donnent une arborisation protoplasmique peu étendue dans l'un des étages du plexus cérébral. Cette arborisation se met en relation avec un beaucoup moins grand nombre de cylindres d'axe de bipolaires que partout ailleurs. Il s'ensuit naturellement que le mouvement lumineux, qui suscite dans chaque bipolaire un mouvement nerveux répondant presque exclusivement à l'impression d'un seul cône, est infiniment mieux localisé dans les cellules du ganglion optique du bourrelet que dans celles du reste de la rétine, bien que ces cellules reçoivent leur impression d'un certain nombre de cônes, et non d'un seul. Aussi, physiologiquement, la macula est-elle le point de la vision parfaite de même qu'elle répond dioptriquement au point de la chambre noire oculaire où va se projeter l'image des objets extérieurs au pôle postérieur de l'axe visuel.

Chez l'Homme et les Singes, les cellules de soutien, qui montent droit de la limitante interne à l'externe dans toute l'étendue du bourrelet de la fovea et par conséquent croisent à angle vif la direction oblique des bipolaires et des cellules visuelles, cessent d'exister au centre de la fosse centrale répondant à la macula. Chez le Caméléon, elles persistent partout et, dans la couche des cellules visuelles, elles donnent des branches de bifurcation obliques d'où proviennent les gaines des corps des cellules visuelles et de leurs noyaux. Je répéterai ici que les cônes de la macula du Caméléon sont bacilloïdes, et que le mode d'insertion oblique par arcs concentriques, ainsi que l'orientation également oblique des bipolaires, existent de même dans toute la rétine qui devient ainsi une vaste macula chez cet animal, le plus impressionnable de tous par la lumière. La macula des reptiles, des ciseaux et des quelques mammifères qui en sont pourvus, apparaît de la sorte comme un vestige d'un type de rétine particulier : — rétine à cellules visuelles décurrentes et à insertion spirale — restitué seulement dans une partie de la rétine de l'Homme et des Singes pour la perfection de la vision localisée chez ceux-ci. Les batraciens et les poissons ont, au contraire, tous des cellules visuelles à insertion droite et des bipolaires du type radial. Chez aucun d'entre eux on ne trouve rien qui ressemble à une macula.

celle du névraxe), n'a aucune existence propre, ni non plus qu'elle est représentée par la membrane hyaloïde comme le pensait HENLE; mais bien qu'elle n'a pas continué à se développer, et demeure à l'état de mince vernis sous la base d'implantation des cellules épithéliales: c'est-à-dire telle qu'elle était au début de la formation du névraxe.

Pédicule rétinien : nerf optique. — Le nerf optique, qui répond au pédicule de la vésicule optique primitive, puis à celui de la cupule optique tourné en manchon à bords affrontés autour de l'artère centrale de la rétine, est constitué par des fibres nerveuses à myéline du type cérébral, c'est-à-dire semblables à celles du corps calleux ou du pédicule du bulbe olfactif, par exemple. Ces fibres sont, chez les mammifères, d'inégal diamètre et forment un seul faisceau, cloisonné par des travées connectives s'anastomosant les unes avec les autres de façon à constituer un système alvéolaire (RANVIER). De plus, entre les fibres nerveuses, on trouve des traînées de cellules névrogliales disposées longitudinalement, tout comme dans l'intervalle des travées plexiformes de la couche des fibres optiques amyéliniques de la rétine. Les cloisons partent d'une enveloppe fibreuse mince qui règne autour du nerf et qui n'est autre chose qu'un prolongement de la pie-mère. Plus en dehors, on trouve une autre gaine fibreuse plus épaisse, formée de faisceaux entre-croisés et prolongeant la dure-mère. Entre les deux gaines fibreuses concentriques règne une cavité correspondant à la cavité arachnoïdienne prolongée, et tapissée par l'endothélium arachnoïdien. Enfin, entre le feuillet viscéral de ce prolongement arachnoïdien et la gaine pie-mérienne du nerf optique, existe un espace développable, cloisonné par de fins faisceaux conjonctifs et en continuité avec le tissu cellulaire sous-arachnoïdien. C'est cet espace qui, dans les circonstances pathologiques, devient le siège de l'œdème, caractéristique de ce que v. GRAEFE a appelé la « papille étranglée » (1).

Chez les Cyclostomes, l'étude du nerf optique est intéressante à un autre point de vue et surtout parce qu'il ne renferme pas d'artère centrale. Comme, par suite, il ne s'est pas tourné en manchon, on peut

(1) Chez le Caméléon, la cavité arachnoïdienne, qui joue ici le rôle fonctionnel de la cavité vaginale de la gaine lamelleuse des nerfs ordinaires, devient le siège de la formation d'un petit anneau de soutènement fibro-hyalin juste au niveau du point de jonction du nerf optique avec le globe oculaire. Cet anneau, qui règne sur tout le pourtour du nerf optique entre sa gaine pie-mérienne et la sclérotique, offre une section triangulaire et, sur les coupes sagittales de l'aditus du nerf optique, on le voit à droite et à gauche du nerf comme un petit coin formé de cellules hyalines semblables à celles du nodule sésamoïde: c'est pourquoi je lui ai donné le nom de *coin fibro-hyalin* de l'aditus du nerf optique. C'est une pièce de soutènement incompressible et élastique, interposée entre le nerf et la sclérotique ici cartilagineuse comme chacun sait, et empêchant la vulnération de ce nerf dans les mouvements du globe oculaire qui, chez le Caméléon, sont extraordinairement variés et étendus.

y observer nettement, chez les Ammocètes, une petite cavité centrale répondant à celle du pédicule de la cupule optique. Chez la Lamproie adulte, les fibres nerveuses (qui sont ici de gros cylindres d'axe nus) sont engagées dans un système de cloisons radiées partant de la gaine-pie-mérienne du nerf et convergeant vers son centre. Ces cloisons sont toutes de nature névroglie et reproduisent presque trait pour trait le système arqué qui, partant du canal central, cloisonne les cordons blancs de la moelle au voisinage de l'extrémité caudale de celle-ci, alors qu'elle ne renferme plus de cellules nerveuses dans sa substance grise. En aucun autre objet d'études on n'arrive mieux à se convaincre que le nerf optique n'est qu'un tractus de fibres blanches du névraxe. Au centre de la coupe transversale du nerf, les arcades, formées par les grandes fibres névroglie implantées droit par des pieds multiples sur une *membrana prima* qui règne à la périphérie où elle double la pie-mère, présentent sur leur trajet une série de noyaux tout semblables à ceux des fibres de Hannover, et elles se terminent par une ligne de cuticulisation répondant à celle de l'épendyme. Ces grandes fibres forment le fulcrum radial des fibres nerveuses amyéliniques répondant aux cylindres d'axe des grandes cellules ganglionnaires rétiniennes.

Comme l'a montré RAMÓN Y CAJAL, les fibres nerveuses du nerf optique portent leur pôle d'application, chez les Oiseaux, dans le lobule optique. Elles y déploient de magnifiques arborisations cylindriques en regard des arborisations protoplasmiques réceptives des différentes cellules fusiformes de ce lobe, dont certaines émettent des cylindraxes répondant aux fibres nerveuses centrifuges de la rétine. De même, P. RAMÓN a démontré : 1° l'existence d'arborisations semblables dans les corps genouillés des mammifères ainsi que dans le tubercule quadrijumeau antérieur, et 2° leur intrication avec les prolongements protoplasmiques des grandes cellules étoilées et fusiformes de ces formations ganglionnaires, dont le cylindre d'axe se projette de son côté dans l'écorce grise du cerveau (lobe occipital). Les voies optiques se trouvent de la sorte tracées dans leur généralité (1).

Fonctionnalité rétinienne et voie des impressions lumineuses. —

De tout temps, on a cherché à établir une théorie anatomique de la vision, et l'on en a proposé successivement plusieurs, en les étayant ordinairement sur des faits d'histologie plus ou moins infléchis au service de chacune d'elles. Je n'en imaginerai pas ici une de plus. Je me bornerai à indiquer ou à rappeler quelles sont les variations de forme amenées par le fonctionnement dans certaines cellules réti-

(1) Voy. à ce sujet RAMÓN Y CAJAL, *Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux*, etc., trad. française, d'AZOULAY, p. 122-123, et van GEHUCHTEN, *La structure des lobes optiques chez l'embryon du Poulet (La Cellule, 1892)*.

niennes, et aussi à tirer, de la comparaison des relations des neurones rétiniens entre eux et de quelques faits physiologiques connus, un petit nombre de corollaires jalonnant pour ainsi dire la marche des impressions lumineuses dans la rétine et le nerf optique.

a) Il ressort nettement des faits histologiques et histophysiologiques observés, que la zone de la rétine qui reçoit l'impression ou le choc lumineux est la couche des bâtonnets et des cônes, et que les deux formations neuro-épithéliales de la rétine, celle des cellules visuelles et de l'épithélium pigmenté, sont les parties directement impressionnables par les vibrations de l'éther lumineux. En ce qui regarde les bâtonnets, la destruction du rouge rétinien et la formation des optogrammes ne laisse pas de doute sur ce fait. En détruisant le rouge à leur niveau, les parties lumineuses de l'image rétinienne exercent sur le segment externe des bâtonnets une action chimique subite, d'ordre pour ainsi dire explosif. Par conséquent, elles y introduisent un mouvement moléculaire nouveau. En ce qui concerne les cônes, dont le segment externe n'est pas chargé de rouge rétinien, nous ne pouvons saisir la preuve d'une telle action chimique. Mais on sait par les expériences de VAN GENDEREN STORT et celles d'ENGELMANN (1), que sous l'influence de la lumière ils éprouvent un raccourcissement coïncidant avec un gonflement du noyau de leur cellule visuelle comme l'a constaté L. DOR (2). Là donc aussi l'action de la lumière introduit une modification matérielle, et l'on peut distinguer histologiquement les effets de la fonctionnalité sur l'élément qui a fonctionné. Dans la cellule visuelle à bâtonnets prête pour l'impression, on trouve l'érythrospine chargeant le segment externe du bâtonnet. Dans celle qui vient de fonctionner, l'érythrospine est détruite. Dans celle qui se repose pour redevenir active, le rouge se régénère progressivement. L'attitude de repos est donc celle de la mise en charge du rouge; celle d'activité est celle de la dépense du rouge sous un régime particulier de variation de l'état moléculaire, d'autant plus accusé qu'on s'éloigne du jaune qui est inactif vers le violet et les rayons chimiques, actifs ici comme en photographie. Or, on sait par les expériences de LIPPMANN quelles modifications radicales de l'orientation moléculaire introduisent les rayons chimiques dans une plaque sensibilisée. Tout ceci montre que, de par la lumière, les cellules visuelles reçoivent un mouvement nouveau qui n'est plus d'ordre lumineux et qui n'est pas non plus encore d'ordre nerveux: car jusqu'ici on n'a rien constaté de pareil aux changements des cellules visuelles ayant fonctionné, dans les cellules

(1) VAN GENDEREN STORT, *Pflügers'Archiv*, t. XXXV

(2) L. DOR, *Du rôle des mouvements du pigment rétinien et des cônes dans les phénomènes de la vision*, Lyon, 1896.

nerveuses, sensibles par exemple, directement et le plus fortement impressionnées. Ceci ne veut pas dire du tout que la pourpre rétinienne donne la clef du phénomène de l'impression lumineuse, puisqu'on connaît des rétines dépourvues de bâtonnets. Mais l'histoire de l'érythroproteïne permet de conclure du moins que le phénomène immédiatement consécutif au choc lumineux est, dans une cellule visuelle, une variation rapide de son état moléculaire primitif, suscitée par une action photochimique brusque s'exerçant sur le segment externe, strié en travers, du bâtonnet certainement et probablement aussi du cône. Quant à l'hypothèse de MAX SCHULTZE, qui supposait que les cônes seuls reçoivent les impressions colorées tandis que les bâtonnets recueilleraient l'impression lumineuse pure et simple, elle était fondée surtout sur l'absence des cônes dans la rétine des oiseaux de nuit. J'ai fait voir que cette rétine renferme aussi des cônes. Un fait qui, à mon sens, a beaucoup plus de valeur pour spécifier le rôle des cônes, c'est l'existence de leur globule coloré chez tous les mammaliens. Il est clair que ces globules ne laissent passer au segment externe du cône que des rayons de leur couleur propre. Le segment externe ne peut donc être ébranlé moléculairement que selon le rythme induit en sa substance par l'action photochimique de cette même couleur. Il devra, par cela même, inciter ensuite électivement de semblable façon les cellules bipolaires correspondantes. Il est évident que les animaux qui, comme les reptiles, n'ont absolument que des cellules visuelles à cône et à globule coloré, voient forcément les objets comme les histologistes les préparations colorées sous un éclairage Abbe à pleine ouverture. Il est donc probable que, en effet, les cellules visuelles répondant aux cônes sont différenciées pour recevoir avant tout les impressions de couleur.

b) L'adhérence de l'extrémité périphérique du segment externe des bâtonnets et des cônes longs à l'épithélium pigmenté, et celle des franges pigmentaires à la limitante externe, rendent la formation pigmentaire et celle des cellules visuelles solidaires l'une de l'autre. Quand donc les franges se contractent pour opérer le mouvement de baisse du pigment pour les rayons chimiques du vert au violet, la hauteur des segments externes, qui sont de constitution lamellaire et très élastiques, doit forcément diminuer. Elle augmente au contraire dans le mouvement de hausse du pigment et de décontraction des franges, répondant à la position ou attitude d'obscurité, qui est celle aussi gardée pour la lumière du jaune au rouge. Le jeu des mouvements pigmentaires amène donc des variations de tension des segments externes. Si l'on rapproche cette observation du fait autrefois indiqué par MAX SCHULTZE, que l'écart maximum des stries transversales répondant à l'élongation maxima du segment externe est très sensiblement égal à sept dixièmes de μ , qui est la longueur d'onde du

rouge, tandis que l'écart minimum, répondant au retrait le plus marqué, est de quatre dixièmes de μ , c'est-à-dire la longueur d'onde du violet (1), on est tenté d'admettre que les variations de tension amenées par le jeu des cellules pigmentaires aboutissent à une *accommodation* véritable des parties impressionnables des cellules visuelles aux conditions d'une bonne réception des divers rayons du spectre.

En outre, comme je l'ai constamment soutenu, le mouvement de baisse du pigment autour des bâtonnets et des cônes, s'opérant lentement quand la rétine passe de l'obscurité à la lumière, a un autre but : protéger les parties réceptives des cellules visuelles contre une action lumineuse trop intense en agissant, pour modérer celle-ci, à la façon d'un verre enfumé, et probablement aussi pour leur fournir les éléments de leur réparation continue durant la période de plus grande dépense (2). Le mouvement du pigment ne s'effectue pas, d'ailleurs, uniquement sous l'action directe de la lumière, mais aussi, comme l'a fait voir VAN GENDEREN STORT, quand on insole le corps (d'une Grenouille, par ex.), alors que la tête a été maintenue dans l'obscurité. C'est dire qu'il s'opère alors en vertu d'un réflexe. La baisse ne se produit non plus qu'à partir du vert jusqu'au violet : c'est-à-dire pour les rayons du spectre détruisant l'érythroisine et formant des optogrammes. Quand donc, de quelque façon, l'épithélium pigmenté reçoit le signal de la présence de la lumière dans ces limites de l'étendue du spectre, il fait jouer ses franges et mobilise son pigment de manière à déterminer l'attitude, le déploiement et la tension des segments externes en vue de la réception convenable du choc lumineux, et de façon aussi à en assurer l'impression ménagée.

(1) Voici les longueurs d'onde λ dans l'air correspondant aux principales raies du spectre :

Raie B (rouge).	$\lambda = 0 \mu, 6878$
— C (rouge).	$= 0 \mu, 6564$
— D (jaune).	$= 0 \mu, 5888$
— E (vert).	$= 0 \mu, 5260$
— F (bleu).	$= 0 \mu, 4843$
— G (violet).	$= 0 \mu, 4291$
— H (violet).	$= 0 \mu, 3928$

(2) J'ai exposé cette manière de voir dans mon cours public de la Faculté de Lyon pour la première fois le 30 janvier 1882 (25^e leçon) et je l'ai toujours soutenue depuis. Elle a été reprise avec beaucoup de talent et étayée de faits nouveaux récemment par L. DOR, l'un de mes élèves. DOR (*loco citato*) fait observer avec raison que la lenteur avec laquelle varient les mouvements du pigment ne permet pas de voir en eux l'agent de transformation des mouvements de l'éther en vibrations nerveuses. Une telle hypothèse ne permet pas de comprendre la vision chez les albinos, ni l'accommodation laborieuse, mais cependant réelle, de l'œil à la lumière ambiante quand la pupille a été paralysée par l'ésérine ou par l'atropine. Tous les faits observés conduisent, en revanche, à admettre que les mouvements pigmentaires ont pour but une *accommodation rétinienne*.

Il accorde ainsi à l'unisson de chaque vibration lumineuse les segments externes des bâtonnets et aussi ceux des cônes longs. Car, contrairement à ce qu'avait avancé BOLL, la hausse et la baisse du pigment existent aussi bien dans les rétines n'ayant que des cônes que dans celles renfermant à la fois des cônes et des bâtonnets. J'ai constaté le fait positivement chez le Caméléon, dont tous les cônes sont longs et adhérents par leur extrémité périphérique à l'épithélium pigmenté.

c) Tout ceci montre que la zone de la rétine, répondant à la couche des cônes et des bâtonnets engagés dans le chevelu des franges pigmentaires, réalise un dispositif où s'exécutent des variations de tension des segments externes aboutissant à leur mise en état d'attitude réceptive, variable suivant les divers rayons du spectre. Dans la position d'obscurité, les segments externes sont tendus avec leur striation transversale déployée. L'écart des bandes de cette striation répond sensiblement aux longueurs des ondes lumineuses entre le vert et le rouge. Les franges pigmentaires, non contractées, mais élongées par tension élastique entre leurs cellules épithéliales et la limitante externe, peuvent de leur côté vibrer à grande amplitude et petite force. Dans la position d'illumination rétinienne, au contraire, les segments externes sont raccourcis entre l'épithélium pigmenté et la limitante externe par la contraction des franges pigmentaires. Provoqués par voie directe ou réflexe, les mouvements pigmentaires agissent à l'égard des segments externes de la même façon (VAN GENDEREN STORT). Ceci montre bien que tout ce jeu de protection par le pigment à la grande lumière colorée, de dégagement des bâtonnets et des cônes à la lumière faible ou monochromatique jaune et rouge, et de variation de l'état des segments externes qui lui est liée, sont non seulement favorables, mais absolument indispensables à la réception des impressions lumineuses par les cellules visuelles. Car lorsqu'on a séparé la rétine de l'épithélium pigmenté, elle conserve son courant propre, mais la variation électrique constante et positive suscitée par le choc lumineux ne se produit plus (J. DEWAR et MAC KENDRICK). Or la variation électrique, dont le temps perdu est sensiblement égal à celui de la sensation lumineuse (1), dont l'amplitude diminue et qui finit par s'effacer par la fatigue, qui reparait enfin quand on a fait reposer suffisamment à l'obscurité la rétine électriquement épuisée, signifie que les neurones rétiens ont reçu des cellules visuelles leur excitation sensorielle. Cette excitation ne leur parvient plus quand l'union des segments externes à l'épithélium pigmenté a cessé d'exister. La cellule sensorielle subsiste, mais elle ne peut plus, dès lors, s'adapter à la réception

(1) Un dixième de seconde.

des ondes de l'éther lumineux ni les transmettre aux cellules bipolaires après les avoir modifiées.

d) Dans les conditions normales, la cellule sensorielle dont l'extrémité excitable est frappée par un rayon lumineux donné qu'elle est préparée à recevoir, subit, de par le choc de l'onde lumineuse, une variation de son mouvement moléculaire propre : variation élective et spéciale pour les divers rayons du spectre, capable à son tour — et seule capable — de susciter le mouvement nerveux dans la ou les bipolaires correspondantes; tandis que directement la lumière resterait sans effet sur cette ou ces mêmes cellules nerveuses. Autrement dit, la cellule visuelle est mise en branle par l'éther lumineux; et son mouvement propre, d'un rythme donné commandé par celui de l'onde lumineuse, mais tout différent de celle-ci, agit comme excitant électif du neurone bipolaire dont les extrémités réceptrices sont à sa portée. La cellule visuelle est donc un élément *récepteur* du mouvement physique lumineux, et *transformateur* de celui-ci en un mouvement excitateur du premier neurone sensoriel, la cellule ganglionnaire bipolaire.

e) Il est aujourd'hui possible de faire une hypothèse sur le rôle des cellules bipolaires (1). Elles constituent évidemment, comme l'a affirmé RAMÓN Y CAJAL, le neurone radial par excellence, conducteur et, je pense, aussi transformateur de l'excitation qu'elles ont reçue des cellules visuelles et qu'elles projettent sur les cellules du ganglion optique. Je dis transformateur : parce que l'excitation du ganglion rétinien, sous quelque mode qu'on la tente, ne suscite pas l'éclair lumineux perçu par le cerveau. Au contraire, l'excitation ou la section du nerf optique provoque cet éclair. C'est donc entre les cellules visuelles et les cellules multipolaires du ganglion optique que prend naissance le mouvement nerveux *esthésiogène*. Ce sont les grosses cellules multipolaires du ganglion optique qui parlent aux centres cérébraux le langage des formes et des couleurs. C'est au-dessus d'elles que s'opère la transformation de l'excitant, puisque leur cylindre d'axe ne sait transmettre autre chose qu'un mouvement qui, dans les centres, suscite la sensation lumineuse.

Le pôle d'application des cellules bipolaires répondant aux bâtonnets est situé dans l'intrication plexiforme qui règne au niveau de la rangée des corps des grosses cellules multipolaires du ganglion optique. Il répond à des entrelacs de fibres perlées, formant des enveloppements à ces cellules ganglionnaires et toujours extérieurs à leur capsule propre. Ce pôle d'application résume l'impression reçue par un grand nombre de bâtonnets. Il localise dans chaque cellule du ganglion optique des aires visuelles plus ou moins étendues, dont l'impression

(1) Cf. RANVIER, *Traité technique d'histologie*, 2^e édition, p. 759.

est transmise en bloc aux centres optiques cérébraux par la voie du cylindre-axe de cette cellule.

Le pôle d'application des cellules bipolaires répondant aux cônes consiste, au contraire, en une arborisation cylindraxile déployée tangentiellement dans l'un ou dans plusieurs étages du plexus cérébral, en regard d'expansions protoplasmiques réceptives innombrables provenant, soit des cellules multipolaires du ganglion optique répondant à cet étage (*unistratifiées*), soit de celles qui répandent leurs dendrites dans plusieurs étages (*multistratifiées*), ou dans tous (*diffuses*). La mise en rapport des deux neurones, bipolaire et multipolaire, se fait par l'intermédiaire de l'intrication perlée; et le passage de l'onde de neurone à neurone s'effectue probablement par une variation de l'état perlé qui, quel qu'en soit le sens, en ouvre la voie. Une bipolaire à prolongements protoplasmiques aplatis entre en jeu de par l'incitation d'un grand nombre de cônes, sauf dans la macula où il y a une cellule pigmentaire répondant à une cellule visuelle et une bipolaire unique en regard au pied de celle-ci. Partout ailleurs que dans la macula donc, les extrémités réceptives des grosses multipolaires du ganglion optique résument l'impression d'un grand nombre de cônes et la projettent sommée sur les cellules bipolaires et pyramidales des centres optiques cérébraux par la voie de leurs cylindres d'axe, formant les fibres optiques. D'autre part, plusieurs cellules multipolaires peuvent, en vertu de la multiplicité et de l'étendue de leurs prolongements protoplasmiques, recevoir leur incitation neurale d'un grand nombre de bipolaires également en rapport de la même façon avec d'autres multipolaires dans le même étage du plexus cérébral ou dans des étages différents. De là, un renforcement, une suppléance possible et une projection sur des points multiples des ganglions cérébraux, des incitations reçues à la périphérie par l'effet du choc de l'éther lumineux sur une seule cellule sensorielle. Dans la macula, au contraire, l'expansion protoplasmique des cellules multipolaires est réduite d'étendue et se fait, dans l'intrication perlée, presque exclusivement en regard de l'arborisation cylindraxile de chaque bipolaire, commandée elle-même, comme je l'ai dit, par un petit nombre de cônes ou par un seul. La localisation cérébrale de l'impression visuelle est, de ce chef, rendue beaucoup plus précise par les impressions visuelles reçues au niveau de la tache jaune.

f) Les deux formations ganglionnaires à expansion tangentielle de la rétine sont absolument distinctes l'une de l'autre. La première, le ganglion horizontal de l'assise plexiforme externe, est formée de cellules dont les courtes branches protoplasmiques embrassent les pieds des cellules visuelles, et dont les cylindres d'axe vont plus ou moins loin former des anneaux et même des réseaux très étendus autour des pieds d'autres cellules visuelles distantes des premières. Comme je

l'ai indiqué plus haut, il s'agit ici d'un dispositif d'association évident entre les cellules visuelles, ainsi que le suppose RAMÓN Y CAJAL. Ce dispositif réalise la diffusion en surface et la communication, à une série de pieds de cellules visuelles, d'une incitation localisée dans quelques-unes d'entre elles seulement par le choc lumineux ; en même temps que (probablement sur un mode différent) cette même incitation marche radialement vers les cellules multipolaires du ganglion optique, par la voie des bipolaires répondant aux cellules visuelles directement frappées par le rayon lumineux. Une semblable action en surface semble également être dévolue aux grains (spongioblastes) : soit qu'il s'agisse d'un effet modérateur, tel que l'a supposé RANVIER et portant ses effets sur les prolongements réceptifs des multipolaires de façon à maintenir leur excitabilité dans les limites nécessaires à une bonne perception cérébrale ; soit que l'action consiste à susciter des variations dans les filaments réceptifs et cylindraxiles du plexus cérébral, de manière à ouvrir plus ou moins le passage de l'onde nerveuse entre les deux : ce qui reviendrait, du reste, à peu près au même. La terminaison des cylindres d'axe des fibres centrifuges du nerf optique dans la zone des grains unipolaires et aux divers étages du plexus cérébral en regard principalement des grains à grands prolongements rectilignes, semble, du reste, indiquer que le jeu des spongioblastes, quel qu'il soit, est subordonné aux incitations qu'ils reçoivent des cellules ganglionnaires des centres optiques cérébraux. Si une telle manière de voir était exacte, il y aurait dans la rétine trois zones concentriques d'accommodation intra-rétinienne répondant : *a*) à l'épithélium pigmentaire ; *b*) au ganglion horizontal de l'assise plexiforme ; *c*) à la formation de cellules amacrines résultant de l'ensemble des grains unipolaires ou spongioblastes.

Vaisseaux de la rétine. — La rétine des mammifères renferme seule des vaisseaux sanguins provenant de l'épanouissement de l'artère centrale de la rétine. Les capillaires forment des mailles horizontales arrondies et se terminant par des anses, dont quelques-unes seulement montent jusqu'à l'assise ganglionnaire plexiforme externe sans jamais s'engager dans son intérieur. Les artérioles, les veinules et les capillaires de cette formation vasculaire, isolés par l'alcool au tiers, apparaissent entourés de gaines périvasculaires tout comme dans le cerveau. Chez le Lapin, la région occupée par les faisceaux de fibres à myéline renferme seule des vaisseaux. Chez l'Homme, le Chien, le Chat, etc., ceux-ci forment deux réseaux superposés : un interne ou du ganglion optique, compris dans la couche des fibres du nerf optique et celle des cellules multipolaires ; un externe ou du ganglion rétinien, qui se distribue dans l'assise des cellules bipolaires et des grains unipolaires. Chez la Grenouille, le Triton, le Lézard, etc., la rétine est, au contraire, exsangue. Ses éléments nerveux sont nourris par diffusion du

plasma nutritif émis par le réseau capillaire hyaloïdien, qui double la couche limitante interne ou vitrée rétinienne.

La chorio-capillaire, la choroïde vasculaire et le Tapis. — La *chorio-capillaire* (1) est la membrane vasculaire qui double la limitante ou vitrée pigmentaire comme la membrane hyaloïde double la limitante ou vitrée rétinienne. La limitante pigmentaire, à l'inverse de la limitante interne, jouit d'une parfaite individualité, comme on peut le voir sur la rétine du Lézard ou du Caméléon, par exemple, après fixation par les vapeurs osmiques. Souvent, une ou plusieurs cellules pigmentaires ont été déplacées ou même enlevées. On voit alors la vitrée pigmentaire très mince, sans structure et à double contour, soulevée au-dessus de la base d'implantation des cellules pigmentaires ou tendue comme un pont quand elles sont tombées.

Chez les mammifères tels que le Bœuf ou le Mouton, et chez l'Homme, la chorio-capillaire est, comme son nom l'indique, uniquement formée de capillaires vrais disposés en réseau en dehors de la vitrée pigmentaire. Les mailles du réseau, très étroites et arrondies, ont à peu près le diamètre des bases d'insertion des cellules pigmentaires. Chaque cellule pigmentaire ne répond pas exactement à l'aire d'une maille vasculaire, mais peu s'en faut. De distance en distance et à intervalles presque réguliers, des sortes d'entonnoirs veineux se dirigeant vers la choroïde vasculaire reçoivent le sang efférent. Mais pour préciser les relations des vaisseaux sanguins avec l'épithélium pigmenté et prendre une bonne idée de la membrane conjonctive qui les renferme, il faut étudier la chorio-capillaire des poissons de grande taille, tels par exemple que l'Espadon. Sur cette membrane injectée et observée à plat, on voit que les capillaires dessinent une série de rosaces élégantes, rappelant celles des capillaires sanguins dans une coupe du lobule hépatique. Ils sont radiés autour d'un entonnoir veineux, qui occupe le centre de chaque rosace et sert de point de déversement à chaque groupe de capillaires, tout comme une veine sus-hépatique. Les capillaires radiés communiquent entre eux transversalement, et aussi de rosace à rosace sur les limites de celles-ci. De cette façon, le cours du sang est rendu continu dans toute la membrane. Ces vaisseaux sont tenus par une membrane fibreuse d'une extrême minceur, renfermant des noyaux multiformes appartenant à des cellules connectives minces et plates, et dont la direction croise en travers celle des capillaires radiés en passant droit sous le plan vasculaire, si la membrane a été disposée de façon que la surface répondant à l'épithélium pigmenté regarde en haut. En réalité, tous les capillaires ne sont engagés dans cette lame fibreuse, d'une minceur pelliculaire, que par une petite portion de leur surface externe. La lame fibreuse

(1) Basale pigmentaire de HENLE, lame vitrée d'ARNOLD.

semble passer en dehors et à leur contact comme un plan tangent. Ils font relief entre elle et la vitrée pigmentaire d'à peu près toute leur épaisseur, et sont réduits sur ce relief à leur paroi endothéliale. Entre la vitrée et la membrane fibreuse, leurs écarts sont occupés par une substance muqueuse amorphe. Ce dispositif, analogue à celui des vaisseaux capillaires d'un alvéole pulmonaire, est, on le conçoit, éminemment favorable aux échanges rapides entre le sang et l'épithélium pigmenté. Il indique, par la multiplication et le resserrement des mailles vasculaires, un mouvement d'échanges très actif entre cet épithélium pigmenté et les vaisseaux. De fait, comme je l'ai indiqué déjà (voy. t. I., p. 62), les capillaires charrient, outre les cellules lymphatiques ordinaires, des globules à pigment jaune et à granulations éosinophiles, des globules chargés de granulations graisseuses mûres ou intermédiaires (se colorant en rouge brique par l'éosine), et enfin nombre de cellules lymphatiques renfermant soit des grains, soit même des amas de pigment noir. Ce sont là, probablement, des matériaux d'apport ou de décharge du fonctionnement pigmentaire. En même temps, l'activité circulatoire de cet immense réseau de capillaires semble bien en rapport avec une distribution d'oxygène et de chaleur considérable à l'épithélium pigmenté (CHRÉTIEN).

En dehors de la chorio-capillaire, vient se disposer la *choroïde vasculaire* proprement dite, toute différente de l'épithélium pigmenté, et qui répond à une formation conjonctive parcourue par des vaisseaux et des nerfs bien connus en anatomie descriptive. Elle renferme les fusées artérielles et veineuses afférentes et efférentes des capillaires sanguins de la chorio-capillaire, ainsi que des vaisseaux sanguins propres et des nerfs que je n'ai pas à décrire ici. Sa constitution en tant que formation du tissu connectif est extrêmement variable, mais affecte constamment les caractères essentiels d'un tissu connectif modelé, formé de grands faisceaux conjonctifs entre-croisés lâchement par séries, comme chez l'Homme et chez la plupart des poissons osseux (ex. choroïde de l'Espadon), ou affectant par contre une ordonnance semi-tendineuse, comme c'est le cas chez le Mouton et le Bœuf. Chez eux, la charpente connective de la choroïde consiste en de grands faisceaux parallèles, entre-croisés par strates serrés et minces, de façon à déterminer, sur certains points, une décomposition de la lumière et des irisations comparables à celles de la nacre noire. C'est le *tapis*, qui n'existe pas chez l'Homme. Dans les intervalles des faisceaux conjonctifs ou bien à la surface des nattes formées par eux, reposent des cellules fixes du tissu conjonctif ordinaires et de nombreux chromoblastes, ressemblant non pas à ceux des animaux inférieurs, mais bien à des cellules connectives qui auraient été envahies par la pigmentation. Dans la choroïde de l'Espadon, ces chromoblastes sont ana-

stomatiques entre eux. Chez la plupart des vertébrés, ils sont répandus dans toute l'épaisseur de la choroïde vasculaire et dans le feuillet viscéral de la petite séreuse, tapissée par un endothélium continu, qui prolonge la cavité arachnoïdienne régnant autour du nerf optique, jusqu'à la région antérieure de la choroïde vasculaire.

Chez les poissons osseux, tels que l'Espadon, le Brochet, etc., la choroïde vasculaire se termine par une surface parfaitement lisse et d'un éclat de métal poli en dehors de la chorio-capillaire. C'est sur cette surface que repose la membrane fibreuse de la chorio-capillaire, sur le côté interne de laquelle les vaisseaux font relief vers l'épithélium pigmenté. Quand on a enlevé la chorio-capillaire comme une toile mince, on voit le segment postérieur de l'œil présenter l'aspect exact d'une cupule soit argentée (Espadon), soit dorée pour quelques poissons et constituant un véritable miroir, comme l'a fait remarquer ROUGET. Ceci est dû à ce que la choroïde se termine, sous la chorio capillaire, par une mince membrane vitrée élastique et sans structure, mais doublée d'une couche de petits cristaux en forme de bâtonnets aciculés, joints parallèlement les uns aux autres et formant des assises superposées. C'est la *membrane du tapis*. On voit ainsi que l'éclat métallique du tapis peut être obtenu par un dispositif variable. Chez le Bœuf et le Mouton, il résulte du mode d'entrelacement des assises minces de faisceaux fibreux parallèles, et chez les poissons d'un dépôt de cristaux doublant en ordre régulier une membrane spéciale. Ceci semble bien indiquer que le tapis a un rôle fonctionnel, même relativement important. De plus, chez les poissons, en dehors du tapis la choroïde vasculaire est fortement pigmentée. Son pigment, que de la sorte ne peuvent atteindre les rayons lumineux (tous réfléchis vers la formation épithéliale pigmentée, par la membrane du tapis agissant à la façon exacte d'un miroir), n'a donc pas à remplir de rôle dioptrique. Il s'agit probablement d'un rôle chimique, celui-là de toute importance puisque la pigmentation de la choroïde est constante.

La choroïde vasculaire exerce, outre qu'elle est le chemin des vaisseaux et le siège du pigment choroïdien, la fonction d'un tissu de soutien par rapport à la rétine et à la chorio-capillaire qui double celle-ci. On en a la preuve morphologique par la façon dont elle est constituée chez les cyclostomes. Chez les pétromyzontes (ex. *P. marinus*), elle forme en effet derrière la rétine une véritable cupule, comparable à celle du gland d'un chêne par rapport au fruit. Elle renferme des cellules globuleuses qui viennent au contact les unes des autres, et dont le protoplasma, transparent chez l'Ammocète, se charge progressivement chez l'adulte de granulations graisseuses. C'est donc là une formation de tissu fibro-hyalin, et non pas une formation adipeuse. Entre les cellules hyalines globuleuses, passent les vaisseaux et s'engagent des chromoblastes. Sur une coupe sagit-

tale du segment postérieur de l'œil, la cupule fibro-hyaline rétro-rétinienne affecte la figure d'un croissant, dont le plein est traversé par le nerf optique et dont les pointes, répondant à l'ora-serrata, servent d'appui à l'iris et au muscle ciliaire. Je ne décrirai pas ces dernières parties de l'œil, dont l'étude est faite dans tous les traités d'anatomie descriptive et qui ne présentent pas d'intérêt histologique direct.

§ 4. — NEURO-ÉPITHÉLIUM AUDITIF ET TERMINAISONS DU NERF ACOUSTIQUE.

Le *neuro-épithélium auditif* diffère du neuro-épithélium rétinien en ce qu'il est d'origine tégumentaire, bien que, comme la rétine, il ait pour fonction de recueillir et de rendre perceptible aux nerfs un mouvement vibratoire, et non plus de simples contacts. Il diffère également du neuro-épithélium olfactif en ce que ses cellules sensorielles n'émettent pas de prolongement nerveux comparable aux fibres nerveuses olfactives. Les cellules auditives ne sont donc pas davantage des cellules nerveuses que les cellules sensorielles des bourgeons du goût. Tout comme ces dernières, elles sont mises en relation avec les arborisations terminales des cylindres d'axe d'un nerf sensoriel, le *nerf acoustique*, sur le trajet duquel on trouve un ganglion particulier, dont la signification morphologique et le développement sont essentiellement comparables à ceux des ganglions des paires rachidiennes. Le neuro-épithélium auditif se différencie dans le revêtement épithélial du *labyrinthe membraneux*. Le labyrinthe n'est autre chose que la paroi de la *vésicule* ou *ampoule acoustique primitive*, extraordinairement modifiée et compliquée par une série de bourgeonnements et de plissements qui, vus au terme du développement, ne permettraient pas d'abord de supposer qu'un tel organe résulte de l'évolution d'une invagination ectodermique en forme de sac, primitivement comparable de tout point à la cupule, puis à la vésicule cristallinienne, et qui s'est détachée de l'ectoderme tégumentaire de la même façon.

Fossettes et ampoules auditives des invertébrés. — La constitution la plus simple qu'on puisse relever dans la série pour l'épithélium acoustique, est fournie par les fossettes auditives de certaines Méduses (*Mitrotrocha*, *Tiaropsis*). Chaque fossette auditive (1) est une petite cupule ouverte, produite par une simple dépression de l'ectoderme du bord adhérent du « vélum ». L'ectoderme de ces

(1) O. et R. HERTWIG, *Das Nervensystem u. d. Sinnesorgane d. Medusen*, Leipzig, 1878.

fossettes est formé de deux rangées de cellules superposées. Dans la rangée superficielle, la plupart des cellules épithéliales renferment une petite concrétion : l'*otolithe*. Dans la rangée profonde doublant la ligne des cellules à otolithes, les cellules ectodermiques se sont modifiées. Elles s'allongent comme des sortes de lanières, et leur pôle libre porte des cils ou soies raides — *soies acoustiques* : ce sont des cellules sensorielles. Les soies acoustiques sont en contact avec la face inférieure convexe des cellules à otolithes. On a donc ici affaire à une simple portion du tégument différenciée pour la fonction sensorielle, mais tendant déjà à se séparer du reste. Chez d'autres espèces, les fossettes auditives deviennent des ampoules auditives par suite du rapprochement et de la clôture de leurs bords. Les cellules à otolithes sont par suite incluses dans l'ampoule (1). Au-dessus d'elles, c'est-à-dire du côté de la surface, l'épithélium est formé de cellules cubiques ou plates. Au-dessous d'elles, c'est-à-dire du côté de la portion de « l'anneau nerveux » doublant à ce niveau l'épithélium, se disposent les cellules sensorielles à soies acoustiques. Une ampoule auditive complète avec tout son dispositif : cellules sensorielles formant une rangée acoustique, cellules épithéliales ordinaires, cellules à otolithes, est de la sorte substituée à la fossette acoustique primitive. En outre, chez les invertébrés et en particulier chez les mollusques, la cavité de l'ampoule acoustique, née comme chez les Méduses d'une invagination de l'ectoderme, se remplit d'un liquide particulier : l'*endolympe*. Chez les céphalopodes, cette cavité reste unie à la surface tégumentaire par un long canal à épithélium vibratile. L'épithélium qui revêt la surface interne de l'ampoule est formé de deux espèces de cellules : les unes, cubiques, sont en général pourvues de cils qui mettent en vibration l'endolympe et le ou les otolithes. Les autres, cylindriques, portent des soies raides et répondent à des cellules sensorielles soit isolées, soit réunies en une bande, tache ou *crête acoustique*. Dans ce dernier cas, la saillie de la crête est déterminée par la hauteur croissante des cellules sensorielles cylindriques, qui font relief à la surface interne de l'ampoule et sont d'autant plus hautes qu'elles sont plus voisines de la partie centrale de l'aire neuro-épithéliale. Chaque groupe de cellules sensorielles, chaque tache et chaque crête acoustique sont abordés par des filets nerveux terminaux, s'engageant dans les intervalles des cellules auditives et issus du nerf sensoriel.

H. FOL a suivi chez les mollusques le développement des otolithes. On en trouve soit un seul, sphérique, volumineux et formé de couches concentriques, soit plusieurs, d'apparence cristalline et réunis par une substance molle. Ils prennent naissance dans certaines cellules de la

(1) BALFOUR, *A treatise of comparative embryology*, vol. II, p. 423-424.

paroi de l'ampoule auditive non différenciées à l'état neuro-épithélial, par de petites concrétions calcaires (1). La cellule épithéliale s'en charge de plus en plus, devient turgide et proémine dans la cavité de l'ampoule en se pédiculisant de plus en plus. Enfin la cellule devient caduque avec l'otolithe qu'elle renferme, et se met à tourner dans l'endolymphe sous l'action des cils vibratiles des cellules épithéliales ordinaires.

Vésicule auditive des vertébrés et sa transformation en labyrinthe.

— Les vésicules auditives des vertébrés sont à l'origine tout aussi simples que celles des invertébrés; de telle sorte que la partie essentielle de l'appareil auditif présente dans la série tout entière une uniformité remarquable. La première ébauche apparaît à droite et à gauche sur la face dorsale de l'embryon, au niveau du cerveau postérieur, au-dessus de la première fente branchiale et de l'extrémité supérieure de l'arc hyoïdien. A ce niveau, l'ectoderme tégumentaire s'épaissit en une petite région circulaire qui bientôt s'invagine sous forme de *fossette auditive primitive* (2). Le fond de la fossette se met ainsi en contact avec le renflement ganglionnaire auditif issu, comme les ganglions embryonnaires des paires rachidiennes, d'une crête neurale, développée sur le pôle dorsal du névraxe un peu avant la fermeture de la gouttière cérébrale. L'ectoderme de la fossette auditive accuse déjà à ce stade son caractère neural en se stratifiant, à peu près à la façon de l'ectoderme de la fossette olfactive. De même du reste que le névraxe, chez les poissons osseux l'ébauche du neuro-épithélium acoustique est tout d'abord pleine. Elle ne se creuse une cavité que plus tard, après s'être complètement séparée de l'ectoderme tégumentaire. Elle se comporte ainsi de son côté, dans ce cas, comme une formation neuraxiale, bien qu'elle ne prenne pas son origine dans un bourgeon du névraxe plein, mais dans un bourgeon du tégument.

Par le rapprochement de ses bords suivi de leur soudure, la fossette auditive se transforme rapidement (troisième jour chez le Poulet) en une *vésicule auditive* de configuration piriforme, qui perd ses connexions avec la surface tégumentaire chez tous les vertébrés, sauf les sélagiens. Chez les poissons cartilagineux, en effet, la vésicule auditive, même transformée en un labyrinthe compliqué, demeure reliée à la surface cutanée par son pédicule primitif, étiré en un long tube grêle qui traverse la paroi crânienne et s'ouvre au dehors. Chez les autres vertébrés, ce même pédicule paraît fournir son origine au « recessus du labyrinthe » ou « canal endolymphatique » qui ne

(1) Les otolithes consistent en des cristaux de phosphate ou de carbonate de chaux.

(2) Chez l'embryon de Poulet, la fossette auditive apparaît à la fin du deuxième jour de l'incubation, chez le Lapin, vers le quinzième jour.

s'ouvre plus à l'extérieur, mais s'allonge sur la face dorsale (aqueduc du vestibule), et se renfle à son extrémité périphérique en une petite vésicule close, le « sac endolymphatique » répondant à son extrémité borgne.

Transformation de la vésicule auditive en un labyrinthe primordial. — Chez tous les vertébrés, la vésicule auditive, une fois constituée à l'état d'un sac piriforme dont le pédicule, allongé en un étroit canal, reste (sélaciens) ou ne reste pas (vertébrés ordinaires) ouvert sur le tégument, commence à se déformer par croissance inégale de ses parties et à perdre sa configuration sacculaire simple. Sur son pôle dorsal, elle développe les *canaux semi-circulaires*. Sur son pôle ventral (répondant au point où sa paroi, limitée par la vitrée de l'ectoderme réfléchi au pourtour de l'ampoule, confine au ganglion acoustique embryonnaire), elle différencie au maximum le neuro-épithélium auditif et esquisse le rudiment du dispositif qui répondra, chez les vertébrés supérieurs, à la *cochlée*.

Pour former les canaux semi-circulaires (1), la vésicule auditive pousse, sur son pôle dorsal et dans sa région antérieure, immédiatement en dehors du pédicule ou canal endolymphatique, deux évaginations ayant chacune la forme d'un disque creux, mais plat : — Tels seraient deux plis qu'on ferait avec les doigts sur une balle de caoutchouc, en pinçant un peu largement deux points de sa surface puis en étirant chaque pli. — L'une de ces évaginations est verticale, l'autre plus externe est horizontale. Seule, la partie marginale de chacun de ces disques creux se dilate par suite de la croissance inégale des parties du pli et est maintenue développée par l'endolymphé; tandis que dans le reste du disque les deux couches épithéliales s'affrontent par leur bord libre, puis se soudent. Il en résulte un canal ourlant chaque pli et communiquant par ses deux bouts avec la cavité générale de la vésicule auditive. A ce dernier niveau, mais sur une seule de ses extrémités répondant à son raccord avec la vésicule auditive, chaque canal semi-circulaire se renfle pour constituer son « ampoule ». Bientôt après, les feuilletts soudés de la partie centrale de chaque évagination discoïdale se résorbent, et il apparaît une lacune occupée par le tissu conjonctif embryonnaire. Un canal semi-circulaire est de la sorte détaché du reste de la vésicule sous sa forme définitive, celle d'une arche tubulaire. La partie dorsale et antérieure de la vésicule où confluent les canaux semi-circulaires primordiaux deviendra, chez les vertébrés supérieurs aux cyclostomes, ce qu'on appelle *l'utricule*.

(1) Voy. à ce sujet BÖTTCHER, Ueber Entwicklung und Bau des Gehörslabyrinths. Nach Untersuchungen an Säugethieren (*Verh. der Kaiserl. Leopold-Carol. Acad.*, t. XXXV).

(2) Comme on le voit, il n'y a tout d'abord que deux canaux semi-circulaires primordiaux, représentés chacun par l'évagination primitive en forme de disque plat et

En même temps qu'apparaissent les deux évaginations dorsale et dorso-latérale répondant aux deux canaux semi-circulaires primordiaux, on voit (par ex. embryon de Mouton de 20 millimètres) se développer, sur le plancher ou plutôt la paroi inféro-interne et ventrale de chaque vésicule auditive, la première ébauche du dispositif majeur et véritablement essentiel de l'organe de l'audition chez les vertébrés. Le ganglion acoustique embryonnaire, appendu aux côtés du cerveau postérieur exactement comme celui des paires rachidiennes, s'accole par sa partie renflée à la paroi de la vésicule auditive. Par son développement propre, il refoule celle-ci et lui fait faire un léger relief en dedans.

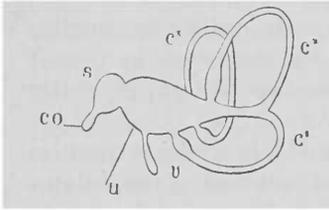


FIG. 833. — Schéma du labyrinthe membraneux des poissons, d'après WALDEYER.

u, utricule; — s, saccule; — co, cysticule correspondant au canal cochléaire; — c¹, c², c³, les trois canaux semi-circulaires; — v, recessus vestibuli ou aqueduc du vestibule.

A ce niveau, le neuro-épithélium augmente d'épaisseur en se stratifiant et dessine au-dessous du ganglion une crête. C'est ce que j'appellerai la *crête acoustique primordiale*; et c'est là ce qui sera aussi, chez les mammifères, ultérieurement l'origine de « l'organe de Corti ». La crête acoustique primordiale embrasse le relief du ganglion en se moulant sur lui. En dehors de la crête, sur le côté externe de celle-ci, la cavité de l'ampoule dessine une sorte de doigt de gant courbe, contournant le ganglion au delà de la crête. Ce diverticule, à peine développé chez les poissons (fig. 833. — co) et seulement indiqué légèrement chez les larves des cyclostomes, est l'origine même du canal cochléaire des mammifères. A ce stade, la vésicule auditive n'est pas subdivisée encore en utricule et en saccule; mais ce qu'on peut considérer comme le *labyrinthe primordial* est, par contre, établi dans sa partie essentielle. La complication de l'organe auditif n'ira pas plus loin chez les premiers vertébrés vrais, les cyclostomes. On peut donc le prendre chez eux avec avantage comme objet

creux des parties dorsale et dorso-latérale de la vésicule auditive primitive. Chez les seuls cyclostomes les choses restent ainsi, et il ne se développe que deux canaux semi-circulaires définitifs. Chez les autres vertébrés, il y en a trois : de ix verticaux et un horizontal (voy. fig. 833). KRAUSE a mis en lumière ce fait intéressant que les deux canaux semi-circulaires verticaux procèdent d'un dédoublement de l'évagination dorsale verticale, immédiatement extérieure au canal endolymphatique. Les parois épithéliales de cette évagination se rapprochent, puis se soudent non plus sur un seul point, mais sur deux points distincts, pour se résorber ensuite sur ces deux mêmes points. Entre ces deux points, il persiste donc une région où le diverticule primordial reste creux. Cette région commune aux deux canaux verticaux est l'ébauche du canal commun, ou sinus supérieur, des canaux verticaux adultes. La disposition observée chez les cyclostomes répond donc à l'état primordial du labyrinthe, et non à une rétrogradation organique.

d'étude du dispositif neuro-épithélial et nerveux de l'audition réduit à son maximum de simplicité morphologique, et conséquemment le mieux propre à mettre en lumière sa signification au point de vue élevé de l'anatomie générale.

Labyrinthe primordial des cyclostomes. — Le labyrinthe membraneux des cyclostomes n'est, en effet, autre chose qu'un labyrinthe à peine ébauché, tel que je viens de le décrire avec ses deux canaux semi-circulaires primitifs et sa crête acoustique primordiale, puis qui, s'arrêtant là en tant que complication des parties, a ensuite poursuivi jusqu'à l'état adulte et parfait le développement histologique de ses tissus. Il fournit ainsi le schéma de l'organe auditif des vertébrés tel qu'on peut supposer qu'il a été dès son origine.

L'organe auditif entier est contenu, aussi bien chez la Lamproie adulte que chez l'Ammocète, dans une capsule cartilagineuse affectant la forme d'un ovoïde à grand diamètre longitudinal, appendu de chaque côté au crâne cartilagineux dans les limites du cerveau postérieur répondant au ventricule rhomboïdal (fig. 834). A tous les niveaux, sur les coupes transversales du névraxe et des deux capsules auditives, on voit pénétrer dans chaque capsule un faisceau de fibres nerveuses acoustiques, par une perte de substance de la paroi cartilagineuse. Pour former cette voie d'entrée, en haut la paroi supérieure ou voûte de la capsule auditive, unie à la paroi du crâne, s'amincit en un biseau légèrement infléchi de haut en bas et de dedans en dehors. En bas, le cartilage capsulaire s'amincit lui aussi en un biseau dirigé parallèlement au biseau supérieur, mais en sens inverse. Il en résulte une sorte de canal, ou plutôt de fente à bords parallèles dans laquelle s'engagent les faisceaux nerveux tout le long de la capsule auditive. Ceux-ci, partis des régions latéro-dorsales du névraxe, descendent d'abord sur les côtés de celui-ci comme les fibres des racines postérieures. Puis ils s'engagent dans la fente et rejoignent un peu au delà, dans la capsule auditive, le ganglion acoustique occupant la partie inférieure (ventrale) ou plancher de celle-ci, au-dessous de la crête acoustique primordiale. — Il résulte de ce dispositif un point d'ores et déjà très intéressant : c'est que le ganglion nerveux et la crête acoustique placée au-dessus de lui, règnent longitudinalement sur toute la région postérieure de l'organe auditif, tout comme le ganglion spiral et l'organe de Corti dans une cochlée de mammifère. La différence essentielle est que, comme, ici il n'y a point de limaçon, il n'y a pas non plus de disposition spirale. A part cela, l'homologie saute aux yeux (1).

(1) Le ganglion acoustique occupe exactement ici la place de l'ébauche du ganglion spiral dans l'organe auditif d'un embryon de Mouton de 18 à 20 millimètres. Et de même, la crête auditive placée au-dessus et un peu en dedans de lui occupe aussi la place de ce que j'ai appelé la *crête auditive primordiale*, laquelle est l'origine, chez les mammifères, de l'épithélium de Corti.

Le ganglion acoustique, ainsi disposé sous forme d'une sorte de bande ganglionnaire, ne repose pas directement sur le plancher concave de la capsule auditive cartilagineuse. Il en est séparé par une

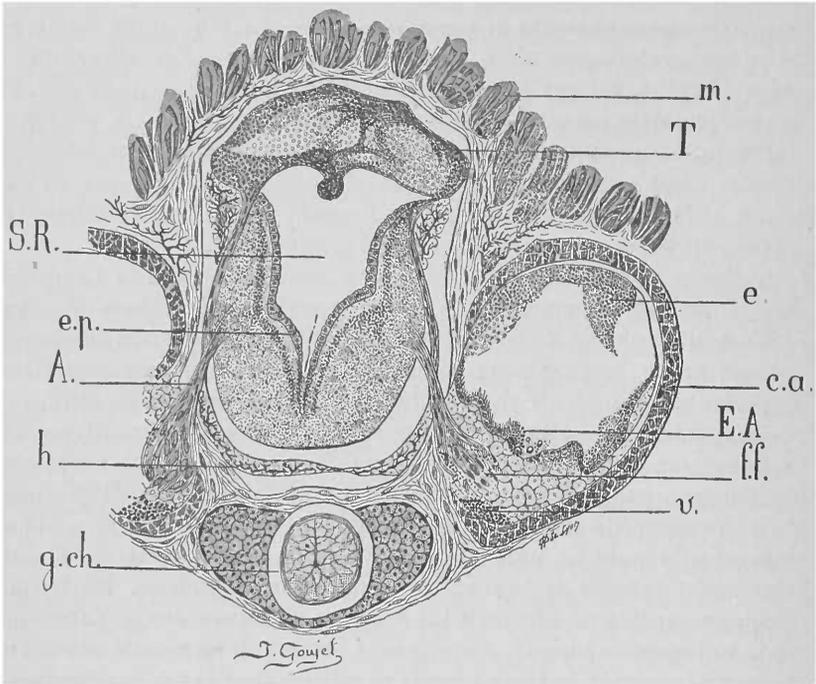


FIG. 834. — Coupe transversale du névraxe et des capsules auditives de l'*Ammocetes branchialis*. Fixation lente par le bichromate d'ammoniaque à 1 pour 200. Coupes à main levée sans durcissement ultérieur. — Eosine hématoxylique et conservation dans le baume du Canada. (Faible grossissement.)

SR, ventricule rhomboïdal; — ep, épithélium épendymaire doublé à petite distance par une ligne continue de cellules nerveuses ganglionnaires jeunes; — T, toit du ventricule rhomboïdal, tapissé par un seul rangée de cellules épendymaires plates et montrant on son milieu un œil pinéal; — A, faisceau des fibres nerveuses acoustiques, reliant le ganglion acoustique situé dans la capsule auditive au névraxe; — ff, ganglion acoustique formé de jeunes cellules nerveuses bipolaires: il est plongé dans une masse de tissu fibro-hyalin occupant le plancher de la capsule auditive; — ca, capsule auditive cartilagineuse; — EA, neuro-épithélium occupant le plancher au-dessus du ganglion et montrant une crête acoustique fœtale avec trois otolithes; — e, épithélium de la voûte de la capsule auditive; — v, grande veine subjacente au ganglion acoustique.

g.ch, gaine de la corde et corde dorsale; — m, feuillet musculaires; — h, tissu de soutènement périneuraxial.

masse épaisse de tissu conjonctif fibro-hyalin, dans les mailles duquel sont comprises des cellules globuleuses comparables à celles du nodule sésamoïde du tendon d'Achille des anoures (1). Au-dessous de ce

(1) Chez l'animal adulte, les cellules globuleuses du coussinet fibro-hyalin que je décris ici sont remplies de graisse et se présentent avec l'apparence de vésicules

coussinet élastique, entre lui et la paroi cartilagineuse de la capsule, règne un énorme sinus veineux, que sur les coupes transversales on trouve constamment turgide et distendu par le sang (fig. 834, *v*). Encore ici donc, une sorte d'appareil érectile est annexé à l'organe sensoriel comme c'était le cas, par exemple, dans l'organe du goût, le mieux comparable de tous à celui de l'audition si l'on ne considère que ses parties essentielles. — Au niveau même du ganglion, le tissu conjonctif, parcouru par des vaisseaux sanguins assez nombreux, revient au type lâche pour unir et séparer les cellules et les fibres nerveuses.

J'ai décrit avec détails le ganglion acoustique des cyclostomes à propos des centres nerveux périphériques (voy. t. II, p. 911). Je rappellerai seulement ici quelques points particuliers. Comme je l'ai indiqué, ce ganglion (fig. 835) est formé par deux espèces de cellules nerveuses, bipolaires et unipolaires. Le groupe des bipolaires est le plus superficiel et sous-tend, pour ainsi dire, la crête acoustique. En majorité, ses cellules sont groupées un peu en dedans de la crête. Elles envoient le plus volumineux de leurs prolongements (de signification protoplasmique ou réceptive), les unes directement à la crête, les autres au delà pour atteindre celle-ci plus loin. Le prolongement le plus grêle (cylindrique) de chacune de ces cellules s'engage au contraire dans la racine du nerf auditif, remonte le long du névraxe et l'aborde par son côté dorso-latéral comme je l'ai dit déjà. Le groupe des unipolaires est le plus profond et s'engage dans le coussinet fibro-hyalin qui dessine une capsule pour le recevoir, mais sans lui adhérer intimement : car le ganglion tout entier s'enlève en bloc avec la plus grande facilité. Les unipolaires sont géantes, de moyenne taille ou toutes petites, certaines de ces dernières ont même des caractères embryonnaires. Le prolongement unique se subdivise en T au sein d'un embrouillement de fibres occupant l'intervalle du groupe des unipolaires et du groupe des bipolaires. De cet embrouillement, on voit partir des pinceaux dont les uns s'engagent dans le plan des bipolaires, d'autres remontent vers le névraxe par la racine. Enfin, de distance en distance, on voit des pinceaux de fibres grêles, issus évidemment des unipolaires, qui croisent la direction du plan des cellules bipolaires et vont se terminer dans la crête acoustique. Ces fibres abordent la crête par sa portion la plus interne, traversent la vitrée et vont s'arboriser dans le neuro-épithélium, comme on le verra plus loin. Les cellules unipolaires, ou du moins une partie d'entre elles, ont donc, tout aussi bien que les bipolaires, la signification de cellules nerveuses sensorielles.

adipeuses. Mais chez l'Ammocète, toutes ces cellules sont globuleuses et remplies par un protoplasma transparent, tout comme dans la masse hyaline rétro-médullaire et péri-encéphalique constituée, comme je l'ai autrefois montré, par du tissu connectif hyalin de soutènement. Ce sont donc là, dès le début, des cellules hyalines, et non des vésicules adipeuses.

Revenons maintenant au labyrinthe membraneux. Dans sa région postérieure et moyenne, en arrière des deux canaux semi-circulaires, il affecte la forme générale d'une vésicule arrondie régulièrement dans ses trois quarts supérieurs, et se moulant sur la concavité de la capsule

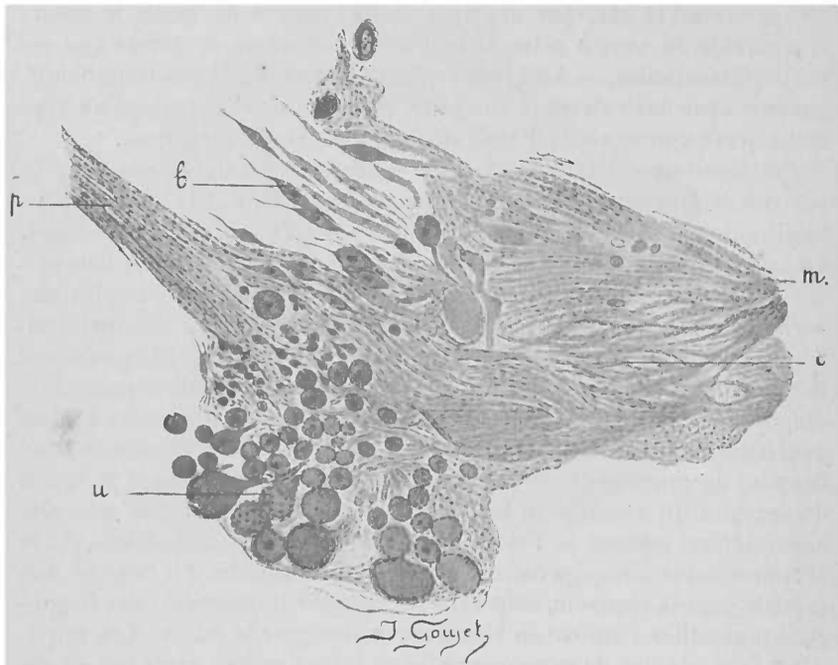


FIG. 835. — Ganglion acoustique du *Petromyzon marinus* adulte. Fixation lente par le bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100, coupes à main levée; coloration à l'éosine hématoxylique; conservation dans la glycérine, faiblement chargée d'éosine hématoxylique et saturée de sel marin. — (Ocul. 1, obj. 1 de Nachet (ancien), chambre claire.)

b, groupe des cellules bipolaires (acoustiques) : il est incomplet, le groupe entier occupe tout l'espace vide au-dessus de *p*, répondant au faisceau ventral de la racine du ganglion auditif; — *m*, fibres nerveuses, répondant aux prolongements réceptifs des bipolaires qui vont s'engager dans le neuro-épithélium acoustique le plus voisin; — *c*, prolongements nerveux comprenant des fibres réceptives (de signification dendritique) fournies les unes par les bipolaires, les autres par les unipolaires de diverse taille formant le groupe ventral *u* du ganglion.

cartilagineuse qu'elle double en dedans. C'est la voûte du labyrinthe. La portion mouvementée de celui-ci répond à son plancher, au-dessous duquel l'assise des bipolaires du ganglion acoustique passe en dessinant une légère courbe concave en haut, continuant la courbe générale de la vésicule acoustique. Dans toute sa portion répondant à la voûte, figurant en coupe transversale les trois quarts environ d'un cercle, la paroi de la vésicule acoustique double immédiatement, comme je l'ai dit, la capsule cartilagineuse. Mais elle ne lui est reliée que par des tractus conjonctifs obliques et très grêles; de telle sorte que la

moindre traction suffit pour l'en détacher. Cette paroi est très mince, formée sur le type des plans fibreux par des faisceaux connectifs parallèles, que relie une substance unissante réfringente. Les noyaux de ses cellules fixes sont nombreux et aplatis parallèlement à la surface, qui est lisse dans toute la moitié externe de la voûte et, au contraire, striée de sillons très rapprochés et parallèles les uns aux autres dans toute la moitié interne. Cette moitié interne est occupée par l'épithélium porteur de cils vibratiles courbés en crochet et fasciculés (fig. 836), dont j'ai donné la description complète plus haut (t. I, p. 564). Les pieds effilés des cellules épithéliales à crochets se replient à angle vif sous les corps cellulaires cubiques et s'insèrent au fond des sillons. Les plateaux porteurs de cils forment en se soudant une surface continue parfaitement lisse, sur laquelle les crochets se projettent librement dans l'endolymphe. Tous les crochets sont orientés de la même façon. La convexité de la faucille que représente chacun d'eux étant tournée du côté de la crête acoustique, c'est-à-dire regardant en bas, sa concavité regarde en haut. Quand les cils vibrent d'un mouvement régulier comme ceux d'un poignet battant la mesure, les crochets s'abaissent, se relèvent et s'abaissent derechef rythmiquement, en fouettant l'endolymphe par leur concavité et constamment dans le même sens. Les cellules

à crochets occupant dans chaque capsule auditive la moitié interne de sa paroi, leur mouvement de fouet se propage du voisinage de la crête acoustique au sommet de la voûte du labyrinthe, dans le sens des aiguilles d'une montre pour la vésicule auditive droite, et dans le sens inverse pour la gauche. A partir du sommet de la voûte ou un peu au delà, un épithélium bas formé par des cellules cubiques et non ciliées fait place aux cellules à crochets; il se poursuit sur toute la paroi externe jusqu'à la crête acoustique. Ce même épithélium non cilié se continue également dans les canaux semi-circulaires, où il devient prismatique et même cylindrique. Il présente au voisinage de la crête, un peu au delà de la courte dépression en doigt de gant située sur le côté externe de celle-ci (surtout marquée chez l'Ammocète et

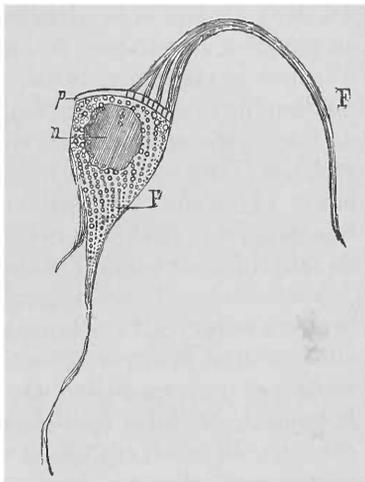


FIG. 836. — Une cellule épithéliale à cils vibratiles fasciculés de l'oreille interne de la grande Lamproie. Le protoplasma P présente une structure fibrillaire et granuleuse (fixation par l'acide osmique en solution dans l'eau à 1 pour 100), conservation dans la glycérine.

n, noyau; — p, plateau; — F, faisceau de cils vibratiles (400 diamètres).

répondant au rudiment d'un canal cochléaire à peine indiqué), une aire pigmentée qui est l'homologue du ruban épithélial vasculaire et pigmenté du canal cochléaire répondant à la lame des contours. Cette aire pigmentée a, en effet, ici exactement la même position par rapport à la crête acoustique que dans le limaçon avec l'épithélium de Corti.

Crête acoustique principale ou primordiale. — Sur le plancher de la vésicule acoustique largement développée en ampoule, en arrière des deux canaux semi-circulaires, au-dessus de l'assise des bipolaires du ganglion acoustique, la crête auditive prend place et se poursuit d'arrière en avant sous forme d'un ruban neuro-épithélial. Dans toute son étendue et aussi un peu en dedans et un peu en dehors d'elle, la paroi du labyrinthe membraneux adhère solidement au tissu conjonctif du ganglion. Dans ces mêmes limites, il se développe une épaisse membrane vitrée sous l'épithélium. C'est en majeure partie à l'interposition de cette vitrée que la crête acoustique doit son relief dans la cavité du labyrinthe et aussi sa configuration générale.

Voici comment : au moment où la paroi interne du labyrinthe membraneux se réfléchit sur le ganglion pour former le plancher de la vésicule auditive, la vitrée, sous l'épithélium à crochets, prend progressivement et très rapidement une épaisseur considérable. Au voisinage de la crête, les cellules épithéliales à crochets font place à des cellules cubiques, disposées également sur une seule rangée. Puis brusquement, immédiatement en dedans du neuro-épithélium, cette vitrée se développe en un énorme bourrelet de section hémisphérique, et parfois même étranglé à sa base. Au sein de ce bourrelet, qui longe comme un mur le côté interne du neuro-épithélium auditif, la substance fondamentale de la vitrée prend une figuration très élégante. Elle est formée dans tout le bourrelet d'assises concentriques serrées, traversées par une disposition rayonnante d'apparence fibrillaire.

A la surface du *bourrelet interne*, l'épithélium se modifie peu à peu. Là où l'on voit la disposition rayonnante de la vitrée sur les coupes transversales, ses cellules deviennent plus hautes et affectent soit la forme de fuseaux, soit celle de petites carafes à fond globuleux renfermant le noyau, et dont le segment supra-nucléaire est étiré en un col élargi sur son pôle libre. Sur leur pôle d'insertion, elles portent alors une série d'empreintes curvilignes interceptant des crêtes en relief, un peu comme les cellules génératrices du corps de Malpighi. Elles s'insèrent ainsi solidement sur des denticulations ou des sillons de la surface vitrée, formée d'une substance hyaline claire. Les cellules fusiformes, de leur côté, insèrent leur pied effilé dans de petites fossettes. Sur les plans-côtés des cellules, qui au niveau de leurs cols élongés ne se touchent pas, règne un ciment très réfringent et aussi très solide. Un tel épithélium rappelle celui de la « tectoria » du limaçon des mammifères. De fait, il sécrète lui aussi,

par sa surface libre, une membrane cuticulaire molle, qui s'étend du bourrelet à la surface de la crête acoustique comme une sorte d'étouffoir, et dans laquelle s'enfoncent les soies acoustiques des cellules sensoriellles. Comme elle est d'une délicatesse extrême, lorsqu'on pratique des coupes transversales de la crête acoustique, elle s'enlève en emportant avec elle les soies ou cils sensoriels : — c'est ce qui est arrivé

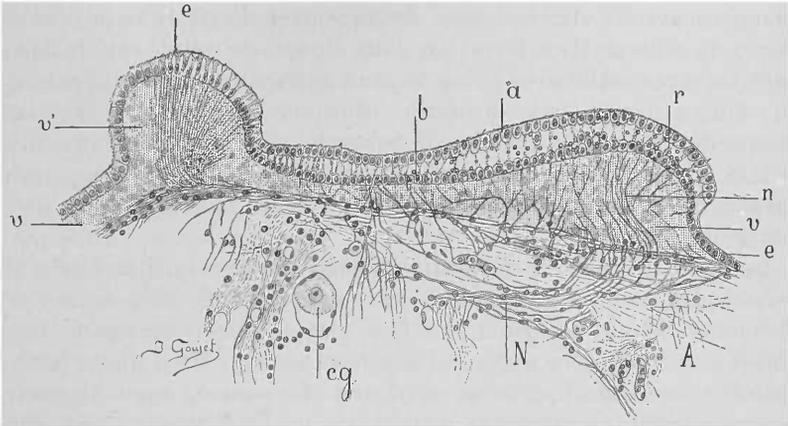


FIG. 837. — Coupe transversale d'une des crêtes acoustiques du *Petromyzon marinus*. Fixation par le liquide de Müller. Gomme, alcool, Eosine hématoxylique. (Faible grossissement.)

v, v, vitrée formant par ses développements successifs le *bourrelet interne*, v', et le relief propre de la crête acoustique ; — e, e, épithélium du bourrelet interne et de la pente externe de la crête acoustique ; — a, cellules sensoriellles (auditives), quelques-unes seulement portent des cils : ceux des autres ont été emportés par la tectoria sécrétée par l'épithélium e du bourrelet interne v' ; — b, cellules de soutien ; — r, espace, entre les corps des cellules de soutien et le fond des cellules sensoriellles, occupé par l'intrication des nerfs et des segments supra-nucléaires ascendants des cellules de soutien ; — N, faisceau des nerfs pénétrants, dont les fibres s'arborisent dans la vitrée sous forme de fibres de Remak avant de s'engager dans l'épithélium sensoriel ; — cg, cellule du ganglion acoustique coupée en travers au niveau de son globe : les autres n'ont pas été dessinées ; — A, tissu conjonctif subjacent à la crête acoustique et limitant la masse du ganglion acoustique.

sur la fig. 837, où beaucoup de cellules auditives paraissent dépourvues de cils (1).

(1) Il est très difficile de mettre en évidence, sur les organes auditifs, même les mieux fixés par un long séjour dans les bichromates (ce qui est ici la méthode de choix) cette formation cuticulaire molle dont je viens de parler et qui est manifestement l'homologue d'une « tectoria » de limaçon de mammifère. Comme la tectoria, partie du bourrelet, elle se projette au-dessus du neuro-épithélium et ne tient à rien par son autre extrémité, qui flotte librement dans l'endolymphe. D'autre part, si l'on inclut à la paraffine, les manipulations indispensables alors pour enlever celle-ci font vacuoler la tectoria et la détruisent. Pour la voir, il faut tourner la difficulté. Je fais des coupes à main levée non plus de façon à trancher la crête acoustique exactement en travers, mais obliquement de manière à obtenir à droite et à gauche d'elle une coupe du bourrelet interne. La membrane alors passe comme un pont sur la coupe oblique de la crête, tendue d'un bourrelet à l'autre. En manipulant et en montant, les coupes avec précaution, on arrive à la voir en place sur quelques-unes d'entre elles.

Immédiatement au delà du bourrelet interne, la vitrée s'amincit d'abord, puis derechef elle s'épaissit progressivement à la façon d'un talus. Sa hauteur maxima une fois atteinte, elle dessine un genou arrondi; puis elle semble s'écrouler brusquement en dessinant une gorge concave, telle qu'un fossé derrière un glacis. Le neuro-épithélium de la crête acoustique est disposé à la surface de cette vitrée. Il croît en épaisseur avec la vitrée et cesse brusquement d'exister au niveau du genou de celle-ci. Il est formé par deux espèces de cellules épithéliales, dont les corps cellulaires et les noyaux se superposent en apparence sur deux assises. L'assise profonde, continuant sur la vitrée la rangée unique des cellules épithéliales du bourrelet interne, répond aux corps et aux noyaux des *cellules de soutien*. L'assise superficielle, comme suspendue à distance de l'assise profonde, répond au rang des *cellules sensorielles*.

Le corps des *cellules de soutien*, renflé comme celui d'une bouteille à fond plat, renferme un beau noyau qui se colore intensément par l'hématoxyline et le carmin. Le fond plat de la cellule répond à son pôle d'insertion sur la vitrée, ici absolument lisse; il est limité par un épaississement basal mince et réfringent. Le segment supra-nucléaire de chaque cellule s'allonge en un très long col clair et réfringent, étiré en fibre d'autant plus haute qu'on remonte la pente interne de la crête acoustique et qu'on marche vers la région la plus épaisse du neuro-épithélium. Ce col se termine, sur la ligne des pôles libres des cellules sensorielles, dans les intervalles de celles-ci par un élargissement plat, figurant une sorte de petite phalange plus ou moins allongée. Quand la cellule a été mise en liberté par dissociation, cet élargissement revient sur lui-même et prend la forme d'un champignon aplati. Dans le protoplasma infra-nucléaire, tout aussi bien que dans celui situé au-dessus du noyau et dans le col, sont semées de grosses granulations graisseuses et pigmentaires tout à la fois, d'un jaune d'or quand on a coloré par le picrocarminate, et d'un rouge rubis quand on a employé l'éosine hématoxylique fortement éosinée.

Ce sont les cols, étirés en fibres, des cellules de soutien qui suspendent les cellules sensorielles à distance de la ligne basale des corps de ces mêmes cellules de soutien. Les cellules auditives proprement dites, affectant la forme d'un dé à coudre plein renversé la base en haut, sont en effet tenues par ces cols engagés entre leurs plans-côtés, comme le serait un gobelet pris entre les doigts de telle façon que son fond ne touchât pas le creux de la main. — Il faut ajouter que, parmi les cellules de soutien, certaines sortent du rang basal et reportent leur noyau dans l'espace compris entre la ligne profonde des corps et des noyaux des cellules de soutien ordinaires, et la rangée des cellules sensorielles suspendues par les segments périphériques de celles-ci entourant leurs plans-côtés comme les brins d'une corbeille ou les

doigts d'une main. Ces cellules déplacées émettent dans cet espace un plus ou moins grand nombre de branches horizontales, entrelacées au-dessous des cellules sensorielles et bourrées de granulations pigmentaires. On pourrait, à la rigueur, les considérer comme les éléments d'un fulcrum tangentiel ici réduit ou devenu abortif; car on n'observe cette disposition que là où le neuro-épithélium a acquis son maximum d'épaisseur, c'est-à-dire dans le plein de la crête acoustique.

Les *cellules sensorielles* ou *cellules auditives* ont, comme je l'ai dit, la forme d'un dé à coudre ou mieux d'une balle cylindro-conique, à base plane tournée vers la surface libre du neuro-épithélium. Sur leur pôle libre, se projettent droit les *soies* ou *cils acoustiques*, raides, élargis à leur base, ressemblant à des épines cylindro-coniques. Ces cils rigides, très réfringents, sans structure aucune, sont toujours extrêmement altérables. Tout comme les cils épendymaires et les bâtonnets de la rétine, ils vacuolent aisément, et alors ils se terminent par une sphère claire, granuleuse. Bien fixés, ils prennent l'aspect de véritables poils robustes et durs (*poils acoustiques* des auteurs). Ils sont implantés, comme les cils épendymaires et les bâtonnets et les cônes, sur une ligne de cuticulisatation ou limitante externe, continue sur les pôles libres des cellules sensorielles et ceux des cellules de soutien engagés dans les intervalles de celles-ci. La surface du neuro-épithélium, observée de champ, met en évidence une disposition cuticulaire analogue à celle que nous trouverons plus complexe dans l'épithélium de Corti. C'est une « couche réticulaire ». Vues de front, les cellules auditives se montrent comme autant de champs ronds ponctués par les cils acoustiques. Dans leurs intervalles, règnent des anneaux clairs. Entre ces anneaux, les élargissements terminaux des cellules de soutien prennent place au sein de la substance cuticulaire claire, sous forme de petites aires étroites, rappelant le profil d'une courte phalange.

Le protoplasma qui forme le corps des cellules acoustiques est granuleux et renferme un beau noyau que colorent intensément tous les réactifs de la chromatine. Dans la zone infra-nucléaire, sont accumulés des grains grassex pigmentaires, ayant à peu près les mêmes réactions histo-chimiques que ceux des cellules de soutien, mais infiniment plus petits, plus nombreux et serrés en ordre sensiblement régulier les uns à côté des autres.

Arrivons au dispositif nerveux. — Tous les nerfs qui abordent le neuro-épithélium répondent aux prolongements périphériques (de signification protoplasmique) des cellules nerveuses, soit bipolaires, soit unipolaires du ganglion acoustique. Ils abordent isolément, ou bien groupés par pinceaux, la membrane vitrée. Ils sont grêles comparativement aux énormes prolongements périphériques des cellules ganglionnaires, et ils résultent de l'arborisation préterminale de celles-ci.

Les pinceaux de fibres nerveuses pénétrantes croisent la direction des fibres nerveuses ganglionnaires qui, n'étant pas destinées à se terminer à ce niveau, passent obliquement sous la crête acoustique pour aller plus loin. Les fibres pénétrantes se relèvent pour aborder droit ou un peu obliquement la vitrée; puis elles s'y engagent et la traversent en se branchant en Y plusieurs fois. Ou bien elles y suivent un parcours oblique, souvent récurrent au voisinage du genou. Sur certains points, elles dessinent au sein de la vitrée des intrications plexiformes très élégantes. Sur l'origine des branches nerveuses montantes et le long des branches plexiformes engagées dans la vitrée, on voit des noyaux dont certains occupent les points nodaux des branches formant des plexus. Les branches nerveuses préterminales ont donc, dans le plein de la vitrée, la signification d'une arborisation du type de Remak. Mais toutes ont perdu leurs noyaux avant d'aborder le neuro-épithélium, qu'elles pénètrent par les intervalles des corps des cellules de soutien à la surface desquels elles déterminent des empreintes en forme de cannelures longitudinales.

Parvenues de la sorte dans l'espace qui sépare la ligne du corps des cellules de soutien de la rangée des cellules sensorielles, les branches de chaque arborisation nerveuse s'y embrouillent avec les cols étirés en fibres et les prolongements tangentiels des cellules épithéliales de soutien. Il en résulte une sorte de plexus dont on distingue mal les éléments constitutifs; car le long des fibres nerveuses, tout aussi bien que des expansions des cellules de soutien, se disposent des grains graisseux pigmentaires qui empêchent de différencier les unes des autres. Mais quand, sur un point d'une coupe, la membrane réticulaire se rompt et qu'une ou plusieurs cellules sensorielles font hernie sur la surface libre, on voit chacune d'elles tenue dans le cône des tiges des cellules de soutien. De plus, elle est entourée d'une gerbe de fines fibrilles nerveuses très nombreuses, montant droit sur les plans-côtés (ce qui répond à la striation de ceux-ci), et se terminant par des pointes libres très effilées, à la façon des poils d'une aigrette. Les tiges nerveuses sensorielles terminales occupent donc tout le pourtour des cellules auditives, et finissent librement au contact adhésif de leur surface dans leurs intervalles (exactement comme celles des bourgeons du goût). Quant au « prolongement nerveux » de ces cellules décrit par les auteurs, il répond ou bien à un col effilé d'une cellule de soutien que la cellule sensorielle a emporté avec elle, ou bien à une portion du pinceau de fibrilles nerveuses péricellulaires, également emporté par la cellule pendant la dissociation ou *paraissant* se continuer avec elle dans les coupes très minces, ici beaucoup moins instructives que les autres.

Au delà de la crête acoustique, sur la face concave du sillon dessiné par la chute parabolique de la vitrée qui limite cette crête en dehors, la

ligne des corps des cellules de soutien se continue par un épithélium, cubique et non cilié, tout comme à l'extrémité opposée. Cet épithélium, doublé encore sur un certain parcours par une vitrée épaisse, remonte sur la paroi externe de la capsule auditive et présente à ce niveau une zone pigmentée d'une certaine étendue dont j'ai parlé déjà. L'épithélium cubique ou prismatique, non cilié ni muni de crochets, se poursuit dans les canaux semi-circulaires. Là, il est porté sur une membrane fibreuse sillonnée de plis longitudinaux, c'est-à-dire parallèles à la marche du canal et dessinant des dents sur les sections frontales de celui-ci. Je ne poursuivrai pas plus loin l'étude analytique du labyrinthe primordial des cyclostomes; car j'ai seulement pour but d'en faire comprendre la signification essentielle en tant qu'organe primordial de l'audition chez les vertébrés, et ce but est d'ores et déjà atteint.

Schéma de l'organe auditif des vertébrés et signification de ses formations essentielles. — Dans une ampoule, restée globuleuse à sa partie postérieure où règne le neuro-épithélium issu de la crête auditive primordiale reposant sur le ganglion acoustique, et modifiée en avant par la formation des deux canaux semi-circulaires primordiaux, un liquide albumineux particulier, *l'endolymph*, est mis en vibration continue et régulière par le mouvement rythmique des crochets, portés par l'épithélium de la demi-paroi interne de l'ampoule. Dans ce liquide, oscillent des otolithes qui ici ont une constitution toute particulière rappelant leur origine cellulaire. On les trouve englués au-dessus des soies, à la surface de la crête acoustique, sous forme non pas de petits cristaux de carbonate de chaux, mais bien de petites sphères réfringentes à couches concentriques comme les otolithes des invertébrés. Ces sphères sont de diamètre variable. Les unes sont toutes petites; d'autres, renfermant à leur centre une substance que l'hématoxyline teint en violet tout comme des débris de noyau en voie de chromatolyse, sont de beaucoup plus volumineuses que les plus gros globules du sang et entourées seulement d'une croûte cristalline peu épaisse, formée de trois, deux feuillets concentriques ou d'un seul. Le centre de la majorité des otolithes est clair, sans structure. Souvent un otolithe est bicentré : chaque centre étant entouré de couches concentriques, et d'autres couches concentriques marginales enveloppant le tout. Enfin, il en est au centre desquels on voit un petit noyau ratatiné à peine altéré. Voici donc un premier point important : chez les premiers vertébrés tout comme chez les invertébrés observés par FOL, les *otolithes ont une origine cellulaire*. Les plus petits d'entre eux, chez les cyclostomes, proviennent toutefois probablement de simples sécrétions intra-protoplasmiques; car ils sont d'un volume très inférieur à celui de n'importe quelle cellule épithéliale du labyrinthe membraneux. Ainsi

s'établit la transition avec les otolithes des vertébrés ordinaires, qui sont de véritables cristaux munis de facettes isolés ou agglomérés, et non plus jamais des cellules entières calcifiées, puis devenues caduques dans l'endolymphé.

Le neuro-épithélium, d'origine purement tégumentaire, est essentiellement formé : 1° par des *cellules de soutien* traversant comme des pieux toute son épaisseur à la façon des fibres de Müller de la rétine, et assurant ainsi la continuité du revêtement épithélial tant sur le pôle libre qu'à la surface de la vitrée du labyrinthe. En dedans comme en dehors de la crête acoustique primordiale, ces cellules de soutien continuent le rang des cellules ordinaires, non différenciées : ce sont des cellules épithéliales simplement modifiées pour leur fonction de soutènement. 2° le neuro-épithélium contient en outre les cellules sensorielles ou *cellules auditives*, dont la première et la dernière, aux deux extrémités de la crête acoustique, apparaissent sans transition au-dessus du rang des cellules de soutien, et sont suspendues à distance du corps de ces dernières par leurs cols étirés en baguettes, exactement comme un gobelet un peu trop large dans une corbeille à brins parallèles montants. Ces cellules des deux ordres se terminent du côté de l'endolymphé par une limitante, doublée d'une formation réticulaire molle traversée par les cils acoustiques droits des cellules sensorielles. D'un bourrelet régnant sur le côté interne du neuro-épithélium ainsi constitué, part une molle et mince membrane cuticulaire (*tectoria*), sécrétée par l'épithélium du bourrelet, et dont l'extrémité flottante se projette sur la crête, comme un étouffoir engluant les otolithes. Enfin, en regard de la crête acoustique, sur la face externe du labyrinthe membraneux, se développe sur une certaine étendue une *aire épithéliale pigmentée*.

Dans le neuro-épithélium de la crête acoustique, les prolongements périphériques, réceptifs, des cellules du ganglion auditif, viennent s'arboriser entre les cellules auditives en les enveloppant chacune d'une gerbe de tiges nerveuses fibrillaires terminales. Les prolongements centraux, cylindraxiles de ces mêmes cellules, forment par leur ensemble les faisceaux radiculaires du nerf acoustique, émis tout le long du ganglion. Ces faisceaux remontent sur les parties latérales du cerveau postérieur. Ils pénètrent dans sa région dorso-latérale, et vont porter leur pôle d'application dans les ganglions sous-épendymaires échelonnés sur les côtés dorso-latéraux du ventricule rhomboïdal, représentant chez les cyclostomes le quatrième ventricule des vertébrés supérieurs.

Dans un tel labyrinthe, il n'y a point de périlymphe libre. Les espaces de la périlymphe des vertébrés supérieurs sont donc des formations secondaires, comparables de tout point à la grande cavité arachnoïdienne comme le montre d'ailleurs l'étude de leur développement.

Dans le labyrinthe en apparence énormément compliqué des mammifères, nous retrouverons toutes les formations essentielles qui viennent d'être décrites, et, dès lors, leur signification morphologique sautera pour ainsi dire aux yeux.

Labyrinthe définitif des vertébrés supérieurs. — Chez l'embryon des mammifères, après la formation des canaux semi-circulaires qui sont au nombre de trois par suite du dédoublement du canal vertical primitif en deux canaux verticaux secondaires, la partie inféro-postérieure de la vésicule auditive subit des modifications aboutissant à la formation du *sacculé* et au développement du *canal cochléaire* (fig. 838 et 839). Elle se sépare de plus en plus de la portion antérieure, confluent des canaux semi-circulaires ou *utricule*, par un repli

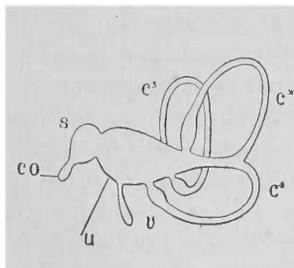


FIG. 838. — Schéma du labyrinthe membraneux des poissons, d'après WALDEYER.

u, utricule; — s, sacculé; — co, cysticulo répendant au canal cochléaire; — c1, c2, c3, les trois canaux semi-circulaires; — v, aqueduc du vestibule.

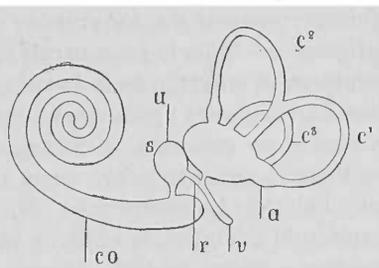


FIG. 839. — Schéma du labyrinthe membraneux des Mammifères.

u, utricule; — s, sacculé; — co, canal cochléaire; — c1, c2, c3, canaux semi-circulaires; — a, ampoule; — v, aqueduc du vestibule; — r, canal de réunion.

qui s'accuse au point qu'entre les deux la communication ne se fait plus que par un canal très étroit (le *canal utriculo-sacculaire*). Comme ce repli se forme précisément au point d'où part le canal endolymphatique, il en résulte qu'en définitive ce dernier s'ouvre à peu près au milieu du canal utriculo-sacculaire. Le canal endolymphatique semble par suite se diviser, à son origine, en deux branches courtes communiquant : l'une avec l'utricule (confluent des canaux semi-circulaires), l'autre avec la portion inféro-postérieure de l'ampoule qui s'en est séparée, et qui porte désormais le nom de *sacculé*.

Un second étranglement sépare le sacculé du *canal cochléaire* en voie de croissance. Ce rétrécissement, très accusé, persiste sous forme d'un canal appelé par HENSEN, qui l'a découvert, *canalis reuniens* ou « canal de réunion ». Le canal cochléaire lui-même s'allonge considérablement et s'enroule en formant des tours de spire — deux tours et demi chez l'Homme. Dans ce mouvement, sa paroi interne entraîne la crête acoustique embryonnaire primordiale

et la tourne en hélice autour de l'axe virtuel centre du mouvement. Le ganglion embryonnaire suit la crête primordiale et devient le *ganglion spiral*, tandis que la crête tournée en hélice forme *l'organe de Corti*. Une portion toutefois du ganglion ne se mobilise pas : c'est sa partie antérieure. Elle constitue le *renflement gangliforme de Scarpa*, dont les fibres nerveuses réceptives desservent l'utricule et le saccule, et se terminent dans les « taches acoustiques » de ceux-ci. Dans chacune des ampoules des canaux semi-circulaires, il se forme une « crête acoustique secondaire », également desservie par des fibres nerveuses sensibles issues du ganglion de Scarpa. Le labyrinthe membraneux a pris, de la sorte, sa complexité et sa constitution définitives.

Développement du labyrinthe osseux et des espaces périlymphatiques. — Mais la configuration du labyrinthe change encore considérablement en vertu de la façon spéciale dont se développent le labyrinthe cartilagineux, puis osseux (squelette du labyrinthe membraneux homologue de celui du névraxe), et les espaces périlymphatiques homologues, de leur côté, de la cavité arachnoïdienne. Je rappellerai d'abord sommairement les stades de ce développement. On sait qu'à l'origine, la vésicule auditive épithéliale s'enfonce dans le mésoderme embryonnaire. Bientôt cette vésicule, séparée de l'ectoderme tégumentaire et limitée de tous côtés par sa vitrée (reflet de celle de l'ectoderme à son pourtour), s'entoure d'un réseau de vaisseaux sanguins analogue à celui constituant la pie-mère primordiale. Au niveau de ce réseau vasculaire enveloppant, le tissu conjonctifs'organise rapidement en une membrane, origine de la *paroi fibreuse du labyrinthe*. Beaucoup plus en dehors, ce même tissu conjonctif différencie une capsule de tissu fibreux, puis cartilagineux embryonnaire enveloppant à distance la vésicule auditive, tout comme l'arc neural le fait pour le névraxe. Dans l'intervalle, il évolue sous forme de tissu muqueux exactement aussi comme autour du névraxe. Seulement, l'évagination secondaire des canaux semi-circulaires survenant ensuite, la convexité de ceux-ci finit par rejoindre le périchondre fœtal de la capsule cartilagineuse et par s'appliquer presque immédiatement contre lui ; tandis que leur face concave reste séparée du cartilage par une masse épaisse de tissu muqueux. La capsule cartilagineuse se fermant ensuite pour les envelopper en contournant cette masse muqueuse, il en résulte que les canaux semi-circulaires membraneux n'occupent pas le centre de la masse muqueuse périlabyrinthique, mais bien touchent la paroi des canaux semi-circulaires cartilagineux dans toute l'étendue de ceux-ci par leur bord convexe. Le reste du canal cartilagineux est occupé par un tissu muqueux délicat : disposition qui reste permanente chez le Rat, où ce tissu muqueux persiste et renferme chez l'adulte des cellules pigmen-

taires rameuses (chromoblastes), comme l'a indiqué RUEDINGER (1). Mais chez la plupart des vertébrés, la masse muqueuse intermédiaire au labyrinthe membraneux et au labyrinthe cartilagineux évolue autrement. Tout comme au pourtour du névraxe, le tissu muqueux se résorbe peu à peu et il ne subsiste de tissu conjonctif que le long des branches vasculaires. Il en résulte une série de cavités occupées non plus par la mucine et le réseau des cellules étoilées du tissu muqueux, mais bien par un liquide aquiforme, la *pérylymphe*. Ces cavités communiquent en fin de compte toutes entre elles; et le vestibule membraneux se trouve ainsi séparé du vestibule cartilagineux, puis osseux, par les cavités de la *pérylymphe* traversées seulement de distance en distance, tout comme la cavité arachnoïdienne, par des tractus connectivo-vasculaires constituant les *ligamenta labyrinthi* de RUEDINGER. Même évolution de la masse muqueuse dans les canaux semi-circulaires. Le canal membraneux, sauf au niveau de son bord convexe où il touche le périchondre devenu le périoste du canal osseux, est relié à la paroi squelettale par une série de tractus pour la plupart vasculaires (*ligamenta canaliculorum*), dont les mailles sont occupées par la *pérylymphe*. La *pérylymphe* des canaux communique librement avec celle entourant l'utricule et le saccule, et suspend ainsi le labyrinthe membraneux dans un milieu liquide.

Au niveau du canal cochléaire, des transformations analogues, bien qu'en apparence plus complexes, conduisent à la formation du limaçon et de ses deux rampes. Ce canal, au moment où il n'a encore décrit qu'un demi-tour d'hélice, est aussi, lui, plongé dans un tissu conjonctif embryonnaire, au sein duquel se différencie à distance une capsule de tissu conjonctif modelé fœtal tout d'abord, puis devenant cartilagineux tout comme celle du vestibule, qu'elle prolonge. C'est à l'intérieur de sa capsule que le canal cochléaire s'allonge et se tourne en hélice. Dans ce mouvement, il reste constamment appliqué contre la face interne de la capsule, entraînant avec lui dans l'axe de l'hélice le ganglion acoustique qui lui est accolé et qui devient ainsi le ganglion spiral, les faisceaux de ses fibres radiculaires qui deviennent ceux du nerf cochléaire, les vaisseaux ganglionnaires et le tissu conjonctif jeune du ganglion et de ses faisceaux nerveux efférents. C'est le tissu conjonctif jeune, ainsi amené dans l'axe de l'hélice par l'entraînement même du ganglion, qui constitue l'origine de l'axe du limaçon (columelle et modiulus), de la lame spirale osseuse, de la rampe vestibulaire et de la rampe tympanique limacéennes. Le ganglion embryonnaire, tourné et développé en hélice par le mouvement spiral de croissance, monte autour de cet axe avec la crête acoustique

(1) RUEDINGER, in *Manuel de Stricker*, édition anglaise de New-York, p. 987, 1872.

primordiale qui lui adhère. Le plancher neuro-épithélial du labyrinthe primordial et le ganglion qui le double, sans perdre leurs connexions, croissent comme s'ils s'étiraient en un ruban spiral, montant sur l'axe embryonnaire du limaçon comme une corde sur une toupie. C'est là pourquoi, dans le canal cochléaire complètement développé, la crête acoustique primordiale, transformée en organe de Corti, est exclusivement en rapport avec la lame spirale, et non pas avec la lame des contours du limaçon.

Cela posé, le tissu conjonctif embryonnaire qui remplit la cavité de la capsule cartilagineuse du limaçon subit l'évolution suivante : Dans l'axe du limaçon, il se différencie sous forme de tissu conjonctif modelé (fibreux embryonnaire) tout autour du nerf cochléaire et des vaisseaux pénétrant avec lui dans la capsule cartilagineuse, tout autour aussi des fascicules nerveux, des groupes de cellules ganglionnaires et des vaisseaux sanguins qui partent de l'axe pour se rendre au canal cochléaire. Tout ce tissu fibreux s'ossifie plus tard comme un os de membrane et constitue l'axe osseux du limaçon et sa lame spirale. D'autre part, une large bande de tissu fibreux embryonnaire s'organise sous la capsule cartilagineuse, doublant sa paroi et étendant considérablement son péri-chondre interne. De cette bande fibreuse partent, entre chaque tour de spire du canal cochléaire et suivant le milieu de ses écarts spiraux, des bandelettes fibreuses rejoignant la columelle et se fondant en une cloison spirale qui monte tout du long entre les différents tours d'hélice du canal cochléaire membraneux. Il s'ensuit que ce dernier se trouve, en fin de compte, logé à l'intérieur d'un canal fibreux spiral plus large que lui : c'est l'ébauche du canal spiral. — Au-dessus et au-dessous du canal cochléaire, entre lui et la cloison fibreuse séparant les tours de spire, le tissu conjonctif évolue non plus en tissu fibreux, mais en tissu muqueux sous forme de deux cordons spiraux. Ceux-ci subissent tous les deux, de la base du limaçon à son sommet, l'évolution cavitaire tout comme le tissu muqueux péri vestibulaire et péri canaliculaire. A la place du tissu muqueux résorbé, la périlymphe prend place et ainsi prennent naissance les deux rampes périlymphatiques. L'une, située au-dessus du canal cochléaire, est le prolongement de la cavité périlymphatique du vestibule et des canaux semi circulaires : c'est la *rampe vestibulaire*. L'autre, située dans chaque tour de spire au-dessous du canal cochléaire, est la *rampe tympanique*. Au niveau de la coupole du limaçon, répondant au dernier tour de spire et à la terminaison en cul-de-sac du canal cochléaire, les deux rampes, une fois produites par suite de la résorption progressive du tissu muqueux des deux cordons spiraux, communiquent l'une avec l'autre : si bien que la cavité de la périlymphe devient continue sur tout le pourtour du labyrinthe membraneux.

En même temps que se développent les rampes, le canal cochléaire

change de forme par suite de la distension des deux rampes par la périlymphe. Celle-ci gonfle les rampes et déprime fortement les parois du canal membraneux, qui sont à ce niveau réduites à l'épithélium doublé d'une mince membrane fibreuse et vasculaire. Comme, en dehors, la paroi du canal cochléaire adhère largement à la bande fibreuse qui double la capsule cartilagineuse, tandis que, du côté de l'axe du limaçon, elle n'adhère à la lame spirale fibreuse de celui-ci que sur une petite étendue, la pression de la périlymphe occupant les rampes, déforme, aplatit et tend seulement horizontalement la voûte et le plancher du canal cochléaire membraneux. La voûte, ou paroi vestibulaire du canal cochléaire membraneux, répond à la *membrane de Reissner* de la cochlée. Le plancher répond à la *membrane basilaire* ou paroi tympanique, qui porte le neuro-épithélium acoustique de Corti. La voûte et le plancher convergent l'un vers l'autre pour s'insérer sur les lèvres de la lame spirale fibreuse; la portion externe de la cochlée membraneuse reste adhérente au périchondre de la capsule cartilagineuse. Quand, alors, on coupe le canal cochléaire en travers, sa section apparaît triangulaire, à sommet obtus répondant à la lame spirale, à base répondant au périchondre de la capsule cartilagineuse chez le fœtus.

Le limaçon fœtal, ainsi constitué, ne ressemble pas du tout au limaçon définitif qui a subi l'ossification. Celle-ci s'effectue tout entière aux dépens du tissu conjonctif modelé. Le limaçon osseux est un os fibreux. La capsule cartilagineuse primitive, comme l'a démontré BÖTTCHER (1), n'est en effet qu'une formation squelettale provisoire et en quelque sorte directrice. Elle évolue comme tout os cartilagineux; et son tissu osseux spongieux entre dans la constitution de l'os pétreux issu également d'un modèle cartilagineux, dont la capsule devient partie intégrante. Mais en dedans d'elle, la large bande fibreuse embryonnaire qui la double détache sa lame la plus interne sous forme d'une capsule secondaire très mince, qui subit l'ossification périostique (*lame des contours*), la poursuit dans la cloison hélicoïdale du canal spiral, et se raccorde à l'axe du limaçon. Celui-ci également s'ossifie par voie périostique, tant dans sa partie columellaire et modiolaire que dans sa lame spirale, terminée en haut sous la coupole par le crochet (*hamulus*), et subdivisée dans sa portion montante en deux lèvres: l'une vestibulaire insérant la membrane de Reissner, l'autre tympanique insérant la membrane basilaire (fig. 840). Comme la voûte du crâne, le limaçon osseux a donc la signification d'un os de membrane. C'est pour cela que sa paroi externe est lisse et continue, et qu'on peut encore l'énucléer chez l'enfant du tissu

(1) A. BÖTTCHER, Ueber Entwicklung und Bau der Gehörlabyrinths. Nach Unters. an Säugethieren (*Verhandl. d. K. Leopold. Car. Acad.*, t. XXXV).

spongieux du reste de l'os pétreux. Le vestibule et les canaux semi-circulaires se comportent pour s'ossifier exactement de même, et peuvent s'isoler de l'os pétreux de semblable façon dans les premières années de la vie. — Toutes ces notions préliminaires étaient indispensables avant d'aborder l'étude analytique du canal cochléaire adulte et de l'organe de Corti des mammifères et de l'Homme.

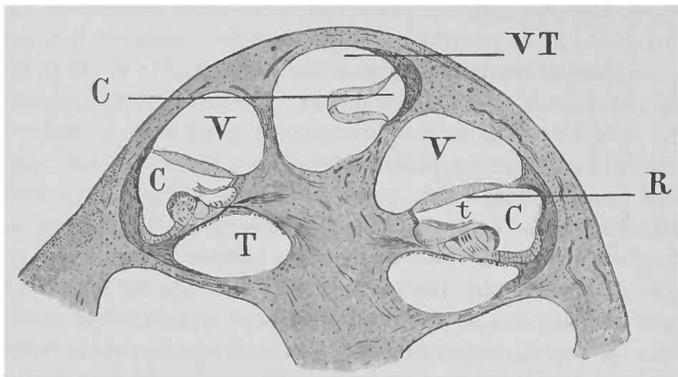


FIG. 840. — Coupe sagittale parallèle à l'axe du limaçon du Cochon d'Inde faite après l'action du chlorure d'or et de l'acide formique, et la décalcification par l'acide formique. La figure répond au dernier tour de spire, et à la terminaison du canal cochléaire et la fusion des deux rampes. (D'après RANVIER.)

V, rampe vestibulaire; — T, rampe tympanique; — VT, les deux rampes fusionnées; — C, C, C, canal cochléaire; — R, membrane de Reissner; — t, tectoria ou membrane de Corti.

Canal cochléaire et organe de Corti. — Si l'on examine une coupe exactement axiale du limaçon (du Cobaye, par exemple), faite après l'avoir convenablement fixé par l'acide osmique puis ensuite décalcifié, et enfin après coloration par le picrocarminate, le carmin aluné ou l'éosine hématoxylique (1), on distingue facilement

(1) Pour avoir de bonnes préparations de l'ensemble de l'organe de Corti, il faut faire des coupes axiales du limaçon après avoir fixé dans leur forme les éléments délicats qu'il contient. Pour y arriver, j'ai toujours suivi le procédé général indiqué par RANVIER dans son *Traité technique d'Histologie* (2^e édition, p. 763 à 766). Le meilleur objet d'étude est le limaçon du Cobaye, dont la lame des contours est presque à nu dans la caisse du tympan et se laisse facilement entamer par le scalpel. Quand le limaçon a été convenablement dégagé sur l'animal qu'on vient de sacrifier, on le place dans une solution d'acide osmique à 1 pour 500 dans la solution physiologique de sel marin à 7 pour 1000. On pratique des fenêtres à la lame des contours de l'organe maintenu dans cette solution même, en le saisissant avec une pince et en attaquant sa paroi osseuse avec le scalpel; puis on l'abandonne dix à douze heures dans la solution et il est alors fixé. J'ai aussi obtenu de bonnes préparations en enlevant le limaçon aussitôt ouvert de la solution osmique, puis en le suspendant par un fil au-dessus d'une solution forte, à 1 pour 100, d'acide osmique dans la chambre humide. Au bout de douze heures ses éléments sont fixés, et on procède à la décal-

tout le dispositif limacéen ou du moins ses parties essentielles. L'axe du limaçon est creusé pour recevoir la branche cochléaire du nerf acoustique qui, en montant, diminue progressivement de diamètre parce qu'elle émet successivement, sur une rampe hélicoïdale continue, ses rameaux formant, dans la lame spirale, une nappe de fibres nerveuses

cification lente dans une solution abondante et faible, à 2 pour 1000, d'acide chromique dans l'eau distillée. L'écueil de toute cette manipulation, c'est la rupture de la membrane de Reissner sous l'influence du dégagement de gaz qui se produit pendant la décalcification. Cette rupture est moins fréquente quand on a achevé la fixation dans les vapeurs osmiques, parce que — je le crois du moins — ce mode de fixation donne à la membrane de Reissner une consistance plus ferme en vertu de ce fait que les vapeurs osmiques l'atteignent dans les tours de spire supérieurs du limaçon sans qu'elle ait été tout d'abord gonflée par l'eau de la solution aqueuse d'acide osmique, qui n'a que peu séjourné dans le canal cochléaire si celui-ci a été ouvert, et s'est en tout cas égouttée presque aussitôt.

La décalcification opérée, on peut colorer en bloc avec le carmin aluné, puis inclure dans la paraffine et faire des coupes axiales avec le microtome. Mais cela est difficile et, pour obtenir des préparations instructives et bien orientées, mieux vaut traiter par la gomme et l'alcool, puis faire des coupes à main levée, qui seules permettent une orientation parfaite. On reçoit ces coupes dans l'eau; puis on les examine dans la glycérine ou on les monte dans la résine Dammar, après les avoir fait passer par l'alcool fort, l'essence de bergamote et celle de girofles. Si l'on n'a pas coloré en bloc, on traite ces coupes par le picrocarminate dans la chambre humide, ou bien on les colore, avant de les monter dans la résine Dammar ou le baume du Canada, par l'éosine hématoxylique faible qui donne des préparations d'une grande beauté. Mais ces préparations foncent et finissent par noircir si on les monte dans la glycérine, comme toutes celles d'ailleurs fixées par l'acide osmique, puis colorées soit par l'hématoxyline, soit par l'hématéine.

La fixation par l'acide osmique permet également d'obtenir les meilleures préparations par dissociation des divers éléments constitutifs du canal cochléaire et de l'organe de Corti. Dans ce cas, il ne convient pas de faire passer le limaçon par la gomme et l'alcool. On obtient de bonnes préparations de ces éléments isolés de la façon suivante : Après avoir fixé le limaçon par la solution osmique comme il a été dit plus haut, on le laisse dégorger dans l'eau distillée après l'avoir largement ouvert d'un coup de ciseaux; puis on l'abandonne pendant huit ou dix jours dans l'alcool dilué au tiers. On le porte ensuite dans un petit flacon renfermant de l'alcool au tiers neuf; on bouche fortement ce flacon exactement rempli, puis on le fixe avec de la cire à modeler sur les branches d'un diapason actionné par un courant interrompu. On fait vibrer ce diapason à différentes reprises; et, quand on voit que l'alcool dilué du flacon est devenu semblable à une émulsion (ce qui tient à ce qu'en grande majorité les éléments dissociables ont été détachés par la trépidation soutenue et rythmique du diapason), on enlève ce flacon et on le laisse reposer. Les éléments mis en liberté gagnent le fond et forment un sédiment. On enlève alors avec une pipette l'excès d'alcool au tiers, et peu à peu on ajoute de l'eau qui se substitue au fur et à mesure à l'alcool. On peut maintenant ajouter du picrocarminate qui achève de colorer les éléments dissociés. On enlève ensuite le picrocarminate comme on avait fait de l'alcool au tiers, et l'on ajoute soit directement de la glycérine, soit auparavant quelques gouttes de solution osmique qui achève de fixer les éléments déjà colorés. Une goutte de cette glycérine, prise au fond du flacon avec une pipette et déposée sur la lame de verre, puis recouverte d'une lamelle, renferme à peu près tous les éléments du canal cochléaire et il est facile alors de les observer.

rayonnantes. Ces fibres vont rejoindre chacune une cellule nerveuse du ganglion spiral, lui aussi disposé suivant une hélice et réalisant une formation ganglionnaire montante et rubanée (fig. 841). La lame spirale

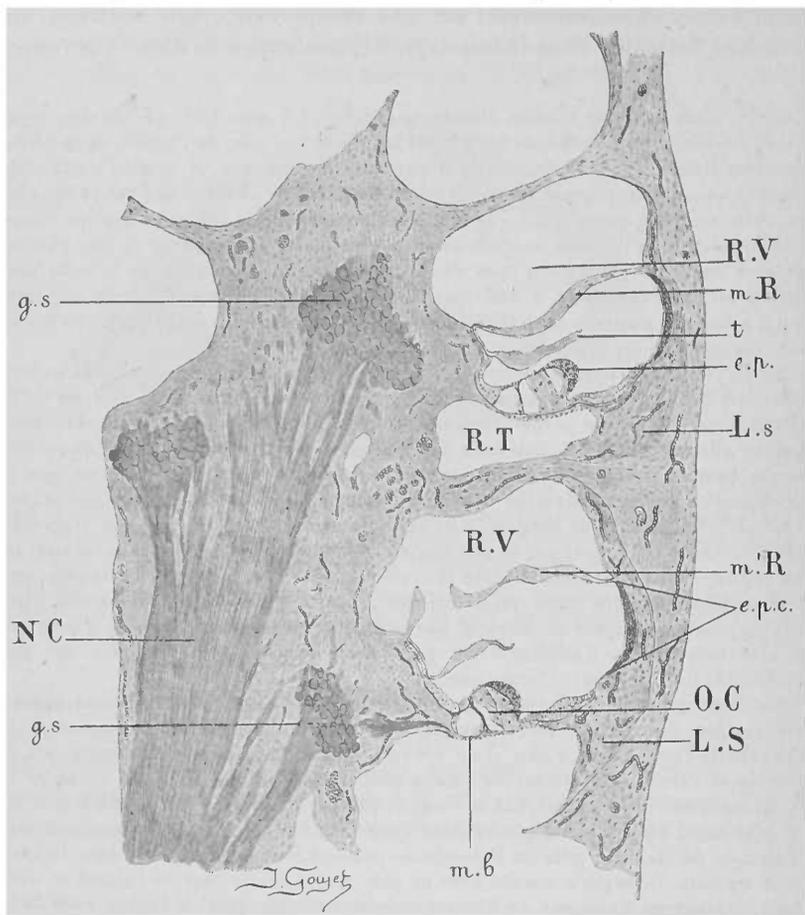


FIG. 841. — Coupe axiale du limaçon du Cochon d'Inde, faite après fixation par l'acide osmique et décalcification par l'acide chromique. Coloration au carmin alué. Conservation dans le baume au xylol. — Faible grossissement.

NC, nerf cochléaire; — *g.s.*, ganglion spiral; — RV, rampe vestibulaire; — RT, rampe tympanique; — *t*, canal cochléaire et tectoria; — *mR*, membrane de Reissner fermant en haut le canal cochléaire; — *m'R*, membrane de Reissner rompue et dont les lambeaux sont ici peu écartés l'un de l'autre; — *mb*, membrane basilaire; — OC, organe de Corti; — *ep*, épithélium de la pente externe de l'organe de Corti; — LS, ligament spiral; — *epc*, épithélium pigmenté du canal cochléaire.

osseuse se termine, du côté du canal cochléaire, par une gouttière ou sillon spiral interne, à la concavité duquel adhère la paroi axiale (ou interne) du canal cochléaire membraneux. Le sillon spiral

interne a deux lèvres. L'une du côté du sommet du limaçon, *lèvre vestibulaire*, sur laquelle s'insère la paroi supérieure du canal cochléaire, devenue la *membrane de Reissner* qui est tendue un peu obliquement de bas en haut vers la paroi externe ou lame des contours où elle adhère, puis se réfléchit en bas. L'autre lèvre du sillon spiral, inférieure ou *lèvre tympanique*, insère la paroi inférieure, plancher du canal cochléaire ou *membrane basilaire*, qui porte la crête acoustique primordiale devenue *l'épithélium de Corti*. La membrane basilaire, fibreuse et mince, s'inclinant un peu en bas, va s'insérer sur la lame des contours en s'épanouissant en un ligament de section triangulaire nommé *ligament spiral*. On voit régner un épithélium continu, répondant à celui du canal cochléaire primitif, sur la surface interne du petit canal également de section triangulaire circonscrit successivement par le sillon spiral, la mince membrane fibreuse de Reissner, la concavité de la lame des contours, la face supérieure du ligament spiral et enfin la membrane basilaire. Sur cette dernière repose le neuro-épithélium, qui de la sorte apparaît comme n'ayant pas quitté le plancher du labyrinthe membraneux transformé. Au-dessus de la membrane de Reissner (voûte du canal cochléaire), on voit la section transversale de la rampe vestibulaire. Au-dessous de la membrane basilaire (plancher du canal cochléaire), on voit celle de la rampe tympanique. Toutes deux sont occupées par la périlymphe. Sur le dernier tour de spire, on observe la fusion des deux rampes, et le retour du canal cochléaire à la forme cylindrique au voisinage de sa terminaison en cul-de-sac (voy fig. 840).

La crête acoustique primordiale, transformée dans le canal cochléaire des mammifères en épithélium de Corti, repose comme je l'ai dit sur la face cochléaire de la membrane basilaire. Elle y dessine un haut relief, dû ici exclusivement à la configuration de ses cellules propres. Elle n'en présente pas moins un profil général très analogue à celui affecté par la crête acoustique des cyclostomes : c'est-à-dire une pente interne montant progressivement de dedans en dehors, puis une sorte de genou répondant à sa portion la plus épaisse, et à son extrémité externe enfin, une pente externe curviligne et courte. De même aussi que la crête acoustique du labyrinthe primordial, elle est limitée sur son côté interne par un bourrelet spiral qui la suit tout du long en hélice. Mais ici, le bourrelet n'est plus dû à un relief hémisphérique de la vitrée. Il consiste en une formation particulière de la lèvre supérieure du sillon spiral. C'est la « bandelette sillonnée de Corti », répondant à la portion de la lèvre précitée comprise entre le pied d'insertion de la voûte cochléaire ou membrane de Reissner, et le commencement de la pente interne de la crête acoustique.

Le relief de la bandelette sillonnée, homologue exact du bourrelet interne du labyrinthe primordial, ne présente pas comme ce dernier

une section transversale de profil hémisphérique. La bandelette sillonnée se termine par un bord tranchant en forme de bec, en dedans et au-dessous duquel la paroi du canal spiral décrit sur les coupes un talus curviligne à sinus externe, dont la pente rejoint rapidement la face cochléaire de la lèvre tympanique pour mourir sur le plan de la lame basilaire. La courbe du talus dessine de la sorte, sous le bec du bourrelet spiral, une gouttière ouverte en dehors (*gouttière spirale* de KÖLLIKER). C'est sur la face supérieure du bec qu'on peut voir à nu les « dents de la première rangée de Corti » (ou « dents auditives » de HUSCHKE), quand on observe à plat (face supérieure en haut), la lèvre vestibulaire de la lame spirale dégagée de tout épithélium par

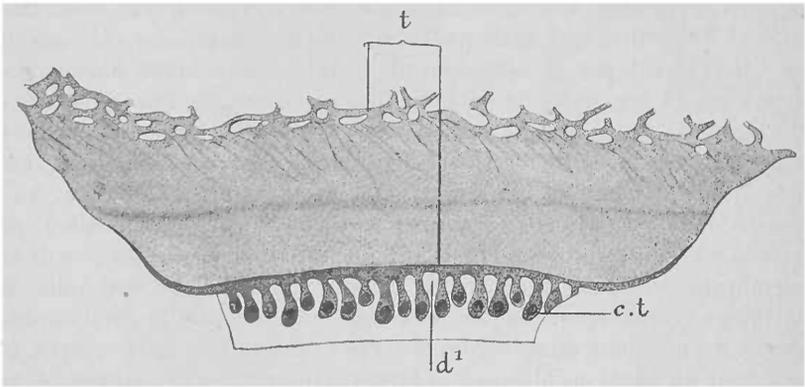


FIG. 842. — Coupe frontale de la lame spirale et de la tectoria du Cochon d'Inde, faite par le procédé indiqué dans le texte.

t, tectoria observée en vue cavalière; — d^1 , dents de la première rangée, sectionnées transversalement; — ct, cellules épithéliales formatives de la tectoria.

l'action de l'alcool au tiers suivie de celle du pinceau (fig. 842). Les dents répondent à de longs reliefs longitudinaux comparables à ceux d'un champ labouré, atténués à leur extrémité interne, bifurqués et s'agencant en crêtes parallèles comme de longs Y juxtaposés et contrariés (YΛ), ou bien ne se bifurquant pas du tout. Ces reliefs sont séparés par des sillons. Ils sont brillants, d'une dureté cartilagineuse et formés d'une substance compacte, qui reparait au fond des sillons sous forme de petits grains arrondis. Cette substance des dents, qui détermine le relief du bourrelet interne ou crête sillonnée, n'est ni cartilagineuse, ni osseuse. Elle est fibrillaire, et profondément elle se met en continuité avec les travées osseuses du sillon spiral et de sa lèvre supérieure osseuse, sur laquelle s'insère la membrane de Reissner.

LAVDOWSKY (1) a montré qu'à la surface de la bandelette sillonnée

(1) LAVDOWSKY, Untersuch. über den akust. Endapparat der Säugethiere (*Arch. f. mikrosk. Anat.* t. XIII, p. 497, 1876).

occupée par les dents, il existe un revêtement épithélial continu. L'imprégnation d'argent montre en effet à ce niveau un dessin endothéliiforme. Les corps des cellules épithéliales occupent le fond des sillons, qui logent leur portion renflée renfermant le noyau. Superficiellement, les pôles périphériques de ces cellules s'élargissent en lames minces assez étendues pour se rejoindre à la surface des sillons et y former un pavé régulier (RANVIER). En même temps ils sécrètent une cuticule, la *tectoria*, qui fait corps avec eux et qui, implantée sur le bec de la bandelette sillonnée et sur toute l'étendue de celle-ci, comprise entre ce bec et le pied de la membrane de Reissner, se projette au-dessus de l'épithélium de Corti comme un pan flottant d'étoffe. Dans les préparations faites par la méthode de l'or, les cellules épithéliales occupant les sillons, la ligne continue de leurs pôles libres à la surface des dents, et la *tectoria* se colorent également en violet. Ceci semble bien montrer que cette membrane est une simple dépendance des cellules épithéliales (1).

Immédiatement au delà du bec du bourrelet interne ou bandelette sillonnée, l'épithélium cochléaire, qui tapisse la concavité de la gouttière spirale répondant à la pente interne du bourrelet, redevient prismatique clair, formé de cellules cylindriques disposées sur une seule rangée et se continuant avec les cellules épithéliales ordinaires de la pente interne de l'épithélium de Corti, ou plutôt constituant elles-mêmes cette pente, car elles sont en petit nombre (6 à 8 chez le Cobaye). Elles ne portent point de cils et ne sécrètent point de cuticule ; ce sont des éléments de l'épithélium cochléaire primitif ayant subi une différenciation pour ainsi dire nulle.

Neuro-épithélium de Corti. — Le neuro-épithélium de Corti, reposant sur la face supérieure ou cochléaire de la membrane basilaire, prend naissance immédiatement à la suite du rang unique des cellules épithéliales de la pente interne, juste au niveau du point d'émergence des filets préterminaux du nerf acoustique sur « l'*habenula perforata* ». Il s'insère sur une membranule vitrée très mince, homogène mais radialement striée, qui limite de son côté la trame fibreuse délicate de la membrane basilaire. C'est l'homologue de la vitrée si épaisse de la crête acoustique primordiale, absolument réduite et devenue abortive, mais toujours présente. En outre, ici, le neuro-épithélium s'est modifié de double façon : 1° Le nombre de ses éléments constitutifs s'est, lui aussi, considérablement réduit : au lieu de cinquante-cinq à soixante cellules sensorielles à soies acoustiques qu'on peut compter sur une coupe transversale du plein de la crête acoustique primordiale, on n'en trouve plus que quatre (2) disposées sur deux rangées tout le long du

(1) RANVIER, *Traité techn. d'Histologie*, 2^e édit., p. 770.

(2) Du moins chez les animaux qui servent communément d'objets d'étude dans les laboratoires (Lapin, Cobaye, Chat, etc). Chez l'Homme, d'après WALDEYER

neuro-épithélium tourné en hélice. L'une de ces rangées est interne et comprend une seule file de cellules ciliées ; l'autre est externe et comprend trois files de cellules ciliées, rapprochées et disposées sur trois rangs quand on les observe en vue cavalière. Par le travers d'une coupe axiale du limaçon comprenant l'organe de Corti, on compte donc quatre cellules ciliées seulement, dont une interne isolée, et trois externes groupées l'une après l'autre à distance de la cellule ciliée interne (fig. 843).

2^o Comme dans la crête acoustique primordiale, ce sont les cellules épithéliales de soutien qui prennent insertion sur la vitrée du plancher du labyrinthe cochléaire. Les cellules sensorielles, dont la forme (en dé à coudre plein et renversé la base en haut) n'a pas varié, sont toujours suspendues à distance de la membrane basilaire, pour former une assise superficielle dans le neuro-épithélium. Mais la forme des cellules de soutien a un peu changé et certaines d'entre elles ont subi une différenciation remarquable qui les transforme en *piliers de Corti*. Les piliers de Corti occupent une place importante et une position définie au sein du neuro-épithélium. Par le travers de chaque coupe axiale faite sur le limaçon, on en compte deux : le pilier interne et le pilier externe. Ces deux piliers, occupant toute l'épaisseur du neuro-épithélium, sont arc-boutés pour laisser entre eux un tunnel ayant pour plancher la membrane basilaire, dont la coupe montre à ce niveau la section transversale d'un petit sinus veineux en saillie sur sa face tympanique : c'est le vaisseau ou mieux le *sinus spiral*. L'« arcade de Corti » prend place, tout le long du neuro-épithélium tourné en hélice, entre la rangée unique des cellules sensorielles internes et le triple rang des cellules externes. Il en résulte également tout du long un canal creusé dans l'épaisseur de l'épithélium : le « tunnel de Corti » qui tourne avec lui et se poursuit en hélice, comme le sinus spiral veineux doublant son plancher basilaire. — En dedans de l'arcade de Corti, l'on voit sur les coupes en travers la cellule sensorielle interne, puis la rangée des cellules épithéliales ordinaires de la *pente interne* (RANVIER). En dehors de l'arcade de Corti, l'on voit les trois cellules sensorielles externes portées par trois cellules de soutien correspondantes ; puis les cellules épithéliales ordinaires de la *pente externe* (RANVIER) dessinant le genou en relief, enfin l'éroulement terminal brusque de cette même pente du neuro-épithélium. — Etudions analytiquement ces divers éléments de la crête acoustique transformée.

(*Manuel de Stricker*, édit. anglaise de New-York, p. 1033, 1872), il n'y a toujours qu'une seule rangée de cellules acoustiques internes, mais par contre quatre ou même cinq rangées de cellules ciliées externes. Voy. à ce sujet sa figure 416 (enfant nouveau-né) et 421 (femme de 28 ans). Dans le premier cas, il a compté cinq rangées de cellules ciliées externes, dans le second seulement quatre rangées.

Piliers de Corti. — Chacun sait aujourd'hui que les piliers de Corti sont des cellules épithéliales de soutien modifiées par la différenciation, puis la mise en forme dans une certaine portion de leur étendue, et enfin la transformation rigide d'une substance comparable à celle des fibres

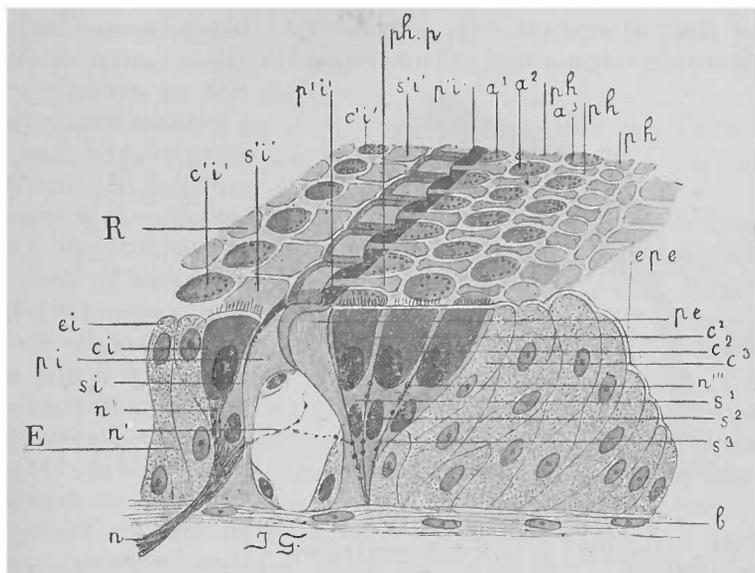


FIG. 843. — L'épithélium de Corti vu en coupe sagittale, dans ses rapports avec les nerfs et avec la membrane réticulaire vue en perspective à sa surface (figure de démonstration).

E, L'épithélium de Corti. — *ei*, épithélium de la pente interne, formant le revêtement du sillon spiral; — *ci*, cellule auditive interne; — *pi*, pilier interne de Corti; — *si*, striation de la tête et du corps du pilier interne; — *pe*, pilier externe; — *c¹, c², c³*, les trois cellules auditives externes; — *s¹, s², s³*, les trois cellules de soutien des cellules auditives externes : à ces cellules font suite les cellules de la pente externe *epe*; — *b*, membrane basilaire.

R, la membrane réticulaire, portant l'empreinte des pôles libres des cellules de l'épithélium de Corti. Elle est vue en fuite et à vol d'oiseau. — *c'i*, empreintes très légères des cellules auditives internes; — *s'i*, empreinte de la tête des piliers internes; — *p'i*, empreintes des têtes et des bourrelets des piliers externes; — *a¹, a², a³*, les trois rangées d'anneaux répondant à l'empreinte des pôles libres des trois rangs de cellules auditives externes; — *ph. p*, la première rangée de phalanges intercalaires aux anneaux, et répondant à l'empreinte des prolongements phalangés de la tête des piliers externes; — *ph*, les autres rangées de phalanges, répondant à l'empreinte du pôle libre des cellules de soutien; — *epe*, surface libre de l'épithélium de la pente externe de l'épithélium de Corti.

n, fascicule amyélinique du nerf cochléaire; — *n'*, masse compacte de filaments nerveux entre l'orifice de la membrane basilaire et la cellule auditive interne; — *n''*, fibre nerveuse amyélinique traversant l'arc de Corti pour gagner les plexus spiraux externes *s¹, s², s³*, d'où partent les gerbes de fibrilles nerveuses terminales enveloppant par leur fond les cellules sensorielles

névrogliques. Cette substance est une édification particulière du protoplasma, et c'est d'elle que dépend la figuration même de chaque pilier sous forme d'une *f* d'intégrale peu accusée. Elle forme le corps allongé, réfringent et fibrillaire de chaque pilier, son renflement supérieur, et son pied d'insertion où la fibrillation du corps s'épanouit en

gerbe comme sur l'entonnoir basal d'une cellule de soutien de la rétine. Ce pied, vu de profil sur une coupe, s'élargit lui aussi en cône. Vu de front par sa face de base, il est quadrangulaire, si solidement implanté sur la membrane basilaire que le plus souvent, auparavant qu'il ne s'en détache, le corps du pilier se rompt par son travers.

Le pilier externe (fig. 844), plus robuste et plus long que l'interne, porte une tête volumineuse, qu'on a comparée à celle de l'astragale. Cette

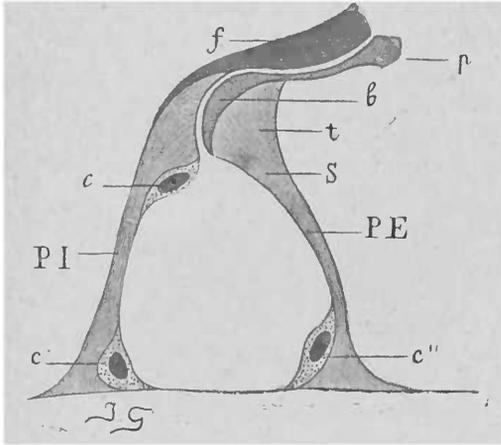


FIG. 844. — Les piliers de Corti dans leurs rapports réciproques.

PI, pilier interne; — *c, c'*, les deux masses protoplasmiques du pilier interne renfermant chacune un noyau; — *f*, expansion en forme de rame de la tête du pilier interne; — PE, pilier externe; — *c''* masse protoplasmique du pilier externe renfermant un noyau; — *S*, striation du corps et de la tête *t* du pilier externe; — *p*, expansion phalangée du pilier externe. — Par leur réunion, les deux piliers forment l'arcade de Corti dont le plancher répond à la membrane basilaire.

tête est arrondie pour s'articuler avec celle du pilier interne, excavée en sens inverse. Elle est munie d'un bourrelet en forme de fer à cheval qui la limite en dedans et sur les côtés. De la concavité de ce fer à cheval part une expansion en forme de bec (LÉWENBERG), plate, et dont l'extrémité libre est découpée en tête de phalange. C'est l'expansion phalangée du pilier externe. — Dans la concavité de la courbe dessinée sur la face interne du pilier par l'évasement de son pied, se loge la masse de protoplasma

renfermant le noyau de la cellule de l'épithélium cochléaire primitif qui a édifié le pilier. Cette masse protoplasmique s'étale au-dessus du pied sur la membrane basilaire comme l'ont montré BERTCHER, puis HENSEN (1); elle rejoint souvent celle de la cellule homologue placée en regard sur le pied du pilier interne. Il y a donc continuité du revêtement épithélial de la membrane basilaire, même sur le plancher des arcades de Corti.

Le pilier interne, plus grêle que l'externe, porte une tête aplatie, recourbée comme une cavité sigmoïde de cubitus pour recevoir la tête arrondie du pilier externe. Elle projette comme cette dernière, à la surface du neuro-épithélium, une expansion externe non plus phalan-

(1) HENSEN, Zur Morphologie der Schnecke des Menschen u. d. Säugethiere (Siebold's und Kölliker's Zeitschr. f. wissenschaft. Zoologie, t. XIII, p. 481, 1863).

gée, mais comparable à un aviron ou mieux à la lame d'un rasoir. Au-dessous de la tête on trouve, accolée sur la face externe du pilier, une masse de protoplasma renfermant un noyau. Un autre amas de protoplasma, renfermant de même un noyau, prend aussi place sur la face interne du pied ; c'est une cellule semblable à la cellule unique du pilier externe et située en regard d'elle. RANVIER a fait remarquer avec raison qu'il n'en faut pas conclure que le pilier interne doit nécessairement son origine à deux cellules primitivement distinctes. Il peut, tout aussi bien, être né d'une cellule de l'épithélium primitif du plancher du canal cochléaire dont le noyau se serait divisé, le corps cellulaire restant après cela indivis.

Pour former l'arcade de Corti, les deux piliers se rejoignent de telle sorte, que la tête en relief du pilier externe s'engage dans l'excavation de la tête du pilier interne, au-dessous de l'expansion en forme de rame de ce même pilier. Elle s'en coiffe donc ; et cette expansion recouvre aussi incomplètement la propre expansion phalangée du pilier externe. Toutefois, celle-ci déborde et, observée à vol d'oiseau sur l'organe de Corti étalé à plat, elle forme l'une des phalanges du premier rang. Les deux expansions, et avec elles le bourrelet en fer à cheval de la tête du pilier externe, répondent à des formations exoplastiques du pôle libre des cellules que représentent les piliers de Corti : ce sont des plateaux modifiés. — Il importe enfin de faire remarquer que les piliers internes, plus grêles et dont la tête est plus petite, sont aussi plus nombreux que les externes. RANVIER compte chez le Lapin six têtes de piliers externes pour sept de piliers internes dans une vue cavalière de l'organe de Corti (1). Il en résulte qu'en général la tête saillante des piliers externes s'engage dans une cavité que deux têtes de pilier interne concourent à former : ce que montrent d'ailleurs les facettes latérales qu'on trouve souvent marquées sur l'excavation de la tête des piliers internes. De la sorte, la solidité de la jointure des deux piliers sur la voûte de l'arcade de Corti est rendue si exacte qu'elle exclut toute mobilité latérale, comme le fait remarquer WALDEYER (2).

Cellules sensorielles (auditives). — Les cellules sensorielles, auditives (cellules de Corti), affectent, tout comme dans la crête acoustique primordiale des cyclostomes, une forme cylindro-conique qui les a fait comparer à un dé à coudre plein et renversé (fig. 843, c^1 , c^2 , c^3), dont la base correspond à la surface libre de l'épithélium cochléaire et est limitée par une cuticule. Cette base porte des cils raides caractéristiques, en forme de soie ou d'épine cylindro-conique. — Ce sont les cils acoustiques. Ils s'implantent en majorité sur le pourtour de la base

(1) L. RANVIER, *Traité techn. d'Histologie*, 2^e édition, p. 772.

(2) WALDEYER, in *Manuel de Stricker*, édit. anglaise de New-York, p. 1030, 1872.

de chaque cellule auditive, suivant un demi-cercle ouvert en dedans. De même que leurs cils, les cellules auditives, dont le protoplasma est granuleux, se colorent en violet par la méthode de l'or, mais moins intensément que les nerfs. Leur noyau, unique et régulièrement sphérique, reste alors peu ou point coloré.

Cellules de soutien. — A chaque cellule sensorielle ciliée externe correspond dans l'épithélium de Corti une cellule de soutien (cellule de Deiters). Cette cellule a une configuration générale fusiforme (fig. 843, s^1 , s^2 , s^3). Le corps protoplasmique, renfermant le noyau, prend constamment place dans l'épithélium au-dessous du rang correspondant des cellules auditives. Comme l'a indiqué DEITERS, il présente deux prolongements : l'un, inférieur ou *basilaire*, va s'insérer sur la membrane basilaire où il répond au pôle d'implantation de la cellule de soutien ; l'autre, prolongement supérieur ou *phalangé*, allongé en col, s'insinue dans l'intervalle des cellules de soutien et se termine, sur la face libre du neuro-épithélium, par un élargissement en forme de phalange fixé à la membrane cuticulaire, analogue à la limitante externe de la rétine, qui règne sur la surface libre de la crête acoustique. Comme l'ont fait voir RANVIER (1) et, ultérieurement, G. RETZIUS (2), les cellules de soutien, contrairement à ce qu'on croyait auparavant (3), sont absolument indépendantes des cellules auditives ciliées et ne forment nullement avec celles-ci des cellules jumelles. « Le corps de chaque cellule de soutien est fortement renflé et déjeté en dedans ; il se moule d'une manière exacte sur la cellule auditive qui est placée sur son côté interne. Cette dernière cellule est assise sur sa cellule de soutien comme une personne sur une chaise (4). » Sur les coupes axiales du limaçon, ces cellules portées les unes par les autres sont vues de trois quarts. Pour se rendre bien compte de leur position respective, il faut observer un rang de cellules se succédant en série spirale le long de la crête auditive et, d'autre part, regarder le neuro-épithélium par sa face libre, en vue cavalière. On voit ainsi comment se fait l'assiette des cellules auditives sur les cellules de soutien, et comment les élargissements phalangés du pôle libre de celles-ci calent ces mêmes cellules sensorielles en s'interposant entre elles et en les embrassant partiellement par leurs bords concaves, à la façon de tasseaux interposés.

RANVIER a fait en outre remarquer avec raison l'homologie essentielle des cellules de soutien ordinaires et des cellules transformées

(1) RANVIER, in thèse de BARATOU : *Pathogénie des affections de l'oreille*, p. 20, Paris, 1881.

(2) G. RETZIUS, *Das Gehörorgan der Wirbelthiere*, t. II, Stockholm, 1884.

(3) WALDEYER, in *Manuel de Stricker*, édit. anglaise de New-York, p. 1033, 1872.

(4) RANVIER, *Traité techn. d'Histologie*, 2^e édition, p. 773.

en piliers de Corti. Leurs prolongements, qui à leur base sont granuleux comme le corps de la cellule, deviennent tout d'abord de plus en plus homogènes et réfringents vers leurs extrémités, tout comme la tête et le pied des piliers de Corti.

En outre, chez les animaux un peu âgés, on voit qu'il s'est différencié chez toutes — le plus souvent sur le bord externe — une fibre brillante comme celles de la névroglie, ou mieux celles des cellules de soutien de la rétine des cyclostomes. Cette fibre fait tangentiellement relief sur le ventre fusiforme de la cellule, et se poursuit sur ses deux prolongements, basilaire et phalangé. Une telle cellule ne diffère morphologiquement d'un pilier externe de Corti que par le moindre développement de sa formation réfringente rigide, et par la moindre atrophie de son corps cellulaire.

Si, d'autre part, l'on considère la façon dont les cellules auditives externes, par exemple, sont calées à la surface par les expansions terminales des prolongements phalangés, on voit que celles du premier rang sont séparées, dans la série spirale, non par ceux des cellules de soutien correspondantes, mais bien par l'expansion phalangée des piliers externes de l'arc de Corti. Celles du second rang sont calées par l'expansion terminale des prolongements phalangés des cellules de soutien du premier rang ; celles du troisième rang par l'expansion terminale des prolongements phalangés des cellules de soutien du second rang. Les cellules de soutien du troisième rang ferment en dehors (comme on le voit de front sur le neuro-épithélium muni de sa cuticule, fig. 843, R) le cercle des cales superficielles. Puis vient l'épithélium de la pente externe. Par son expansion phalangée, le pilier externe se comporte donc comme une cellule de soutien. De plus, les cellules de soutien, y compris le pilier externe, vont caler superficiellement et de côté, par les expansions en forme de phalanges développées sur leurs pôles libres, les cellules sensorielles du rang qui, de dedans en dehors, suit celui des cellules sensorielles qu'elles assoient.

L'*épithélium de la pente externe*, au delà de la dernière rangée des cellules sensorielles est, comme celui de la pente interne, formé de cellules cylindriques claires, mais s'agençant en une sorte de genou terminal. Celui-ci fait relief parce que les cellules prennent, à l'extrémité externe de l'épithélium de Corti, une disposition analogue à celle existant dans les groupes flocculeux. Au voisinage de la surface libre du neuro-épithélium, leur corps se renfle. Sur les coupes en travers, ces cellules juxtaposées se succèdent donc en éventail. Il en résulte que bientôt l'extrémité de la crête auditive se tourne en genou. Au delà, l'épithélium ordinaire, formé de cellules cylindriques claires, reparait dans la *gouttière spirale externe* concave en dehors au-dessous du genou. Il se poursuit sur le reste de la membrane basilaire et sur la courbe cochléaire du ligament spiral qui termine celle-ci.

Membrane réticulaire de l'épithélium de Corti. — Sur toute sa surface libre, l'épithélium de Corti différencie une cuticule membraneuse. C'est la « membrane réticulaire » (fig. 845, R), qui prend son développement majeur au niveau de l'arcade de Corti et le poursuit au delà,

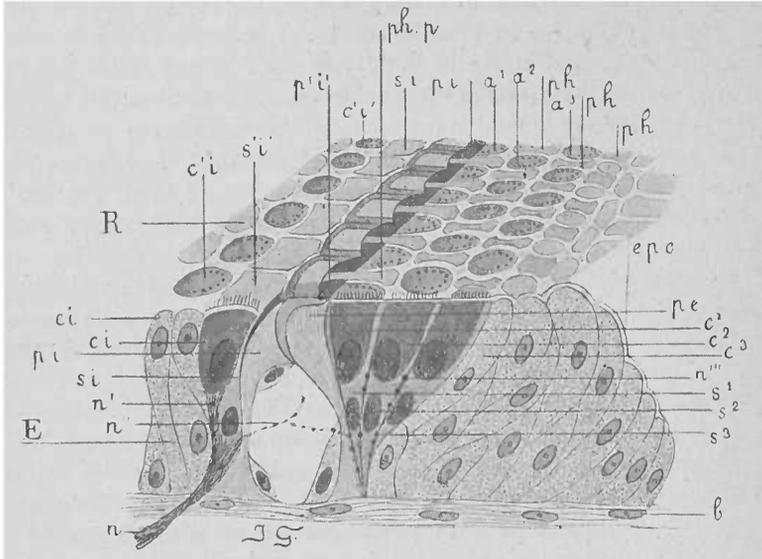


FIG. 845. — L'épithélium de Corti vu en coupe sagittale dans ses rapports avec les nerfs et avec la membrane réticulaire vue en perspective à sa surface (figure de démonstration).

E, l'épithélium de Corti. — *ei*, épithélium de la pente interne, formant le revêtement du sillon spiral; — *ci*, cellule auditive interne; — *pi*, pilier interne de Corti; — *si*, striation de la tête et du corps du pilier interne; — *pe*, pilier externe; — *c1*, *c2*, *c3*, les trois cellules auditives externes; — *s1*, *s2*, *s3*, les trois cellules de soutien des cellules auditives externes: à ces cellules font suite les cellules de la pente externe *epe*; — *b*, membrane basilaire.

R, la membrane réticulaire, portant l'empreinte des pôles libres des cellules de l'épithélium de Corti. Elle est vue en fuite et à vol d'oiseau. — *c'i*, empreinte très légère des cellules auditives internes; — *s'i*, empreinte de la tête des piliers internes; — *p'i*, empreinte des têtes et des bourrelets des piliers externes; — *a1*, *a2*, *a3*, les trois rangées d'anneaux répondant à l'empreinte des pôles libres des trois rangs de cellules auditives externes; — *ph.p*, la première rangée de phalanges intercalaires aux anneaux et répondant à l'empreinte des prolongements phalangés de la tête des piliers externes; — *ph*, les autres rangées de phalanges, répondant à l'empreinte du pôle libre des cellules de soutien; — *e.p.c*, surface libre de l'épithélium de la pente externe de l'épithélium de Corti.

n, fascicule amyélinique du nerf cochléaire; — *n'*, masse compacte de filaments nerveux entre l'orifice de la membrane basilaire et la cellule auditive interne; — *n''*, fibre nerveuse amyélinique traversant l'arc de Corti pour gagner les plexus spiraux externes *s1*, *s2*, *s3*, d'où partent les gerbes de fibrilles nerveuses terminales enveloppant par leur fond les cellules sensorielles.

jusqu'un peu plus loin que la troisième rangée des cellules sensorielles. A partir de là, elle s'atténue sur les cellules de la pente externe, où elle forme le « cadre terminal » de DEITERS. C'est une formation d'une régularité et d'une élégance admirables. Son aspect en réseau est dû aux empreintes qu'impriment sur leur pôle libre, à la substance molle de

la cuticule, les têtes des piliers, leurs expansions en forme de phalange et de rame, le bourrelet en fer à cheval du pilier interne, et enfin les expansions phalangées des cellules de soutien dans l'intervalle des cellules sensorielles dont le relief se traduit de son côté sur la cuticule par une empreinte circulaire. Entre ces empreintes de tous les pôles libres des cellules du neuro-épithélium diversement configurées, règnent des cadres clairs et transparents, continus entre eux et tels qu'il s'en formerait sur une cire molle ou une lame de gélatine, frappée par un cachet à reliefs alternants juxtaposés les uns aux autres. Ces cadres répondent à la substance de la cuticule dans les intervalles des empreintes des pôles libres des divers éléments cellulaires qui ont eux-mêmes concouru à sa formation. C'est pourquoi l'ensemble de ces cadres intercepte un réseau continu, dont les lignes sont brillantes et à double contour. Là où la cuticule est encore très mince et transparente, comme au niveau du rang des cellules internes, les traits du réseau sont mal définis. Au-dessus des têtes des piliers de Corti, la cuticule est déjà bien formée, mais encore peu épaisse. Là, on voit par transparence (quand on observe l'épithélium de Corti en vue cavalière) la rangée des empreintes de la tête des piliers internes. Puis en dehors d'elle vient celle des bourrelets en fer à cheval de la tête des piliers externes, visibles à travers les minces expansions en rames de la tête des piliers internes. Au delà d'une ligne répondant à la fin de ces expansions en rame, on voit nettement commencer le dispositif élégant des cadres continus. De dedans en dehors, ces cadres cerclent d'une série d'anneaux la première rangée des cellules auditives ou ciliées externes. L'aire des anneaux, même lorsque les cellules ciliées ont été enlevées, est occupée par une mince membrane à laquelle, le plus souvent, sont restées attachées les soies acoustiques disposées en demi-cercle. Entre les anneaux prennent place les phalanges du premier rang, répondant aux expansions phalangées des piliers externes. Ce sont elles qui calent sur leurs interlignes les cellules sensorielles du premier rang, placées en série tout le long du neuro-épithélium acoustique.

En dehors de cette première rangée d'anneaux, en vient une seconde dont l'aire est occupée par la membrane et les cils des cellules sensorielles externes du second rang. Ces anneaux, et conséquemment les cellules sensorielles, alternent avec les anneaux et par suite avec les cellules sensorielles du premier rang. Ils correspondent aux phalanges du premier rang qui, par leur extrémité libre, calent du côté interne les cellules auditives de la seconde rangée, lesquelles, de leur côté, sont calées sur leurs interlignes par les phalanges du second rang, appartenant aux cellules de soutien qui portent les cellules auditives de la première rangée. Semblablement, les anneaux de la troisième rangée alternent avec ceux de la seconde et de même aussi les phalanges.

Les phalanges du dernier rang correspondent aux derniers anneaux et ne séparent pas de cellules sensorielles le long de la crête. Plus en dehors enfin viennent les cadres allongés et irréguliers répondant aux cellules épithéliales du genou, déjà mal imprimées sur la cuticule mourante : c'est le cadre terminal. On voit ainsi nettement comment sont calées, sur leur pôle libre, les cellules sensorielles des deux rangs externes. Chacune d'elles répond à quatre phalanges, dont deux les embrassent par leurs longs côtés et se succèdent dans le sens de marche de la crête acoustique dans l'intervalle des cellules auditives consécutives dans chaque rang ; tandis que les deux autres complètent l'embrassement en butant contre elles par leurs bouts dans le sens du travers de l'épithélium de Corti (voy. fig. 845).

Ce dispositif de soutien aboutit, en somme, fonctionnellement au même résultat que dans une crête acoustique de cyclostome. Les quatre prolongements phalangés des cellules de soutien qui interviennent ici, suspendent en quelque sorte la cellule sensorielle en la saisissant, par le voisinage de son bord libre et aussi par ses côtés, tout comme le feraient des doigts. Mais l'espace libre entre le fond de la cellule sensorielle et le corps des cellules de soutien n'existe plus. La cellule sensorielle prend appui sur le corps déjeté de la cellule de soutènement. Une substance cimentaire semi-liquide, tenace et visqueuse, englue les deux sortes d'éléments du neuro épithélium. Ce ciment interstitiel mou, analogue à celui qui unit et sépare les cellules épithéliales de la cornée transparente, constitue également la voie de marche des filets nerveux acoustiques terminaux engagés dans l'épithélium de Corti.

Strie vasculaire, ou ruban épithélial vasculaire et pigmenté.
— Entre le reflet de l'épithélium cylindrique clair de la membrane basilaire, prolongé sur la face cochléaire du ligament spiral, et la membrane de Reissner, elle aussi revêtue d'un épithélium non différencié, mais prismatique bas, le canal cochléaire est adhérent au périoste interne de la lame des contours. Dans ces limites, c'est-à-dire entre l'insertion de la membrane de Reissner et la membrane basilaire, il est tapissé par un épithélium dont les cellules sont chargées de granulations pigmentaires, et renfermant dans son épaisseur même un élégant réseau de capillaires sanguins. Cet épithélium repose sur une couche de tissu conjonctif richement vascularisé. C'est là ce que les auteurs nomment la *strie vasculaire*, et RANVIER le « ruban épithélial vasculaire et pigmenté » — parce qu'il est facile de le détacher de la lame des contours sous forme d'un ruban qui monte tout du long d'elle en hélice dans le limaçon, juste en face de la crête spirale située sur la lame spirale à son opposé.

L'épithélium, formé de cellules cylindriques peu élevées, repose sur le « ruban vasculaire », lame de tissu conjonctif sous-jacente et dou-

blant (1) ou plutôt étendant le périoste interne de la lame des contours, dont son relief comble un peu la concavité, laquelle regarde le canal cochléaire. Les cellules de l'épithélium sont plus basses sur la marge du ruban que sur son plein, ce qui comble davantage encore le sillon et favorise le déploiement des vaisseaux sanguins à l'intérieur de la lame épithéliale. Les cellules épithéliales ne sont pas toutes pigmentées. Celles qui renferment du pigment s'intercalent aux autres par petits groupes et même le plus souvent isolément. Quand on a injecté les vaisseaux avant de détacher le ruban épithélial et vasculaire, on les voit aborder l'épithélium par leurs branches artérielles et vei-

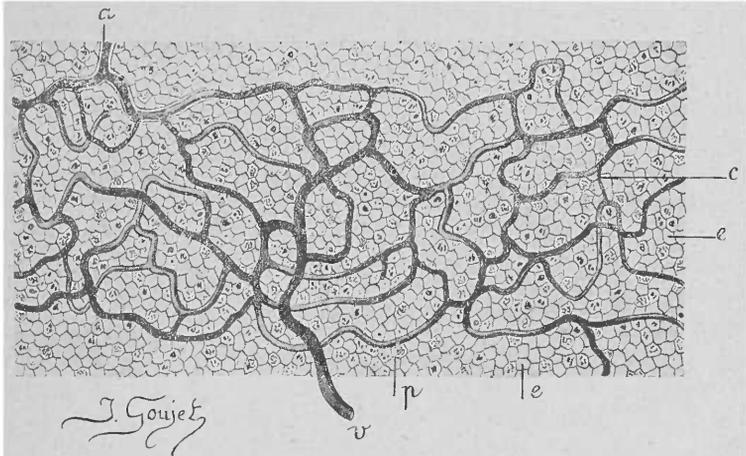


FIG. 846. — Ruban épithélial vasculaire et pigmenté (*stria vasculaire*) du canal cochléaire du Cochon d'Inde, isolé par dissociation sur un animal dont le système vasculaire a été injecté par l'aorte abdominale. Coloration au picrocarminate. Conservation dans la résine Dammar.

a, artériole; — v, veinule; — c, capillaire grêle fermant une maille; — e, e, cellules épithéliales non pigmentées; — p, cellules épithéliales pigmentées.

neuses afférentes et efférentes, et déployer à l'intérieur de celui-ci, parallèlement à sa surface, un réseau de capillaires engagés entre les plans-côtés des cellules et marchant tangentiellement. Ces capillaires (fig. 846) concourent entre eux exactement à la façon de ceux du névraxe, en interceptant des Y anastomosés et contrariés. Il s'agit bien d'une pénétration vasculaire secondaire, qui donne à l'épithélium pigmenté de la cochlée la signification « para-épithéliale » tout comme au neuro-épithélium du névraxe ou à celui de l'organe olfactif. En effet, comme l'a indiqué RANVIER (2), certaines branches capillaires sont communes au ruban épithélial et au ruban conjonctif qui le double. La

(1) PRENANT (*Internationale Monatschrift*, 1892) considère le ruban vasculaire comme un tissu réticulé d'origine épithéliale.

(2) L. RANVIER, *Traité techn. d'Histologie*, 2^e édition, p. 768-769.

pénétration des vaisseaux sanguins dans le plan épithélial de la « strie vasculaire » a été découverte, dès 1852, par KÖLLIKER (1) : c'est le premier exemple de remaniement para-épithélial qu'on ait constaté. — La strie vasculaire du canal cochléaire, ainsi pénétrée en sa partie épithéliale par les vaisseaux sanguins, constitue à la fois une formation homologue et un perfectionnement de l'aire pigmentée, siégeant sur une portion peu étendue de la paroi externe du labyrinthe primordial des cyclostomes et dont j'ai parlé plus haut. Dans cette dernière, en effet, l'épithélium pigmenté n'est pas abordé par les vaisseaux sanguins; mais en revanche, il occupe exactement la même position que la strie vasculaire de la cochlée, par rapport à la crête acoustique primordiale et au bourrelet interne de celle-ci, à l'opposé duquel il est placé sur la paroi externe de la région postérieure de la vésicule auditive — celle parcourue d'arrière en avant par la crête acoustique primitive et répondant, en fin de compte, à un canal cochléaire qui ne s'est pas contourné en hélice.

Terminaisons du nerf acoustique dans le neuro-épithélium de Corti. — Les cellules nerveuses du ganglion spiral, renfermé dans l'axe du limaçon, sont toutes des cellules bipolaires comme celles du plan superficiel du ganglion acoustique subjacent à la crête acoustique primordiale chez les cyclostomes. Mais leurs deux prolongements, dont l'un, de signification protoplasmique et réceptive, vient se terminer dans l'épithélium de Corti, et l'autre, cylindraxile, est une fibre de nerf cochléaire puis de l'acoustique, sont des fibres nerveuses à myéline présentant des étranglements annulaires équidistants. Chaque globe cellulaire occupe le milieu d'un étranglement annulaire; mais la myéline, comme l'a fait voir RANVIER (2), ne se poursuit pas sur la cellule ganglionnaire : elle s'arrête au niveau de ses pôles. La membrane de Schwann, avec le protoplasma qui la double et renferme le noyau du milieu du segment, subsiste seule au pourtour du globe cellulaire et l'encapsule. Il en est autrement chez les poissons osseux. Là, de façon générale, toutes les fibres du nerf acoustique (celles de la cysticule représentant la cochlée, aussi bien que celles se distribuant à l'utricule, aux canaux semi-circulaires et aux saccules) présentent sur leur trajet également la cellule ganglionnaire placée au milieu d'un segment interannulaire; mais elle est enveloppée à ce niveau par une mince couche de myéline. Tout comme chez les cyclostomes, il est facile de reconnaître, par exemple chez le Brochet, que la fibre périphérique, issue du globe cellulaire et destinée aux crêtes acoustiques, est plus volumineuse que la fibre cylindraxile ou radriculaire, destinée au cerveau postérieur. A part donc la

(1) KÖLLIKER, *Mikr. Anat.*, 1852.

(2) L. RANVIER, *Traité technique d'Histologie*, 2^e édition, p. 780.

myéline qui s'est ajoutée, le dispositif primordial du neurone ganglionnaire sensoriel s'est ici absolument conservé dans toute la série. C'est au fond celui d'un ganglion des paires rachidiennes, achevé sur son type embryonnaire à cellules bipolaires.

Cela posé, le nerf cochléaire, dégagé du tronc du nerf acoustique, s'insinue dans un canal osseux creusé dans l'axe du limaçon, et il y monte en hélice. Au fur et à mesure, il abandonne successivement ses filets au niveau de la base de la crête spirale, de manière à étaler leurs bouquets préterminaux en un plan tournant de fibres nerveuses juxtaposées. Chacune d'elles présente sur son trajet le globe d'une cellule nerveuse bipolaire occupant le ganglion spiral. Ce ganglion membraneux occupe, lui aussi, l'épaisseur de la crête spirale et monte avec elle de la base du limaçon à son sommet. Par le pôle opposé de chaque cellule ganglionnaire, se dégage l'une des fibres nerveuses périphériques (réceptives) destinées à l'épithélium de Corti. Ces fibres se poursuivent dans la crête spirale pour atteindre sa lèvre tympanique; puis elles arrivent à la face inférieure de la membrane basilaire, trouée de boutonnières pour les laisser passer. C'est l'*habenula perforata*, dont les orifices se succèdent tous, le long du bord interne de l'épithélium de Corti tourné en spirale, immédiatement en dedans du pied des piliers internes de Corti. Pour traverser les boutonnières de l'*habenula*, les fibres nerveuses se groupent en petits fascicules. Au delà, elles perdent leur manchon de myéline; et d'emblée elles se résolvent en arborisations fibrillaires le long desquelles on ne voit plus aucun noyau. On peut aisément se rendre compte de ces faits sur les préparations fixées par l'acide osmique, puis colorées par le picro-carminate ou le carmin aluné. Il n'y a donc pas là d'arborisations de Remak comparables à celles occupant l'épaisseur de la vitrée sous la crête acoustique primordiale des cyclostomes. En revanche, ici comme là, le groupe des cellules nerveuses bipolaires, correspondant aux fibres nerveuses destinées au neuro-épithélium, est rejeté à une certaine distance en dedans de ce dernier.

Les fibres nerveuses qui viennent de franchir les orifices de l'*habenula* se groupent en une masse compacte (du moins sur les préparations faites après fixation par l'acide osmique), entre les orifices de la membrane basilaire et le fond des cellules auditives de la rangée externe. RANVIER suppose qu'il s'agit là d'une intrication plexiforme (*plexus spiral interne*) de ces fibres fines, entrelacées dans toutes les directions. La méthode de l'or (1) ne permet nullement, du reste, de

(1) L'une des meilleures méthodes pour observer le canal cochléaire est la méthode de l'or telle qu'elle a été réglée par RANVIER (*Traité techn. d'Histologie*, 2^e édition, p. 763-764). C'est même à peu près la seule qui permette d'obtenir des images du canal entier dans tous les tours de spire d'un même limaçon; car elle

distinguer individuellement les fibres nerveuses amyéliniques à ce niveau. Toute la région comprise entre la membrane basilaire et la cellule ciliée interne est en bloc colorée en violet foncé. En tout cas, c'est de cette région que se dégagent des branches fibrillaires, qui s'insinuent entre les pieds des piliers internes de Corti pour pénétrer dans le tunnel formé par l'écart des piliers internes et externes. C'est DEITERS qui, le premier, a décrit ces fibres ; elles traversent le tunnel comme des fils tendus et certaines sont branchées en Y. Là, elles baignent dans le plasma liquide du tunnel, qui les soutient et d'autre part les laisse voir même sur les préparations à l'acide osmique qui les fixent sans les colorer électivement. La méthode de l'or les met mieux en évidence, et montre aussi leur engagement dans les intervalles des cellules de soutien. On voit alors les coupes transversales des fibrilles nerveuses apparaître comme une série de points violets entre les cellules de soutien, ce qui montre qu'elles ont été pour la plupart coupées en travers. RANVIER (1) a conclu de là qu'elles forment trois

ménage la membrane de Reissner qui répond à la voûte de ce même canal. Elle permet en outre d'obtenir des images très instructives des cellules sensorielles de l'organe de Corti, et des détails intéressants au point de vue de la distribution des fibres nerveuses amyéliniques dans le neuro-épithélium.

Le limaçon d'un Cochon d'Inde étant convenablement dégagé et fenêtré, on le place dans quelques centimètres cubes d'une solution à 1 pour 100 de chlorure d'or dans l'eau distillée. A ce premier bain, on ajoute peu à peu quelques centimètres cubes de la même solution de chlorure d'or à 1 pour 100 à laquelle on a ajouté de l'acide formique dans la proportion d'un quart, et qu'on a fait bouillir ensuite. L'acide formique ne commence ainsi à agir sur les parties osseuses de la cochlée qu'après que les éléments de celle-ci sont déjà à peu près fixés par le chlorure d'or du premier bain. Il se dégage des bulles d'acide carbonique, résultant de la décalcification, par les ouvertures qu'on a pratiquées dans les rampes. Avant d'achever la décalcification, on détermine la réduction de l'or sur les éléments nerveux et sensoriels en exposant le limaçon à la lumière diffuse, pendant deux ou trois jours, dans un bain d'eau acidulée par l'acide acétique dilué (I à II gouttes d'acide acétique cristallisable pour 20 grammes d'eau). L'acide acétique n'attaque pas les sels calcaires, et conséquemment la solution acide ne se neutralise pas au fur et à mesure. Quand s'est opérée la réduction de l'or sur les éléments du limaçon dont le chimisme est tel qu'il détermine celle-ci, on porte ce limaçon dans l'alcool fort qui, comme on sait, arrête net la réduction de l'or et la rend fixe. Au bout de vingt-quatre heures, on suspend le limaçon dans une solution concentrée d'acide picrique abondante (250 à 300 grammes) où la décalcification se poursuit. On renouvelle cette solution tous les deux ou trois jours jusqu'à ce que l'os soit entièrement décalcifié. On enlève ensuite l'acide picrique par un lavage prolongé dans l'eau distillée ; puis on achève le durcissement par la gomme et l'alcool et l'on fait ensuite des coupes axiales du limaçon calé dans un fragment de moelle de sureau tenu à la main ou monté dans le microtome. Ces coupes sont difficiles à faire, mais ce sont les seules qu'on parvienne à bien orienter et à faire ainsi passer exactement dans l'axe limacéen. Du reste, on peut d'abord traiter le limaçon par l'alcool absolu et l'inclure dans la paraffine, puis le couper au microtome et en obtenir des coupes axiales en série. On les fait alors sans difficulté, mais leur orientation est souvent défectueuse.

(1) RANVIER, *Traité technique d'Histologie*, 2^e édition, p. 783.

« plexus spiraux externes », répondant aux cellules de soutien des trois rangées de cellules externes.

La méthode du chromate d'argent, appliquée à l'étude du neuro épithélium de Corti par RETZIUS, VAN GEHUCHTEN, RAMÓN Y CAJAL et V. LENHOSSÉK, a conduit à un résultat plus complet et qu'on peut même considérer ici comme définitif. Elle a fait voir que les prolongements externes des cellules du ganglion spiral, qui sont toutes bipolaires, se résolvent en des branches fibrillaires qui, après avoir traversé plus ou moins obliquement le canal de Corti ou son plancher, s'engagent obliquement entre les plans-côtés des cellules de soutien (ce qui explique que dans les coupes minces on les voit là en majorité coupées en travers). Puis ces branches donnent naissance, immédiatement au-dessous des cellules auditives, à un faisceau de tiges terminales enveloppant le fond du dé à coudre répondant à la base de chacune des cellules sensorielles. Enfin elles se terminent par des tiges libres dans les intervalles de ces cellules. Je ferai remarquer que cette terminaison, comparée à celle observée à la surface des cellules des bourgeons du goût, s'effectue également ici par des extrémités libres, il est vrai, mais aussi tenues au contact adhésif de la surface des cellules sensorielles. C'est pourquoi, quand on isole celles-ci par dissociation, on voit souvent partir de leur base un prolongement nerveux qui paraît les continuer et qui a été signalé par la plupart des auteurs depuis DEITERS. Ce prolongement répond, en réalité, à la réunion en une seule fibre des tiges terminales péricellulaires. La corbeille de fils nerveux ascendants, tout comme celle entièrement semblable qu'on peut observer par les méthodes ordinaires autour des cellules auditives des cyclostomes lorsqu'elles font hernie sur la surface libre de l'épithélium, est donc adhérente à la cellule sensorielle, bien qu'elle ne soit, en réalité, continue par aucune de ses fibrilles nerveuses avec la substance propre de cette cellule.

Épithélium sensoriel et terminaisons nerveuses du vestibule et des canaux semi-circulaires. — Au sein de l'épithélium non différencié du saccule, de l'utricule et des ampoules des canaux demi-circulaires, il existe des îlots plus ou moins étendus, où la disposition neuro-épithéliale reparait pour former des crêtes acoustiques secondaires. Ce sont là des formations beaucoup moins différenciées que le neuro-épithélium de Corti du canal cochléaire, ou que celui de la « cysticule » des poissons et de la « lagena » des oiseaux qui représentent, morphologiquement, ce même canal moins développé et non tourné en spirale. Leur constitution les rapproche de la crête acoustique des cyclostomes en ce que les cellules sensorielles y sont également de nombre indéterminé. D'autre part, elles s'éloignent de celle-ci en ce qu'elles ne possèdent ni bourrelet, ni gouttière interne. On les reconnaît à l'œil nu chez les vertébrés inférieurs (poissons, batraciens,

par exemple), à ce qu'à leur niveau l'épithélium prend une coloration jaune, due à son infiltration par des grains de pigment graisseux.

MAX SCHULTZE (1) a désigné sous le nom de *macules auditives* les îlots d'épithélium sensoriel de l'utricule et du saccule, et sous le nom de *crêtes acoustiques* ceux occupant les ampoules des canaux semi-circulaires. A ce dernier niveau, en effet, les régions sensorielles dessinent une crête en relief, « septum de Scarpa », dans l'ampoule de chaque canal. Cette crête est due à un pli rentrant, comme formé par un refoulement linéaire de dehors en dedans, de la membrane propre et de l'épithélium de l'ampoule. Dans le creux du pli, s'engagent les rameaux ampullaires du nerf acoustique, avec de nombreuses branches vasculaires qui forment sous chaque crête un réseau de gros capillaires, continu sur les bords avec le réseau enveloppant du reste du labyrinthe membraneux. Il importe de faire remarquer que les macules auditives de l'utricule et du saccule occupent, chez les poissons et les batraciens (tels que le Brochet, les cyprins, la Grenouille), le plancher de l'utricule et du saccule, tandis que l'épithélium de la voûte reste indifférent. Malgré leur peu de relief, ces macules semblent donc ici répondre à une formation neuro-épithéliale très importante. Elles représenteraient la partie antérieure d'une crête acoustique primordiale, séparée du reste par suite du mouvement d'étranglement de la vésicule auditive primitive qui aboutit à sa subdivision en cochlée, utricule et saccule. — Quoi qu'il en soit, l'épithélium sensoriel présente la même disposition dans les macules et dans les crêtes acoustiques.

Chez les mammifères, il repose sur une membrane vitrée très nette qui règne dans toute l'étendue de la crête ou de la macule, mais sans présenter l'énorme relief individuel ni la figuration de la vitrée de la crête primordiale des cyclostomes. Sa surface libre est également recouverte d'une cuticule. Son épaisseur est de beaucoup plus considérable que celle de l'épithélium non sensoriel, qui partout est formé d'une seule rangée de cellules, soit prismatiques, soit cubiques et non ciliées. De prime abord, le neuro-épithélium paraît même stratifié. Comme l'a indiqué RANVIER (2) chez le Lapin, dans son épaisseur on voit se succéder, sur les préparations qui ont été fixées par l'acide osmique, trois rangées de noyaux répondant à autant d'assises cellulaires. L'assise superficielle est formée par les cellules sensorielles affectant, ici comme ailleurs, la forme d'un dé à coudre plein et renversé la base en haut. Cette base répond au pôle libre et au plateau cuticulaire ; elle porte une longue soie acoustique rigide, à large base élargie, qui paraît

(1) MAX SCHULTZE, Ueber die Endigungsweise der Hörnerven im Labyrinth (*Müller's Archiv.*, p. 343, 1858).

(2) RANVIER, *Traité technique d'Histologie*, 2^e édition, p. 778.

unique, mais qui est en réalité formée, comme l'a fait voir RETZIUS (1), par un faisceau de cils très grêles réunis en un pinceau éffilé. Ce sont donc là des *cils fasciculés* tout comme ceux des cellules épithéliales à crochet du labyrinthe primordial des cyclostomes, mais ici de signification sensorielle et non plus motrice.

Les noyaux de la rangée moyenne répondent à ceux des cellules de soutien (2). Celles-ci ont à peu près la même forme que dans la crête acoustique primordiale des cyclostomes : c'est-à-dire celle d'une bouteille dont le long col, éffilé en fibre monte vers la surface de l'épithélium auditif, s'engage entre les cellules sensorielles et va se terminer sur le pôle libre par un petit élargissement. Au-dessous du corps cellulaire renflé, chaque cellule de soutien envoie un prolongement étiré en pied s'insérer sur la vitrée, dans les intervalles des cellules de la rangée profonde. Celles-ci sont les « cellules basales » de MAX SCHULTZE et de RANVIER (3), disposées à la surface de la vitrée qui termine, du côté du neuro-épithélium, la membrane fibreuse et vasculaire, ou « chorion » du labyrinthe membraneux.

On a discuté à propos de ces cellules. Tandis que M. SCHULTZE les décrit comme une formation constante du neuro-épithélium, RUEDINGER d'abord (4), puis G. RETZIUS (5) ne les ont pas retrouvées chez les poissons cartilagineux (Raies, Chien de mer) où SCHULTZE les avait décrites, non plus que chez les poissons osseux. D'autre part, RANVIER les a figurées chez le Lapin, et il est aisé de vérifier l'exactitude de son observation (Lapin, Cobaye). Il les homologue aux cellules basales de l'épithélium olfactif. Le motif de ces divergences et aussi la signification de ces cellules basales, en même temps que la raison d'être de leur contingence, s'éclairent par la comparaison qu'on peut faire entre une crête acoustique primordiale, larvaire chez l'Ammocète, et cette même crête devenue adulte chez la Lamproie. Chez l'Ammocète, la crête acoustique ressemble absolument à une macule acoustique du vestibule du Lapin. A la surface de l'épithélium règne une cuticule que traversent les cils auditifs. Sous la cuticule, on voit un rang de cellules sensorielles en dé à coudre renversé, claires, striées en long sur leurs plans-côtés et dont le noyau vésiculeux

(1) G. RETZIUS, *Das Gehörorgan der Wirbelthiere*, Stockholm, 1881-1884.

(2) Ces cellules furent d'abord prises par MAX SCHULTZE pour des cellules sensorielles. Il avait été trompé par leur similitude avec les cellules sensorielles de l'épithélium olfactif, et même, chose étrange, il leur attribuait les longues soies acoustiques de la surface de l'épithélium sensoriel. Cette erreur a été corrigée par G. RETZIUS (*loco citat.*), qui a reconnu qu'il s'agit ici de pures cellules de soutien, sans cils acoustiques. Ceux-ci appartiennent en effet exclusivement aux cellules en forme de dé, qui sont les seules sensorielles dans le neuro-épithélium.

(3) L. RANVIER, *Traité technique d'Histologie*, p. 777, 2^e édition.

(4) RUEDINGER, in *Manuel de Stricker*, édit. anglaise de New-York, p. 1003.

(5) RETZIUS, *Das Gehörorgan der Wirbelthiere*, Stockholm, 1881-1884.

se colore faiblement par l'hématoxyline. Entre ce rang de cellules et la vitrée du neuro-épithélium, on voit non pas la rangée unique des cellules de soutien comme chez l'adulte, mais bien deux rangées de noyaux superposés. La coupe de l'épithélium sensoriel rappelle alors celle d'un neuro-épithélium olfactif dans ses portions minces. En effet, les deux rangées profondes de noyaux, qui sont fortement colorés, répondent à des cellules rondes assez semblables à des grains nerveux. Les plus externes de ces grains envoient entre les cellules auditives ciliées un prolongement supranucléaire étiré en fibre, répondant aux cols des cellules de soutien jeunes et encore incomplètement développées. Par le pôle opposé de chaque grain externe, il se dégage un pied étiré en fibre, qui va s'insérer sur la vitrée entre les grains arrondis de la rangée profonde occupant la surface de celle-ci. Quelques-uns de ces grains profonds émettent vers la surface un prolongement délicat qui se comporte comme un col de cellule de soutien ; ou bien il s'arrête à mi-hauteur sans rejoindre la cuticule. Les cellules basales semblent, par suite, avoir la signification de cellules de soutien jeunes et incomplètement développées, ou encore abortives. Elles gardent cet état dans les crêtes et les macules acoustiques du vestibule et des canaux semi-circulaires des mammifères qui, jusqu'à un certain point, répondent à un neuro-épithélium auditif resté embryonnaire et ayant achevé son développement histologique sur le type larvaire primitif. En effet, dans la crête acoustique primordiale des cyclostomes entièrement développée chez l'adulte, on ne trouve pas davantage de cellules basales que dans l'épithélium adulte de Corti d'un limaçon.

Dans le neuro-épithélium des crêtes et des macules auditives, les fibres à myéline des nerfs vestibulaires, répondant chacune au prolongement protoplasmique ou réceptif d'une des cellules bipolaires du ganglion de Scarpa, viennent se terminer de la manière suivante : ces fibres abordent la membrane vitrée soit isolément, soit par petits groupes de deux, trois ou même davantage. Sur les préparations fixées par l'acide osmique, on peut reconnaître qu'elles perdent leur myéline juste au niveau du point où elles s'engagent dans la vitrée, que seul leur cylindre d'axe franchit pour monter dans l'épaisseur de l'épithélium sensoriel par les intervalles des cellules basales. Parvenues au-dessus des cellules basales, les fibres nerveuses amyéliniques entrent dans une intrication nerveuse plexiforme (*plexus basal* de RANVIER) où elles deviennent indistinctes, car elles y sont noyées par le plasma réfringent qui infiltre tout le neuro-épithélium et se réduit légèrement en noir enfumé par l'acide osmique. Pour observer les dispositions nerveuses terminales, il faut donc tourner la difficulté et mettre en jeu, comme l'a fait V. LENHOSSÉK (1), la méthode du chromate d'argent.

(1) V. LENHOSSÉK, Die Nervenendigungen in d. Maculæ und cristæ acusticæ

On reconnaît alors que les branches amyéliniques se résolvent, dans les intervalles des cellules de soutien, en une ombelle de tiges terminales. Celles-ci enveloppent le fond de chaque cellule sensorielle en dé à coudre d'une gerbe de fils nerveux ascendants, qui montent sur son pourtour et finissent librement un peu au-dessous de la cuticule, exactement ici comme dans le neuro-épithélium de Corti. De son côté, RAMÓN Y CAJAL (1) a constaté sur les canaux semi-circulaires fœtaux du Rat, qu'il existe un certain nombre d'arborisations nerveuses terminales dans l'épithélium en dehors des crêtes acoustiques. Il est probable qu'il s'agit ici, tout comme dans les autres neuro-épithéliums, de fibres nerveuses sensibles ordinaires.

C'est à la surface des crêtes et des macules acoustiques qu'on trouve, chez les mammifères et chez l'Homme, les otolithes sous forme d'une poussière de petits cristaux qui apparaissent comme des taches blanches. Ces cristaux sont englués à la surface des crêtes dans une substance gélatineuse qui vraisemblablement, comme l'a indiqué G. LANG (2), représente une formation cuticulaire de l'épithélium ambiant et qu'on peut considérer comme l'homologue de la tectoria. Cette substance prend en effet, chez les cyprinoïdes, un grand développement et une véritable figuration. Elle forme alors au-dessus des crêtes acoustiques des ampoules une sorte de dôme (*coupole terminale*), couvrant le neuro-épithélium comme d'une cloche dont la marge déborde et prend son pied sur la surface libre de l'épithélium non sensoriel circonvoisin. De ce pied de la membrane cuticulaire, partent vers son sommet les traits de la striation fine et très élégante de celle-ci, formée de traits parallèles entre eux et très rapprochés. Tous ces traits convergent vers une aire granuleuse répondant à ce même sommet : de façon que, lorsqu'on observe la coupole terminale en vue cavalière, les stries semblent jaillir de là comme un centre vers le pied marginal, ainsi que les brins d'une gerbe.

Le dispositif acoustique dans ses rapports avec la fonction : voies acoustiques. — WALDEYER (3), puis RANVIER (4) se sont complu à mettre en parallèle la rétine et la vésicule acoustique, pour dégager dans les deux des formations homologues. On a ainsi pu placer l'épithélium de la voûte du canal cochléaire, dont une partie est

(*Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane*, Wiesbaden, 1894).

(1) RAMÓN Y CAJAL, *Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux*, etc. (trad. française d'AZOULAY, p. 128, 1895).

(2) G. LANG, *Das Gehörorgan der Cyprinoiden, mit besonderer Berücksichtigung der Nervenapparate* (v. SIEBOLD und KÖLLIKER's, *Zeitschrift für wiss. Zoologie*, 1863).

(3) WALDEYER, in *Manuel de Stricker*, édit. anglaise de New-York, p. 1048.

(4) RANVIER, *Traité technique d'Histologie*, 2^e édition, p. 767.

pigmentée, en regard de l'épithélium pigmenté de la rétine. La crête auditive principale qui occupe le plancher a été, de son côté, comparée à la rétine. Mais cette comparaison n'a, me semble-t-il, aucune valeur en anatomie générale. La rétine ne peut être comparée qu'avec une autre portion des centres nerveux : le cerveau postérieur tel qu'il est formé, de façon permanente chez les cyclostomes adultes, au niveau du sinus rhomboïdal. Le toit du névraxe est sur ce point réduit à une seule ligne de cellules pigmentées, homologues de celles de l'épithélium pigmenté d'une rétine fœtale. Le plancher, répondant au sinus rhomboïdal, est limité par de hautes cellules épendymaires étirées en fibres dont le noyau occupe le milieu, comme dans les cellules visuelles de la rétine. Entre cette rangée de cellules épendymaires d'apparence sensorielle et la vitrée du névraxe, se succèdent tout comme dans la rétine des formations ganglionnaires continues entre elles et avec l'épendyme. Le troisième œil des vertébrés, « œil pinéal », est lui-même une formation de la région dorsale du névraxe à ce niveau. Voilà quelles sont les véritables homologues du neuro-épithélium rétinien et, en réalité, il n'y en a pas d'autres.

Le neuro-épithélium acoustique ne reproduit pas non plus le dispositif du neuro-épithélium olfactif, auquel MAX SCHULTZE l'avait comparé alors qu'il prenait les cellules auditives pour des cellules de soutien, et réciproquement les cellules de soutien pour des cellules sensorielles. Plus récemment, G. RETZIUS (1) a repris cette même comparaison sur une autre base. Pour lui, comme pour CAJAL (2), la cellule nerveuse bipolaire serait l'équivalent d'une cellule olfactive reportée hors du neuro-épithélium et devenue partie intégrante d'un ganglion nerveux interstitiel. Mais, en réalité, il s'agit là de deux éléments anatomiques entièrement différents. La cellule olfactive est une cellule du neuro-épithélium qui, au sein même de ce dernier, a subi deux différenciations majeures distinctes et les a additionnées en elle seule. Elle est devenue par son segment périphérique porteur de cils olfactifs, une *cellule sensorielle*. En projetant à distance son action propre par l'intermédiaire et selon la voie de son prolongement central (lequel se comporte comme une fibre nerveuse cylindraxile et, pour tout dire, réalise un véritable filament de Deiters), elle acquiert du même coup la signification d'une *cellule nerveuse*. C'est une cellule épithéliale sensorielle et ganglionnaire tout à la fois. Rien de pareil dans le dispositif acoustique. La cellule sensorielle en dé à

(1) G. RETZIUS, *Die Endigungsweise der Gehörnerven*, Biolog. Unters. (Neue Folge, 1892).

(2) RAMÓN Y CAJAL, *Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux*, etc. (trad. française d'AZOULAY, p. 127).

coudre, armée de cils sensoriels multiples ou fasciculés en un seul, reçoit purement et simplement à son pourtour les terminaisons, libres mais venues au contact adhésif avec elle, d'un nerf sensitif réalisé par le prolongement périphérique (réceptif) d'une cellule bipolaire d'un ganglion, développé comme ceux de toutes les paires rachidiennes ou craniennes par une différenciation opérée au pôle dorsal du névraxe embryonnaire. N'était son caractère sensoriel, la cellule auditive serait dans les mêmes relations, par rapport à la branche sensitive du neurone ganglionnaire, que les cellules du corps muqueux de Malpighi par rapport aux fibres nerveuses issues des cellules soit bipolaires, soit unipolaires en T des ganglions des paires rachidiennes. Si donc on peut la comparer à une autre cellule sensorielle, c'est exclusivement à la cellule des bourgeons du goût munie d'un bâtonnet gustatif.

Ces points essentiels une fois fixés, le tracé de la « voie acoustique » devient facile à déterminer. Les ondes sonores arrivent du dehors et se propagent jusqu'à la surface libre du neuro-épithélium à travers des milieux liquides (pérylympe ou tissu muqueux périlabyrinthique, endolymphe), librement et avec une grande rapidité. Là ces ondes agissent mécaniquement, mais aussi électivement sur les cils acoustiques des cellules sensorielles. Il en résulte un mouvement intérieur de celles-ci, inconnu d'ailleurs dans son essence, mais en tout cas seul capable d'impressionner les terminaisons réceptives des bipolaires du ganglion acoustique, de manière à traduire les variations des ondes sonores par des variations exactement proportionnelles du courant nerveux induit dans ces neurones par l'excitation. J'appellerai encore ici esthésiogène ce mouvement intermédiaire aux ondes sonores extérieures et au mouvement nerveux sensoriel. Les variations du mouvement esthésiogène se succèdent, forcément, suivant une courbe parallèle et de même formule algébrique que celles des variations des ondes sonores, et suivant aussi une gamme limitée en deçà et au delà de laquelle les impressions électives ne se produisent plus. Les cellules acoustiques répondent donc ici au dispositif esthésiogène, transformateur du mouvement sonore en un autre de nature différente, de mêmes périodes et lui-même excitateur de l'onde nerveuse sensorielle. Celle-ci marche vers la cellule bipolaire du ganglion du nerf acoustique; et de là elle est projetée sous forme de mouvement sensoriel sur les ganglions acoustiques échelonnés dans le cerveau postérieur (1). Si maintenant on tient à

(1) La racine externe ou *racine cochléaire* du nerf acoustique contourne chez l'Homme le pédoncule cérébelleux inférieur. Ses fibres, répondant chacune au cylindre-axe d'une cellule bipolaire du ganglion spiral, arrivées dans le tubercule latéral et dans le noyau accessoire, se bifurquent tout comme les fibres radiculaires d'un ganglion des paires rachidiennes, en deux branches, l'une ascendante et l'autre descendante, qui se terminent rapidement dans la substance grise de ces deux noyaux.

reprendre la comparaison de l'organe de l'audition avec la rétine, on pourra homologuer les cellules auditives aux cellules visuelles et leurs cils sensoriels aux cônes et aux bâtonnets. Les bipolaires des ganglions spiral et de Scarpa deviendront de leur côté les homologues des cellules bipolaires du ganglion rétinien. Les cellules multipolaires des ganglions acoustiques du cerveau postérieur représenteront, dans le dispositif de l'audition, celles du ganglion optique dans la rétine. Ce sont elles, en effet, qui parlent le langage des sons aux éléments de l'écorce cérébrale, et qui en fixent par la répétition la mémoire dans les deux premières circonvolutions temporo-sphénoïdales gauches dont la destruction aboutit, comme on sait, à la production de l'amnésie verbale chez l'Homme. Ces trois éléments majeurs du dispositif sensoriel : cellules auditives, cellules nerveuses bipolaires, cellules auditives multipolaires, sont ici distancés entre eux au lieu d'être rassemblés à courte distance comme dans la rétine.

De même que dans l'appareil de la vision où il y a une partie dioptrique formée par les divers milieux de l'œil, on peut aussi considérer dans l'organe auditif un dispositif en rapport avec la transmission du son, du dehors vers les neuro-épithéliums acoustiques. Le conditionnement de cette transmission s'est fixé par l'hérédité de la façon la plus favorable à l'exercice de la fonction. L'existence de milieux liquides, traversés par les ondes sonores, assure la propagation rapide de celles-ci au neuro-épithélium et en même temps favorise le libre déploiement des parties délicates de ce dernier. Mais à l'inverse de ce qu'on observe dans l'œil, tout est arrangé ici, comme l'a fait observer HENSEN (1), non plus pour faire converger avec intensité les ondes vers un point de la surface sensible, mais bien pour modérer l'amplitude, et conséquemment l'action de ces ondes ci sur les cils acoustiques. Tel me semble être le rôle dévolu, dans le labyrinthe primordial

La racine interne ou racine vestibulaire, formée par les cylindres d'axe des bipolaires du ganglion de Scarpa, pénètrent dans le cerveau postérieur entre le pédoncule cérébelleux inférieur et la racine descendante du trijumeau. Elles gagnent de là le noyau à grosses cellules de l'acoustique ou « noyau de Deiters » situé sous le plancher du quatrième ventricule. Elles se divisent également en une branche ascendante et une descendante. La branche ascendante se termine rapidement dans le noyau de Deiters et dans celui de Bechterew. Toutefois, certaines prendraient, d'après VAN GEHUCHTEN et RAMÓN Y CAJAL, une direction horizontale pour gagner le noyau du toit du cervelet. Les branches descendantes, beaucoup plus longues, se réunissent en un faisceau compact (racine descendante de l'acoustique), et vont se terminer par des ramifications collatérales et terminales dans une longue colonne de substance grise située en dedans de la racine descendante. Là, elles vont se mettre en connexion avec les cellules d'origine de la voie sensitive centrale (VAN GEHUCHTEN, *Anat. du syst. nerveux*, 2^e édition, p. 516).

(1) HENSEN, Zur Morphologie der Schnecke des Menschen und der Säugethiere (*Siebold und Kolliker's Zeitschr. f. wissenschaft. Zoologie*, t. XIII, 1863, p. 481).

des cyclostomes, au mouvement continu, monotone et rythmique des crochets, tel que je l'ai décrit chez les Lamproies (1) où j'ai pu l'observer pendant la vie. Chez ces vertébrés où il n'y a ni oreille externe, ni oreille moyenne avec sa chaîne des osselets de l'ouïe régulatrice de la tension, et conséquemment de l'amplitude des vibrations de l'endolymphe, ce mouvement constant aboutit nécessairement à la modération de l'intensité des ondes sonores parvenues du dehors dans la cavité du labyrinthe. Aussi, l'épithélium non sensoriel perd-il ses cils fasciculés dès que commence à se développer le dispositif modérateur extérieur à l'ampoule auditive chez les vertébrés supérieurs. Mais ce qui reste constant, c'est la sécrétion, par certaines parties plus ou moins différenciées de cet épithélium non sensoriel, de la substance gélatineuse de nature cuticulaire qui s'étend en nappe à la surface des crêtes ou des macules acoustiques secondaires, qui prend au-dessus de certaines d'entre elles (par ex. chez les cyprinoïdes) une figuration définie en coupole, et acquiert sa différenciation la plus élevée quand elle devient une « tectoria », projetée comme un étouffoir sur la crête acoustique principale dont elle englue les soies acoustiques dans sa masse molle. Les otolithes eux-mêmes constituent, au sein de cette masse et au niveau des crêtes et des macules acoustiques, une poussière solide relativement difficile à ébranler. Tout est donc disposé pour assurer aux cellules sensorielles du neuro-épithélium auditif des impressions très ménagées ; et cela est en rapport avec les conditions théoriques mêmes d'un bon appareil acoustique, telles qu'elles ont été prévues par HELMHOLTZ (dispositifs d'étouffement du son : *Tonempfindungen*).

(1) *Traité d'Histologie pratique*, t. I, p. 564.

LIVRE SEPTIÈME

L'ENTODERME

CHAPITRE PREMIER

LE TRACTUS INTESTINAL ET L'INTESTIN ENTODERMIQUE DÉFINITIF

Dans l'organisme réduit à ses trois feuilletts blastodermiques, c'est l'ENTODERME qui représente l'assise du germe différenciée dans le sens de la *nutritivité*. C'est lui qui, en effet, fournira l'épithélium (c'est-à-dire la portion véritablement active) de tout l'intestin digestif et de ses glandes, y compris le pancréas et le foie. Là où il n'est pas glandulaire et n'élabore pas de sécrétions transformatrices des ingesta, cet épithélium jouit d'une propriété remarquable : — celle d'absorber *avec élection* les substances alimentaires préparées par les actes digestifs. Ces substances sont ensuite versées dans le sang et distribuées aux tissus par les vaisseaux sanguins, qui, comme nous l'avons vu, sont aussi des formations de l'entoderme primitif et ont au plus haut degré une signification nourricière.

L'entoderme primitif fournit également à l'organisme sa première formation squelettale, la *corde dorsale*. En revanche, il ne donne lieu à aucune différenciation dans le sens de la *neurivité*.

§ 1. — LE TRACTUS INTESTINAL

KOWALESKY (1) a montré que l'intestin primitif de l'Amphioxus est constitué, à la phase blastulaire, par un seul feuillet épithélial, l'entoderme, doublant l'ectoderme auquel il est adossé et se continuant

(1) KOWALESKY, *Entwick. d. Amphiorus lanceolatus* (*Mém. de l'Acad. des sciences de Saint-Petersbourg*, série VII, t. XI, 1867).

avec lui sur les lèvres du blastopore, — orifice primordial ou bouche primitive (*Urmund*) qui représente à la fois la bouche et l'anus. Cette même disposition existe aussi chez les cyclostomes, qui sont les premiers vertébrés vrais, c'est-à-dire possédant du sang. L'intestin se réduit alors à un sac dont le fond, au pôle opposé au blastopore, bute contre l'ectoderme directement. Le feuillet moyen, lorsqu'il se formera entre les deux feuillets primaires, ne s'insinuera jamais sur ce point, où s'ouvrira plus tard la bouche définitive.

A ce moment, du pôle buccal ou stomodœal vers le pôle aboral occupé par le blastopore, part un double mouvement évolutif auquel prennent part l'ectoderme et l'entoderme, l'un au-dessus de l'autre, et qui se poursuit exactement et parallèlement dans la ligne axiale de l'embryon. L'ectoderme forme la gouttière médullaire, bientôt convertie en un tube séparé de la surface générale du tégument. L'entoderme dessine une gouttière en sens inverse adossée à la première, qui bientôt elle aussi se transformera en un tube séparé, et qui s'enveloppera comme le tube neural d'une membrane vitrée : c'est la corde dorsale. Entre l'entoderme de l'intestin primitif et la corde, il reste même pendant longtemps chez certains animaux (ex. *Pristiurus*)(1), un cordon qui constitue la trace de l'union originelle de la corde dorsale avec la ligne épithéliale de l'entoderme : c'est le *tractus subnotocordal* de GÖTTE (2) et de BALFOUR.

Canal neurentérique. — Le tube neural né de l'ectoderme et celui né de l'entoderme qui constitue la corde, se développent à partir du pôle oral de l'embryon vers le blastopore. La croissance de l'organisme continuant à s'effectuer en même temps au pôle aboral, il en résulte que, au voisinage du blastopore, la cavité de la corde et celle du tube neural ne sont plus représentées que par une gouttière, qui s'ouvre avec l'intestin primitif au voisinage du blastopore lui-même. La cavité de la corde et la gouttière qui lui fait suite s'oblitérent bientôt. Au contraire, la lumière du tube neural persiste. Le point où ce tube neural s'ouvre dans l'intestin au voisinage du blastopore est le *canal neurentérique*, qui fait communiquer la portion terminale de la cavité entodermique primitive avec le tube neuro-épithélial émané de l'ectoderme. On peut retrouver ce canal, même chez les embryons d'oiseau, un peu en arrière de l'anus dans un prolongement de l'intestin que les embryologistes désignent sous le nom de *tractus post-anal*.

Tractus post-anal. — En effet, chez tous les vertébrés sans exception, le blastopore n'a qu'une existence transitoire. Il se ferme par le rapprochement de ses lèvres. Par suite, l'intestin primitif, revêtu par

(1) BALFOUR, *A treatise ou comparative embryology*, t. II, p. 621, fig. 412.

(2) GÖTTE, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Darmkanals im Hühnchen*, 1867.

l'entoderme, devient un sac sans ouverture offrant à sa portion moyenne un diverticule rempli par le jaune: *sac vitellin* ou *vésicule ombilicale*. L'anus définitif se formera, sur la face neurale de l'embryon et sensiblement en avant de l'ancien blastopore, au moyen d'une invagination de l'ectoderme tégumentaire déjà séparé de l'entoderme par une lame de mésoderme, c'est-à-dire de tissu connectif.

Cette formation de l'anus définitif est tardive, tandis que celle de la bouche suit au contraire de beaucoup plus près la fermeture du blastopore. Celui-ci, du reste, chez les oiseaux et les mammifères, n'est que tout à fait transitoirement indiqué par une fossette dont la lèvre antérieure prolongée constitue le sillon primitif du germe lyriforme. Au-dessous de la vésicule cérébrale antérieure recourbée en crosse sur le côté ventral de l'embryon, l'ectoderme primitivement épaissi forme une invagination: le *sinus buccal* dont le fond dessine une petite fossette, origine de la glande pituitaire ou hypophyse. Le plancher du sinus buccal repose alors directement sur le cœur placé à cette époque sous le cerveau. Ces deux points de repère sont ici comme on va le voir de toute importance (voy. fig. 542, t. II, p. 423).

Bientôt, l'extrémité borgne et antérieure de l'intestin primitif ou entodermique vient buter contre le plancher du sinus buccal, formé par l'invagination de l'ectoderme. Il n'en est séparé que par une mince couche comme pelliculaire de tissu conjonctif (mésoderme). Cette couche, prise entre la végétation de l'ectoderme de dehors en dedans et la croissance de l'extrémité borgne de l'intestin entodermique s'effectuant en sens inverse, s'atténue jusqu'à disparaître. La *membrane pharyngienne*, formée par elle et l'ectoderme et l'entoderme tapissant chacune de ses faces, arrive à s'ouvrir; et la communication est établie entre l'intestin et l'extérieur. L'orifice buccal ou *stomodæum* est ainsi constitué. Au pôle aboral, sur le côté ventral et en avant du blastopore fermé, une seconde invagination de l'ectoderme se produit et met en communication l'intestin entodermique avec l'extérieur. Ce raccordement est de beaucoup postérieur à celui qui s'effectue au pôle stomodéal, et il s'opère à travers une lame mésodermique déjà bien formée et épaisse. Aussi, l'imperforation de l'anus constitue-t-elle une monstruosité bien plus fréquente, chez les divers vertébrés et chez l'Homme, que n'est l'imperforation de l'œsophage. La portion du tractus intestinal répondant au raccord de l'ectoderme et de l'entoderme au pôle aboral est courte, c'est le *proctodæum*. Le *stomodæum* au contraire, s'allonge et constitue une portion étendue du tractus, l'*intestin antérieur* ou *respiratoire*. Nous avons déjà fait l'étude de cette portion (1): parce que son revêtement épithélial appartient *histologiquement* à l'ectoderme, qu'il développe des glandes identiques aux

(1) Voy. t. II, p. 422.

glandes ectodermiques par leur structure, qu'il fournit enfin les germes adamantins des dents représentant seules chez les vertébrés supérieurs les écailles placoïdes, formations exosquelettales et tégumentaires par excellence (1). Au point de vue de l'anatomie générale, je suis obligé de faire commencer et finir l'intestin entodermique définitif là où cesse et où reparait l'épithélium malpighien à la surface interne du tractus. De ces deux limites, l'inférieure est la plus fixe et répond à l'union de l'anus et du rectum. La supérieure est variable, et ses variations de position me paraissent tenir aux variations de la longueur du cou. Chez le Cheval, l'épithélium malpighien se poursuit jusqu'au milieu de l'estomac. Chez la Grenouille, l'épithélium œsophagien est, au contraire, formé d'un seul rang de cellules cylindriques ciliées comme celles de l'entoderme intestinal primordial. Les glandes œsophagiennes ont un revêtement de cellules principales toutes séro-peptiques. Dans une description histologique, il faut tenir un compte absolu de semblables faits, sous peine de ne plus faire du tout d'anatomie générale : car l'anatomie générale est, d'après l'excellente définition de RANVIER, « l'anatomie comparée limitée à un seul organisme ». Elle doit donc réunir, dans une commune description, les tissus exactement comparables entre eux et devenus ainsi des équivalents histologiques.

Divisions du tractus intestinal. — En résumé, le tractus intestinal tout entier est constitué par l'union d'une partie moyenne (dont l'épithélium issu de l'entoderme primitif garde indéfiniment des caractères entodermiques) avec deux parties extrêmes, dont l'épithélium fait suite aux deux invaginations ectodermiques stomodœale et proctodœale et prolonge celles-ci. — Le point de jonction de l'intestin stomodœal avec l'intestin entodermique est marqué par un élargissement qui constitue la *chambre stomacale* ; celui avec le proctodœum est marqué par le développement d'une chambre analogue, qui est le *cloaque*.

La partie moyenne, ou *intestin entodermique*, *entéron* de RAY LANKESTER, est plongée tout entière dans la cavité viscérale, où elle est suspendue par le mésentère. Par une série de bourgeonnements endogènes, elle multiplie à l'infini sa surface d'absorption. Par une autre série de bourgeonnements, diverticulaires ou exogènes, elle forme toutes les glandes digestives y compris les glandes annexes : le foie et le pancréas. Elle a pour charpente de soutien la

(1) O. HERTWIG (*Traité d'embryologie de l'homme et des vertébrés*, trad. française, 1891, p. 276), après avoir rangé les dents parmi les *organes dérivés du feuillet interne*, est conduit à dire et à souligner ceci : — « Les dents ne sont originellement que des papilles ossifiées de la peau et de la muqueuse buccale. C'est ce que prouve à l'évidence le développement des dents cutanées des sélaciens. » Il y a, dans cette assertion, une erreur : attendu que les dents des sélaciens ne sont pas des os, et cet aveu, qu'elles ne sont pas réellement d'origine entodermique.

lamelle fibro-intestinale, au sein de laquelle se différencient les muscles moteurs propres de l'intestin et se distribuent les vaisseaux.

La partie antérieure, orale ou *stomodæale* du tractus, extrêmement allongée, et la partie postérieure, anale ou *proctodæale* plus courte, sont formées par l'ectoderme, invaginé à la rencontre de l'entéron et doublé d'un repli satellite de la lamelle fibro-cutanée, doublée elle-même par un prolongement du tissu conjonctif diffus.

Mais la nutrition elle-même se compose de deux facteurs. Pour entretenir l'organisme, il est nécessaire de prendre pour lui, dans le monde extérieur, des *aliments* : c'est-à-dire des substances empruntées aux animaux et aux plantes. Cès substances, transformées par les actions digestives dont les glandes intestinales sont l'instrument, deviennent assimilables : c'est-à-dire incorporables aux éléments anatomiques qui ont besoin de se rénover. En second lieu, au fur et à mesure que l'organisme se complique et que la masse du corps s'accroît, la nécessité de l'introduction de l'oxygène, indispensable à toutes les actions chimiques dont les tissus sont le théâtre, s'accuse de plus en plus et motive, surtout chez les vertébrés, l'édification d'un appareil spécial qui est celui de la *respiration*.

Chez tous les animaux munis d'une corde dorsale et sans aucune exception, c'est la partie orale ou stomodæale du tractus, partie revêtue par l'épithélium tégumentaire invaginé dans la bouche, qui fournit l'appareil respiratoire définitif. Cet appareil se montre d'abord autour de la bouche sous forme de branchies cutanées (têtards des anoures), puis dans la bouche où il constitue les branchies buccales (ammocètes), puis encore (poissons) dans le pharynx. Sans cesser d'être formé par l'ectoderme et la lamelle fibro-cutanée qui le double, il devient ainsi de plus en plus profond, de plus en plus diverticulaire. Enfin l'appareil aérien paraît. Sous forme de vessie natatoire, il est chez les poissons et les dipneustes encore un bourgeonnement du pharynx. Le poumon du Protée et celui des autres vertébrés supérieurs conserve la même signification morphologique. Comme l'œsophage, l'appareil bronchio-pulmonaire de tous les sauropsides et de tous les mammifères est donc un simple prolongement de l'épithélium cutané et du derme qui le double : c'est une formation *paradérale* (RAY LANKESTER) (1). Cette notion, entièrement justifiée par l'anatomie générale, devient encore plus saisissante quand on se reporte aux fonctions respiratoires originelles, qui sont exclusivement localisées dans le tégument cutané des animaux inférieurs.

(1) RAY LANKESTER appelle le tégument dans son ensemble *déron* (δέρον) par opposition à *entéron* (εντέρον), représentant l'ensemble de l'intestin entodermique. Les *parentères* sont les expansions de l'*entéron*; les formations *paradériques* sont celles du *déron* ou tégument.

Chez les vertébrés munis d'une allantoïde, la respiration, même pendant la période embryonnaire, est assez active pour motiver l'existence d'un appareil spécial, déjà très développé bien qu'il doive n'être que provisoire. C'est encore le tractus intestinal qui le fournit, mais alors par son pôle aboral. Tandis que la portion stomodœale ou *pnéo-pharyngienne* est encore en voie d'organisation, la chambre cloacale pousse un diverticule vers l'organisme maternel : c'est l'*allantoïde*, origine du placenta qui, chez le fœtus, joue le rôle d'un poumon véritable quoi qu'il ait une constitution toute différente. Bien que le pédicule subsistant de l'allantoïde, la vessie, ait un revêtement épithélial très analogue à l'ectoderme, sa signification tégumentaire prête encore à discussion ; tandis que celle de l'appareil respiratoire antérieur, qui est aussi le définitif, paraît histologiquement établie. En somme, les deux pôles du tractus intestinal, sur les limites de l'entoderme et de l'ectoderme, sont capables de s'adapter aux fonctions respiratoires, tandis que la portion moyenne demeure exclusivement digestive.

§ 2. — PREMIER DÉVELOPPEMENT DE L'INTESTIN ENTODERMIQUE DÉFINITIF (INTESTIN DIGESTIF) — ORIGINE DES MÉSENTÈRES.

Je résumerai ici, pour la bonne compréhension du sujet et sans aucun détail d'érudition ni d'analyse, une série de faits bien connus des embryologistes. — Au début, l'intestin entodermique est formé par l'entoderme secondaire (feuille glandulaire) doublé par le feuillet endothélial de la splanchnopleure. Entre les deux s'est développée une mince assise mésodermique représentant la lamelle fibro-intestinale. Fermé à ses deux extrémités, le sac intestinal se projette en avant sous forme de vésicule ombilicale ou sac vitellin. Il a donc la forme d'une gouttière ouverte dans ce sac à la partie moyenne ventrale, et fermée en doigt de gant aux parties extrêmes.

Origine du mésentère dorsal. — Sur la ligne axiale de l'embryon, le tube digestif est largement réuni à la paroi dorsale du corps. En ce point, cette paroi est occupée par le névraxe, la corde dorsale, et de chaque côté par les masses protovertébrales des segments primordiaux. Au-dessous de celles-ci sont les deux aortes, enveloppées par une large bande de mésoderme. Les deux cavités pleuro-péritonéales droite et gauche sont donc séparées l'une de l'autre par un large espace. Au fur et à mesure que le développement se poursuit, cet espace se rétrécit progressivement sauf dans la portion antérieure du tractus, qui fait suite à la région pharyngienne (branchiale) primitive et va se

différencier sous forme d'intestin antérieur, stomodœal ou respiratoire. Le rétrécissement s'accuse au contraire dans les limites de l'intestin entodermique définitif, et répond à la formation du *mésentère dorsal* dans ces mêmes limites.

Voici comment : presque immédiatement au-dessous du germe des poumons (embryon humain de 4^{mm}25, His), le tube digestif dessine un renflement fusiforme. C'est l'estomac. En même temps, il s'éloigne de la corde dorsale : parce que la bande, qui l'unissait à la corde et séparait les deux fentes pleuro-péritonéales, croît dans le sens dorso-ventral beaucoup plus que dans le sens transversal. Les deux aortes que renferme cette bande se rapprochent alors, se rejoignent sur la ligne médiane et se fusionnent en un seul vaisseau. C'est l'aorte définitive, située entre la corde dorsale et l'intestin. Bientôt, le tube digestif et la corde finissent par ne plus être réunis que par une lame mince de tissu conjonctif doublée en dehors par l'endothélium pleuro-péritonéal, tendue entre la corde et l'intestin dans le plan médian du corps et de l'extrémité antérieure à l'extrémité postérieure de l'embryon. C'est le mésentère dorsal. — A l'origine, le mésentère dorsal réunit tout aussi bien l'estomac que le reste de l'intestin entodermique à la paroi du corps. Le tube digestif traverse, droit ou presque droit, la cavité viscérale. Cette disposition reste permanente chez nombre de poissons et d'amphibiens. L'estomac, répondant alors simplement à une dilatation fusiforme du tractus, possède un mésentère dorsal qui a reçu le nom de *mésogastre*. C'est ce mésogastre qui deviendra, chez l'Homme et la plupart des mammifères, le grand épiploon, comme l'a démontré JEAN MÜLLER.

Chez les vertébrés supérieurs, en effet, l'intestin entodermique cesse de traverser en droite ligne la cavité viscérale, parce qu'il s'allonge de façon disproportionnée avec l'allongement du tronc de l'animal. Pour prendre place dans la cavité abdominale, il est donc forcé de décrire des sinuosités et de former des anses. Le mésentère dorsal s'allonge entre celles-ci et la paroi dorsale du corps. Il en résulte que certaines parties de l'intestin sont fixées par un mésentère court et d'autres par un mésentère plus étendu. Comme celui-ci suit les anses dans leur mouvement et que ces anses prennent place comme elles peuvent (parfois en dessinant une spirale régulière comme chez la Grenouille), les feuilletts mésentériques, au lieu de former une sorte de cloison médiane, deviennent transversaux, obliques, etc. Voici ce qui arrive chez l'Homme :

Anse intestinale primitive. — A la cinquième ou sixième semaine, l'estomac, fusiforme d'abord, est devenu une poche dont la face postérieure, fortement convexe, regarde la colonne vertébrale tandis que la face antérieure, recouverte par le foie, est légèrement concave. Sur la face postérieure convexe, qui deviendra la grande courbure,

s'insère le mésentère dorsal (mésogastre) répondant à l'estomac. — La partie de l'intestin entodermique qui fait suite à l'estomac s'est beaucoup allongée, et de ce chef elle décrit un trajet sinueux. Elle dessine l'*anse intestinale primitive* (TOLDT) en se dirigeant d'abord du pylore au voisinage immédiat du rachis (segment duodéal), pour se recourber ensuite brusquement (branche descendante) et se projeter vers l'ombilic. Là, elle est en continuité avec le canal vitellin et aussitôt elle se replie (branche ascendante). Les deux branches, la descendante qui donnera l'intestin grêle, et l'ascendante qui fournira le cæcum et le côlon, sont presque parallèles comme les branches d'un U. Entre elles, s'étend un long repli du mésentère dorsal. Arrivée près de la colonne vertébrale, la branche ascendante se recourbe brusquement et se continue avec la partie terminale de l'intestin. Celle-ci se dirige en ligne droite vers l'anus et n'est plus fixée que par un mésentère très court; elle fournira l'S iliaque et le rectum.

Mésentère ventral. — Le sommet de l'anse intestinale primitive répond à l'ombilic et se trouve d'abord logé dans la portion initiale creuse du cordon. Là, il s'ouvre dans la vésicule ombilicale ou sac vitellin, qui prolonge en dehors du corps le sac entodermique primitif. Le pied du cordon, où le sommet de l'anse s'est engagé, se rétrécit de plus en plus et la communication entre l'anse et le sac vitellin se réduit à un canal étroit, le *canal vitellin*, qui s'atrophie peu à peu ainsi que la vésicule ombilicale elle-même. C'est entre ce pied du cordon et la première portion de l'anse — ou segment duodéal — dirigée du pylore au voisinage du rachis, que s'étend le repli falciforme permanent répondant au *mésentère ventral*.

On sait que le coelome est, à son origine, formé de deux moitiés séparées sur la ligne médiane et répondant de chaque côté, au delà des protovertèbres, à l'écart des lamelles fibro-cutanées et fibro-intestinales. On devrait donc trouver un mésentère ventral dans toute la longueur du tube digestif, comme c'est le cas pour le mésentère dorsal. Mais en réalité, le mésentère ventral n'existe qu'au niveau de la partie antérieure du tractus depuis le pharynx jusqu'à l'extrémité du duodénum. Dans ces limites, entre le cul-de-sac antérieur de l'intestin entodermique et la paroi du corps qui se ferme vite, prend en effet place le cœur, qui est énorme par rapport au tractus intestinal et auquel aboutissent, accompagnées par le mésoderme, l'extrémité des veines omphalo-mésentériques et celle de la veine ombilicale. La masse mésodermique qui relie le cœur à la paroi ventrale porte le nom de *mésocardie* antérieur ou ventral. Son prolongement inférieur, satellite des vaisseaux vers l'ombilic, s'étend de la petite courbure de l'estomac et du segment duodéal au pied du sac vitellin. Il est l'origine du *mésogastre antérieur* et du *mésentère ventral du duodénum*. C'est dans son épaisseur que se développeront le foie et les pancréas

ventraux. Chez l'adulte, il sera représenté par le petit épiploon et le ligament falciforme. Au delà du segment duodénal il n'y a plus de mésentère ventral, les deux moitiés du cœlome s'étant réunies en une cavité unique.

Transfert de l'estomac de la position verticale à la position transversale. — Au cours du troisième mois, l'estomac passe de la position verticale à la position transversale. Sa petite courbure regardait en avant, sa grande courbure en arrière dans le plan des deux mésentères dorsal et ventral, plan qui est antéro-postérieur et médian. Il subit alors une double rotation pour prendre sa position définitive. Son grand axe, dirigé du cardia au pylore et initialement parallèle au rachis, c'est-à-dire vertical, tourne autour de l'axe sagittal. Il devient oblique, puis horizontal. Sa petite courbure regarde maintenant en haut, sa grande courbure en bas. Le cardia est reporté de haut à droite, le pylore de bas à gauche. En même temps, l'estomac tourne autour de son grand axe vertical. Sa face gauche devient antérieure, sa face droite postérieure. Dans ce mouvement, l'œsophage se tord ; sa face latérale gauche primitive devient antérieure, ce qui explique la position asymétrique des pneumogastriques. Par suite de ce même mouvement, le mésentère dorsal de l'estomac (mésogastre) élongé en une lame mince et flottante dont l'étendue s'accroît par suite de la végétation de nombreux vaisseaux du type conjonctif engagés dans son épaisseur, forme le grand épiploon.

Torsions et premières différenciations de l'anse intestinale primitive. — Les deux branches de l'anse intestinale primitive, parallèles entre elles au delà du segment duodénal et contenues dans le plan du mésentère dorsal primitif, subissent comme l'estomac un mouvement de torsion remarquable. La branche ascendante, répondant au cæcum et au gros intestin futurs, prend une position antérieure et croise transversalement la branche descendante qui reste grêle. Le croisement se fait en avant du point d'union du segment duodénal de l'anse primitive avec sa branche descendante. Un peu au delà du sommet de l'anse primitive et du canal vitellin, l'intestin se renfle et dessine la *chambre cæcale*. Au delà de celle-ci, c'est le *côlon*, immédiatement transverse et auquel fait suite le *côlon descendant*, situé à gauche et continué par l'S iliaque, qui constituent les deux premières subdivisions de la branche ascendante. Telle est la disposition chez l'embryon humain de trois mois. Le *côlon ascendant* se développe plus tard, par suite de la croissance interstitielle du gros intestin entre le cæcum et le coude droit primitif. Le cæcum, d'abord situé sous le foie, semble par suite descendre progressivement, et vers le huitième mois il a atteint la crête iliaque.

La chambre cæcale prend, dès le début, une grande importance. Elle présente, à la fin de la gestation, des dimensions considérables

chez l'Homme et les conserve chez nombre de mammifères (par exemple chez le Cheval). L'*appendice*, lorsqu'il existe, est également tout d'abord extrêmement développé. Il représente souvent plus de la moitié de la longueur totale de l'organe (O. HERTWIG); telle restera sa constitution définitive chez le Lapin. Chez l'Homme adulte, au contraire, il ne constituera plus qu'une formation vestigiaire. — Entre le segment duodénal et le cæcum, la branche grêle, descendante de l'anse intestinale primitive, augmente considérablement de longueur elle aussi par croissance interstitielle. Ainsi prennent naissance les circonvolutions intestinales. Ce mouvement commence à s'accuser vers la fin du deuxième mois. Il entraîne naturellement l'élongation et le plissement en divers sens du mésentère dorsal, qui prend ainsi « l'apparence d'un jabot plissé » (1). Tel est l'état définitif chez une foule de mammifères (Chien, Chat, Lapin). Il n'en va pas de même chez l'Homme.

Le mésentère dorsal du duodénum se soude, en effet, largement et dans toute son étendue avec le péritoine de la paroi abdominale postérieure. Le segment duodénal est ainsi fixé. En outre, le mésentère du côlon transverse, qui au troisième mois n'est encore qu'une partie du mésentère dorsal commun, se soude également sur une certaine étendue avec le péritoine qui recouvre le duodénum et la paroi abdominale postérieure. Dans cette nouvelle situation, il est tendu transversalement de gauche à droite et forme le *mésocôlon transverse*, qui divise la cavité du ventre en deux étages dont le supérieur renferme l'estomac, le foie, le duodénum et le pancréas, et dont l'inférieur loge l'intestin grêle. Pour se continuer avec ce dernier, le duodénum passe comme sous un pont au-dessous du *mésocôlon* tendu transversalement. — Le mésentère dorsal du cæcum (*mésocæcum*), et ceux des côlons ascendant et descendant, *peuvent ou non* contracter secondairement, chez l'Homme, des soudures analogues avec le péritoine pariétal. Les organes correspondants sont ou non, dans ce cas, en dehors de la cavité péritonéale définitive.

§ 3. — L'ENTODERME DÉFINITIF ET LA PAROI DE L'INTESTIN DIGESTIF

On sait que l'intestin digestif est essentiellement formé par l'union d'un épithélium cylindrique ou prismatique, disposé sur une rangée unique, et d'une paroi connective renfermant des muscles et des vaisseaux sanguins et lymphatiques. L'épithélium est issu de l'entoderme et répond au développement histologique terminal de ce qui reste de ce feuillet primitif chez l'adulte : c'est l'*entoderme définitif*.

(1) O. HERTWIG, *Traité d'embryologie* (traduct. française, p. 273, 1891).

La paroi résulte des différenciations de la lamelle fibro-intestinale.

Évolution du feuillet épithélial. — A l'origine — par exemple dans l'embryon de Poulet, — l'entoderme est formé par une rangée de cellules plates ou basses, endothéliiformes. Quand la gouttière répondant primitivement à l'intestin entodermique s'est fermée, cet aspect change. Chez les très jeunes embryons de Mouton de 8 à 10 millimètres, la lumière de l'intestin est bordée par un rang unique de cellules cylindriques à protoplasma délicat, plus ou moins chargé de granulations vitellines. KÖLLIKER, puis DEMON (1), admettent qu'à cet état primitif succède une phase intermédiaire pendant laquelle l'entoderme intestinal se stratifie, pour derechef se réduire plus tard à une seule rangée de cellules cylindriques ou prismatiques. Je suis au contraire de l'avis de LASKOWSKY (2), et je pense que l'épithélium intestinal ne cesse pas d'être non stratifié. L'apparence de stratification tient, je pense, à ce que dans le stade d'active croissance (embryons de Mouton de 12 à 25 millimètres) l'épithélium intestinal subit des divisions indirectes de deux ordres. Les unes donnent des figures de juxtaposition pures et simples, en vue de l'extension du revêtement épithélial en tous sens; les autres répondent à la formation des groupes flocculeux qui, comme on le verra plus loin, caractérisent le premier début et aboutissent à la première indication des plis, des fossettes et des cryptes d'où proviendront les différenciations glandulaires. Ces deux modes de végétation s'entremêlent et aboutissent sur certains points à une apparence de stratification (fig. 847).

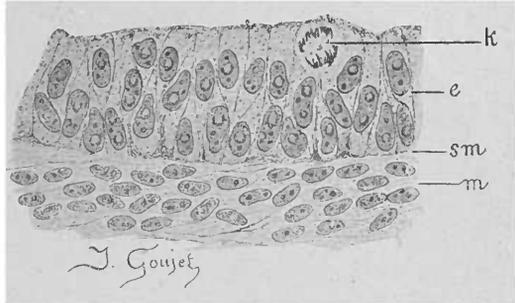


FIG. 847. — Coupe sagittale de la muqueuse de la petite courbure de l'estomac d'un embryon de Lapin long de 42mm. (D'après SALVIOLI.)

e, épithélium dont les cellules, en général disposées comme des coins ou des cônes contrariés, paraissent de prime abord disposées sur plusieurs rangs; — *sm*, ligne d'implantation de l'épithélium à la surface de la couche mésodermique *m*, de l'intestin gastrique; — *k*, une cellule dont le corps s'est développé superficiellement et qui donne une figure de division indirecte. — 640 diamètres.

Quoi qu'il en soit, chez l'embryon humain de la fin du deuxième

(1) DEMON, *Développement de la portion sous-diaphragmatique du tube digestif* (Paris, 1883).

(2) LASKOWSKY est arrivé à cette conclusion en étudiant l'embryon du Porc. KÖLLIKER se fonde sur l'évolution de l'épithélium œsophagien, objet d'étude mal choisi, puisque l'épithélium définitif y doit être malpighien.

mois, c'est-à-dire au début de la phase fœtale, tout le revêtement de l'intestin digestif est réduit à une seule rangée de cellules cylindriques. C'est là, en tant que mode de stratification, l'état définitif. Individuellement, les cellules épithéliales subiront encore une série de différenciations en des sens qui peuvent être très divers.

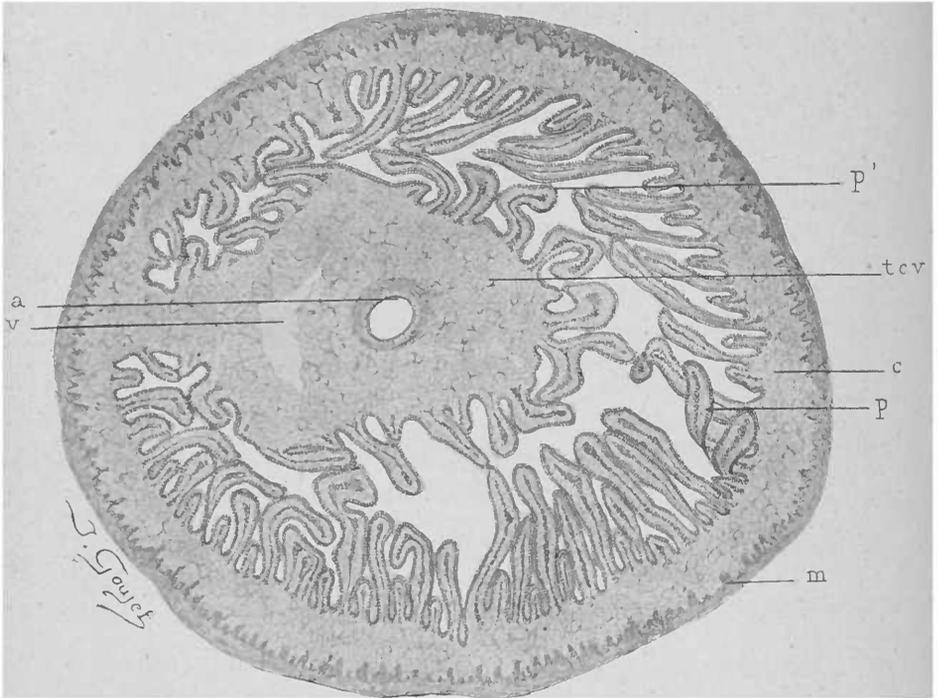


FIG. 848. — Coupe transversale de l'intestin de la grande Lamproie de rivière. Fixation par l'alcool fort. Coloration au picrocarminate. Conservation dans la glycérine. — (Ocul. 4, obj. 0 de Véric))

p, coupe en travers des plis principaux, entre les pieds desquels on en voit de secondaires; — *p'*, plis semblables à la surface de la valvule spirale, tous ces plis sont revêtus par un épithélium cilié; — *a*, artère; — *v*, veine collectrice de l'intestin; — *tcv*, tissu conjonctif de la valvule spirale; — *m*, muscle moteur général de l'intestin; — *c*, couche connective de l'intestin.

Entoderme définitif cilié. — Parmi ces différenciations, il en est une qui paraît primordiale : c'est la réduction de l'entoderme intestinal définitif à l'état de *cellules cylindriques à cils vibratiles*. C'est une différenciation motrice et qui répond à l'état permanent chez l'Amphioxus. Ce même stade paraît exister chez tous les vertébrés bien qu'il soit difficile à saisir chez les mammifères. J'ai toujours trouvé l'épithélium intestinal des cyclostomes cilié partout. Tel est-il aussi chez les larves de batraciens (LEYDIG, SACCHI); et tel il demeure chez

les urodèles (par ex. les Tritons) dans le fond des sillons longitudinaux (R. BLANCHARD) et chez certains lacertiens (NICOLAS). Chacun a pu vérifier cette observation ancienne d'EBERTH, que l'intestin du Poulet porte des cellules ciliées, persistant dans le cæcum un certain temps après l'éclosion. La signification essentielle de cette différenciation motrice apparaît nettement dans l'intestin de l'Amphioxus, où l'épithélium n'est doublé d'aucune formation musculaire. Chez l'Ammonoète et chez la Lamproie (fig. 848), il n'y a point de musculaire muqueuse et le muscle moteur intestinal est rudimentaire. Même état chez les larves d'amphibies et chez les embryons des vertébrés supérieurs. Il s'opère dans ce cas une flexion morphologique pour satisfaire à la fonction de cheminement du contenu de l'intestin. Chez l'Amphioxus et les cyclostomes, il s'agit non plus de méconium ou d'équivalents de celui-ci, mais d'ingesta transformables. On comprend bien comment un épithélium cilié peut absorber certaines substances empruntées à ces ingesta; mais on ne se figure pas aisément comment il les transforme: puisqu'il n'y a pas encore de différenciations glandulaires, sauf dans la glande hépato-pancréatique.

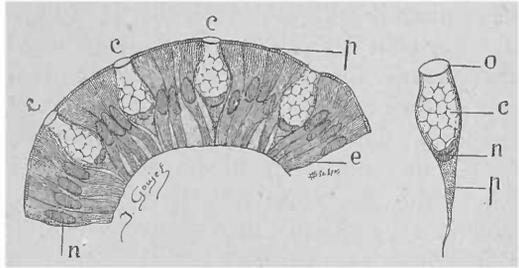


FIG. 849. — Epithélium de revêtement de la muqueuse intestinale du duodénum du Chien, dans l'intervalle de deux cryptes de Lieberkhün. (Liquide de Müller, gomme, alcool, éosine hématoxylique). — Une cellule caliciforme, isolée par l'alcool au tiers et colorée par l'éosine hématoxylique, a été dessinée à part (320 diam.).

c, cellules épithéliales cylindriques; — p, leur plateau strié; — n, leur noyau; — c, c, c, cellules caliciformes intercalaires.

o, orifice de la cellule caliciforme, ouvert sur la ligne des plateaux; — n, noyau refoulé à la base; — p, protoplasma de la portion non glandulaire de la cellule, formant son pied d'insertion; — c, cavité glandulaire de la cellule, renfermant des boules de mucigène séparées par les travées protoplasmiques.

Différenciation des cellules à plateau strié et des cellules mucipares. — Chez tous les vertébrés autres que les cyclostomes, l'épithélium cilié de l'intestin digestif n'a qu'une existence transitoire. Il est remplacé bientôt par un revêtement de *cellules cylindriques à plateau strié* dans les intervalles desquelles se développent, en nombre variable, des *cellules mucipares* ou *caliciformes* (fig. 849, e). Les cellules à plateau strié répondent à l'épithélium absorbant; les cellules caliciformes aux premières cellules glandulaires. On verra aussi qu'au fond des cryptes intestinaux ou au fond, soit des fossettes, soit des sillons de l'intestin des mammaliens, il peut s'opérer une troisième différenciation, sous forme de cellules plus ou moins semblables aux cellules glandulaires séreuses ou séro-zymogènes. Tout aussi bien que

les cellules caliciformes, ces dernières semblent naître d'une flexion morphologique et d'une adaptation fonctionnelle des cellules à plateau strié. Les cellules à plateau strié procèdent elles-mêmes d'une modification pure et simple des cellules ciliées primordiales. Les bâtonnets, engagés dans la substance du plateau et dessinant la striation de celui-ci, peuvent être aisément dégagés par certaines méthodes d'analyse que j'indiquerai plus loin; ils répondent morphologiquement à des cils non émergés.

Les cellules cylindriques à plateau strié qui se sont développées librement sur des surfaces planes ou assez étendues, telles que celles des calices des follicules clos et de la tête de ceux-ci, différencient sur leur pôle d'implantation un plateau basal très net, mais sans striation aucune. Celles, au contraire, qui ont achevé leur développement à la surface de bourgeons, répondant eux-mêmes au pied d'un groupe flocculeux dans lequel s'est engagé un relèvement secondaire et étroit de la lame fibro-intestinale, se terminent par une extrémité effilée dépourvue de plateau basal. Comme je l'ai fait voir plus haut (voy. t. II, p. 43-45), le ciment intercellulaire n'est solide et de charpente que sur les deux lignes répondant aux plateaux. Il est semi-liquide entre les plans-côtés des cellules: c'est un ciment interstitiel constituant une voie de la nutrition.

La vitrée entodermique. — L'existence de la *membrane vitrée* de l'entoderme définitif a été très contestée. Sur un embryon de Mouton de 12 millimètres, elle se réduit à une ligne nette tout à fait semblable à celle régnant sous l'ectoderme du Poulet à la phase blastodermique. Sous l'épithélium des villosités des mammifères adultes, on ne peut la mettre en évidence. Son existence, prise au point de vue morphologique pur, n'est cependant pas contestable. Sur toute la surface de l'intestin du Brochet, par exemple, elle apparaît comme une membrane amorphe, à double contour, réfringente et brillante, d'où partent les faisceaux conjonctifs de la muqueuse intestinale. Elle s'atténue jusqu'à sembler disparaître et à ne plus former qu'un mince vernis chez les vertébrés supérieurs, où l'absorption intestinale très active motive fonctionnellement sa réduction à l'état vestigiaire.

Évolution de la paroi intestinale. — Née de la lamelle fibro-cutanée, la paroi intestinale, limitée du côté de la fente pleuro-péritonéale par l'endothélium continu de celle-ci sauf aux points d'insertion des mésentères, consiste d'abord en une zone plus ou moins épaisse de tissu conjonctif embryonnaire, dont les éléments s'ordonnent peu à peu concentriquement autour du tube épithélial représentant l'intestin entodermique. Dans cette zone, se développent les vaisseaux et les muscles lisses intestinaux. Au cours du troisième mois chez l'embryon humain, le muscle moteur général de l'intestin existe seul. Seule aussi, son assise interne, annulaire ou plutôt plexiforme à

ce stade, est nettement formée et se compose de trois ou quatre rangées de cellules musculaires lisses. L'assise longitudinale constitue un simple feuillet musculaire, dans lequel les fibres lisses sont disposées sur un seul rang. Cette disposition larvaire répond sans aucun doute à l'état primordial: elle est définitive chez les cyclostomes (*Ammocetes branchialis*). La musculaire muqueuse est une formation absolument secondaire. Elle n'apparaît que dans le cours du quatrième mois chez le fœtus humain.

C'est également de la fin du deuxième mois à celle du troisième que se forment, chez l'Homme, les plis longitudinaux de l'intestin, origine

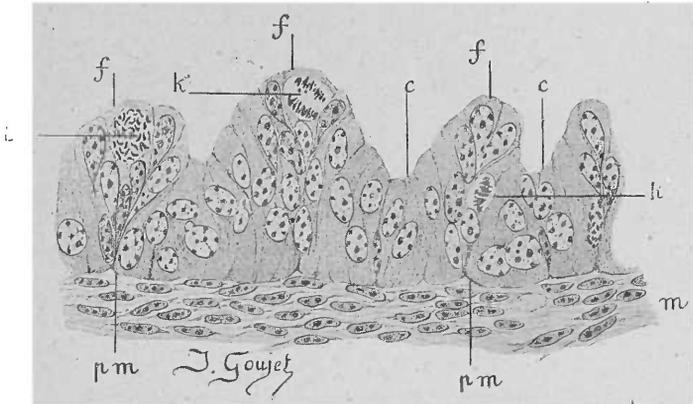


FIG. 850. — Coupe sagittale de la muqueuse gastrique d'un embryon de Lapin long de 45mm. (SALVIOLI.)

f, f, coupes frontales des séries linéaires le long desquelles l'épithélium végète par groupes flocculeux déterminant un relèvement de la surface; — *c, c*, points où l'épithélium ne végète pas par groupes flocculeux et répondant aux creux des futurs sillons ou des futures fossettes; — *k*, une mitose au stade de la double couronne polaire; — *k'*, une mitose au stade de la plaque équatoriale, qui donnera deux cellules fixes juxtaposées; — *s*, une mitose au stade spirème; — *m*, couche intestinale mésodermique; — *pm*, pointes de relèvement du mésoderme au-dessous de chacun des groupes flocculeux. Il n'y a ni vaisseau, ni cellules connectives fixes engagés dans ces pointes. — 640 diamètres.

première des cryptes glanduleux et des villosités tout à la fois. L'intestin entier, y compris le cæcum, le côlon et l'S iliaque, est ainsi plissé longitudinalement. Il ressemble absolument à celui d'un Triton ou d'un Lézard. C'est le type morphologique de l'intestin primordial. L'axe des plis longitudinaux est occupé par des relèvements du tissu conjonctif et des vaisseaux. Sur les coupes en travers, ces relèvements sont renflés à leur extrémité libre et ressemblent à des bourgeons. Sur ces bourgeons, la paroi et le fond des plis, l'épithélium intestinal forme une couche unique. Il semblerait de prime abord qu'il ait été plissé en dedans de la ligne des jeunes muscles annulaires, comme une bourse dont on a serré les cordons. Il semblerait aussi que le plissement ait eu pour cause première la végétation du tissu conjonctif contre l'épithélium. Telle a

été la première idée de KÖLLIKER. De son côté, TOLDT explique les plissements longitudinaux, et plus tard la formation des glandes, par un mécanisme inverse: une série de gouttières ou de doigts de gant épithéliaux s'enfonçant dans le tissu conjonctif pariétal. Mais ni l'une ni l'autre de ces conceptions ne répond à la réalité. Il est facile de suivre la formation des plis sur l'embryon de Lapin (embryons de 40 à 55 millimètres). On voit alors (fig. 850) que le mouvement qui aboutit à la formation des plis prend son origine dans l'épithélium. Sur des séries linéaires étendues répondant aux plis futurs, celui-ci végète par groupes flocculeux. Entre les rangées de groupes flocculeux, il se dessine

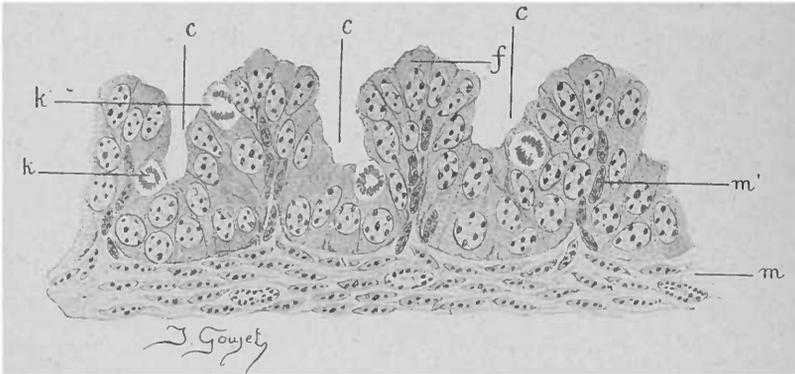


FIG. 851. — Coupe sagittale de la muqueuse gastrique d'un embryon de Lapin long de 50^{mm}, montrant les relèvements et les sillons de la surface dessinés d'abord par les groupes flocculeux, puis accusés par la pénétration des pointes de relèvement du mésoderme dans le pied de ces derniers. (SALVIOLI.)

c, c, c, dépressions répondant aux intervalles des groupes flocculeux; — *m*, couche connective embryonnaire (mésodermique) de l'intestin gastrique, formant secondairement des relèvements occupés par des cellules conjonctives jeunes *m'* dans l'axe des groupes flocculeux *f*; — *k*, une mitose à couronne équatoriale vue de front; — *k'* une mitose dans un groupe flocculeux: elle donnera une figure de juxtaposition oblique. — 640 diamètres.

naturellement des plis, répondant aux points du revêtement où l'épithélium ne donne, en se multipliant, que des figures mitosiques de juxtaposition. Plus tard, très secondairement, sur la ligne des groupes flocculeux le tissu conjonctif dessine des relèvements d'abord légers, puis de plus en plus accusés (fig. 851). Enfin, il se développe en lames renfermant des vaisseaux sanguins ascendants et terminées par un bourrelet de cellules embryonnaires. Le groupe flocculeux initial couronne l'extrémité libre de ces lames. Le même mécanisme préside à la formation des fossettes ou cryptes glandulaires et à celle des glandes. C'est le mouvement de l'épithélium qui détermine leur place et leur forme; c'est celui du tissu connectif et vasculaire qui achève, en les circonscrivant et en les vascularisant, leur ébauche fœtale. Je suis, à ce point de vue, tout à fait d'accord avec LASKOWSKY, BRAND, SEWAL et SALVIOLI.

Ainsi, la surface interne et développable du revêtement entodermique de l'intestin définitif, devient de plus en plus étendue par la poursuite, jusque bien après la naissance, d'un double mouvement : épithélial qui met en place, connectivo-vasculaire qui met en forme les plis, les fossettes, les cryptes et les glandes, les villosités d'abord lamellaires puis qui augmentent incessamment en nombre, en complexité et en étendue. Telle n'a pas été la loi de la complication de l'ectoderme tégumentaire ou muqueux. Là, les papilles prenaient leur origine première dans les relèvements dermiques, les glandes dans des bourgeons épithéliaux *pleins*, végétant à cet état dans le tissu conjonctif et creusés plus tard. Dans le domaine de l'entoderme définitif, toutes les formations homologues procèdent de sillons, de fossettes, de doigts de gant *primitivement creux*, dont la cavité future est de prime abord circonscrite dans les intervalles des groupes flocculeux. Les ébauches premières du foie et des pancréas, nées du segment duodénal de l'anse intestinale primitive, n'auront pas elles-mêmes d'autre origine.

CHAPITRE II

L'ESTOMAC

Le renflement stomacal, ou *chambre gastrique* de l'intestin entodermique, est constitué sur le type exact du canal intestinal primitif; mais il modifie ce type pour se plier à ses fonctions digestives spéciales. Il comprend : *a)* une *membrane muqueuse* doublée par une musculaire muqueuse à deux assises, qui occupe sa partie profonde ; *b)* une couche connective *sous-muqueuse* où règne largement le tissu conjonctif lâche ; *c)* un *muscle moteur* proprement dit, à disposition complexe. Ce muscle renferme plusieurs assises de fibres musculaires lisses, ayant chacune une orientation différente par rapport à l'axe général de l'intestin stomacal.

Chez l'Homme, de même que chez le Chien et le Chat, par exemple, les limites de l'intestin entodermique et de l'intestin antérieur, à muqueuse du type malpighien, sont marquées par le point même où le tractus intestinal se renfle brusquement pour dessiner la cavité stomacale. Le point de passage de l'intestin œsophagien à l'intestin entodermique, est précisément au cardia. Chez nombre d'autres mammifères, par exemple chez le Cheval ou le Lapin, le passage se fait au delà du point rétréci que l'on continue à appeler le cardia, et à un niveau variable sur la face interne du renflement stomacal. Il en est de même chez le Rat. Chez les ruminants, les trois cavités qui précèdent la caillette (panse, réseau, feuillet), ne sont que des diverticules de l'intestin antérieur ou œsophagien. L'épithélium de leur muqueuse est du type malpighien; le derme muqueux est du type dermo-papillaire; enfin, les glandes affectent les caractères généraux de celles du pré-intestin. La caillette est le seul estomac digestif et d'origine entodermique, comparable à celui de l'Homme et du Chien. C'est l'étude histologique de cet intestin entodermique qui fait exclusivement l'objet de ce chapitre. J'insisterai surtout avec détails sur la constitution de la muqueuse gastrique à cause de sa grande importance physiologique, et aussi de l'intérêt offert par les variations

morphologiques des glandes formant la partie essentielle et active de cette muqueuse.

Chez les vertébrés tout à fait inférieurs, tels que les cyclostomes, la constitution du tube digestif est exactement la même au niveau du renflement stomacal que dans les parties répondant à l'intestin proprement dit. Chez les Poissons tels que les cyprins, la poche stomacale est macroscopiquement assez développée. Mais le revêtement épithélial y demeure le même que dans le reste de l'intestin : il reste constitué par des cellules cylindriques à plateau strié disposées sur une seule rangée, entre lesquelles on rencontre un plus ou moins grand nombre de cellules caliciformes. Seulement, dans toute l'étendue de l'estomac, on voit de nombreuses fossettes donnant à sa surface interne une apparence alvéolaire. Ces fossettes répondent à des *cryptes* de la muqueuse, purement et simplement. Chez l'embryon humain de 11 centimètres (troisième mois), il en est encore ainsi. Chez des poissons tels que la Carpe, la Tanche, etc., la digestion stomacale s'exécute avec ce dispositif exclusivement intestinaliforme. En revanche, chez les poissons carnivores et à digestion très active tels que la Perche et le Brochet, au fond de ces cryptes muqueux devenus beaucoup plus petits et multipliés, on voit s'aboucher des glandes différenciées de constitution fondamentale analogue à celles de l'estomac de l'Homme, du Chien, et de la caillette des ruminants (1). Les différences existant, à partir de là, entre les formations glandulaires gastriques des vertébrés, portent sur des détails. Ceux-ci répondent d'ailleurs à la manière souvent très différente dont les animaux s'alimentent. Nous avons pu déjà faire cette même observation à propos des glandes de l'intestin antérieur, salivaires et autres. Cela posé, je vais prendre pour point de départ de ma description l'estomac de l'Homme et du Chien, qui sont à peu de chose près constitués sur un même type. Je ferai voir ensuite sommairement comment varient les glandes dans leur constitution histologique et leur groupement chez un petit nombre d'animaux dont le mode d'alimentation se rapproche ou, au contraire, diffère de celui de l'Homme et du Chien. J'espère dégager ainsi la signification morphologique des glandes gastriques considérées en général, et du même coup mettre en lumière quelques-unes des conséquences physiologiques de leurs variations de structure.

(1) Voy. à ce sujet GAREL, *Glandes de la muqueuse intestinale et gastrique de l'Homme et des vertébrés* (thèse de Lyon, 1879).

§ 1. — POINT DE PASSAGE DE LA MUQUEUSE ŒSOPHAGIENNE
A LA MUQUEUSE GASTRIQUE AU NIVEAU DU CARDIA

Au voisinage immédiat du cardia (fig. 852), la muqueuse œsophagienne ne diffère de celle du reste de l'œsophage ni par son revêtement épithélial, qui demeure malpighien, ni par son derme muqueux, qui

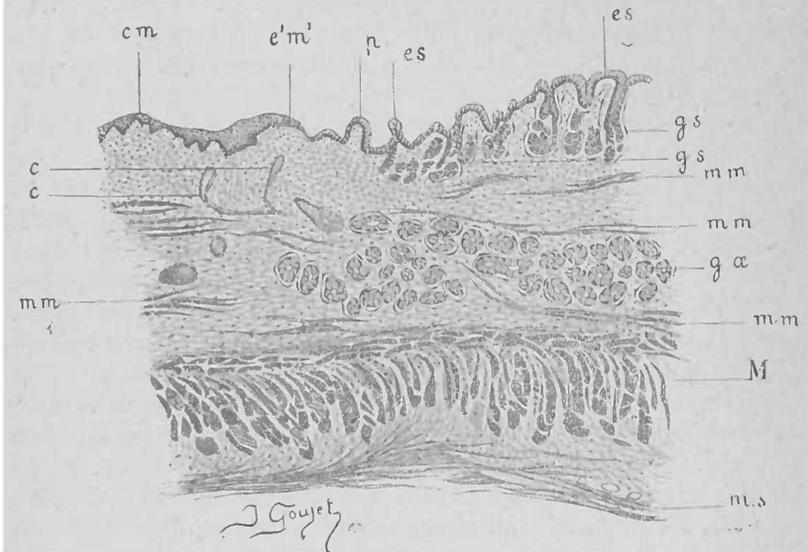


FIG. 852. — Point de passage de l'œsophage au cardia du Chien, pour montrer l'ensemble du dispositif de raccord entre l'intestin antérieur et l'intestin entodermique. — (Préparation faite par la méthode indiquée dans la note de technique, p. 1274. — Oc. 1, obj. 0 de Véric, chambre claire.)

cm, fin de l'épithélium malpighien de l'œsophage; — *p*, plis transversaux, tapissés par une seule rangée de cellules caliciformes *es* (commencement de l'épithélium intestinal); — *gs*, glandes sereuses s'ouvrant au fond des plis; — *mm*, *mm*, musculaire muqueuse; — *gs*, groupe des glandes œsophagiennes; — *c, c*, leurs canaux excréteurs; — *M*, muscle moteur général orné de fibres lisses; — *ms*, fibres musculaires striées prolongeant les muscles striés œsophagiens.

continue à être du type dermo-papillaire. Seules, les glandes œsophagiennes subissent une modification portant sur trois points d'ailleurs essentiels : 1° elles augmentent à la fois de volume et de nombre. Audessous de la musculaire muqueuse et dans l'intervalle qui sépare celle-ci du muscle moteur œsophagien (ici formé d'un mélange de fibres lisses et de faisceaux primitifs striés), elles forment des groupes volumineux et, sous le point de passage exact, elles arrivent à se toucher ; 2° là aussi, la musculaire muqueuse se dissocie et envoie, entre leurs longs culs-de-sac et sur le pourtour de chacune d'elles, des pincesaux de

fibres lisses constituant pour le contenu de chaque glande un appareil musculaire d'expression particulier, dont j'ai déjà parlé plus haut

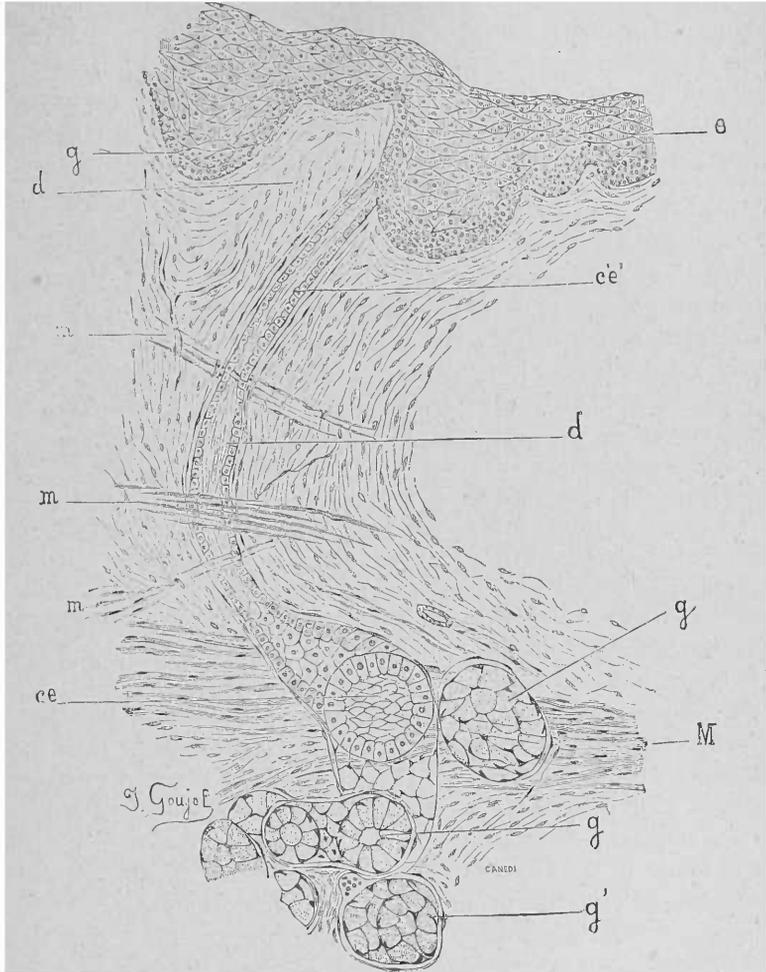


FIG. 853. — Coupe longitudinale de l'œsophage au voisinage du cardia. — Liquide de Müller, gomme, alcool; coloration par la glycérine hématoxylique. Alcool fort, essence de giroflès, essence de bergamote. Conservation dans la résine Dammar. — (Obj. 3, ocul. 1 de Véricq; chambre claire.)

g, couche génératrice de l'épithélium malpighien: au-dessous d'elle, le derme *d* dessine quelques papilles adélorphes; — *e*, couches épidermiques, succédant au corps muqueux disposé entre elles et la couche génératrice: toutes les cellules épidermiques ont conservé leur noyau, que l'hématoxyline a coloré en violet.

g, g, g', glande œsophagienne; — *ce, c' e'*, son canal excréteur; — *M*, musculaire muqueuse; — *m, m, m*, ses expansions bridant le canal excréteur dilaté en *d* sous une bride.

(voy t. II, p. 134); 3° les culs-de-sac glandulaires deviennent exclusivement *mucipares*: il s'agit alors de glandes à mucus pures, sans

même aucune ébauche de croissants de Giannuzzi ni de cellules granuleuses intercalaires aux cellules muqueuses. Les acini se terminent par groupes sur de larges canaux collecteurs à cellules mucipares en forme de gobelet, basses et claires, disposées sur une seule rangée. Puis, au-dessus de la musculaire muqueuse qui envoie des brides ou des boutonnières musculaires à diverses hauteurs autour du canal excréteur (fig. 853), celui-ci présente un revêtement de cellules cubiques et subit une série de renflements ampullaires comparables à ceux des canaux excréteurs des glandes ary-épiglottiques ou trachéales. Au fur et à mesure qu'on s'approche du point de passage de l'épithélium malpighien à l'épithélium entodermique, on voit aussi les canaux excréteurs des glandes œsophagiennes prendre un trajet récurrent. Ils remontent obliquement pour s'ouvrir tous assez en arrière du point d'union des deux épithéliums. Cette disposition semble due surtout à ce que la couche des glandes œsophagiennes dépasse sensiblement ce point d'union. Chez le Chien, la dernière glande œsophagienne du type pré-intestinal est, en effet, subjacente au deuxième ou au troisième groupe de glandules gastriques, dont la sépare la musculaire muqueuse qui passe au-dessus d'elle et au-dessous du plan des glandules gastriques.

La jonction des deux épithéliums, malpighien et cylindrique, se fait de la manière suivante. Brusquement, l'épithélium malpighien diminue d'épaisseur aux dépens de sa face profonde. Sa coupe sagittale dans l'axe du cardia devient comparable au profil d'un pouce. L'épithélium malpighien est comme taillé en sifflet par un relèvement très aigu du derme muqueux. Le relèvement répond à un coin de tissu conjonctif infiltré d'un plus ou moins grand nombre de cellules lymphoïdes. Le long de la pente œsophagienne du coin, le corps de Malpighi s'épuise, tandis que l'assise des cellules épidermiques se poursuit droit jusqu'à son sommet. Sur la pente gastrique de ce même coin s'implante une rangée unique de cellules caliciformes. C'est l'épithélium de la surface de l'estomac, d'origine entodermique. Au delà règne l'entoderme jusqu'à l'union de l'anus et du rectum.

La pente gastrique du coin de jonction aboutit au fond d'un pli peu profond. Puis un nouveau relèvement, suivi d'une série d'autres séparés par des dépressions de profondeur variable, se succèdent au nombre de trois, quatre ou cinq. Tous ces plis sont tapissés par des cellules toutes caliciformes, hautes, cylindriques et disposées sur une seule rangée. Tous sont transversaux. Au fond de quelques-uns de ces plis, non sur tous, on voit s'ouvrir des glandes tubuleuses isolées ou réunies en groupe de deux, plus rarement trois. Leur fond va presque buter sur les glandes mucipares œsophagiennes qui, je l'ai dit, se poursuivent un peu au delà de la jonction des deux épithéliums et qu'enveloppe de ses mailles la musculaire muqueuse dissociée. Ces glandes tubuleuses sont du type séreux exclusif, C'est-à-dire que

leur épithélium, uniquement formé de cellules cylindriques que l'hématoxyline teint en bleu très pâle, est constitué par les cellules *principales* ou séro-peptiques que nous retrouverons un peu plus loin dans les glandes du fond de l'estomac (fig. 854).

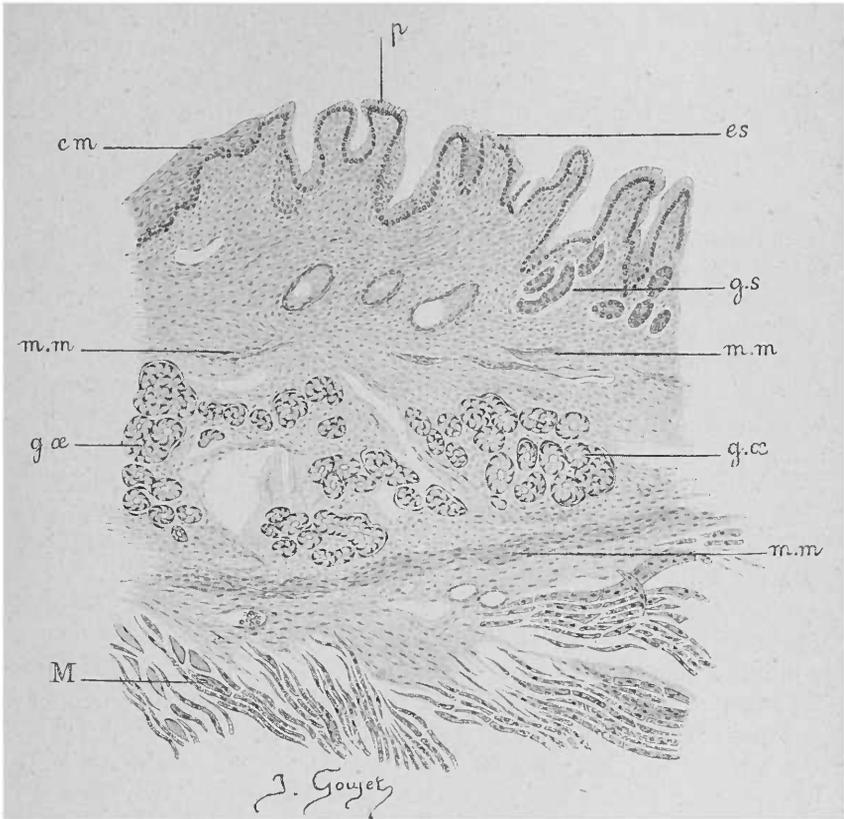


FIG. 854. — Point de passage de l'œsophage au cardia du Chien, pour montrer les détails du dispositif de raccord entre l'intestin antérieur et l'intestin entodermique. (Préparation indiquée dans la note de technique, p. 1274. — Faible grossissement; oc. 1, obj. 1 de Véric. Chambre claire.)

em, épithélium malpighien de l'œsophage finissant en biseau; l'épithélium mucipare *es*, disposé en rangée unique et représentant le commencement de l'entoderme intestinal, commence sur la pointe et la pente gastrique du point de jonction, et se continue sur la région des plis transversaux *p*; — *gs*, glandes séreuses s'ouvrant au fond des plis transversaux; — *mm, mm*, musculaire muqueuse: entre elle et les plis transversaux, on voit les coupes des énormes canaux excréteurs des glandes œsophagiennes du cardia; — *ga, ga*, glandes œsophagiennes, comprises dans un dédoublement de la musculaire muqueuse; — *M*, muscle moteur général.

Immédiatement après la courte série des plis transversaux, commence le règne des glandes gastriques. La musculaire muqueuse de l'œsophage se régularise en une mince formation à deux assises qui passe droit sous les glandes gastriques et constitue désormais la mus-

culaire muqueuse stomacale. Le muscle moteur œsophagien se continue de son côté avec le muscle moteur gastrique. Ce dernier prend subitement une grande épaisseur. Par suite, il se développe à la fois du côté de la sous-muqueuse en diminuant l'épaisseur de celle-ci, et librement du côté de la surface de l'estomac. Il en résulte que la sous-muqueuse, large à la terminaison de l'œsophage et logeant les glandes mucipares du type œsophagien, se rétrécit brusquement sous le deuxième ou troisième groupe de glandules gastriques. C'est à ce niveau que les glandes mucipares œsophagiennes cessent d'occuper son épaisseur.

Chez le Chien, le muscle moteur œsophagien se termine périphériquement par un plan de faisceaux musculaires striés longitudinaux. Ces faisceaux striés se poursuivent assez loin sous le péritoine, extérieurement au muscle moteur stomacal. A ce même niveau, chez l'Homme, les muscles striés ont depuis longtemps cessé de doubler extérieurement le muscle moteur de l'œsophage, uniquement formé de fibres lisses au voisinage et au niveau du cardia.

Comme on le voit, le cardia est une région remarquable non seulement par la façon tranchée dont s'effectue à son niveau l'union de l'épithélium malpighien avec l'épithélium cylindrique du type entodermique, mais aussi et surtout par le double dispositif glandulaire dont il est le siège. Le pré-intestin fournit le premier et le plus important élément de ce dispositif : c'est-à-dire ses glandes en grappes simples, exclusivement muqueuses par exemple chez le Chien. Ces glandes forment dans la sous-muqueuse une couche glandulaire continue, dont un rets de fibres musculaires lisses, émanées de la *muscularis* œsophagienne, assure l'excrétion exo-glandulaire par un véritable mécanisme d'expression en bloc. Toutes ces glandes versent leur mucus abondamment un peu en amont du point de passage. De son côté, la muqueuse gastrique, par les plis transversaux mucipares et glanduleux de sa portion initiale, est largement lubrifiée par le mucus que fournissent les cellules épithéliales, toutes caliciformes, de la région plissée. Le bol alimentaire franchit donc avec une extrême facilité le cardia, dont la dernière contraction œsophagienne exprime largement les glandes mucipares du type préintestinal. Nous retrouverons une disposition analogue au pylore, une autre à l'union de l'an us et du rectum, point terminal du transit des ingesta le long du tractus (1).

(1) PRÉPARATION DU POINT DE PASSAGE DE L'ŒSOPHAGE A L'ESTOMAC. — Le meilleur objet d'étude est le cardia du Chien. J'ai d'ailleurs constaté son analogie presque complète avec le cardia de l'Homme sur deux suppliciés. On fixe le cardia en le plongeant tout entier dans le liquide de Müller ; puis on achève le durcissement par la gomme et l'alcool. Il convient ensuite d'orienter avec soin les coupes pour les obtenir exactement sagittales. On les reçoit dans l'alcool, et on les traite ensuite par

§ 2. — MUQUEUSE GASTRIQUE

Chez le Chien qu'on vient de sacrifier, et chez l'Homme dont on peu examiner exceptionnellement la muqueuse gastrique aussitôt après la mort, la muqueuse gastrique apparaît avec une coloration d'un gris rosé comparable à celle de la substance grise des circonvolutions cérébrales. L'analogie d'aspect est encore augmentée par une série de plis rappelant la disposition de ceux du cortex. Ces plis sont dus à la contraction tonique de la musculaire muqueuse. Si, en effet, l'on pratique une injection interstitielle de mélange osmio-picrique dans la sous-muqueuse, le liquide fixateur étale les plissements de la membrane et donne à la surface externe de l'estomac un aspect lisse, qui se maintient dès que la musculaire muqueuse a été fixée dans sa forme et que ne modifie plus la contraction tonique du muscle moteur stomacal continuant à agir. Sur cette surface (fig. 855), on voit se dessiner une série de petits mamelons inégaux en diamètre et de relief peu accusé, répondant chacun à un groupement individuel des glandules gastriques que renferme la muqueuse. Ce groupement est, au point de vue glandulaire, un *lobule gastrique*. La muqueuse de l'estomac peut en effet être considérée comme une vaste glande composée, dont les éléments constitutifs sont disposés en surface au lieu d'être ordonnés par rapport à un système de canaux excréteurs.

À la loupe, on reconnaît facilement que les mamelons sont creusés chacun d'un nombre variable de petits entonnoirs ou cryptes, dans les intervalles desquels existent des séries de bourgeons papilliformes courts. Chaque entonnoir répond en effet à un crypte muqueux, servant d'orifice excréteur commun à plusieurs glandes en tube agminées autour de lui. Les bourgeons, plus saillants dans la région pylorique que dans celle du cardia, sont interglandulaires. Ils correspondent aux

l'eau sur la lame de verre avec précaution, afin qu'elles ne se plissent pas. On les colore avec l'éosine hématoxylique; puis on les monte dans la glycérine ou la résine Dammar après les avoir déshydratées dans l'alcool éosiné. On peut aussi employer la double coloration par l'hématéine et l'éosine. Je conseille ces deux modes de coloration de préférence, à cause de l'action élective des colorants dans ce cas sur les cellules glandulaires. — En effet, les acini des glandes mucipares œsophagiennes sont alors teints en bleu violet magnifique, et les cellules granuleuses étant au contraire colorées en rouge vif (par exemple les cellules de revêtement des premières glandes gastriques), on peut voir que ce genre de cellules n'existe pas dans les dernières glandes œsophagiennes. Les fibres lisses sont aussi colorées en rouge foncé. On constate enfin que les cellules calciformes des plis du cardia et de la surface de l'estomac se colorent en rose, tandis que la cupule mucipare de ces mêmes cellules dans la muqueuse bronchique se teint en bleu intense. Le mucigène est donc un peu différent dans les deux cas.

portions du derme muqueux non occupées par les glandes; ils affectent, par rapport à ces dernières, la même situation que les villosités de la muqueuse duodénale à l'égard des cryptes de Lieberkühn.

Cela posé, on doit considérer dans la muqueuse stomacale: 1° le revêtement épithélial général de sa surface; 2° les glandes, qui se

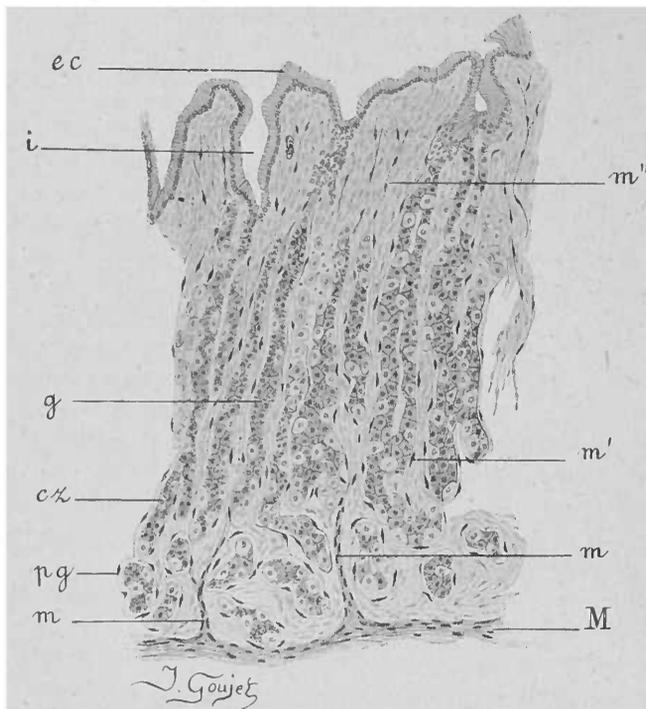


FIG. 855. — Glandes gastriques du fond de l'estomac du Chien. Fixation par le bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100. Gomme, alcool. Coloration au carmin aluné. Conservation dans la résine Dammar.

ec, épithélium caliciforme de la surface, réfléchi dans les infundibulums ou cryptes *i*; — *g*, tubules sécréteurs; — *cz*, cellules de revêtement; — *pg*, paroi propre des tubules glandulaires; — *M*, musculaire muqueuse; — *m, m*, ses relèvements principaux entre les groupes de tubules glandulaires; — *m'*, fibres musculaires lisses montant entre les tubes glandulaires; — *m''*, leurs pinceaux terminaux dans les bourgeons interglandulaires. — Ocul. 1, obj. 2 de Verick.

distinguent en glandes du type cardiaque et en glandes du type pylorique; 3° les relations du tissu conjonctif et musculaire, enfin celles des vaisseaux sanguins et lymphatiques avec ces mêmes glandes et avec les bourgeons interglandulaires. C'est l'ensemble de ces formations connectivo-vasculaires et musculaires qui constitue le *stroma* de la muqueuse.

Surface générale mucipare de la muqueuse gastrique. — Chez l'Homme, le Chien, le Chat, et tout aussi bien chez la Grenouille, le

Brochet, la Perche, etc., la surface générale de l'estomac (fig. 855, — *ec*) est revêtue d'un épithélium cylindrique dont toutes les cellules sont mucipares et du type caliciforme. Ce revêtement est formé de longues cellules disposées sur une seule rangée au-dessus des bourgeons interglandulaires. Il se réfléchit dans les cryptes muqueux servant chacun d'orifice émissaire à un groupe de glandules tubuleuses gastriques. Il est donc partout continu dans les limites de la surface exposée à l'action du suc gastrique entièrement formé et excrété. Les cellules caliciformes, terminées sur leur pôle d'insertion par un long pied protoplasmique renfermant le noyau au-dessous de la cupule mucipare, s'implantent perpendiculairement à la surface générale tout aussi bien sur les pentes des entonnoirs qu'au-dessus des bourgeons interglandulaires. A ce point de vue, elles se comportent donc comme les cellules génératrices de l'épithélium malpighien des muqueuses dermo-papillaires et de la peau munie de papilles. De même aussi que les pentes des papilles cutanées, celles des entonnoirs muqueux montrent sur les coupes sagittales des séries de dents, dans le rentrant desquelles les cellules caliciformes prennent leur insertion solide. Ces dents répondent à des plis ou sillons concentriques à chaque entonnoir, dont chaque feston denticulaire représente la coupe. Une telle disposition permet à l'épithélium mucipare de s'implanter à la fois droit et solidement sur la paroi de l'infundibulum. Je reviendrai sur ce sujet en parlant plus loin du phénomène de l'excrétion exoglandulaire considéré dans les glandes gastriques.

L'épithélium mucipare règne, dans l'estomac, à partir du premier pli mucipare du cardia jusqu'à l'union du pylore avec le duodénum. Le produit de son activité sécrétoire est le *mucus de la surface*, alcalin comme tous les mucus, et protégeant la muqueuse elle-même contre l'action digestive du suc gastrique. C'est là un des éléments importants de la structure normale de l'estomac. Quand l'épithélium mucipare est devenu caduc sous l'influence de certaines conditions pathologiques, le suc gastrique peut, par suite, librement agir sur la portion superficielle de la membrane. Il la digère alors dans les limites des aires ayant subi la desquamation. Telle est l'une des origines possibles de l'ulcère simple de l'estomac, mais il y en a d'autres. La digestion stomacale ne pouvant s'effectuer en milieu alcalin, quelle que soit d'ailleurs l'énergie des ferments gastriques, la principale défense des tissus subjacents à l'épithélium de revêtement de l'estomac est le maintien de la circulation sanguine. Car le sang, bien que faiblement alcalin, se renouvelle incessamment dans les territoires capillaires. Il suffit ainsi à empêcher les tissus de se transformer en un milieu acide, même sous l'influence d'un suc gastrique extrêmement actif. Quand, au contraire, les vaisseaux sanguins sont oblitérés en un point de la muqueuse, l'attaque par le suc gastrique devient facile, d'autant

plus qu'alors l'épithélium mucipare de revêtement cesse peu à peu de fonctionner, puis est frappé de mort par défaut de nutrition et enfin desquame.

Dans l'état normal, l'activité sécrétoire des cellules caliciformes de la surface générale de l'estomac est très accusée. Car d'une part on sait que le suc gastrique attaque et digère la mucine comme tous les autres albuminoïdes ; et d'autre part on trouve toujours, même à la fin des digestions le plus énergiquement accusées, un mince vernis muqueux et *alcalin* continu sur la surface libre de la muqueuse. C'est cette couche qui non seulement protège la paroi contre l'action digestive du suc gastrique, mais encore ne permet pas au contenu de l'estomac de la mouiller. Quand on ouvre la poche stomacale d'un Chien en digestion qu'on vient de sacrifier et qu'on en déverse le contenu, la muqueuse apparaît lisse et brillante, comme vernissée, ne gardant aucune parcelle alimentaire adhérente à la surface. Si, au contraire, on attend quelque temps après la mort pour vider l'estomac, la surface libre de la muqueuse reste maculée sur nombre de points par son contenu devenu adhérent. La même chose arrive dans l'intestin grêle et le gros intestin par rapport au chyme et aux fèces.

Grâce à l'épithélium mucipare, tout se passe donc comme si la paroi sécrétante, la muqueuse, était séparée du contenu de l'estomac et doublée par une seconde membrane. Celle-ci, bien qu'extrêmement mince, reste infranchissable aux agents chimiques du suc gastrique. Car la pellicule de mucus est à la fois continue, partout car elle se prolonge dans les infundibula, et elle se renouvelle incessamment par sa face adhérente au fur et à mesure que le suc gastrique l'attaque et la détruit par sa face libre.

L'épithélium caliciforme de la surface générale de l'estomac se comporte, en présence de certains réactifs colorants, d'une façon spéciale qui le différencie nettement de l'épithélium caliciforme de l'intestin antérieur, de celui des bronches par exemple. L'éosine hématoxylique, ou bien la double coloration par l'hématéine et l'éosine, teignent en bleu violet intense et pur les cupules mucipares des cellules caliciformes de la muqueuse bronchique ; tandis que le noyau se colore en violet et le protoplasma en rose. Les cellules caliciformes de la muqueuse stomacale du Chien, de l'Homme, du Chat, etc., prennent de leur côté, dans ces conditions, une coloration amarante faible, et le noyau est teint en violet vineux. Ceci justifie bien ce que j'ai déjà énoncé en parlant des cellules glandulaires (mucipares) en général : C'est à savoir que, bien que sécrétés par des cellules de constitution en apparence identique, les divers mucigènes et les mucus respectifs qu'ils concourent à former ne s'équivalent pas dans les diverses glandes ou surfaces muqueuses d'un même organisme.

Glandes de la muqueuse stomacale. — Dans toute son étendue, et

aussi bien au cardia qu'au pylore (fig. 856), la muqueuse gastrique est parcourue par une infinité de glandes occupant toute son épaisseur ou à peu près. Chacune d'elles est formée par des tubes glandulaires agminés en nombre variable, montant sensiblement droit et s'ouvrant comme je l'ai dit par groupes au fond d'un infundibulum,

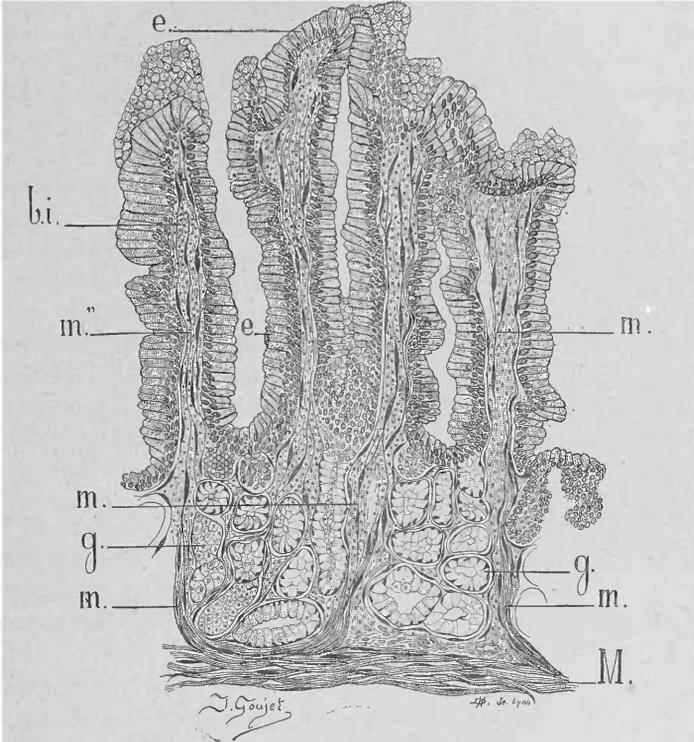


FIG. 856. — Coupe sagittale de la muqueuse gastrique du Chien (région pylorique). Fixation par l'alcool fort. Gomme, alcool; coloration au picocarminate. Conservation dans la glycérine picocarminée. — (Ocul. 1, obj. 2 de Véric, tube levé. Détails étudiés à l'obj. 7 de Véric, Chambre claire.)

e, e, épithélium de la surface, prolongé dans les cryptes émissaires (entonnoirs); — *g, g*, tubes sécréteurs des glandes pyloriques; — *M*, musculaire muqueuse; — *m, m'*, feuilletts musculaires séparant les groupes glandulaires les uns des autres, et s'épuisant (*m', m''*) dans les bourgeons interglandulaires *bi*.

ou crypte muqueux, simple prolongement de la surface générale mucipare. Au-dessous de toutes ces glandes, règne et passe droit la *musculaire muqueuse*. Entre celle-ci et le fond des glandes, se trouve une mince assise de tissu conjonctif: — *couche connective sous-glandulaire*, — parcourue par des vaisseaux sanguins, des lymphatiques et çà et là occupée par des formations adénoïdes. — Enfin, cette même couche est cloisonnée par une série de relève

ments de la musculaire muqueuse, origines des *réseaux musculaires enveloppants* des glandes gastriques. Cela posé, les glandes de la région du cardia diffèrent essentiellement de celles de la région pylorique au point de vue de leurs épithéliums sécréteurs et de quelques détails de leur forme individuelle.

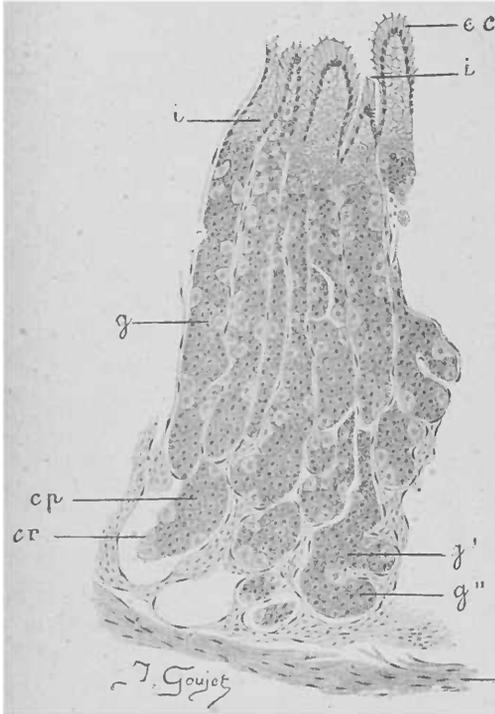


FIG. 857. — Glandes du fond de l'estomac de l'Homme (grosse tubérosité), fixées par l'alcool absolu chez un supplicié vingt minutes après la mort. Gomme, alcool. Coloration par la purpurine.

ec, épithélium caliciforme de la surface de l'estomac, se réfléchissant dans les cryptes (infundibulums) très courts *i, i'*; — *g*, tubes sécréteurs; — *g', g''*, bifurcation des tubes sécréteurs en tubes secondaires; — *cp*, cellules principales (séro-peptiques), *cr*, cellules de revêtement (glanduleuses); — *mm*, musculaire muqueuse.

Glandes du fond de l'estomac ou du type cardiaque. — On donne indistinctement ces deux noms aux glandes qui règnent, au sein de la muqueuse gastrique, dans toute l'étendue de l'estomac, sauf la courte région pylorique. Elles atteignent en effet, chez l'Homme (fig. 857), le Chien (voy. fig. 855), le Chat, par exemple, leur maximum de développement dans la grosse tubérosité, et prennent de suite leur type caractéristique immédiatement après la région mucipare plissée du cardia.

Chaque glande agminée est formée par la réunion de deux à six tubes sécréteurs chez le Chien, de 8 à 12 chez l'Homme. Ces tubes sécréteurs, très longs, s'ouvrent au fond de cryptes muqueux en forme d'entonnoirs très courts, qui souvent se subdivisent vers le fond en deux ou trois branches revêtues d'épithélium mucipare, prolongement de celui du crypte. Ce branchement du fond de l'infundibulum n'est pas constant dans toutes les glandes. Quand il existe, chaque branche affecte la forme d'un tube; elle reçoit deux ou même exceptionnellement trois tubes sécréteurs

dont elle constitue ainsi le canal excréteur commun. Le crypte lui-même joue, par rapport au groupe de tubes sécréteurs disposés autour de lui, le rôle d'un court canal collecteur.

Les tubes sécréteurs s'enfoncent dans l'épaisseur de la muqueuse suivant une direction générale rectiligne. Ils sont tous sensiblement,

mais non pas exactement, de même diamètre. Dans chacun d'eux, en outre, le diamètre initial, qui est celui de la branche courte de bifurcation du fond de l'infundibulum lorsque celui-ci se subdivise, s'accroît légèrement au fur et à mesure que le tube devient plus profond. Le fond des tubes, voisin de la musculaire muqueuse, est arrondi comme celui d'un tube d'essai fermé à la lampe. Souvent il est légèrement élargi, et même chez le Chien dont les glandes tubuleuses sont simples, il présente souvent des diverticules courts. Chez l'Homme, cette disposition est bien plus accusée. Certains tubes présentent des bourgeons creux plus ou moins allongés sur leur trajet, ou même ils se subdivisent. La subdivision des culs-de-sac terminaux est encore plus fréquente. Toutefois, il y a toujours une branche qui continue le tube glandulaire lorsque celui-ci se subdivise, et une autre plus courte, jouant le rôle d'appendice par rapport au tube principal. Il s'agit donc ici de glandes tubuleuses agminées et légèrement ramifiées, mais non pas de glandes en grappe. Leurs tubes sécréteurs sont, dans un même groupe, à peu près mais non exactement parallèles entre eux. De plus, ils se recourbent en divers sens et s'entremêlent en des plans différents au voisinage de leur extrémité borgne. Comme aussi chemin faisant certains d'entre eux ont fourni des digitations, et enfin que vers leur fond tous s'élargissent un peu, il en résulte que chaque groupe glandulaire affecte dans son ensemble la forme d'une pyramide allongée, dont la base confine à la musculaire et dont le sommet répond au fond de l'infundibulum correspondant.

Entre le fond des tubes sécréteurs et la musculaire muqueuse, la couche sous glandulaire du tissu conjonctif forme une assise peu épaisse, sauf sur les points où, de distance en distance, elle est développée par des formations adénoïdes. Cette couche est parcourue par des vaisseaux et par l'origine des relèvements musculaires, qui la cloisonnent. Elle est formée par du tissu conjonctif lâche. Celui-ci envoie dans les intervalles des tubes sécréteurs des prolongements qui suivent les vaisseaux. Au pourtour immédiat des tubes, les cellules fixes du tissu conjonctif s'ordonnent en séries de cellules plates rameuses, qu'on a souvent considérées, mais je crois à tort, comme constituant la paroi propre des tubes sécréteurs (fig. 858). Quand on a fixé la muqueuse gastrique par une injection interstitielle de mélange osmio-picrique et de nitrate d'argent, puis qu'on expose les coupes sagittales ou transversales à la lumière, on reconnaît aisément que ces cellules plates ne constituent pas un endothélium. De plus, dans ces conditions, le tube sécréteur se rétracte un peu au sein de la gaine qui lui est formée par le tissu conjonctif, gaine limitée par les cellules plates. On voit alors l'épithélium sécréteur des tubes imprégné par le nitrate d'argent; et l'on se convainc qu'il repose sur une vitrée continue excessivement mince, doublant les pôles d'insertion des cellules épi-

théliales dans toute son étendue. Les traits d'imprégnation répandant aux plans-côtés des cellules épithéliales sont linéaires et homogènes.

En réalité, ils sont creusés de petits prolongements de la lumière centrale analogues aux canalicules du foie et du pancréas comme l'a

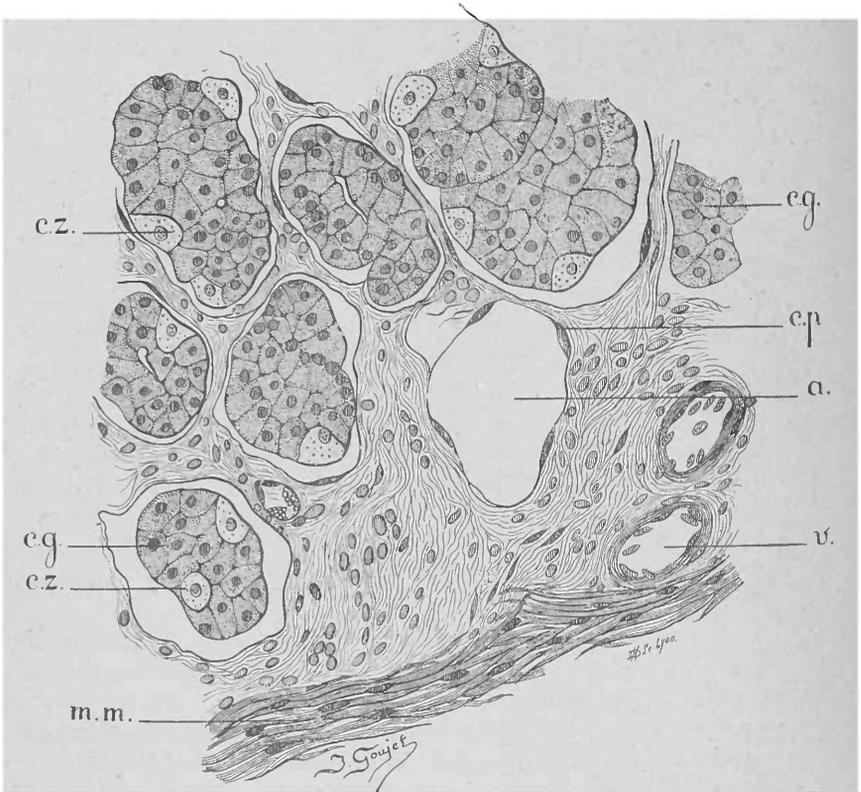


FIG. 858. — Coupe (légèrement oblique) de la muqueuse du fond de l'estomac du Chien, montrant les tubes sécréteurs des glandes séro-peptiques sectionnés de diverses façons au voisinage de leur terminaison en cul-de-sac. Liquide de Müller. Gomme, alcool, éosine hématoxylique. Conservation dans la résine Dammar.

a., loge d'un tube sécréteur au sein du tissu conjonctif de la couche sous-glandulaire : elle est limitée par un rang de cellules plates *cp* ; — *cg*, cellules principales, séro-peptiques, colorées en bleu pâle ; — *cz*, cellules granuleuses ou de revêtement : elles sont colorées en rouge clair et lumineuses par l'éosine du réactif ; — *mm*, musculaire muqueuse ; — *v.*, vaisseau sanguin coupé en travers.

bien indiqué GOLGI (1). La méthode du chromate d'argent met, de façon particulièrement nette, ces canalicules en évidence.

Sur les sections transversales des tubes sécréteurs fixés comme je viens de le dire ou même par le liquide de Müller suivi d'un durcisse-

(1) GOLGI, *Arch. italienne de Biologie*, 1893.

ment convenable par la gomme et l'alcool, on distingue aisément, au centre de chaque tube, une lumière glandulaire arrondie et très étroite limitée par une rangée de cellules cylindriques que l'éosine hématoxylique teint en bleu gris (1). Ce sont les *cellules principales* (HEIDENHAIN) (2). De distance en distance, entre les pieds des cellules principales, s'intercalent de grosses cellules globuleuses dont le relief bossèle la vitrée du tube et dessine un relèvement en forme de feston sur sa surface externe : ce sont les *cellules de revêtement* (HEIDENHAIN). L'éosine hématoxylique les colore en rouge pourpre lumineux avec une éléction parfaite. Le picrocarminate leur donne une coloration jaune verdâtre également caractéristique. Aucune cellule de revêtement engagée entre les pieds des cellules principales ne se prolonge entre leurs plans-côtés jusqu'à la lumière glandulaire (fig. 859). Les faces latérales des cellules principales se rejoignent toujours et s'accolent au-dessus de chaque cellule de revêtement, de façon à limiter seules la cavité du tube sécréteur. Autour du corps arrondi des cellules de revêtement, elles s'incurvent pour les loger entre elles. Outre les cellules principales enveloppantes, on rencontre fréquemment, au pourtour des très grosses cellules de revêtement, de petites cellules fusiformes analogues aux jeunes cellules incomplètement développées des épithéliums cylindriques stratifiés. Nous les appellerons *cellules intermédiaires*. Leur découverte est également due à HEIDENHAIN.

A. *Cellules principales*. — Il est facile, comme je l'ai indiqué déjà, de fixer ces cellules dans leur forme exacte par injection interstitielle du mélange osmio-picro-argentique dans la couche connective sous-glandulaire. Elles se montrent ensuite sur les coupes, quand on a achevé le durcissement par l'alcool, sous forme de prismes étroits dont les pôles libres limitent la lumière toute petite de chaque tube. Cette lumière se présente comme un petit trou circulaire dans les sections exactement transversales des tubes. Sur les coupes passant à la fois par l'axe et le diamètre des tubes, on la voit comme un fin canal à parois très régulières. Ce canal est toujours vide. On n'y trouve

(1) ROLLETT, Ueber die Anatomie der Labdrüsen (*Untersuchungen aus dem Instit. f. Physiologie u. Histologie im Graz*, Heft. II, S. 143), a d'abord prétendu que les cellules centrales, claires, limitant la lumière des tubes sécréteurs, sont tellement délicates et altérables qu'on n'en peut reconnaître la forme : c'est pourquoi il les nomma *cellules adélomorphes*. Par contre, il nomma cellules *délomorphes* les grosses cellules rondes ou cellules de revêtement d'HEIDENHAIN. ROLLETT a commis ainsi une erreur, mais elle a eu la bonne fortune de devenir classique. On a l'habitude de répéter après lui que les cellules principales forment au centre des tubes sécréteurs une masse indistincte. Cela est d'ailleurs vrai, mais seulement dans les mauvaises préparations.

(2) HEIDENHAIN, Untersuchungen über den Bau der Labdrüsen (*Arch. f. Mikroskopische Anatomie*, 1870). — Bemerkungen über die Anatomie der Labdrüsen betreffende Punkte (*ibid.*, Bd. VII, p. 239, 1871).

aucune granulation ni liquide coagulé, du moins sur un estomac sain pris soit au repos, soit en pleine digestion. Sur leur pôle libre, les cellules principales ne portent pas de plateau. Le noyau occupe à peu près l'union du tiers inférieur et des deux tiers supérieurs de chaque

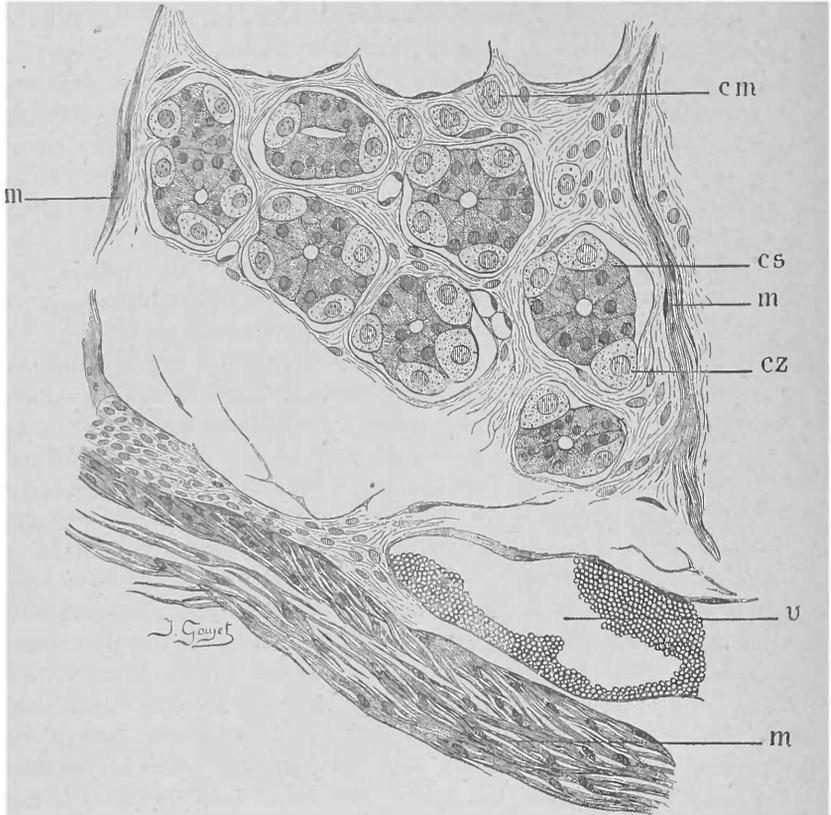


FIG. 859. — Coupe transversale de la muqueuse gastrique du Chien (voisinage du cardia). On a représenté un seul groupe de glandes en tubes, répondant à un crypta émissaire commun, toutes coupées exactement en travers. — Liquide de Müller, gomme, alcool. Eosine hématoxylique. Résine Dammar. — (Oc. 1, obj. 8 de Reichert; éclairage Abbe, diaphragme fermé. Chambre claire.)

m, musculaire muqueuse envoyant des expansions *m'm* autour du petit groupe glandulaire pour lui former un panier contractile enveloppant.

cs, cellules séreuses ou principales; — *cz*, cellules granuleuses ou de revêtement, renfermant des granulations zymogènes, des glandes tubuleuses gastriques dont on voit la lumière centrale coupée en travers ou obliquement; — *v*, vaisseau sanguin; — *cm*, cellules migratrices.

cellule. Il est toujours arrondi. L'hématoxyline le colore en violet pur, le carmin et la purpurine en rouge; il occupe en somme la même position et présente les mêmes caractères que les noyaux des cellules séreuses.

Le protoplasma, clair, paraît granuleux sous un faible grossisse-

ment, également comme celui des cellules séreuses. L'hématoxyline le teint en bleu de lin très pâle, l'éosine en rose très faible. Sous un objectif puissant et à grand angle d'ouverture, on peut se convaincre, chez le Chien, que ce protoplasma renferme un grand nombre de vacuoles incolores, tout à fait semblables à celles des cellules glandulaires de la lacrymale (fig. 860). Entre ces vacuoles, règnent des travées protoplasmiques d'apparence spongieuse, renfermant elles-mêmes un assez grand nombre de granulations protéiques comparables à celles d'une cellule séreuse de la parotide. Ce sont les granulations de LANGLEY. — Chez l'Homme, ces granulations sont beaucoup plus nombreuses que chez le Chien; mais, dans les deux cas, elles n'ont pas l'aspect brillant, la coloration jaune presque doré, que prennent les grains de zymogène sous l'influence de l'acide osmique. Ce sont donc bien ici des granulations protéiques et non pas des granulations zymogènes. Elles répondent, selon toute probabilité, à une diastase particulière. A la fin des périodes digestives, ces granulations disparaissent complètement. La cellule principale prend alors le type exact d'une cellule aquirare en activité.

Nous devons donc conclure, en demeurant sur le terrain exclusif de l'analyse histologique, que nous avons affaire, chez l'Homme et chez le Chien, à des *cellules séreuses*. Les cellules principales des tubes sécréteurs sont, dans ce cas, des cellules douées du pouvoir d'élaborer un liquide vacuolaire abondant et, d'autre part, un matériel mobilisable représenté par les granulations protéiques qu'expulse et que vraisemblablement gonfle, hydrate et dissout enfin le liquide vacuolaire: puisqu'on ne retrouve plus dans la lumière glandulaire de granulations figurées.

B. *Cellules de revêtement*. — Tandis que les cellules principales forment à la paroi du tube sécréteur un revêtement régulier, continu de son fond à celui du crypte muqueux ou aux digitations tubuliformes de ce crypte, les cellules de revêtement sont au contraire discontinues. Ce sont leurs reliefs qui donnent à la surface des tubes une apparence bosselée. Pour bien étudier leur répartition générale le long des tubules

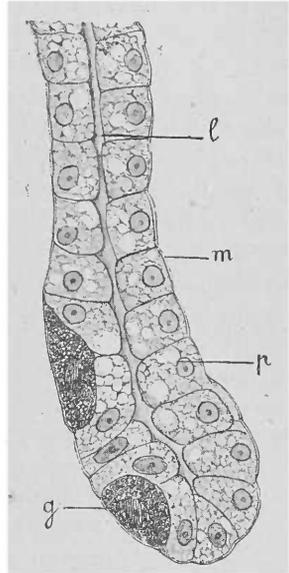


FIG. 860. — Partie profonde d'un tube sécréteur d'une glande du fond de la muqueuse gastrique du Chien (grosse tubérosité). Fixation par injection interstitielle du mélange osmiopicro-argentique. Examen dans la glycérine hématoxylique faible.

m, membrane propre du tube sécréteur; — *l*, lumière glandulaire; — *p*, cellules principales: leur noyau est arrondi et leur protoplasma semé de vacuoles; — *g*, cellules granuleuses de revêtement.

gastriques, il suffit d'abandonner pendant quelques heures une coupe sagittale de la muqueuse de l'estomac dans une soucoupe pleine d'eau à laquelle on a ajouté une ou deux gouttes de solution d'éosine à 1 pour 100. Toutes les cellules de revêtement se teignent en rouge vif, les cellules principales restent incolores ou d'un rose clair très faible. — On se convaincra de la sorte que, chez le Chien, les cellules de revêtement sont surtout nombreuses dans le tiers supérieur du tube sécréteur. Là, elles forment une rangée presque continue à la périphérie du tube. Elles deviennent discontinues dans les deux tiers inférieurs. La répartition est à peu près la même chez l'Homme, où la distinction entre les cellules principales, chargées de granulations nombreuses et brillantes, et les cellules de revêtement est d'ailleurs moins nette. — Par contre, chez le Cobaye, toute la partie des tubes sécréteurs située au-dessous du tiers supérieur qui renferme beaucoup de cellules de revêtement, est exclusivement tapissée par un épithélium formé de cellules principales. Il y a là deux régions tranchées, l'une superficielle, zymogène, l'autre profonde, séreuse ou pour mieux dire séro-peptique. Je reviendrai sur ces faits intéressants en parlant plus loin de la signification essentielle des diverses cellules entrant dans la constitution des glandes stomacales.

Une injection interstitielle de mélange osmio-picrique permet seule de reconnaître la véritable forme des cellules de revêtement (fig. 860, — *g*). Le réactif les saisit net sans leur permettre de se gonfler ni de se rétracter. Elles ont en général la forme d'une poire dont le ventre fait un léger relief sous la paroi du tube qu'il festonne très peu, tandis que la portion conique s'engage entre les plans-côtés des cellules principales sans jamais atteindre la lumière du tube. D'autres sont arrondies et quelques-unes enfin figurent des croissants, concaves du côté des cellules principales et convexes du côté de la membrane propre. Quand on a fixé la muqueuse par le liquide de Müller ou l'acide chromique, le bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100, etc., les cellules de revêtement apparaissent en majorité sous la forme ronde et beaucoup plus développées que dans le cas précédent. Cela tient à ce que l'eau de ces réactifs les a gonflées comme des éponges. Elles sont, par suite, devenues à peu près toutes sphériques et très volumineuses. Comme, d'autre part, elles adhèrent fortement à la paroi du tube sécréteur par leur surface convexe reposant sur lui, leur mouvement d'expansion entraîne autour d'elles la membrane propre. Il en résulte qu'elles semblent entourées d'une loge distincte, qui paraît parfois tout à fait individuelle et close sur les coupes perpendiculaires à l'axe des tubes sécréteurs. C'est ce qu'avait observé HEIDENHAIN (1), et ce que lui conteste

(1) R. HEIDENHAIN, Bemerkungen über einige die Anatomie der Labdrüsen betreffende Punkte (*Archiv für mikroskopische Anatomie*, t. VII, p. 239, 1871).

ROLLETT. Mais ROLLETT et HEIDENHAIN ont raison tous les deux : le premier, en admettant que les cellules principales ne sont pas entourées par un diverticule préformé de la paroi des tubes ; le second, en soutenant qu'on peut observer de telles loges dans les préparations. Les apparences de loges closes tiennent à ce que la cellule de revêtement s'est gonflée dans un sens tangentiel par rapport à la direction du tube sécréteur, et que la section de celui-ci a passé au-dessous du col du petit diverticule de la paroi qui a suivi la cellule dans son mouvement d'expansion le long du tube.

Les cellules de revêtement, fixées par l'acide osmique ou le mélange osmio-picrique, montrent un noyau central petit, arrondi ou rendu irrégulier par les empreintes des granulations zymogènes, et toujours central. Ce noyau se colore vivement par le carmin, l'hématoxyline et la purpurine. Le protoplasma est d'apparence vitreuse, translucide, coloré en brun clair. Il est semé de granulations zymogènes types brillantes, arrondies, optiquement identiques à celles des cellules des croissants de Giannuzzi à zymogène des glandes mixtes de l'épiglotte ou de la paroi du pharynx. L'alcool fort fixe ce protoplasma hyalin sous une forme granuleuse, sans altérer les grains de zymogène qu'il contient. Ceux-ci se teignent en jaune verdâtre caractéristique sous l'influence du picrocarminate d'ammoniaque. Quand les cellules de revêtement ont été gonflées par les solutions des bichromates, le protoplasma est beaucoup moins granuleux ; il se teint en rouge magnifique par l'éosine de l'éosine hématoxylique, tandis que toutes les cellules principales se colorent en bleu pâle. Il s'agit donc ici d'un protoplasma ayant pendant la vie une consistance visqueuse, très hygrométrique et se gonflant à la façon de la gomme adragante. Ce gonflement s'opère normalement dans les intervalles des digestions, répondant aux périodes d'accumulation du matériel zymogène et à la mise en charge des cellules de revêtement. Inversement, c'est pendant les périodes de digestion que les cellules principales se gonflent. Elles se criblent de vacuoles exactement comme des cellules séreuses qui fonctionnent. A la fin des digestions, les deux ordres de cellules ont perdu leurs granulations : les cellules de revêtement seulement en partie, les cellules principales complètement. Ces dernières se comportent donc comme des *cellules séreuses*, les premières comme des *cellules à ferment*, au point de vue histologique.

Signification générale des glandes du fond. — Les glandes du fond de l'estomac, chez l'Homme et chez le Chien, sont donc, anatomiquement parlant, des glandes mixtes. Elles élaborent des matériaux zymogènes qui, unis au liquide séreux sécrété par les vacuoles des cellules principales, fournissent les éléments des ferments digestifs, ou *peptiques* si l'on veut les désigner en bloc (pepsine et lab-ferment). Nous les appellerons donc *glandes séro-peptiques*, sans vouloir préjuger si

ce sont les granulations des cellules principales ou celles des cellules de revêtement qui fournissent le pepsinogène, le lab-zymogène, l'acide libre, etc., comme l'ont fait beaucoup trop hardiment par exemple HEIDENHAIN, ou encore NUSSBAUM (1).

Ces mêmes glandes, en outre, sécrètent du mucus par leur infundibulum et surtout par les branches de subdivision du fond de ce dernier, qui sont tubuliformes et auxquelles sont appendus les tubes sécréteurs séro-peptiques. Au niveau de ces branches, l'épithélium mucipare s'insère sur la paroi en repliant les pieds de toutes ses cellules, absolument comme dans un acinus d'une glande à mucus. Au point de vue de l'anatomie générale, on peut donc rapprocher étroitement les glandes de l'estomac des glandes mixtes telles que celles de l'épiglotte ou de la partie inférieure du pharynx. L'ensemble des tubes sécréteurs représenterait, par rapport à la portion mucipare réduite, une série de croissants de Giannuzzi énormément développés et à cellules glandulaires nettement différenciées les unes des autres.

Glandes pyloriques. — La constitution générale des glandes pyloriques rappelle à beaucoup de points de vue celle des glandes du fond de l'estomac ; mais en revanche elle en diffère par une série de détails essentiels. En premier lieu, les infundibulums mucipares sont ici constamment, chez les divers mammifères, de beaucoup plus profonds que ceux des glandes du type cardiaque. Chez les anoures, ils forment même à eux seuls toute la glande. Celle-ci se réduit, par exemple chez la Grenouille, à un long crypte mucipare tapissé de cellules caliciformes entre lesquelles on trouve, de distance en distance seulement, des cellules à mucus différenciées, globuleuses, et ne présentant pas de calice ouvert ainsi que l'a constaté GAREL (2). Chez le Chien (fig. 861), les tubes sécréteurs des glandes pyloriques, repliés un certain nombre de fois et embrouillés les uns avec les autres dans un même groupe, occupent au sein de la muqueuse une hauteur moindre que celle de l'infundibulum correspondant. L'assise glandulaire semble un appendice accessoire du crypte, tandis que c'est le contraire pour les glandes du fond. Chez l'Homme, la disproportion est encore plus accusée. Les cryptes muqueux des glandes du cardia sont d'une brièveté remarquable. Ceux des glandes du pylore, au contraire, descendent profondément et tout droit; puis ils se branchent et reçoivent, après un certain trajet, des tubes sécréteurs présentant des diverticules en forme de festons ou de sacs plus ou

(1) NUSSBAUM, Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XIII, p. 21).

(2) GAREL, *Recherches sur l'Anatomie générale comparée, etc., des glandes de la muqueuse intestinale et gastrique des animaux vertébrés* (thèse de Lyon, p. 51, 1879).

moins étendus. Ces tubes se bifurquent eux mêmes et ensuite se recourbent en divers sens, absolument comme ceux des glandes duodénales. Cette portion glomérulée de chaque groupe glandulaire forme, dans la partie profonde de la muqueuse, une assise dont l'épaisseur n'équivaut pas au quart de la hauteur des longs cryptes muqueux

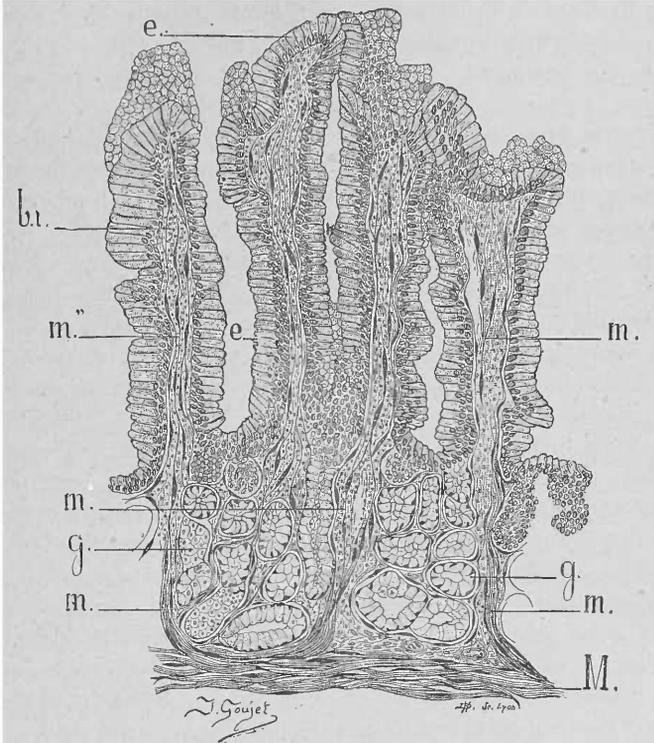


FIG. 861. — Coupe sagittale de la muqueuse gastrique du Chien (région pylorique). Fixation par l'alcool fort. Gomme, alcool; coloration au picocarminé. Conservation dans la glycérine picocarminée. — (Ocul. 1, obj. 2 de Vérick, tube levé. Détails étudiés à l'obj. 7 de Vérick. Chambre claire.)

e, e, épithélium de la surface, prolongé dans les cryptes émissaires (entonnoirs); — *g, g* tubes sécréteurs des glandes pyloriques; — *M*, musculaire muqueuse; — *m, m*, feuillet musculaire séparant les groupes glandulaires les uns des autres, et s'épuisant (*m', m''*) dans les bourgeons interglandulaires *bi*.

correspondants. Chez le Chien, et d'une façon moins accusée chez l'Homme, les bourgeons interglandulaires occupant les intervalles des cryptes sont plus épais, plus élevés que dans la région du fond de l'estomac. Ils sont coniques et non plus minces et foliacés. Leur ressemblance avec les villosités duodénales devient de plus en plus accusée au fur et à mesure qu'on s'approche du point de passage pylorique.

Il s'agit donc ici de glandes intra-muqueuses, tubuleuses agminées et ramifiées, s'ouvrant au fond de cryptes muqueux rappelant (surtout chez l'Homme) les cryptes de Lieberkühn de l'anse duodénale, tant au point de vue de leur étendue et de leur configuration générale que de leur implantation droite, serrée et parallèle dans presque toute la hauteur de la muqueuse. Ici, bien entendu, les cryptes sont revêtus d'épithélium exclusivement caliciforme, reflet de la surface générale de l'estomac, jusqu'à leur point d'union avec les tubes sécréteurs.

A l'inverse de ceux des glandes du fond, ceux-ci présentent toujours une lumière glandulaire large, sauf à leur point d'abouchement dans le crypte ou les branches du crypte. Chez le Chien, leur épithélium est formé par une seule espèce de cellules :

Ce sont des cellules réalisant absolument le type mucipare (voy. fig. 862), du moins au point de vue histologique. Elles ressemblent complètement aux cellules des glandes œsophagiennes du cardia. La portion sécrétoire claire, parcourue par un réseau de protoplasma séparant des boules réfringentes ayant les réactions générales du mucigène, le pied d'insertion replié, le noyau collé contre le fond de la cellule, excavé en cupule et présentant, vu de front, des empreintes multiples : rien n'y manque. On comprend donc très bien pourquoi KÖLLIKER persiste à soutenir que ce sont là des cellules mucipares. Ce que l'on comprend beaucoup moins, c'est qu'en majorité les auteurs soutiennent que de telles cellules sont identiques aux cellules principales des glandes du fond de l'estomac. Toutefois, après avoir étudié la question avec soin et chez un grand nombre d'animaux d'espèces différentes, je pense pouvoir donner la raison de cette divergence.

Chez l'Homme, tout comme chez le Chien, l'épithélium sécréteur des tubes pyloriques est incontestablement du type mucipare. J'ai pu récemment, avec CL. REGAUD, constater ce fait sur les glandes d'un pylore humain réséqué sur le vivant par MAURICE POLLOSSON. Dans ce cas, les glandes, légèrement irritées par le voisinage d'une tumeur colloïde, étaient en hyperfonction ; et nous avons pu fixer le mucus, avec ses caractères optiques et histochimiques, dans la lumière même des tubes sécréteurs, laquelle est très large chez l'Homme. — Le même caractère mucipare de l'épithélium sécréteur des tubules pyloriques se retrouvera chez tous les mammifères dont les glandes duodénales (ou de Brunner) sont des glandes mucipares comme chez l'Homme et chez le Chien.

Chez le Lapin, le Cochon d'Inde et le Rat, qui possèdent des glandes duodénales dont l'épithélium sécréteur est formé de cellules séreuses, l'épithélium tout entier des tubes sécréteurs des glandes pyloriques est formé lui aussi de cellules séreuses, c'est-à-dire de même type que les cellules principales des glandes du fond,

Cela tient tout simplement à ce que, comme nous le verrons plus loin, les glandes du vestibule pylorique et du pylore d'une part, celles de l'anse duodénale d'autre part, appartiennent à un seul et même système de glandes en tubes ramifiés, s'ouvrant en des cryptes muqueux qui leur servent d'orifice excréteur commun. L'épithélium qui revêt ces cryptes diffère seul. Formé, dans la région pylorique, exclusivement de cellules caliciformes identiques à celles de la surface générale, il est constitué dans l'anse duodénale par des cellules également semblables à celles de la surface : c'est-à-dire à plateau strié, entre lesquelles s'intercalent des cellules caliciformes. Les tubes sécréteurs commandés par ces cryptes différents ont en revanche un épithélium du même type. S'il est mucipare dans les glandes pyloriques, il le sera aussi dans les glandes duodénales ; s'il est constitué par des cellules séreuses dans les glandes duodénales, il sera également séreux dans les glandes pyloriques. Les différences qu'on observe dans la constitution des épithéliums sécréteurs dans les deux ordres de glandes paraissent, du reste, liées à celles de l'alimentation chez les divers animaux où on les observe.

Cellules mucipares différenciées du type entodermique. — Bien que constituées essentiellement sur le type histologique des cellules mucipares des glandes de l'intestin antérieur, les cellules des tubes sécréteurs des glandes pyloriques de l'Homme et du Chien en diffèrent cependant à certains points de vue. C'est ainsi que leurs boules de mucigène sont de petit volume et ne se teignent pas en bleu pur par les solutions fortes d'hématoxyline. De plus, le réseau de travées protoplasmiques qui les sépare les unes des autres est très délicat et renferme, outre les vacuoles, un certain nombre de très fines granulations protéiques identiques à celles des cellules principales des glandes du fond. Comme celles-ci, elles se teignent en bleu de lin pâle sous l'influence de l'éosine hématoxylique et en jaune d'or par le picrocarminate d'ammoniaque. Ces cellules sont donc jusqu'à un certain point assimilables à des cellules principales (ou séreuses) qui auraient en outre acquis, par une évolution contingente et qui leur est propre, la faculté de sécréter chez certains animaux un mucigène particulier : ou si l'on veut une substance très analogue au mucigène des glandes ectodermiques, mais cependant un peu différente. Les cellules épithéliales des glandes duodénales sont constituées exactement de même que celles des glandes pyloriques. Comme, d'ailleurs, en dehors des glandes pyloriques et des glandes duodénales on ne trouve pas, le long de l'intestin entodermique, d'autres formations glandulaires individualisées en organes, on doit en conclure que, lorsque leurs épithéliums affectent le type mucipare que je viens de décrire, comme chez l'Homme et le Chien, celui-ci répond précisément au mode particulier de différenciation des épi-

théliums entodermiques sous la forme mucipare. La même remarque peut être faite pour le mucigène des cellules caliciformes entodermiques. Le mucigène ne se teint plus en bleu pur, mais en violet amarante léger, sous l'influence de l'éosine hématoxylique ou de la double coloration par l'hématéine et l'éosine (1).

Cellules de revêtement intercalaires des glandes pyloriques. — Chez l'Homme, sur les confins du vestibule pylorique

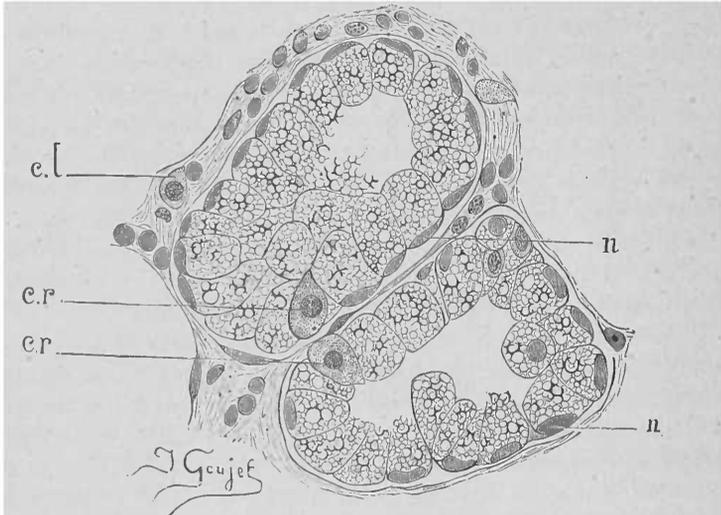


FIG. 862. — Coupe transversale des glandes pyloriques de l'Homme au voisinage d'un néoplasme. (Pièce enlevée sur le vivant par MAURICE POLLOSSON. — Liquide de Müller, gomme, alcool; éosine hématoxylique. — (Ocul. 1, obj. 8 de Reichert.)

Les cellules bordant la lumière montrent des boules de mucigène séparées par des travées protoplasmiques colorées en rose; — *n, n*, leurs noyaux occupant le fond de chaque cellule, et excavés en cupule (forme du noyau caractéristique des cellules mucipares); — *cr, cr*, cellules granuleuses (de revêtement) renfermant des grains zymogènes colorés en rouge vif. Le noyau est central; — *cl*, cellules lymphoïdes occupant le tissu conjonctif interglandulaire.

et de la muqueuse digestive proprement dite, et dans une région annulaire courte constituant une zone de transition, on voit quelques cellules de revêtement, d'ailleurs parfaitement caractéristiques par leur forme et leurs réactions histo-chimiques, s'intercaler dans le rang des cellules mucipares, et çà et là faire relief à la surface

(1) RANVIER (*Cours d'anat. générale du Collège de France*, 1884) considère les cellules des tubes sécréteurs des glandes pyloriques du Chien comme des cellules mixtes correspondant, en même temps, aux cellules principales et aux cellules de revêtement des glandes du fond de l'estomac. Cette manière de voir a constitué un progrès positif sur les conceptions exclusives antérieures; mais elle a le défaut de ne pas tenir compte des boules de mucigène qui, précisément, donnent aux cellules des glandes pyloriques leur caractère histologique majeur, tant chez l'Homme que chez le Chien.

des tubes sécréteurs. Quand les glandes pyloriques sont en hyperfonction ou modifiées légèrement par l'état catarrhal qui règne au voisinage des néoplasmes du pylore, ces cellules de revêtement deviennent beaucoup plus nombreuses (fig. 862). Cette observation ne vient pas à l'appui de l'hypothèse d'HEIDENHAIN, qui considère les cellules de revêtement comme seules destinées à sécréter l'acide libre du suc gastrique. On sait, en effet, qu'en règle les tumeurs de l'estomac suscitent l'anachlorhydrie. Les cellules de revêtement apparaissent donc, là où il n'y en avait que peu ou point, précisément au moment où la fonction spéciale qu'on leur attribue commencerait à disparaître.

Cellules osmiophiles ou de Nussbaum. — Ce sont, comme je l'ai déjà dit, des cellules qui, tout en présentant la même constitution fondamentale que les autres (type mucipare, Chien ; — type séreux, Lapin), ont, au milieu de celles-ci, la propriété de se colorer en brun foncé par l'acide osmique. Pas davantage dans les glandes pyloriques que dans celles du cardia, l'on ne peut conclure de là que ces cellules soient préposées parmi les autres à la sécrétion des diastases. En revanche, on aurait quelques raisons de penser qu'il s'agit là de cellules dont le protoplasma renferme de la graisse à l'état diffus : soit parce que, tout aussi bien ici que dans les glandes de l'intestin antérieur, la fonction pimélogène doit être représentée au sein de quelques cellules glandulaires ; soit, ce qui serait tout aussi probable, qu'il s'agisse d'éléments arrivés au terme de leur évolution vitale et qui, avant de se détruire ou de desquamer, commenceraient à subir l'involution graisseuse. En tout cas, la question n'est pas tranchée, sinon en défaveur de l'hypothèse, d'ailleurs toute gratuite, de NUSSBAUM.

Signification générale des glandes pyloriques. — Il résulte de ce qui précède qu'il y a, dans les glandes pyloriques, à considérer deux régions totalement distinctes : 1° Celle du crypte, qui est toujours mucipare ; 2° celle des tubes sécréteurs formant par leur ensemble l'agmination correspondant au crypte. Cette dernière peut être revêtue par un épithélium sécréteur, soit du type séreux pur (Cobaye, Rat), soit séro-muqueux, c'est-à-dire formé par des cellules mucipares du type entodermique, donnant à la fois du mucigène et un liquide séreux dissolvant des diastases (Chien, Homme, Hérisson). Le type des cellules glandulaires des glandes pyloriques est exactement le même que celui des glandes duodénales, séreux ou séro-muqueux, parallèlement sur un même animal et dans les deux ordres de glandes.

SCHIFF, dont les anciennes expériences ont été confirmées par celles de DONDERS (1), avait tout d'abord remarqué qu'il lui était impossible d'extraire de la portion pylorique de la muqueuse du Chien un suc gastrique capable d'opérer une digestion artificielle complète. Toute-

(1) DONDERS, *Physiologie des Menschen*, Leipzig, 1856.

fois, il constata que de petits cubes d'albumine, enfermés dans la portion pylorique, ont leurs angles émoussés au bout de quarante-huit heures. Il en faut conclure que les tubes sécréteurs des glandes pyloriques sont faiblement pepsinogènes. Les glandes elles-mêmes devront donc être désignées, chez le Chien et surtout chez l'Homme où elles renferment un petit nombre de cellules de revêtement, sous le nom de *mucco-peptiques*.

Chez l'Homme, du reste, cette désignation s'impose absolument, quelle que soit d'ailleurs la manière de considérer, au point de vue fonctionnel, les cellules épithéliales d'apparence histologiquement mucipares qui tapissent les tubes sécréteurs. Les prolongements tubuliformes des entonnoirs muqueux sont, dans ce cas, tellement étendus au-dessous des cryptes proprement dits, qu'ils constituent une région réellement glandulaire dont le produit, mêlé à celui des tubes sécréteurs qui ne sont que leurs appendices, donne nécessairement un caractère mixte à la sécrétion tout entière.

Il en sera, du reste, encore de même lorsque, — comme il arrive chez le Lapin et chez le Rat, — l'épithélium des tubes sécréteurs des glandes pyloriques est uniquement formé de cellules séreuses comparables aux cellules principales des glandes du fond. Là encore, les prolongements tubuliformes des cryptes collecteurs fournissent du mucus donnant à la sécrétion du groupe glandulaire entier un caractère mixte.

Au contraire, chez les Anoures et les Ophidiens, les glandes pyloriques sont entièrement mucipares; ou plutôt elles se réduisent à des cryptes très développés et étendus. Cette disposition semble d'ailleurs la plus ancienne chez les vertébrés. Au pylore de tous les embryons de mammifères et, en particulier, sur celui de l'embryon humain du troisième mois, je n'ai trouvé, en effet, que des cryptes déjà très allongés et à fond subdivisé en tubules secondaires. Le développement des tubules sécréteurs et la différenciation de leur épithélium ne s'opère que plus tard. Ce qui apparaît en premier lieu et semble constituer une disposition morphologique essentielle, c'est la région mucipare, diverticule de la surface générale. Telle est d'ailleurs l'origine première de toutes les glandes de l'intestin entodermique, y compris le foie et le pancréas; leurs tubes sécréteurs constituent une végétation secondaire d'un diverticule initial de la surface, tapissé par l'épithélium de revêtement de la région.

Glandes pyloriques intra-muqueuses et glandes pyloriques intermusculaires. — Au voisinage immédiat de l'union du pylore au duodénum on trouve chez le Chien, de distance en distance, outre les glandes pyloriques ordinaires ou *intra-muqueuses* toutes situées au-dessous de la *muscularis mucosæ*, d'autres glandes un peu différentes signalées par RANVIER (Cours du Collège de France, 1884). Le crypte

muqueux qui leur correspond s'enfonce comme un long tube à très large lumière jusque dans la couche sous-muqueuse en trouant la musculaire muqueuse. Ce tube se termine par une sorte de glomérule de canaux sécréteurs ramifiés et enroulés, dont l'épithélium est identique à celui des tubes sécréteurs des glandes pyloriques intra-muqueuses. RANVIER a désigné ces glandes sous le nom de « glandes pyloriques accessoires ».

Pour bien comprendre leur signification, il convient de les étudier sur le pylore du Hérisson, au voisinage du point de passage de la muqueuse gastrique à celle de l'intestin. On voit d'abord parmi les autres des glandes pyloriques dont l'infundibulum est plus profond, les tubes sécréteurs plus développés et plus nombreux que ceux des glandes ordinaires. La masse des tubes sécréteurs est volumineuse et se projette partiellement au-dessous de la ligne générale de la sous-muqueuse en divulsant celle-ci, qui l'enveloppe encore toutefois de ses faisceaux éparpillés. Un peu plus loin, d'autres glandes semblables, mais encore plus volumineuses, occupent tout l'espace séparant la musculaire muqueuse du muscle moteur général de l'estomac. Ces glandes sont donc *inter-musculaires*. — La ligne des glandes pyloriques intra-muqueuses se continue directement dans le duodénum avec les glandes de Brunner aussi intra-muqueuses. A celle des glandes pyloriques intermusculaires, fait suite l'assise inter-musculaire des glandes de Brunner. Les deux séries de glandes sont d'ailleurs histologiquement toutes semblables et l'on ne peut les distinguer, sur le point de passage, que parce que les cryptes répondant aux duodénales sont tapissés par l'épithélium de l'intestin, tandis que ceux qui répondent aux glandes pyloriques sont revêtus d'un épithélium dont toutes les cellules sont caliciformes.

Ces faits, joints à ceux que j'ai déjà énoncés : à savoir que les épithéliums sont toujours du même type, chez un même animal, dans les tubes sécréteurs des glandes pyloriques et dans ceux des glandes duodénales, justifient jusqu'à un certain point l'opinion de SCHIFFER-DECKER (1), qui propose de les désigner sous le nom collectif de *glandes de la zone du pylore*. Toutefois, il importe de spécifier qu'il ne s'agit ici que d'un rapprochement exclusivement fait au point de vue morphologique, et qui ne préjuge rien du rôle physiologique respectif des deux ordres de glandes, pyloriques et duodénales.

Musculaire muqueuse et tissu conjonctif de la muqueuse gastrique.

— La musculaire muqueuse est, ici comme dans le reste de l'intestin entodermique, le muscle propre de la membrane muqueuse. Elle est formée exclusivement de fibres musculaires lisses, et passe droit à une petite distance au-dessous de la terminaison des tubes sécréteurs des

(1) SCHIFFERDECKER, *Nachrichten von d. Königl. Gesellsch. d. Wiss.* Göttingen, 1884.

glandes, en séparant la muqueuse du tissu sous-muqueux. Elle est nettement formée de deux assises. L'une, superficielle, confine au tissu conjonctif sous-glandulaire et ses fibres ont une direction générale annulaire. L'autre, profonde, confine au tissu conjonctif sous-muqueux et ses fibres sont en général longitudinales. Ces deux directions des fibres ne sont pas tout à fait exclusives dans chaque plan. Les fascicules de fibres lisses tombent les uns sur les autres à incidences variables, de manière à constituer une sorte de rets. Il est facile de mettre cette disposition en évidence par les injections interstitielles de mélange osmio-picrique et de nitrate d'argent dans la sous-muqueuse; après quoi on isole des lambeaux de la musculaire muqueuse sur des coupes épaisses, à l'aide des ciseaux et des aiguilles. On voit alors les fascicules de fibres musculaires imprégnées d'argent s'intriquer en forme de nattes, tout en conservant dans le plan un sens général annulaire ou longitudinal. Dans les intervalles des vaisseaux qui les traversent, l'injection interstitielle clive les deux plans sur nombre de points. Il existe donc entre eux une mince lame de tissu conjonctif qui les rend indépendants. En revanche, le tissu conjonctif sous-muqueux et le tissu conjonctif sous-glandulaire de la muqueuse font corps solidement avec les assises respectives de la musculaire qui sont à leur contact. Chez le Chien et chez l'Homme, ce qu'on appelle la « lame de Zeissel » n'existe pas.

Chez le Chien, l'Homme, l'Ane et le Cheval, on peut aisément étudier les relèvements très intéressants de l'assise superficielle, ou à fibres annulaires, autour des glandes tant cardiaques que pyloriques. Ces relèvements existent du reste chez tous les animaux à glandes gastriques différenciées que j'ai eu l'occasion d'étudier. Ils jouent, comme je l'ai déjà indiqué en parlant des glandes en général, un rôle très important et même ici capital dans le phénomène de l'excrétion exo-glandulaire (1).

Feuillets musculaires. — De distance en distance, on voit se détacher sur les coupes des pinceaux de fibres lisses (fig. 863) qui, se dégageant de la musculaire muqueuse, montent droit ou obliquement dans l'épaisseur de la muqueuse en suivant le trajet des grosses veines en Y. Ce sont là les *feuillets musculaires intra-muqueux principaux*. En effet, on peut se convaincre, en dissociant des coupes un peu épaisses (2), qu'il ne s'agit ici nullement de pinceaux de fibres lisses isolées, mais bien de feuillets comme je viens de les appeler : c'est-à-dire de lamelles minces, au sein desquelles les cellules musculaires étroites comme des fils suivent un trajet parallèle ou plutôt diver-

(1) Voy. t. II, p. 134.

(2) Injection interstitielle de mélange osmio-picrique et de nitrate d'argent dans la sous-muqueuse. Alcool fort. Coloration par l'éosine hématoxylique.

geant en éventail, au sein d'une substance hyaline, d'un ciment qui les unit et les sépare, et qui donne au feuillet son individualité au sein du tissu conjonctif. Ces feuillets sont multiples autour de chaque veine. Ils se subdivisent en feuillets secondaires qui viennent s'insérer

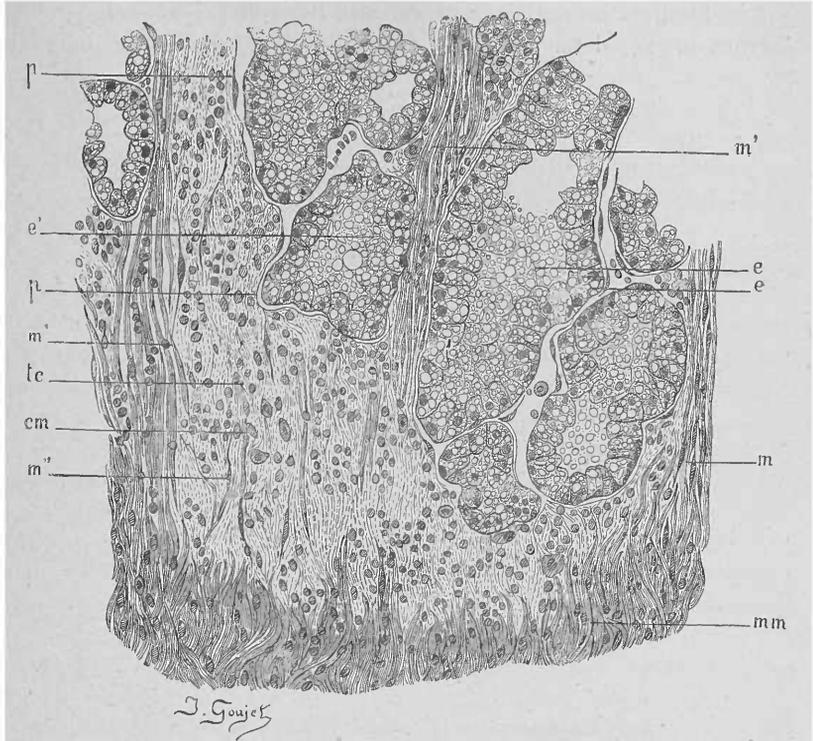


Fig. 863. — Coupe sagittale un peu oblique de la couche glandulaire de la muqueuse pylorique de l'Homme, retranchée sur le vivant (partie profonde). — Fixation par le liquide de Müller. Gomme, alcool; coloration par l'éosine hématoxylique. — (Ocul. 4, obj. 7 de Véric. Chambre claire.)

mm, musculaire muqueuse (coupée un peu obliquement) envoyant une série de relèvements vers la couche glandulaire; — *m, m'*, faisceaux rubanés, en forme de feuillets : feuillets principaux de fibres musculaires lisses séparant les groupes successifs de tubules sécréteurs; — *m''*, fascicules musculaires plus grêles, quelques-uns formés de fibres de cellules unies bout à bout par simple chevauchement de leurs extrémités, et pénétrant dans les intervalles des tubes sécréteurs ou rayonnant dans le tissu conjonctif inter-glandulaire et péri-glandulaire.

e, e, e, épithélium glandulaire vu de profil ou de front; — *p*, cellules plates limitant le tissu conjonctif inter-glandulaire *tc*; — *cm*, cellules migratrices répandues dans ce tissu conjonctif.

chemin faisant à la paroi veineuse, tandis que d'autres montent entre les glandes et vont éparpiller leurs feuillets de subdivision, puis par groupes, leurs fibres lisses, dans l'épaisseur des bourgeons inter-glandulaires. Parvenues à la hauteur des cryptes mucipares, ces fibres lisses filent le long des parois de ceux-ci. Puis par groupes ou isolément elles viennent s'insérer sur leur paroi, immédiatement au-dessous de l'épi-

thélium mucipare de l'infundibulum. Celles ayant pénétré au centre des bourgeons inter-glandulaires divergent en éventail au sein du tissu conjonctif, prennent aussi des dispositions plexiformes, puis viennent également se terminer sous l'épithélium mucipare (voy. fig. 861, — *bi*, *m''*).

Les feuilletts musculaires principaux limitent les mamelons et, en entrant en jeu, déterminent les dépressions circulaires qui les sépa-

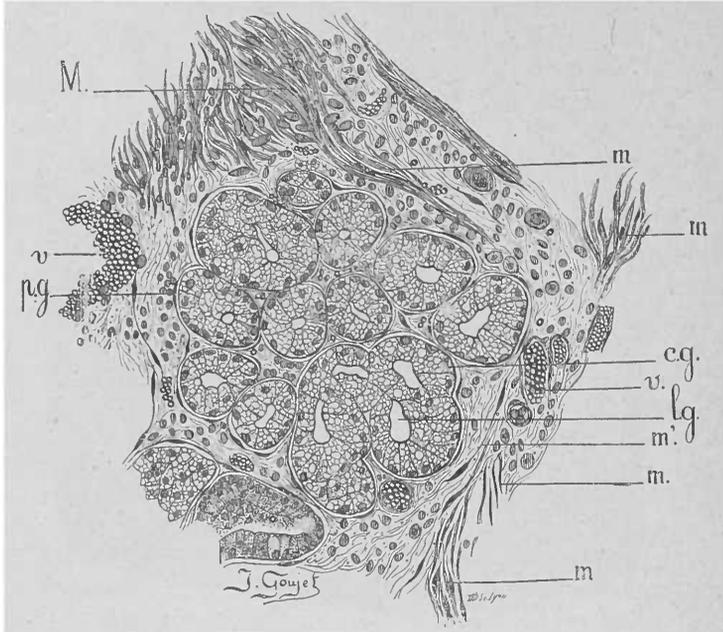


Fig. 864. — Coupe transversale de la partie profonde d'un des groupes glandulaires pyloriques de l'Homme, faite dans le voisinage d'une tumeur colloïde. L'épithélium glandulaire est légèrement excité par l'inflammation interstitielle, et tous les noyaux y sont revenus à la forme ronde. — Enlèvement du pylore sur le vivant (résection). Fixation par le liquide de Müller. — Gomme, alcool, Coloration par l'éosine hématoxylique.

cg, cellules glandulaires renfermant des boules claires, mais dont le noyau n'est plus excavé en cupule; — *lg*, lumière glandulaire: elle appartient à un tube qui se bifurque et en même temps se contourne au voisinage de son extrémité; — *pg*, paroi glandulaire doublée en dehors d'une rangée de cellules plates; — *M*, musculaire muqueuse; — *m, m, m*, ses relèvements principaux dans les intervalles des groupes glandulaires; — *m'*, fibres musculaires lisses isolées; — *v*, vaisseau sanguin.

rent les uns des autres. Ils dessinent les lobules gastriques. Mais, entre chaque glande tubuleuse agminée répondant à un des cryptes ouverts à la surface du mamelon, s'engagent aussi des *feuilletts musculaires inter-glandulaires* ayant exactement la même disposition, par rapport à la glande tubuleuse et à son infundibulum, que les feuilletts principaux par rapport au mamelon tout entier (fig. 864). Seulement, ces feuilletts sont plus délicats et plus faibles.

Avant d'atteindre les glandules gastriques, ils traversent la couche de tissu conjonctif lâche sous-glandulaire; ils s'y intriquent de diverses façons autour des veines et des lymphatiques à direction tangentielle parcourant cette couche. Ces vaisseaux sont donc compris, à ce niveau, dans un système de cloisons musculaires délicates dont la contraction les exprime fortement dès qu'elle se produit. Au delà, les feuillets montent dans les intervalles des glandes pour s'insérer aux parois des entonnoirs et au sommet des bourgeons. Mais ils engagent dans les intervalles des tubes sécréteurs, principalement dans leur portion contournée et au voisinage de leur fond, une série de *feuillets secondaires inter-tubulaires* qui les embrassent dans une multitude de sens.

Les tubules gastriques ne possèdent ni muscles myo-épithéliaux, ni « cellules en panier » de Boll auxquelles on puisse imputer une activité contractile. L'excrétion exo-glandulaire a pour instrument majeur les feuillets musculaires des divers ordres. Les feuillets principaux érigent pour ainsi dire le mamelon de la muqueuse répendant à un lobule. Les feuillets inter-glandulaires et leurs feuillets secondaires inter-tubulaires expriment ensemble et individuellement la portion profonde de chaque glande tubuleuse agminée, et ils chassent son contenu vers les entonnoirs glandulaires. Ceci dans toute l'étendue de chaque mamelon contracté.

De plus et en même temps, les fibres lisses qui vont s'insérer à diverses hauteurs et une à une sur la paroi des entonnoirs, raccourcissent ceux-ci en les plissant sur tout leur pourtour. De là, les plis annulaires superposés qu'on observe, toujours très accusés, dans les coupes un peu épaisses sur la paroi antérieure et postérieure des cryptes, quand on a pratiqué sur l'estomac encore vivant l'injection interstitielle de mélange osmio-picrique et de nitrate d'argent, qui fait contracter tout l'appareil musculaire intra-muqueux d'abord, puis instantanément le fixe contracté. De la sorte et tout à la fois, les tubes excréteurs sont exprimés un à un et en masse; leur contenu est chassé vers les entonnoirs; ceux-ci descendent au-devant du liquide de la sécrétion en se raccourcissant comme une lorgnette de théâtre dont on fait rentrer les tubes les uns dans les autres. Puis le relâchement de l'appareil musculaire ramène le développement progressif des cryptes et ceux-ci reprennent leur hauteur première, étalant en même temps à la surface le liquide qu'ils ont recueilli.

D'autre part, les cloisons musculaires, entrecoupées dans la zone sous-glandulaire et disposées autour des veines collectrices, expriment en sens inverse le sang veineux et la lymphe, qui fuient dans la sous-muqueuse par les larges boyaux veineux et lymphatiques traversant les deux étages de la musculaire muqueuse. De ces deux étages, c'est le superficiel qui fournit presque exclusivement les relè-

vements intra-muqueux, qui font de la membrane interne de l'estomac une sorte d'éponge musculaire. L'étage profond, qui passe droit sous le premier, imprime seulement à la membrane interne ses mouvements généraux. Toutefois, c'est lui qui donne des paniers musculaires enveloppants aux glandes pyloriques accessoires, ou inter-musculaires, là où elles existent du moins : car elles sont, je le répète, essentiellement inconstantes chez les divers mammifères et souvent aussi dans une seule et même espèce.

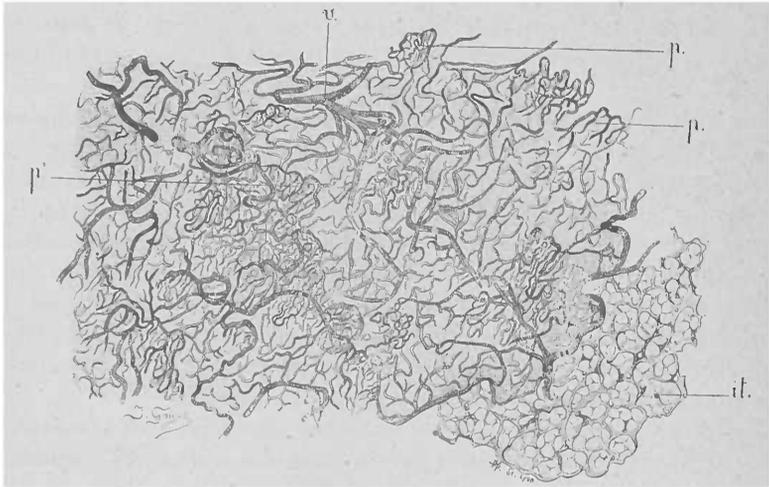


FIG. 865. — Vascularisation de la muqueuse gastrique du Lapin vue de front, la membrane étant étalée à plat, sa surface libre en haut. Injection avec la gélatine au carmin. Conservation dans le baume du Canada. — (Ocul. 1, obj. 2 de Véricq; chambre claire.)

p, p, vaisseaux des bourgeons interglandulaires courts, papilliformes : dans chacun d'eux on distingue aisément le capillaire marginal, analogue à celui des villosités intestinales; — *p'*, vascularisation d'un des bourgeons membraniformes qui forment les corolles des cryptes : on voit nettement l'inosculation des capillaires marginaux tout le long du bord festonné, et leur continuation par des veines; — *v*, veines superficielles.

En *it*, on a dessiné sur une petite étendue (en abaissant l'objectif), les vaisseaux de la zone glandulaire de la muqueuse gastrique. On les voit en coupe optique, et de front.

Le tissu conjonctif de la muqueuse de l'estomac est constitué dans la zone glandulaire par du tissu connectif lâche, sauf sur les points (toujours isolés et distants entre eux) où à ce niveau prennent place des formations adénoïdes. Entre les tubes sécréteurs des glandes gastriques, il est peu abondant. Ses éléments s'orientent parallèlement au sens général des tubules et des vaisseaux sanguins, c'est-à-dire dans une direction ascendante. Dans les bourgeons interglandulaires, ce même tissu prend une consistance plus ferme et ses éléments sont plus serrés, bien qu'il soit parcouru par des cellules lymphatiques toujours assez nombreuses. Au niveau du pylore du Chien, le tissu conjonctif des bourgeons devient analogue à celui des papilles de la

peau. C'est dans ce tissu demi-modélé, bien que délicat, que les fibres lisses viennent former leurs éventails terminaux et s'insérer sur la paroi des cryptes muqueux. Il résulte de tout ceci qu'il n'y a pas, à proprement parler, dans la membrane interne de l'estomac des mammifères et de la plupart des vertébrés, de derme comparable à la membrane fibreuse qui porte ce nom dans la peau et les muqueuses dermo-papillaires. C'est pourquoi je lui donne le nom de *tissu conjonctif de la muqueuse*, de préférence à celui de « derme muqueux ».

Bourgeons inter-glandulaires proprement dits et corolles des cryptes. — Au niveau du pylore, chez le Chien (voy. fig. 861), les bourgeons inter-glandulaires se projettent droit sur la surface générale de l'estomac. Ils forment une série de mamelons courts, coniques en figure de dé à coudre. Cela tient à ce que les groupes glandulaires qu'ils séparent sont relativement distants les uns des autres. Cette disposition est moins accusée chez l'Homme, où les glandes sont plus nombreuses que chez le Chien et font suite à des entonnoirs muqueux étroits et cylindriques juxtaposés. Dans les intervalles des glandes du fond, chez le Chien, l'Homme et encore plus nettement chez le Lapin, les bourgeons inter-glandulaires prennent une apparence membraneuse. Ils sont minces, et réunis les uns avec les autres par leurs bases. Ils constituent une série de lames festonnées sur leur bord libre, filant entre les entonnoirs muqueux et les entourant comme des sortes de corolles. C'est pourquoi je les appelle *corolles des cryptes*. Il est, du reste, nécessaire de les distinguer par un nom, à cause de l'importance de certaines dispositions vasculaires (fig. 865) dont ils sont le siège.

Couche connective sous-muqueuse ou membrane celluleuse de l'estomac. — Bien que distinguée par les anatomistes comme une couche particulière de l'estomac, cette assise de tissu conjonctif est en somme une dépendance de la muqueuse gastrique au même titre que, par exemple, l'*hypoderme* (BESNIER) en est une de la peau. Elle est le chemin des vaisseaux sanguins afférents et efférents de distribution. Les lymphatiques collecteurs appartiennent au même système que ceux de la muqueuse. Ils en gardent le type et consistent en des capillaires lymphatiques énormes. En somme, la couche connective sous-muqueuse est ici, par rapport à la muqueuse de l'estomac, ce qu'est le tissu connectif sous-cutané par rapport à la peau. Plus directement, elle représente la continuation de la celluleuse de l'intestin dans la chambre stomacale.

Elle est constituée par du tissu conjonctif lâche, mais parcourue par des faisceaux résistants qui la traversent dans des directions obliques et entre-croisées entre elles, de façon à rattacher la muqueuse gastrique au muscle moteur général de l'estomac par une série de

liens à la fois très extensibles dans tous les sens, et aussi très résistants. Quand on a fixé l'estomac alors que les muscles étaient encore contractés, tous les grands faisceaux connectifs sont revenus sur eux-mêmes et apparaissent ondulés comme des rubans plissés en zig zags. Mais quand on a fixé la sous-muqueuse développée, par exemple, à l'aide d'une injection interstitielle d'acide osmique à 1 pour 100 ou du mélange de liquide osmio-picrique et de nitrate d'argent, on reconnaît que son épaisseur a quintuplé ou sextuplé. Tous les gros faisceaux conjonctifs, qui auparavant étaient onduleux, sont tendus entre-croisés ; ils forment entre la musculaire muqueuse et le muscle moteur une série de plans entrecoupés. Dans les intervalles de ceux-ci marchent les vaisseaux au sein d'un tissu conjonctif lâche ordinaire. Ces vaisseaux ne font d'ailleurs que passer dans la celluleuse pour aller se distribuer plus loin à la muqueuse, et ils ne donnent à peu près point de capillaires au tissu conjonctif. De là, l'absence constante de formation d'îlots adipeux dans la sous-muqueuse gastrique, même chez les sujets les plus obèses. On sait, en effet, que le dispositif vasculaire commandant l'évolution adipeuse des cellules du tissu conjonctif, réside dans les réseaux que j'ai appelés du type lim-biforme (1). Or, ces réseaux manquent totalement ici.

Il en résulte que la couche celluleuse, intermédiaire à la muqueuse gastrique doublée de sa musculaire et au muscle moteur général de l'estomac, reste lâche et permet à cette muqueuse de glisser facilement et largement sur le muscle moteur. Cette condition est très favorable, car elle rend plus difficiles les perforations de dehors en dedans, la muqueuse fuyant toujours dans le sens tangentiel. La pauvreté des réseaux vasculaires propres au tissu conjonctif de cette assise, ou même leur manque absolu, semblent également expliquer la facile transformation du tissu conjonctif lâche, presque exsangue, en tissu conjonctif modelé dans quelques circonstances pathologiques. On peut voir alors la sous-muqueuse transformée, sous l'influence de l'irritation chronique, en une couche épaisse de tissu fibreux tendiniforme, translucide et criant sous le scalpel comme le squirrhe. J'ai vu cette altération, portée au maximum, donner à la couche celluleuse plus de 3 centimètres d'épaisseur chez un vieillard du service d'Aug. OLLIVIER, et s'étendre tout le long de la grande courbure. Elle est plus fréquente au voisinage du pylore et donne alors fréquemment en clinique l'illusion d'un cancer pylorique.

(1) Voy. t. I, p. 230.

§ 3. — MUSCLE MOTEUR, VAISSEaux SANGUINS ET LYMPHATIQUES DE L'ESTOMAC

Muscle moteur général de l'estomac. — Le muscle moteur général de l'estomac occupe tout l'espace compris entre la couche celluleuse sous-muqueuse et la couche de tissu conjonctif sous-péritonéal. Il est la continuation du muscle moteur intestinal, tout comme la musculaire muqueuse stomacale est le prolongement de celle de l'intestin. Seulement, tandis que les musculaires muqueuses gastrique et intestinale sont exactement du même type, le muscle moteur gastrique, formé de plusieurs assises de fibres lisses comme celui de l'intestin, a subi une complication pour former l'agent musculaire actif d'un réservoir contractile.

On sait que le muscle moteur de l'intestin est formé de deux assises : l'une interne à fibres annulaires, l'autre externe à fibres longitudinales. De plus, les deux plans de fibres sont nettement séparés l'un de l'autre par une mince lame de tissu conjonctif, au sein de laquelle prend place le plexus nerveux d'Auerbach. Dans l'estomac, ce même muscle est constitué par trois assises de fibres musculaires lisses, dont la plus externe confinant au tissu cellulaire sous-péritonéal est à fibres longitudinales, dont la moyenne est composée de fibres annulaires, et dont la plus interne confinant à la sous-muqueuse est formée de fibres obliques, appelées aussi « fibres en anse » ou « fibres paraboliques » par les anatomistes descriptifs. Ces diverses assises échangent fréquemment des fibres de plan à plan. De plus, il est aisé de voir que, sauf le faisceau particulier occupant la petite courbure chez l'Homme et chez le Chien (cravate de Suisse), les fibres longitudinales deviennent rapidement circulaires en embrassant la grosse tubérosité de l'estomac. Enfin, le plan dit des fibres paraboliques n'est en somme autre chose que la continuation des fibres circulaires du muscle moteur œsophagien, comme l'a démontré GILLENKOELD (1). D'autre part, dans chaque assise, il est aisé de mettre en lumière le défaut de parallélisme absolu des faisceaux musculaires secondaires en pratiquant en plein muscle moteur une injection interstitielle de mélange osmio-picro-argentique. L'œdème artificiel produit dans ce cas des délamellations plus ou moins étendues. Sur ces surfaces de délamellation, l'imprégnation des fibres musculaires lisses est parfaitement nette. Elle montre que les faisceaux secondaires se nagent entre eux sous des incidences très variées, quand bien même la

(1) GILLENKOELD, Ueber die « Fibræ Obliquæ » im Magen (*Archiv. f. Anatomie u. Physiologie*, Heft 21, 1862).

direction générale de l'ensemble des fibres demeure commune à toutes dans chaque assise. Dans le muscle moteur intestinal, au contraire, le parallélisme est parfait. Il devient plus accusé dans toute l'étendue du sphincter pylorique où se renforcent les fibres annulaires, tandis que les longitudinales, prolongements de celles du muscle moteur de l'intestin duodénal, s'épuisent rapidement à la surface de l'estomac.

De la sorte, le renflement stomacal du tractus intestinal devient, au point de vue musculaire, un véritable réservoir contractile : c'est-à-dire formé de muscles nattés et sensiblement continus entre eux, de façon à exercer une expression homogène sur le contenu. CONTEJEAN (1) a constaté expérimentalement, chez le Chien muni d'une fistule gastrique, que lorsque l'estomac se contracte en masse, il projette en jet le liquide des boissons comme une vessie qui revient brusquement sur elle-même concentriquement. Si, au contraire, la contraction n'a pas lieu, l'estomac se laisse distendre comme une poche qui s'emplit. Le passage direct des boissons dans le duodénum, par production d'un canal temporaire formé par la contraction de la cravate de Suisse, ne s'effectue jamais, contrairement à la théorie imaginée par ЛУСЧКА (2) et vulgarisée par Küss. Les différentes dispositions macroscopiques des fibres lisses de l'estomac, décrites avec soin par les anatomistes descriptifs, n'ont donc point pour objet de subdiviser la chambre gastrique en deux cavités secondaires : un canal temporaire *cardio-pylorique* ou chambre supérieure de trajet pour les boissons, et une chambre *cardiaque* ou inférieure réservée à la digestion lente des aliments.

Toutefois, bien que le dispositif musculaire réalise ici un réservoir contractile, la prédominance des fibres à direction annulaire maintient à l'estomac son caractère de partie intestinale en assurant le cheminement des aliments du cardia vers le pylore, c'est-à-dire dans le sens même de la direction générale de l'intestin. L'appareil nerveux qui met le muscle moteur général gastrique en mouvement, est également une modification pure et simple de celui de l'intestin entodermique (voy. t. II, p. 960-967).

Couche celluleuse sous-péritonéale. — Tout comme les muscles lisses de l'intestin grêle et du gros intestin, le muscle moteur de l'estomac est rattaché à la mince couche de tissu connectif modelé supportant l'endothélium péritonéal, par des réseaux élastiques faisant suite aux paniers qui relient les faisceaux secondaires de fibres lisses. Cette couche connective est très mince sur les faces de l'estomac,

(1) CH. CONTEJEAN, *Contribution à l'étude de la physiologie de l'estomac* (th. de doct. ès sciences de Paris, p. 47, 1892).

(2) ЛУСЧКА, *Anat. des Menschen*, Bd. II Th. Tubingen, 1863.

sauf en certains points singuliers où se peuvent développer de petits pelotons adipeux en forme de franges. Sur la grande courbure, entre les relèvements des deux feuilletts de l'épiploon, la couche celluleuse prend un développement plus considérable, et elle sert de chemin aux gros vaisseaux abordant l'estomac. A l'inverse de la couche sous-muqueuse, elle est toujours richement irriguée et possède des réseaux vasculaires individuels du type limbiforme. Pour cette même raison, elle est le siège de la formation de pelotons adipeux plus ou moins nombreux, et auxquels l'obésité donne souvent un développement considérable.

Vaisseaux sanguins de l'estomac. — On sait que l'estomac est entouré par un cercle artériel formé chez l'Homme par la coronaire stomachique et la pylorique d'une part, les gastro-épiploïques droite et gauche et les artères courtes d'autre part. Au voisinage de l'orifice pylorique, les deux branches de la coronaire s'anastomosent à plein canal avec les deux branches de la pylorique. De même, vers le milieu du corps de l'estomac, la gastro-épiploïque droite s'anastomose par inosculature avec la gastro-épiploïque gauche. De leur côté, les artères courtes s'anastomosent avec des branches de la coronaire stomachique et de la gastro-épiploïque gauche. Il en résulte que la vascularisation artérielle de l'estomac est largement assurée dans ses voies de première distribution, et que, en cas d'obstacle sur un point du cercle, le sang oxygéné peut toujours trouver des voies collatérales pour arriver à la muqueuse. Tous les vaisseaux précités et leurs branches anastomotiques rampent à la surface de l'estomac, entre le muscle moteur et la tunique séreuse. Chemin faisant, ils détachent une série de petites artères destinées à la couche celluleuse sous-péritonéale, et commandant la vascularisation des réseaux limbiformes qui appartiennent à cette couche et que j'ai signalés plus haut. Puis ils émettent des branches interstitielles qui, s'engageant dans l'épaisseur des tuniques de l'estomac, vont vasculariser les unes son muscle moteur, les autres sa membrane muqueuse ou glanduleuse.

L'indépendance de la muqueuse et du muscle moteur de l'estomac, au point de vue circulatoire, est très accusée chez tous les animaux. Elle est complète chez le Lapin à partir de la région moyenne de l'estomac jusqu'au pylore, c'est-à-dire dans la région véritablement gastrique du renflement stomacal chez cet animal. Il existe alors des branches artérielles exclusivement musculaires et d'autres exclusivement destinées à la muqueuse. C'est aussi sur le Lapin qu'il convient d'étudier dans leur ensemble les vaisseaux sanguins de l'estomac, à cause de la facilité qu'on a d'en faire des injections complètes et d'observer la distribution vasculaire dans les diverses régions de l'organe, qui est relativement petit, sur une seule et même préparation un peu étendue.

A. *Réseaux vasculaires du muscle moteur.* — La distribution des vaisseaux sanguins au muscle moteur s'effectue, d'une manière générale, comme je l'ai indiqué (1) à propos de la vascularisation des plans de muscles lisses. Les capillaires vrais faisant suite aux artérioles décrivent des mailles allongées parallèlement à la marche des faisceaux de fibres lisses, en communiquant largement entre eux par des anastomoses transversales. La façon irrégulière dont ces systèmes de mailles changent de sens et de plan dans une même coupe, montre bien que les fascicules musculaires qu'ils enveloppent comme d'un rets s'intriquent entre eux de diverses manières tout en conservant une direction générale commune. On peut aussi remarquer que tous les vaisseaux compris dans l'épaisseur du muscle moteur sont *hélicins*. Cette disposition répond au retrait du muscle stomacal quand on l'a fixé vivant. Si, au contraire, après avoir injecté les vaisseaux de l'estomac on insuffle d'air sa cavité, puis qu'on fixe ensuite l'organe entier par l'alcool fort, ni les vaisseaux de distribution, ni les capillaires ne paraissent plus contournés. Ils forment des arborisations ou interceptent des mailles soit rectilignes, soit régulièrement courbes. C'est là encore une disposition en rapport avec le rôle de l'estomac en tant que réservoir contractile. J'ai déjà fait remarquer qu'on la trouve aussi dans le cœur. Il résulte aussi de cette même disposition, qu'à l'état de vacuité, les vaisseaux qui traversent tous le muscle moteur étant plus ou moins repliés sur eux-mêmes, le cours du sang y doit être naturellement un peu ralenti. C'est dire aussi que l'afflux sanguin à la muqueuse est beaucoup plus lent et moins favorisé dans la période de vacuité répondant à celle du repos fonctionnel des glandes. La réplétion de l'estomac met donc la vascularisation de sa muqueuse *ipso facto* en l'état de pleine circulation, indispensable à la mise en train de son fonctionnement glandulaire (2).

B. *Vaisseaux de la sous-muqueuse.* — Ce sont là presque tous des vaisseaux de trajet. Artères et veines suivent exactement la même direction, oblique d'abord, puis rapidement tangentielle au

(1) Voy. t. I, p. 602.

(2) Il existe aussi une autre disposition dont j'ai également parlé (t. I, p. 602), mais qui est beaucoup plus marquée dans le muscle moteur de l'estomac (Lapin) que dans celui de l'intestin. Elle consiste dans la présence de petits élargissements de la lumière vasculaire aux confluent de nombre de mailles capillaires. Ces élargissements s'observent dans les injections les plus complètes. De distance en distance, du plein d'une maille longitudinale se détache un capillaire qui, sur le point où il se continue avec un autre, est brusquement élargi en entonnoir. De plus, à l'origine des capillaires veineux, on observe un petit renflement sacciforme analogue à celui existant au même point dans les muscles striés de la variété « rouge ». Les deux dispositions concourent ici à un même but : établir de distance en distance de petits réservoirs de sang oxygéné permettant à la contraction lente des cellules musculaires de se maintenir plus longtemps.

plan de la muqueuse gastrique. Vus à plat, ils dessinent de grandes fusées qui se croisent et s'entre-croisent de façon à intercepter des mailles polygonales. Mais ils ne s'inoculent pas, ni leurs branches non plus. On a affaire ici à des artères du type terminal, comme l'a fait il y a longtemps remarquer VIRCHOW. — Un peu au-dessous de la musculaire muqueuse, les artères s'épanouissent rapidement en une série de branches horizontales qui marchent dans tous les sens et dessinent des *étoiles*. C'est de ces étoiles que partent des artérioles qui, se bifurquant en Y ou se trifurquant dans leur trajet ascendant direct, perforent verticalement la musculaire muqueuse et abordent la membrane glandulaire. Pour l'atteindre, elles traversent une boutonnière contractile ; les veines aussi. Il en résulte qu'en entrant en jeu la musculaire muqueuse efface fatalement le calibre de certaines veines collectrices, tout en laissant affluer le sang par les artères dont la paroi, épaisse et fortement musclée, résiste au contraire à l'aplatissement. C'est là une disposition importante, qui transforme jusqu'à un certain point la couche glanduleuse de l'estomac en une membrane érectile (1).

C. *Vaisseaux sanguins de la muqueuse gastrique*. — Les artérioles perforantes, après avoir franchi la musculaire muqueuse, se branchent souvent de nouveau, et leurs subdivisions suivent d'abord un trajet décurrent à la surface de la musculaire avant de se résoudre en leurs capillaires terminaux. Ou bien elles émettent de suite un bouquet de capillaires ascendants. Dans les deux cas, le bouquet de capillaires surmonte l'artériole qui le commande en dessinant une sorte d'ombelle, dont les traits, répondant chacun à un capillaire ascendant, s'engagent dans les intervalles des tubes sécréteurs. Ces capillaires communiquent entre eux par une série de traits transversaux con-

(1) Quand, après avoir enlevé l'estomac sur un Chien qui vient d'être sacrifié, on pratique une injection interstitielle d'un mélange de liquide osmio-picrique et de nitrate d'argent, il se fait dans la sous-muqueuse une boule d'œdème et le liquide passe dans le tissu connectif de la muqueuse, en fixant les lymphatiques à l'état de distension et en imprégnant leur endothélium. En achevant le durcissement par l'alcool fort et en pratiquant ensuite des coupes en divers sens, on peut étudier aisément ces lymphatiques, les vaisseaux sanguins, l'épithélium des glandes gastriques, etc., fixés dans leur forme exacte et à l'état de déploiement. Dans ces conditions aussi la musculaire muqueuse, excitée vivante par le nitrate d'argent, revient d'abord fortement sur elle-même; puis elle est fixée contractée.

On peut voir alors qu'aucun calibre d'artère traversant la sous-muqueuse n'est effacé par la contraction de la boutonnière musculaire, tandis que celui de nombre de veines l'est au contraire d'une façon plus ou moins accusée. Mais la lumière des grosses veines collectrices reste perméable, et celle de tous les lymphatiques est béante. Malgré la contraction énergique des feuillettes musculaires intra-muqueux, les veines en Y de la muqueuse et les capillaires veineux des couronnes des tubes sont toujours gorgés de sang. La contraction de la musculaire est donc en somme un obstacle relatif au cours du sang en retour.

tournant les tubes. Capillaires ascendants et traits d'anastomose transversaux, sont toujours flexueux. Le réseau capillaire de la couche glanduleuse affecte dans son ensemble, sous un faible grossissement, un aspect caractéristique en *jeu de patience* (fig. 866). Il s'agit encore ici d'une action des muscles. La disposition flexueuse

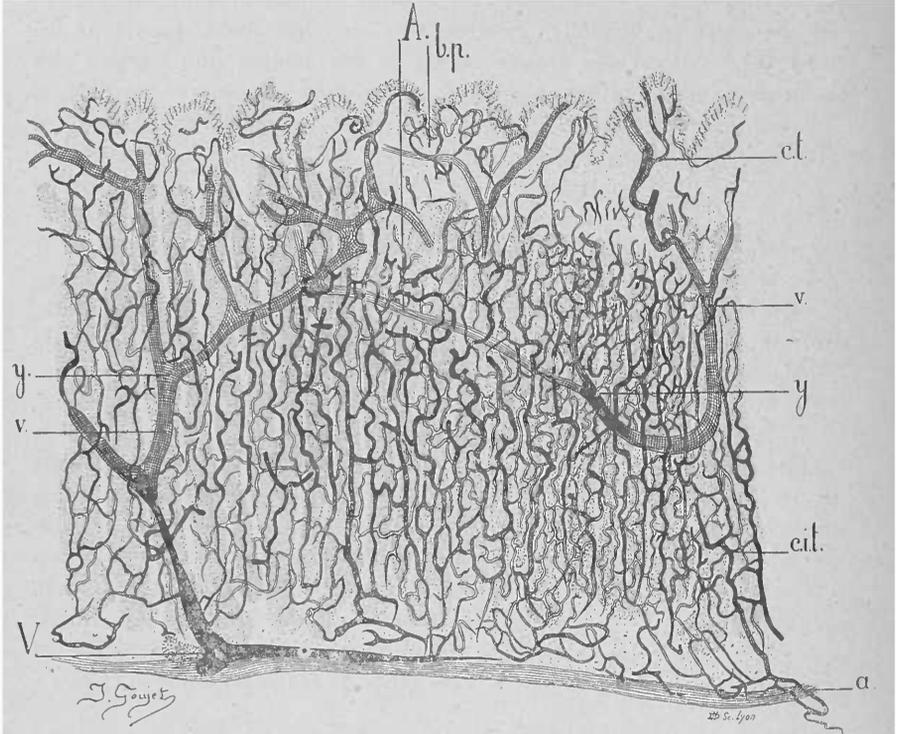


FIG. 866. — Coupe sagittale de la muqueuse digestive de l'estomac du Lapin, dont les vaisseaux sanguins ont été injectés avec une masse à la gélatine et au carmin. Conservation dans le baume du Canada. — (Ocul. 1, obj. 2 de Véricq, chambre claire.)

a, artère de distribution longeant la face profonde de la muqueuse; — *cit.*, réseau des capillaires inter-tubulaires; — *bp*, bourgeons inter-tubulaires, quelques-uns corolliformes et avec leur capillaire marginal; — *ct*, origine des veines dans les couronnes des tubes; — *v.*, premier Y des veines au-dessous des couronnes des tubes; — *A*, grand arc veineux anastomotique entre deux systèmes de racines veineuses *vy* et *v'y*; — *V*, veine collectrice résumant le sang en retour de tout le système.

est en rapport avec le jeu des feuillets musculaires intra-muqueux. Quand ceux-ci reviennent sur eux-mêmes, les capillaires se plient et se replient en divers sens.

Dans les bourgeons interglandulaires, les capillaires ascendants qui occupent ceux-ci forment des bouquets très élégants analogues à ceux des papilles de la peau. Dans la région du fond de l'estomac, chez le

Lapin, les relèvements interglandulaires dessinent des festons membraniformes, minces et continus entre eux de feston à feston par leurs bases. Ils affectent par rapport aux cryptes des apparences de corolles. Examinés sous l'eau, ils flottent comme des membranes délicates. J'ai constaté cette même disposition, bien que moins accusée, sur la région du fond de l'estomac de l'Homme. Chaque feston membraniforme est cerclé sur son bord libre par un capillaire faisant corps avec la vitrée (fig. 866, *bp*,) sur laquelle est implanté l'épithélium : c'est le *capillaire marginal* (fig. 867, *a*). Le capillaire marginal est l'aboutissant des capillaires ascendants du bouquet. Il communique par inosculation, dans chaque feston, avec celui du feston voisin non seulement dans chaque système entourant un même crypte, mais de système infundibulaire à système infundibulaire souvent sur une assez grande étendue. Voici donc un premier système d'anastomoses tout à fait superficielles, immédiatement sous épithéliales, régnant sur de vastes espaces de la surface générale de l'estomac. Il y en a d'autres.

En effet, à la base des bourgeons interglandulaires, au niveau du fond des cryptes (Lapin, Chien, Homme), existe la disposition bien connue des « couronnes des tubes » (*coronæ tubulorum*). Ce sont de gros capillaires veineux toujours gorgés de sang sur les fragments de muqueuse retranchés sur le vivant ; ils communiquent entre eux dans un même lobule gastrique et de *lobule à lobule*.

Enfin, les capillaires de la région glandulaire communiquent entre eux d'une façon absolument continue et nette de lobule à lobule, dans toute l'étendue de la muqueuse gastrique convenablement injectée

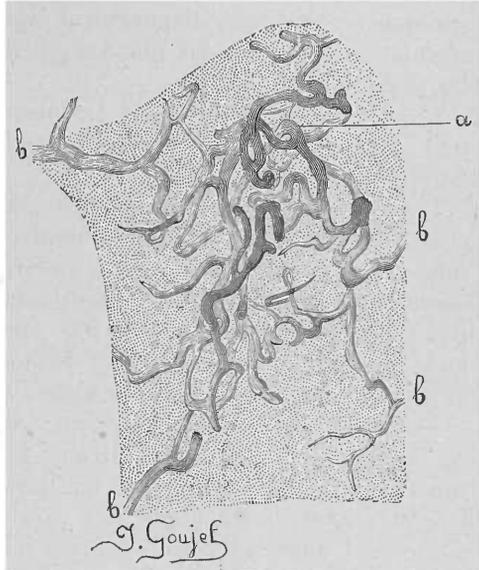


FIG. 867. — Bourgeons villos inter-glandulaires formant les corolles des tubes dans la portion digestive de l'intestin du Lapin. Injection à la gélatine et au carmin. Baume du Canada. — (Ocul. 1, obj. 3 de Véric ; chambre claire.) La surface libre de la muqueuse étalée à plat est ici vue de front.

a, le capillaire marginal, présentant une série de festons répendant aux denticulations de la corolle des tubes : on voit qu'il est l'aboutissant des capillaires du bourgeon *b, b, b* ; sauf un seul. Les capillaires figurés en *b* sont des capillaires veineux : l'un d'eux fait directement suite au capillaire marginal.

chez le Lapin. On peut donc dire que la circulation capillaire est absolument anastomotique dans l'épaisseur de la muqueuse comme à sa surface, bien que les artères de distribution commandant la vascularisation de cette muqueuse soient individuellement toutes du type terminal. La nécrose et l'ulcération consécutive à l'oblitération expérimentale de ces artères, constatée par PRÉVOST et COTARD, signifie simplement que, dans ce cas, le régime de la circulation anastomotique ne peut être impunément substitué à celui de la pleine circulation au niveau des glandes gastriques, comme je l'expliquerai un peu plus loin.

Chez le Lapin, même dans l'estomac le mieux injecté, il y a toujours absence complète de vascularisation dans les deux assises de la musculaire muqueuse.

Les *veines* de la muqueuse gastrique prennent toutes naissance, chez les mammifères que j'ai pu étudier, au niveau des couronnes des tubes : c'est-à-dire au-dessous des bourgeons interglandulaires et au-dessus de la couche vasculaire des glandes (fig. 866, *ct*). Les veinules issues des couronnes forment une série d'étoiles convergeant vers de larges canaux veineux à disposition tout à fait caractéristique, et que, pour cette raison, j'appelle *veines collectrices en Y* (fig. 866, *y*).

Les veines en Y prennent naissance superficiellement dans la région de la muqueuse correspondant aux fonds des cryptes ou infundibulum mucipares, en réalité par une série de bras à direction horizontale et convergeant à angle aigu vers un tronc commun. Puis elles s'engagent dans les intervalles des lobules gastriques, recevant là d'autres veines en Y qui contournent les lobules en avant et en arrière, de façon à canaliser toujours le sang en retour de plusieurs d'entre eux. Quelquefois, à mi-hauteur de la couche glanduleuse, on voit un grand arc veineux à feston dirigé vers la surface, qui contournant une série de lobules gastriques, s'étend entre les pieds de deux veines collectrices très distantes entre elles. Une série de petites veines en Y, plongeant de la surface entre les groupes glandulaires consécutifs, se déversent dans ce grand arc. C'est la disposition anastomotique à distance, ou en arcade. Des veines très larges, mais peu nombreuses, à trajet descendant interglandulaire ou interlobulaire d'abord toujours direct, résument ainsi la circulation en retour d'un grand nombre de lobules. L'oblitération accidentelle de pareilles veines comporte, on le conçoit, des conséquences toutes particulières. En dépit des communications à distance, elle entraîne fatalement une stase énorme à la surface de la muqueuse. L'anoxémie d'une région déterminée s'ensuit; et aussi la compromission de la vitalité des tissus dans les limites de l'aire vasculaire correspondante. A ce point de vue, la thrombose des veines en Y joue, à mon sens, un rôle beaucoup plus considérable et plus fréquent dans la production de l'ulcère simple de

l'estomac que ne le saurait faire une ischémie artérielle, d'ailleurs beaucoup moins souvent réalisée en pathologie.

Une seconde conséquence des dispositions veineuses est qu'en cas de stase excessive, les capillaires veineux des couronnes, et le capillaire marginal des festons inter-glandulaires qui lui aussi semble avoir la signification d'un capillaire veineux, arriveront aisément à se rompre. Ils sont en effet à la fois très délicats, plongés dans un tissu connectif muqueux, ou même rendus solidaires (capillaire marginal) de la membrane vitrée dont la minceur est ici extrême. Telle est souvent l'origine de l'hématémèse dans la cirrhose vulgaire ou les obstructions de la veine porte.

Parvenues dans la couche connective sous-glandulaire, quelques-unes des veines collectrices de la muqueuse traversent droit la « muscularis » pour gagner la sous-muqueuse. D'autres, et peut-être en plus grand nombre, prennent une direction tangentielle au-dessus de la musculaire avant de la traverser. A ce niveau les veines, qui jusque-là ne possédaient qu'une mince paroi conjonctive et élastique, prennent pour la plupart une couche continue, mais unistratifiée de fibres lisses, disposées pour la plupart annulairement. Elles deviennent ainsi des *veines propultrices*. Celles qui traversent droit la musculaire muqueuse commencent également à se muscler avant de s'y engager. Au-dessus de ce point, c'est-à-dire dans la majeure partie de leur trajet à travers la muqueuse, les veines collectrices n'ont qu'une paroi inactive. Elles insèrent en revanche de nombreux feuillets musculaires intra-muqueux, de telle façon que la mise en jeu de ceux-ci les dilate au lieu d'effacer leur lumière. Partis de la « muscularis » à droite et à gauche, en avant et en arrière et à distance de chaque veine en Y, ces feuillets viennent en effet s'attacher à angle aigu sur cette veine à diverses hauteurs. Quand ils se contractent, ils tirent donc tous sur la paroi en sens inverse et élargissent ainsi la lumière, en même temps qu'ils raccourcissent la veine de haut en bas. Simultanément, la mise en jeu des feuillets musculaires inter-glandulaires et inter-tubulaires exprime le sang des glandes vers les couronnes des tubes, et chasse celui-ci fortement dans les veines en Y à chaque effort d'expulsion du suc gastrique dans les entonnoirs muqueux.

Dans la sous-muqueuse, les veines suivent exactement les artères de distribution. Nulle part elles ne possèdent de valvules chez l'adulte, non plus que dans tout le reste du système de la veine porte.

Détermination des aires de pleine circulation et de circulation réduite dans la muqueuse de l'Estomac. — Quand, au lieu de pousser une injection vasculaire à fond, on l'arrête un peu auparavant que la résistance soit devenue absolue et qu'il se soit fait déjà quelques ruptures, il est clair que les territoires vasculaires bien injectés montreront les points du réseau sanguin où le sang pénètre le plus librement

pendant la vie (*aires de pleine circulation*). Ceux où l'injection n'aura pas pénétré répondront, en revanche, à des points du réseau où la circulation est moins facile et par suite moins active (*aires de circulation réduite*). Cette méthode, appliquée à l'étude de la muqueuse gastrique, met en évidence une série de faits très intéressants.

Toutes les fois que l'injection a abordé la muqueuse gastrique par la voie artérielle, il est deux points où elle ne manque jamais de remplir les vaisseaux sanguins. Ces points répondent à la *zone sous-glandulaire* et à celle des *infundibulums*. Les veines en Y sont toujours emplies et plus ou moins distendues par la masse à injection. Les capillaires enveloppant le fond des tubes sécréteurs, ceux des bourgeons inter-glandulaires et chez le Lapin leur capillaire marginal, enfin les couronnes des tubes, sont remplis au maximum alors que le réseau vasculaire de la région moyenne des glandes est demeuré vide. C'est la région moyenne des glandes, répondant à la majeure partie de l'étendue des tubes sécréteurs, qui constitue le point faible, l'aire d'activité réduite de la circulation intra-muqueuse.

En d'autres termes, les aires de pleine circulation répondent à la partie profonde et à la surface de la membrane muqueuse. L'aire de circulation réduite répond précisément à la portion glandulaire. Là, bien que le réseau des capillaires soit très riche autour des tubes sécréteurs, la circulation sanguine s'y fait dans des conditions relativement laborieuses. Cette disposition, mieux que toutes les autres indiquées par les auteurs, rend compte de la facile production de l'ulcère simple en cas d'obstacle au cours du sang dans les artères de distribution. Bien qu'il y ait, contrairement à ce qu'on pensait communément, une continuité parfaite de tout le réseau capillaire au niveau de la zone glandulaire et ceci dans toute l'étendue de la muqueuse, le premier effet d'une baisse de pression dans les artères de distribution répondant à cette zone pour un point donné, se traduira immédiatement par l'ischémie d'abord, puis par le défaut de pénétration du sang. Si à ce moment même les glandes sont en charge, comme nous verrons qu'elles renferment tous les éléments du suc gastrique, la circulation ne pourra plus enlever au fur et à mesure, et diluer au loin dans le sang, les portions de ce suc qui à chaque instant diffusent dans le tissu péri-glandulaire. Un processus d'auto-digestion, origine de l'ulcère simple, prendra dès lors naturellement son point de départ dans la région où le cours du sang aura été définitivement interrompu.

Lymphatiques de l'estomac. — Tous les lymphatiques des tuniques de l'estomac sont des capillaires lymphatiques : nous retrouverons cette même disposition dans l'intestin. Ils naissent dans les bourgeons inter-glandulaires sous forme de culs-de-sac atténués en pointe ou renflés en ampoule, et à direction ascendante tout comme dans les

villosités de l'intestin de l'Homme et du Chien. On les remplit avec facilité de manière à les fixer imprégnés d'argent et déployés, en poussant une injection interstitielle d'un mélange de liquide osmio-picrique et de nitrate d'argent dans la sous-muqueuse gastrique d'un Chien qu'on vient de sacrifier. Toutefois, dans ces conditions les ampoules superficielles se montrent, pour la plupart, chiffonnées. Pour les observer à l'état de déploiement complet, il faut attendre que les muscles lisses soient devenus inexcitables. En revanche, les lymphatiques inter-glandulaires et ceux de la couche sous-glandulaire, enfin ceux de la sous-muqueuse apparaissent déployés au maximum, lorsqu'on a opéré tandis que les muscles lisses intra-muqueux étaient encore vivants et excitables par l'action irritante du nitrate d'argent. On doit donc en conclure que la contraction des feuillettes musculaires produit, dans les lymphatiques superficiels, une expression énergique qui les vide activement de la surface de la muqueuse gastrique vers la profondeur.

Au système des *culs-de-sac inter-glandulaires superficiels*, occupant l'épaisseur des bourgeons, fait suite un réseau à mailles irrégulières, larges et étroites sans règle, communiquant entre elles au niveau des couronnes des tubes ou dans les intervalles des tubes sécréteurs, et qui prennent en général une direction descendante. C'est le *réseau de la zone glanduleuse*. Puis, au-dessous des glandes, la plupart des capillaires lymphatiques acquièrent un gros calibre et décrivent au-dessus de la musculaire muqueuse de grandes mailles à direction tangentielle. C'est le *réseau sous-glandulaire*, bien décrit par LOVÉN (1873). Enfin, de ces grands capillaires à direction horizontale partent de distance en distance des canaux courts, qui traversent la musculaire muqueuse et vont se jeter dans les lymphatiques sous-muqueux, répondant au « *réseau profond* » de TEICHMANN (1).

Ce sont des capillaires lymphatiques énormes, dont la lumière est double ou triple de celle des plus grosses veines de la sous-muqueuse. Ils forment de véritables *gouffres lymphatiques* dans lesquels, comme en des troncs collecteurs, viennent de distance en distance s'ouvrir droit les canaux courts qui traversent la musculaire muqueuse. Ils longent, en rasant sa face externe, le plan de fibres longitudinales de la musculaire muqueuse, et décrivent au-dessous d'elle des mailles larges horizontales. De ces mailles, partent obliquement d'autres capillaires lymphatiques non moins énormes qui traversent la sous-muqueuse d'abord, puis les plans du muscle moteur général, pour gagner les lymphatiques sous-péritonéaux des deux courbures, lesquels sont en relation, comme on sait, avec un certain nombre de

(1) TEICHMANN, *Das Saugader System*.

ganglions lymphatiques. Dans tout ce système, je n'ai pas trouvé une seule veinule lymphatique valvulée ni un lymphatique propulseur chez le Chien.

Les lymphatiques volumineux de la sous-muqueuse sont déjà très développés dans la région pylorique de l'estomac du Chien. Mais dans la région du fond correspondant à la partie la plus active de la muqueuse, ils atteignent des dimensions encore plus considérables. Sur certains points, ils dessinent un double plan de mailles superposées. L'amplitude des voies lymphatiques est donc ici calquée sur celle des veines. La muqueuse gastrique, très richement vascularisée, est par suite disposée de façon à se débarrasser complètement et vite de tout son sang veineux, comme aussi de toute la lymphe qui a pris naissance dans ses espaces inter-glandulaires.

Une telle disposition ne saurait être établie, puis fixée par l'hérédité chez les vertébrés, sinon parce qu'elle constitue une condition particulièrement favorable à la nutrition de la muqueuse stomacale. Or, ici la sécrétion interne des glandes gastriques, lesquelles forment à elles seules, on le verra, tous les éléments du suc gastrique, motive sous peine d'autodigestion un enlèvement très rapide et la dilution très large au loin dans le sang de ces matériaux résorbés. De plus, on sait que parmi les produits ultimes de la digestion stomacale, il en est de toxiques. Certains succédanés des peptones sont des poisons. Le passage de ces produits toxiques dans les voies de la lymphe et leur mise en rapport dans ces voies avec les cellules lymphatiques, constituent très probablement une excellente condition de leur modification et de leur réduction à l'innocuité par les globules blancs, auparavant qu'ils n'aient abordé la masse du sang.

Formations adénoïdes de la muqueuse gastrique. — Pendant longtemps, sous l'influence des premiers travaux de FREY (1), la plupart des histologistes ont décrit le tissu conjonctif de la muqueuse du tube digestif comme une formation continue de tissu adénoïde vrai. Nous avons vu qu'il n'en est rien. En revanche, la couche sous-glandulaire de l'estomac de l'Homme, du Chien et de la majorité des mammifères, renferme un assez grand nombre de formations adénoïdes. Personne n'en conteste plus l'existence chez l'Homme depuis que GAREL (2) en a donné la description analytique, et qu'il a indiqué la communication de leurs lymphatiques propres avec les grands lymphatiques de la sous-muqueuse.

a) De distance en distance, tout aussi bien dans la région du fond que dans celle du cardia, on trouve tout d'abord dans la couche sous-

(1) FREY, *Traité d'Histologie et d'Histochimie*, 2^e édit. française, p. 553, 1877.

(2) GAREL, *Recherches sur l'anatomie générale comparée, etc., de la muqueuse intestinale et gastrique* (th. de Lyon. p. 74, 1879).

glandulaire de petits *follicules clos* arrondis ou ovalaires, limités, à la façon des follicules clos ordinaires, par une zone de tissu fibreux qui les entoure comme d'une coque fenêtrée. Au pourtour de ces follicules, le tissu conjonctif prend la constitution du tissu caverneux des ganglions lymphatiques. C'est de ce tissu caverneux que partent les trajets ou capillaires lymphatiques qui trouvent la musculaire muqueuse et se jettent dans les grands lymphatiques collecteurs de la sous-muqueuse. Il s'agit là de *points folliculaires* analogues à ceux de la muqueuse pharyngienne : c'est-à-dire de véritables organes permanents, bien qu'ils n'aient pas davantage que dans le pharynx une position fixe et déterminée le long de la partie gastrique du tractus. Au-dessus des points folliculaires, les glandes, pyloriques ou cardiaques, ne présentent dans leur constitution aucune modification appréciable. Elles sont seulement un peu plus courtes qu'ailleurs, car leur cul-de-sac terminal vient buter contre la surface du follicule qui le sépare de la musculaire muqueuse. Il n'en est pas de même au niveau des formations lymphoïdes du second genre.

b) Ce sont simplement des *points lymphatiques* (1), n'ayant ni fixité morphologique ni limites précises. On les trouve plus ou moins abondamment répandus suivant les sujets. Ils répondent à des régions de nombre et d'étendue variables où le tissu conjonctif sous-glandulaire s'est transformé en tissu réticulé à mailles larges, du type caverneux. La couche sous-glandulaire y paraît infiltrée de cellules lymphatiques qui se touchent toutes. Ces cellules forment des traînées entre les glandes et les dissocient pour ainsi dire. Si l'on traite les coupes de la muqueuse par le pinceau, on dégage le tissu réticulé avec ses caractères typiques ; mais il n'est pas limité à son pourtour par une membrane fibreuse. Il se continue avec le tissu conjonctif ordinaire. Il se poursuit entre les glandes jusqu'au voisinage de leur ouverture à la surface : de telle sorte que tous les culs-de-sac sécréteurs sont, à ce niveau, séparés les uns des autres par du tissu adénoïde parfait. Ils plongent, pour ainsi dire, dans une petite cavité lymphatique cloisonnée. Ces culs-de-sac sécréteurs sont courts, parfois tout à fait rudimentaires, ou bien ils manquent au fond du crypte. En revanche, les cryptes muqueux correspondants sont démesurément allongés et dessinent chacun un entonnoir large. Entre ces entonnoirs, les bourgeons inter-glandulaires sont quelquefois transformés en tissu adénoïde. A ce niveau, mais aussi là seulement, existe la zone de tissu adénoïde superficielle décrite à tort par H. WATNEY (2) comme régnant partout. La disposition des glandes découverte par GAREL au-dessus des points adénoïdes est constante et répond toujours chez

(1) Voy. à ce sujet, t. I, p. 932, 934.

(2) HERBERT WATNEY (*Centralblatt*, 1874, n° 48).

l'Homme à un de ces points. Il n'est donc pas exact de dire avec NICOLAS que les formations adénoïdes de la muqueuse gastrique n'ont pas la signification d'organes définitifs, mais n'ont qu'une existence temporaire. Il ne peut en être ainsi puisqu'elles modifient aussi profondément la constitution des glandes, formations fixes par excellence de la muqueuse gastrique (1).

Cellules migratrices de la muqueuse gastrique. — Le tissu conjonctif de la muqueuse gastrique, même pendant le repos fonctionnel, est en revanche le siège d'une infiltration de cellules lymphatiques, laquelle n'a aucune fixité et ne répond nullement à des formations de tissu réticulé. Les cellules lymphatiques occupent les espaces du tissu conjonctif inter-glandulaire ou celui des bourgeons inter-glandulaires. Elles deviennent beaucoup plus abondantes au moment de la digestion, répondant à la période d'activité des glandes. Elles ne s'équivalent pas toutes. Les unes sont des cellules migratrices proprement dites, à protoplasma réduit et à noyau multiforme ou même subdivisé (leucocytes polynucléaires). D'autres sont plus grosses, à protoplasma plus étendu et à noyau arrondi : ce sont là des cellules *lymphoïdes*, répondant à des éléments habitant le tissu conjonctif de la muqueuse pour un certain temps, au lieu de le traverser rapidement comme le font les cellules migratrices proprement dites. Dans certaines régions, les cellules lymphatiques des deux ordres sont si abondantes au sein du tissu conjonctif, qu'à première vue l'on pourrait croire que leurs amas répondent à des îlots adénoïdes. Mais, si alors on traite la préparation par le pinceau, on ne dégage point de tissu réticulé.

Nombre de cellules migratrices concourant à l'infiltration lymphatique de la muqueuse gastrique sont des cellules du « groupe aberrant », en voie de marche vers l'extérieur. Dans la zone des tubes sécréteurs, on en voit quelques-unes s'engager entre les cellules principales. Il est facile de les distinguer des cellules dites « intermédiaires » à la forme de leurs noyaux. Pour cela, il faut colorer les préparations par l'hématéine ou la purpurine après avoir fixé par l'alcool fort. Un bien plus grand nombre de cellules migratrices abordent l'épithélium des cryptes. Dans la région pylorique, cet épithélium en est rempli, et le mucus de la surface en renferme un très grand nombre. Dans la région du cardia, au contraire, il n'en passe qu'un petit nombre à travers la rangée des cellules caliciformes tapissant les entonnoirs, qui sont moins larges et plus courts. Cette

(1) Les formations adénoïdes peuvent devenir le siège d'altérations pathologiques dans la fièvre typhoïde, la tuberculose et une série de maladies infectieuses à déterminations ganglionnaires faciles. C'est en s'appuyant sur les recherches de mon élève GAREL, que CHAUFFARD a, notamment, mis le premier hors de conteste ce fait pour le cas particulier de la dothiéntérie,

observation est aussi facile à faire chez l'Homme que chez le Chien. De plus, le mouvement d'émigration par la surface existe tout aussi bien pendant la période de jeûne que durant celle de digestion au niveau du pylore du Chien. Il en faut conclure que ce mouvement est au fond indépendant du fonctionnement des glandes gastriques.

§ 4. — MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DES GLANDES GASTRIQUES ET VARIATIONS HISTOLOGIQUES DE LEURS ÉPITHÉLIUMS SÉCRÉTEURS

Fixité morphologique des glandes gastriques; variabilité de leurs épithéliums sécréteurs. — Dès qu'elles existent à l'état d'organes différenciés, les glandes de l'estomac affectent, chez les divers vertébrés, une constitution générale qui ne varie guère et qui peut se réduire à ceci : 1° une *portion sécrétoire* occupant la profondeur de la muqueuse, et répondant ordinairement à un nombre variable de culs-de-sac sécréteurs; 2° un *crypte collecteur* groupant les culs-de-sac sécréteurs et leur servant d'orifice émissaire commun. L'épithélium qui revêt les parois du crypte collecteur ne varie jamais : *il est toujours mucipare*. Sa fixité est si grande que, même quand la surface générale de l'estomac est exceptionnellement tapissée par un épithélium à plateau strié, comme cela arrive dans l'estomac digestif (ventricule succenturié) du Poulet, le revêtement épithélial des parois du crypte est toujours formé de cellules caliciformes.

Tout au contraire, l'épithélium sécréteur des culs-de-sac glandulaires est variable chez les divers vertébrés. Tantôt il est formé de cellules séro-peptiques et de cellules à gros grains de zymogène, comme chez l'Homme et le Chien ; tantôt il est uniquement constitué par des cellules zymogènes, toutes semblables entre elles. Enfin, chez certains animaux, entre le crypte et les culs-de-sac sécréteurs, on trouve une région occupée par un épithélium du type muciparé modifié, rappelant soit celui des glandes pyloriques, soit celui des glandes salivaires muqueuses. Il faut ajouter que souvent ces divers épithéliums se groupent et se mélangent entre eux de façons diverses.

Nous avons déjà constaté un semblable défaut de fixité des épithéliums glandulaires, dans les glandes de l'intestin antérieur. Il se poursuit dans les glandes de l'estomac, selon toute probabilité pour la même raison physiologique. Il est clair que le mode d'alimentation, et aussi de préparation des aliments au-dessus de l'estomac, ne sont nullement identiques chez les divers animaux. Il s'ensuit que la constitution des glandes doit aussi varier non dans leur forme générale, mais dans la modalité des agents actifs de leur sécrétion, c'est-à-dire des épithéliums glandulaires. Ces épithéliums se sont

adaptés à leur fonction en présence d'une alimentation donnée; et leurs caractères différentiels se sont fixés par l'hérédité chez les herbivores, les carnivores, les insectivores, etc. Bref, *la variabilité des épithéliums glandulaires est ici commandée par celle des divers modes d'alimentation.*

Schéma morphologique de la glande gastrique : Muqueuse stomacale de la Salamandre terrestre. — Je prends pour point de départ les glandes de l'estomac de la Salamandre, parce qu'on y trouve réunies des formations glandulaires réduites à leur maximum de simplicité, et d'autres relativement complexes avec des intermédiaires entre les deux. De plus, ici les cellules glandulaires sont de dimensions colossales et faciles à étudier analytiquement.

La muqueuse gastrique de la Salamandre ne forme que peu ou point de plis. Les glandes gastriques s'y présentent en série régulière, séparées les unes des autres par des bourgeons inter-glandulaires étroits, dont le sommet et les parties latérales sont revêtus de longues cellules caliciformes. Sur les coupes, ces cellules caliciformes dessinent de petits éventails au-dessus de chaque bourgeon. Les bourgeons limitent les cryptes collecteurs à la surface. Profondément, la glande proprement dite affecte dans son ensemble l'apparence d'un corps piriforme, dont la base élargie repose sur la musculaire muqueuse.

Dans les régions peu actives de l'estomac, le corps de la glande est en effet réduit à un cul-de-sac indivis ou légèrement festonné sur sa face profonde. Ce cul-de-sac est rempli par d'énormes cellules glandulaires à noyau central, et dont le protoplasma est bourré de grosses granulations zymogènes d'un jaune verdâtre, demeurant telles quand on les a fixées par l'acide osmique à 1 pour 100, réfringentes et insolubles dans l'eau. Quand on a coloré les préparations fixées par les bichromates ou l'alcool fort à l'aide de l'éosine hématoxylique, le noyau de chaque cellule se teint en violet, les grains de zymogène en vert sale; et l'on reconnaît que le protoplasma, coloré en rose vif, forme un élégant réseau de travées dans les intervalles des granulations zymogènes.

Entre le cul-de-sac occupé par les cellules à zymogène et le crypte étroit limité par les éventails des cellules caliciformes, on trouve une région intermédiaire très remarquable: le col de la glande. Cette portion autour de laquelle le cul-de-sac à zymogène est disposé comme une sorte de croissant de Giannuzzi, est occupée par des cellules mucipares types à noyau basale et excavé en cupule, également comparables aux cellules mucipares d'un acinus de glande salivaire mixte. Seulement ici, comme dans les cellules des glandes pyloriques du Chien, les boules de mucigène sont délicates et ne se colorent pas en bleu par l'hématoxyline ou l'hématéine. Telle est la forme fondamentale et la plus simple de la glandule gastrique. Elle représente en ce cas une

glande mixte, *muco-peptique*. Par son col elle sécrète un mucus spécial, très différent de celui de la surface; par son fond, elle fabrique un liquide séreux et du zymogène.

Différenciation des tubules sécréteurs. — Dans les régions de l'estomac fonctionnellement très actives, telles que le grand cul-de-sac, la partie de la glande répondant aux cellules à zymogène semble encore sous un faible grossissement former une masse indivise; mais il n'en est rien. Elle se subdivise en une série de cordons glandulaires juxtaposés, séparés par de fines cloisons connectivo-vasculaires qui montent de la couche sous-glandulaire. Chacun de ces cordons répond à un doigt de gant, prolongement de la partie indivise: tube tapissé de grosses cellules à pied replié, imbriquées comme les tuiles d'un toit et n'interceptant au centre du tube qu'une lumière filiforme et irrégulière. Ce sont toutes des cellules à granulations zymogènes. En un mot, dans les tubes comme dans la portion indivise, il n'y a que des cellules granuleuses renfermant les granulations figurées d'un zymogène particulier, insolubles dans l'eau, solubles à la longue dans les acides faibles qui les gonflent d'abord, très aisément dissoutes en revanche par les alcalis même faibles. La différenciation de ces cellules en cellules principales et en cellules de revêtement ne peut être faite à aucun point de vue.

Toutes s'équivalent. Il en sera de même dans les glandes gastriques de tous les vertébrés amammaliens sans aucune exception (fig. 868).

C'est donc aux dépens d'une formation glandulaire séro-zymogène, où les cellules épithéliales sont accumulées au contact entre elles et prennent l'empreinte les unes des autres tout comme dans un croissant de Giannuzzi, que prennent naissance les tubules gastriques. Ceux-ci répondent à un perfectionnement, consistant dans la multiplication des surfaces sécrétantes par fractionnement de la masse des cellules

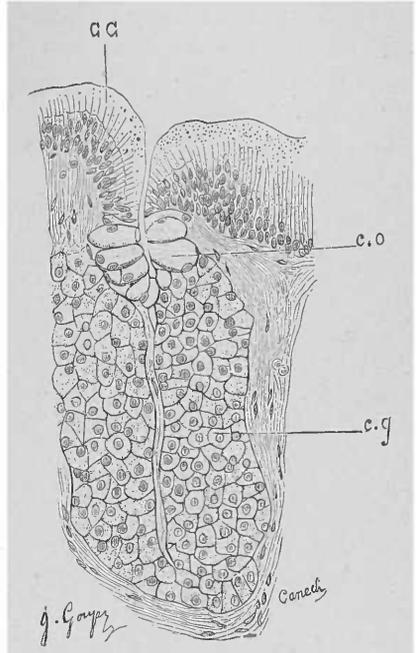


Fig. 868. — Glande mixte, muco-peptique, de la Vipère commune. Fixation par l'alcool fort. Gomme, alcool. Coloration au picrocarminate. Conservation dans la glycérine.

CC, cellules caliciformes de la surface, réfléchies dans l'infundibulum court et étroit; — cg, cellules granuleuses du fond de la glande, qui ici sont divisées en deux groupes étroitement juxtaposés, par une cloison connective mince; — c.o., grosses cellules mucipares du col de la glande

glandulaires, primitivement indivise. Chaque tubule (fig. 869) résultant de ce fractionnement étant individuellement entouré par un réseau vasculaire particulier, l'apport des matériaux de la sécrétion se fait, on le conçoit, dès lors aussi, d'une façon infiniment plus large. On voit d'ailleurs le nombre des tubes sécréteurs devenir plus grand,

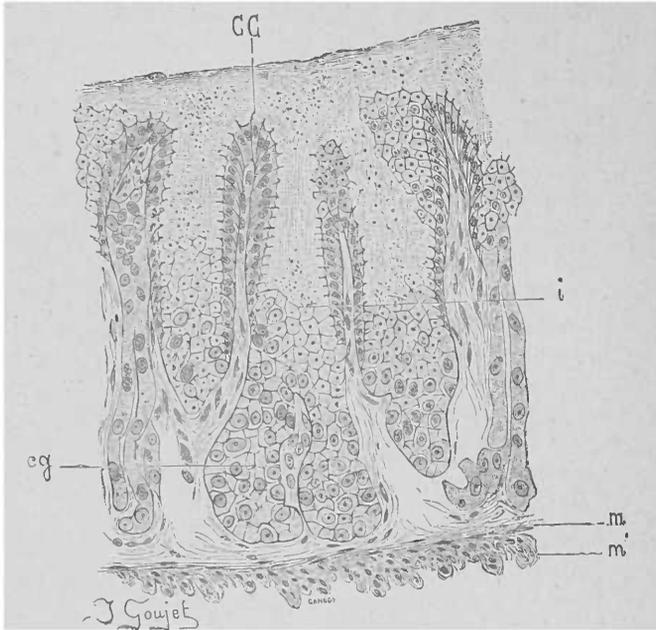


FIG. 869. — Coupe sagittale de la couche glanduleuse de l'estomac de la Grenouille verte. — Alcool fort, gomme, alcool, picrocarminate. Conservation dans la glycérine.

Les canaux glandulaires de la muqueuse de l'estomac tapissés par des cellules granuleuses *eg*, forment des groupes qui viennent s'ouvrir dans un crypte muqueux revêtu, comme la surface générale de l'estomac, de cellules calciformes *CC*.

i, cellules du col de la glande, vues de front; — *m*, musculaire muqueuse; — *m'*, assise musculaire externe.

et ces mêmes tubes se ramifier d'autant plus, que la puissance et la rapidité de la digestion gastrique deviennent plus considérables.

Cellule glandulaire gastrique fondamentale. — Si l'on met à part les cellules du col qui sont manifestement mucipares, les glandes de l'estomac de la Salamandre renferment une seule et unique espèce de cellules épithéliales chargées de granulations zymogènes. Ce sont ces glandes qui forment à elles seules le suc gastrique en fournissant à la fois sa partie séreuse, sa diastase et son acide. En effet, chez la Salamandre et le Triton, l'œsophage ne renferme pas de glandes différenciées et les glandes pyloriques sont exclusivement mucipares. L'œsophage de la Salamandre est simplement revêtu par un épithélium

cylindrique à cils vibratiles parsemé d'un plus ou moins grand nombre de grosses cellules caliciformes intercalaires. Il en est de même chez le Crapaud. Néanmoins, l'estomac renferme un suc gastrique énergétique, très acide et riche en pepsine, qui ne peut être issu que de l'activité sécrétoire des cellules granuleuses des glandes gastriques. La cellule glandulaire gastrique fondamentale, capable à elle seule de donner naissance au suc gastrique complet, est donc la *cellule granuleuse*, séreuse et zymogène tout à la fois.

Cette constatation est très importante, parce qu'elle résout une question controversée. On sait que, pour HEIDENHAIN, la sécrétion des deux éléments constitutifs essentiels du suc gastrique, les *ferments digestifs* et les *acides*, serait dévolue à deux types distincts de cellules glandulaires. Les cellules principales sécrèteraient seules les diastases, les cellules de revêtement les acides. A l'appui de cette manière de voir, H. v. SWIECICKI (1) avait émis cette assertion : que chez les batraciens les cellules principales ne sont pas dans l'estomac, mais forment les épithéliums des glandes en grappe de l'œsophage, lesquelles sont les agents sécréteurs de la pepsine tandis que les cellules granuleuses des glandes de l'estomac ne sécrèteraient rien que l'acide du suc gastrique. Il constate, en effet, que la sécrétion œsophagienne de la Grenouille est alcaline et renferme de la pepsine.

Les glandes œsophagiennes de la Grenouille ont été bien étudiées par PARTSCH (2), puis par CONTEJEAN (3). Ce sont des cellules séropeptiques comparables, en effet, aux cellules principales de l'estomac du Chien qui tapissent les culs-de-sac sécréteurs. Comme l'a indiqué CONTEJEAN, ceux-ci renferment, outre les cellules principales, des sortes de croissants de Giannuzzi qui leur donnent l'apparence de grains glandulaires mixtes. Les cellules des croissants, très granuleuses, ont des réactions les rapprochant beaucoup des cellules de revêtement. Comme ces dernières, elles fixent énergiquement le bleu de quinoléine (*cellules cyanophiles* de RANVIER). Cependant, elles ne sécrètent point d'acide ; car le suc œsophagien est alcalin, bien que sa teneur en pepsine soit supérieure à celle de l'estomac et que cette pepsine soit même plus active. En réalité, chez les batraciens, la signification de l'œsophage n'est pas la même que chez les oiseaux et les mammifères, car il appartient en majeure partie à l'intestin entodermique. Ses glandes pepsinogènes sont des glandes déplacées vers l'intestin antérieur, comparables aux glandes pylorico-duodénales qui sont, elles aussi, des glandes stomacales déplacées vers le duodénum. Dans les deux

(1) H. von SWIECICKI, *Arch. f. die ges. Physiologie* (t. XIII, S. 444, 1876).

(2) PARTSCH, *Arch. f. mikr. Anat.* (t. XIV, S. 199, 1877).

(3) CONTEJEAN, *Contrib. à la physiologie de l'estomac* (th. de doct. ès sciences de Paris, 1892, p. 27).

cas, la sécrétion est alcaline. Toutefois, dans le second cas, les glandes du type pylorique engagées dans le duodénum ne sécrètent pas de pepsine, comme je l'ai constaté avec LINOSSIER. Les seules cellules glandulaires gastriques fournissent un suc gastrique entier et complet. Le fait est évident chez la Salamandre, les Tritons et le Crapaud, dont l'œsophage ne renferme aucune glande différenciée et dont, comme l'a démontré CONTEJEAN, le produit de sécrétion est absolument dépourvu de pepsine. Ceci revient à dire que, comme je l'ai énoncé plus haut, la double propriété de sécréter des diastases (pepsine, chymosine) et des acides, c'est-à-dire les éléments constitutifs du suc gastrique, peut être localisée dans un seul et même type de cellule épithéliale glandulaire, qui est le type fondamental ou séro-zymogène. C'est ce type qui existe seul chez tous les vertébrés non mammifères, et qui par conséquent, en anatomie générale, doit être considéré comme primordial.

Glandes gastriques du type muco-peptique. — Les glandes gastriques de la Salamandre terrestre réalisent ce type dans sa plus grande simplicité et on le retrouve chez tous les batraciens, qu'il y ait accessoirement dans l'œsophage des glandes pepsinogènes comme chez la Grenouille, ou qu'elles manquent totalement comme chez le Crapaud, les Tritons et tous les autres urodèles. La même disposition existe chez les ophidiens. Chez la Vipère commune, l'œsophage n'a point de glandes au voisinage de l'estomac, mais il est parcouru par des plis d'une richesse et d'une complication extraordinaire, bien décrits par GAREL, et tapissés par un revêtement de cellules caliciformes. Les glandes gastriques sont constituées par une infinité de tubes dont l'épithélium est constitué par des cellules granuleuses. Ces tubes se subdivisent sur leur parcours de façon à réaliser une glande tubuleuse ramifiée, agminée autour d'un col unique qui fait suite au crypte émissaire, et dont l'épithélium est composé de cellules mucipares différenciées (fig. 868). Il en est à peu près de même chez les autres ophidiens que j'ai pu étudier et aussi chez les lacertiens.

Chez les chéloniens, les glandes gastriques sont aussi muco-peptiques, mais on peut observer, en particulier chez la Cistude d'Europe (1), une modification très remarquable du type primitif. Au lieu de former une région courte, intermédiaire à l'infundibulum et à la portion sécrétante de la glande, le col de celle-ci se prolonge dans toute l'épaisseur de la muqueuse. Il descend droit et vient buter contre la musculaire muqueuse par son cul-de-sac terminal, parfois renflé en ampoule ; ou bien il subit quelques inflexions sur son trajet descendant. Dans certaines glandes, il se subdivise en deux ou trois branches également descendantes, rectilignes ou flexueuses comme la branche

(1) MOTTA-MAIA et RENAULT, Note sur la structure et la signification morphologique des glandes stomacales de la Cistude d'Europe (*Arch. de Physiologie*, 1878).

unique. Il s'agit alors d'un ou de plusieurs tubes, prolongements à la fois du col et du crypte émissaire, tapissés de grosses cellules claires du type mucipare à pied replié pour s'insérer, à noyau déprimé en cupule et à corps cellulaire rempli de boules de mucigène. — C'est sur ces tubes mucipares que viennent, à toutes les hauteurs, s'ouvrir les tubules gastriques dont l'épithélium est formé exclusivement de cellules granuleuses. L'ensemble de la glande affecte de la sorte un type penné. Quand elle est petite, elle n'a qu'un seul canal collecteur mucipare formant son axe; quand elle est de grande taille, ce canal collecteur se bifurque et la glande gastrique devient une véritable glande tubuleuse composée.

Glandes gastriques du type holopeptique. — Je désigne depuis longtemps par ce terme les glandes stomacales dont les tubes sécréteurs s'ouvrent directement dans le crypte mucipare, tapissé non plus, comme l'est le collet qui le prolonge dans le cas précédent, par des cellules mucipares telles que celles des glandes muqueuses, mais par des cellules caliciformes identiques à celles de la surface générale de l'estomac. La glande proprement dite ne sécrète plus alors de mucus par aucune de ses parties, sauf par l'infundibulum qui n'est en somme qu'une dépression pure et simple de la surface gastrique et qui d'ailleurs est très court. Le type de pareilles glandes est réalisé dans l'estomac du Brochet (*Esox lucius*) ou encore de la Perche (*Perca fluviatilis*). Tous les tubes sécréteurs, très longs et absolument comparables à ceux des glandes du fond du Chien ou de l'Homme, viennent s'ouvrir dans le crypte et leur épithélium est uniquement formé de cellules granuleuses. Celles-ci, chez le Brochet, sécrètent à la fois la portion liquide du suc gastrique et des diastases, pepsine et lab-ferment ou chymosine, comme je l'ai récemment constaté avec LINOSSIER. Ce dernier fait est très intéressant, parce qu'il démontre que la chymosine n'est pas un ferment exclusivement destiné à la digestion de la caséine, substance étrangère à l'alimentation des poissons de proie.

Chez les oiseaux, les glandes gastriques sont également toutes holopeptiques : c'est-à-dire que leurs tubules constitutifs, souvent admirablement ramifiés, ne renferment qu'une seule espèce de cellules, toutes granuleuses. Les tubes sont groupés autour d'un crypte collecteur de configuration et d'étendue variables, seul tapissé de cellules mucipares qui sont toutes caliciformes, même lorsque le crypte se branche pour individualiser autour de chacune de ses ramifications une série de tubes sécréteurs, comme l'a observé GAREL chez le Traquet (*Motacilla rubetra*).

Les glandes gastriques des mammifères sont également holopeptiques dans toute la région digestive par excellence, répondant au fond de l'estomac. Leurs tubules sécréteurs s'ouvrent directement dans des

entonnoirs plus ou moins allongés ou courts, tapissés exclusivement par un revêtement de l'épithélium caliciforme de la surface. Il n'y a plus de collet tapissé par des cellules mucipares différenciées comme chez les batraciens, les reptiles et les chéloniens.

Seulement, ici apparaît la différenciation de l'épithélium sécréteur en cellules principales et en cellules de revêtement, c'est-à-dire en

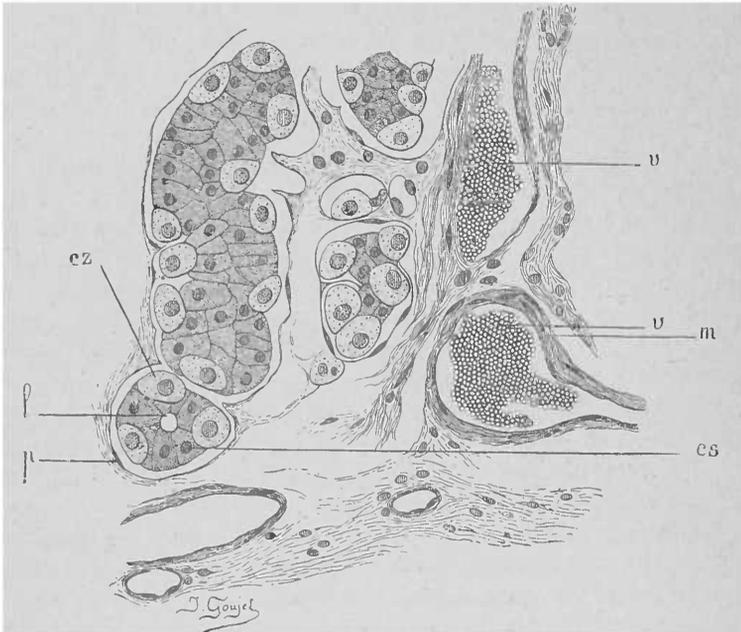


FIG. 870. — Coupe de la partie profonde de la muqueuse gastrique du Chien, pour montrer l'ordonnance réciproque des deux ordres des cellules épithéliales dans les glandes du fond. — Fixation par le liquide de Müller. Gomme, alcool. Coloration au carmin aluné. Conservation dans la résine Dammar.

l, lumière glandulaire d'un tube sécréteur ici coupé en travers, mais qui plus haut est vu par sa surface; — *p*, cellules plates doublant la paroi propre du tube sécréteur; — *cs*, cellules séreuses (principales); — *cz*, cellules granuleuses (de revêtement); — *v, v*, deux points d'une veine interlobulaire coupée obliquement; — *m*, paroi vasculaire. — (Ocul. 1, obj. 8 de Reichert : chambre claire).

cellules à la fois séreuses et zymogènes, et en cellules zymogènes seulement. Cette différenciation est, d'ailleurs, plus ou moins accusée suivant les animaux. Chez l'Homme, par exemple, la distinction entre les cellules de revêtement et les cellules principales n'est pas facile, sauf quand on emploie des colorations tout à fait électives, telles que l'éosine hématoxylique qui teint les cellules de revêtement en rouge, ou le bleu de quinoléine et encore le violet de méthyle 5B, qui les teignent en bleu et en violet. Chez le Chien, au contraire, la différence entre les deux espèces de cellules saute aux yeux.

Cette différence est d'ailleurs acquise : c'est un fait d'évolution par flexion morphologique. A la naissance, les tubules gastriques ne renferment chez le Chien, le Chat, le Lapin, ni cellules principales, ni cellules de revêtement, mais bien, comme l'a fait voir CONTEJEAN (1), des cellules toutes de même forme, très analogues à celles des glandes du fond de la Salamandre, de la Grenouille, du Brochet, etc. Peu à peu, au sein de ces cellules une différenciation s'opère, commençant par le fond des tubules. Certaines cellules deviennent claires, arrivent au type séreux et réalisent des cellules principales; tandis que d'autres prennent progressivement les caractères des cellules de revêtement. Au bout de la quatrième semaine, la différenciation s'est à peu près achevée. Au fur et à mesure qu'on voit augmenter le nombre des cellules principales, on constate que le suc gastrique est de plus en plus abondant en tant que liquide. La *fonction séreuse* de la muqueuse gastrique est donc liée au développement des cellules principales : ces cellules apparaissent là où, de par le mode d'alimentation, le suc gastrique fluide et aquiforme est devenu une nécessité fonctionnelle.

Le groupement (fig. 870) des cellules principales et des cellules de revêtement dans les tubules gastriques varie considérablement chez les divers mammifères. Par exemple, dans la muqueuse stomacale du Rat (portion digestive), toutes les cellules de revêtement sont rassemblées sur une courte hauteur au-dessous du crypte collecteur, et toute la partie profonde des tubules est exclusivement tapissée par des cellules principales. Chez le Chien, on trouve des cellules de revêtement jusqu'au fond. Chez l'Ane, la séparation des deux sortes de cellules est encore plus marquée. D'autre part, l'étude des glandes gastriques de cet animal jette un jour particulier sur les relations des diverses cellules glandulaires entre elles : j'en dirai donc un mot ici.

Glandes gastriques mixtes de l'Ane. — Parmi les tubules sécréteurs groupés chez l'Ane autour d'un seul et même infundibulum et individualisés par un seul et même système de paniers musculaires enveloppants, les uns — et c'est la majorité — sont des tubes sécréteurs renfermant une seule et même espèce de cellules épithéliales granuleuses toutes semblables entre elles, absolument constituées sur le type des cellules glandulaires du Brochet, par exemple. Au sein du groupe de tubes sécréteurs ainsi agminés, il y en a un ou deux, parfois même trois quand la glande est grosse, qui ressemblent beaucoup aux tubes des glandes pyloriques. Ils sont tapissés de cellules claires, à noyau refoulé vers la base et excavé en cupule. Ils descendent tout droit, pour la plupart, vers la musculaire muqueuse. Dans le voisinage de celle-ci, leur lumière déjà large se renfle en une

(1) CONTEJEAN, *loc. cit.*, p. 32.

ampoule de dimension variable. De cette façon, l'ensemble du tube prend l'apparence d'un ballon à large ventre et à long col.

Voici donc des glandes gastriques (toutes celles de la région (1) digestive ont cette constitution) où l'on ne saurait distinguer ni cellules principales ni cellules de revêtement, mais bien deux espèces de cellules disposées dans des tubes séparés. Les unes, les cellules granuleuses, ont la constitution des cellules gastriques primordiales des amammaliens et renferment une énorme quantité de granulations zymogènes. Les autres, les cellules claires, ressemblent aux cellules principales en ce qu'elles renferment un petit nombre de granulations protéiques et un grand nombre de vacuoles, et aux cellules pyloriques en ce que leur noyau est placé dans l'élément et configuré comme dans les glandes pyloriques, à la façon de ce qu'on observe dans les cellules mucipares. Cependant ces cellules claires ne sécrètent pas de boules de mucigène.

Signification histologique des divers épithéliums sécréteurs gastriques. — Il est évident que les cellules claires dont je viens de parler sont des cellules séreuses et non des cellules mucipares. Elles sont tout à fait semblables, en effet, au point de vue de la constitution de leur protoplasma, aux cellules principales des glandes gastriques du Cobaye, par exemple. J'ajouterai que chez le Cobaye, entre les cellules principales à noyau central et celles très nombreuses qui ont leur noyau refoulé vers la base et déprimé en cupule, on trouve tous les intermédiaires. Ces cellules, très délicates et à fonctionnement aussi très actif, emmagasinent leur produit séreux de sécrétion dans des vacuoles régulières, et le noyau se trouve ainsi refoulé et déprimé à la fin des périodes de « mise en charge ». Voilà pourquoi elles ont été d'abord confondues chez l'Ane avec des cellules mucipares (GAREL). — Il peut donc y avoir, au sein des épithéliums glandulaires de l'estomac, une évolution de la cellule sécrétoire qui ramène celle-ci à un type de cellule séreuse histologiquement configurée comme une cellule mucipare. Il n'y a que le mucigène qui manque, mais il manque toujours.

Cela posé, les *cellules des glandes pyloriques* ne sont elles, comme le soutient HEIDENHAIN, que des cellules principales légèrement modifiées, ou comme le pense RANVIER, que des intermédiaires entre les cellules principales et les cellules de revêtement? Il est incontestable que ces cellules sécrètent de la pepsine chez le Chien, le Lapin, le Cobaye, etc. Le fait est facile à mettre en évidence par la méthode des

(1) Je rappellerai ici que chez l'Ane, comme chez le Cheval, l'épithélium œsophagien s'étend au delà du tiers de la cavité stomacale à droite du cardia. La portion gauche de la poche représente fonctionnellement une panse; la portion droite est seule entodermique et prend la signification fonctionnelle d'une muqueuse gastrique.

infusions d'EBERLE. Il est non moins certain que le suc qu'expriment ces glandes en revenant sur elles-mêmes, quand on congèle sous un jet de chlorure d'éthyle un fragment de muqueuse pylorique, est nettement acide. L'épithélium y jouit donc des deux principales propriétés sécrétoires caractéristiques des glandes gastriques. Toutefois, ses cellules renferment aussi des boules d'un mucigène délicat qui, en cas d'inflammation catarrhale soutenue, redevient du mucigène ordinaire. Enfin, les cellules épithéliales des glandes pyloriques des mammaliens sont franchement mucipares. Il en faut conclure qu'une même flexion morphologique s'opère, dans les glandes du fond sur les cellules primordialement granuleuses, et dans les glandes pyloriques sur les cellules primordialement mucipares, pour les ramener les unes et les autres à l'état d'éléments séro-zymogènes. L'aboutissant de cette flexion est histologiquement très semblable dans les deux ordres de cellules, encore qu'initialement elles aient été très différentes et que celles des glandes pyloriques conservent, très amoindrie, la fonction mucipare comme une marque de leur origine première et gardent une aptitude persistante à récupérer cette fonction dans certains cas.

En revanche, les *cellules principales*, quelques semblables qu'elles puissent devenir à des cellules à mucus par la position de leur noyau, sa forme, etc., ne redeviennent mucipares dans aucune circonstance pathologique. Quand elles ont fonctionné au maximum pendant un certain temps, comme c'est le cas dans le fond des tubes sécréteurs chez le Chien en pleine digestion, elles ont en revanche pris les caractères exclusifs des cellules séreuses parfaites, des cellules aquirares telles que celles de la glande lacrymale par exemple. Au sein de leur protoplasma, on ne rencontre plus que des vacuoles, souvent de grande dimension, ouvertes les unes dans les autres, et séparées par des travées protoplasmiques que l'éosine hématoxylique teint en bleu pâle. Ces travées ne renferment dès lors que des granulations protéiques; on ne peut y reconnaître l'existence d'aucun grain de zymogène coloré en rouge, comme l'est celui des cellules de revêtement.

Les cellules de revêtement, quant à leur signification morphologique, représentent des cellules glandulaires gastriques ayant évolué vers la fonction exclusivement zymogène. En dehors des granulations qui fixées net par l'acide osmique ou le sublimé se teignent en rouge vif par l'éosine et en jaune d'or par le picrocarminate d'ammoniaque, le protoplasma homogène et comme sirupeux, très réfringent de ces cellules, ne montre jamais de vacuoles ni pendant le repos, ni lors du fonctionnement digestif maximum. Ce sont là d'ailleurs des cellules très nettement différenciées. Je ne puis donc me ranger à l'opinion des auteurs qui comme STÖHR, EDINGER et ORTH, TRINKLER, PILLIET, en

font des cellules principales modifiées (1). Je le répète, le point de départ de la différenciation n'est pas ici la cellule principale, mais une cellule glandulaire séro-zymogène comme celle des glandes gastriques des vertébrés non mammifères. Cette cellule devient ou une cellule principale si elle développe de préférence la fonction séreuse, ou une cellule de revêtement si elle développe exclusivement son activité sécrétoire zymogène. Toutes les fois que le suc gastrique doit être sécrété sous la forme d'un liquide aqueux et très abondant, la double différenciation s'opère. Elle se poursuit aux dépens des éléments cellulaires jeunes dans les glandes en voie de croissance, et tout aussi bien dans celles de l'adulte aux dépens des cellules épithéliales de remplacement. Dans l'état pathologique, cette évolution des cellules jeunes peut donner naissance soit à un plus grand nombre de cellules de revêtement, soit à des cellules principales plus nombreuses au prorata des modalités fonctionnelles devenues aberrantes. C'est ainsi que dans le catarrhe chronique, on voit des cellules de revêtement prendre rang dans les régions profondes des glandes du fond, ou même dans les glandes pyloriques qui en sont dépourvues d'ordinaire.

Quant au rôle fonctionnel des granulations zymogènes des cellules de revêtement, il n'a pas été jusqu'ici déterminé avec précision, bien qu'on ait fait à ce sujet de très nombreuses hypothèses.

Je signalerai tout d'abord celle émise récemment par CONTEJEAN (2), parce qu'elle s'appuie à la fois sur des faits physiologiques faciles à vérifier et sur des observations histologiques parfaitement exactes. Il admet que le zymogène disposé sous forme de grains brillants, nettement figurés et *insolubles dans l'eau* au sein des cellules de revêtement, est de la « propepsine insoluble » que ces cellules seraient chargées de sécréter, tandis que les cellules principales claires sécrèteraient de la « propepsine soluble ». On sait, en effet, qu'ARMAND GAUTIER (3) a démontré que la muqueuse stomacale renferme ces deux variétés de propepsine. Or, les granulations brillantes disposées sous forme de grains dans les cellules épithéliales des glandes gastriques de la Grenouille sont identiques à celles que renferment les cellules de revêtement des glandes gastriques des mammifères. D'autre part, les glandes œsophagiennes de la Grenouille sont formées de cellules séreuses pepsinogènes histologiquement identiques à des cellules principales. Cela posé, CONTEJEAN a trouvé que l'œsophage de la Grenouille renferme beaucoup de propepsine soluble et la muqueuse

(1) Voy. à ce sujet le travail de PILLIET (*Journal de l'Anat. et de la Physiologie* : Sur l'évolution des cellules glandulaires de l'estomoc, t. 23, p. 464, 1887).

(2) CONTEJEAN, thèse citée, p. 33, 34.

(3) ARM. GAUTIER, *Traité de chimie biologique*, Paris, 1892.

gastrique très peu. Au contraire, la muqueuse gastrique est riche en propepsine insoluble et l'œsophage n'en fournit qu'une quantité très minime, qu'à la rigueur on pourrait attribuer aux cellules granuleuses des espèces de croissants de Giannuzzi que présentent les glandules œsophagiennes (1).

A l'appui de l'hypothèse de CONTEJEAN, je ferai remarquer que, lorsqu'on congèle sous un jet de chlorure d'éthyle une muqueuse stomacale de Chien, de Cobaye ou de Lapin, puis qu'on fait des coupes très minces et qu'on les examine dans la solution physiologique de sel marin à 7 pour 1000 ou même dans l'eau, toutes les cellules épithéliales des glandes du fond de l'estomac, aussi bien les principales que celles de revêtement, renferment une foule de granulations brillantes et d'un jaune clair. Si ensuite on abandonne les coupes dans l'eau pendant une ou deux heures, les granulations des cellules principales disparaissent en majorité. Celles des cellules de revêtement subsistent et c'est alors seulement qu'on peut distinguer, même sans coloration élective, les cellules de revêtement des cellules principales devenues claires et criblées de vacuoles. Il est donc très probable qu'elles sécrètent le ferment soluble tandis que les cellules de revêtement élaborent un ferment d'abord insoluble figuré en grains, peut-être pour le céder lentement au fur et à mesure d'une transformation secondaire, soit au liquide de la sécrétion, soit aux cellules séro-peptiques.

(1) Voici l'expérience de CONTEJEAN. — « On fait infuser pendant vingt-quatre heures dans la même quantité d'eau pure (100 gr.) cinq œsophages de Grenouille d'une part, et d'autre part cinq estomacs du même animal. On obtient ainsi deux extraits renfermant la presque totalité de la propepsine soluble contenue dans les glandes de ces régions du tube digestif. On acidule ces extraits à 1 pour 1000, et on leur fait digérer des morceaux égaux d'albumine coagulée. *L'extrait œsophagien est beaucoup plus actif que l'extrait stomacal*, qui attaque très lentement le bloc d'albumine.

« On fait ensuite digérer à + 38 degrés pendant vingt-quatre heures ces œsophages et ces estomacs épuisés par l'eau, en les plaçant séparément dans deux flacons renfermant chacun la même quantité (100 gr.) d'acide chlorhydrique à 1 pour 1000. Ces deux extraits fournissent la propepsine insoluble transformée en pepsine active. On fait ensuite digérer de l'albumine coagulée à ces nouvelles infusions. Le deuxième extrait œsophagien est beaucoup moins actif que le premier, tandis que l'inverse a lieu pour l'estomac. »

CHAPITRE III

ANATOMIE GÉNÉRALE DE L'INTESTIN

L'intestin proprement dit fait suite au pylore et se termine à l'union de l'anus et du rectum chez l'Homme et les mammifères. Dans ces limites il est, de par son épithélium, une formation exclusivement entodermique. Sa charpente connective et vasculaire et ses deux muscles lisses — l'un plus interne moteur de la muqueuse, l'autre plus externe constituant son moteur général — sont, de leur côté, exclusivement formés aux dépens de la lamelle fibro-intestinale de l'embryon.

Subdivisions de l'intestin. — A. Anse duodénale. — A l'origine de l'intestin proprement dit, au-dessous du pylore, on rencontre tout d'abord une région différenciée chez la plupart des vertébrés, tout comme l'est la chambre stomacale. Cette région répond à ce qu'on appelle l'« anse duodénale » chez les mammifères et les oiseaux. Il s'agit ici encore d'une *chambre glandulaire*, d'une portion de l'intestin entodermique qui, comme la portion initiale renflée en poche stomacale, est apte à différencier des organes sécréteurs d'une importance tout aussi grande que celle des glandes gastriques. Cette différenciation se fait également à l'origine sous forme de diverticules, de tubes ramifiés qui sont des expansions de la surface entodermique générale. Aux dépens d'un ou de plusieurs de ceux-ci prennent naissance le foie et le ou les pancréas. Ce sont là des formations constantes de l'intestin duodéal, constamment aussi modelées en organes distincts et qui ne sont plus contenues dans l'épaisseur de la paroi intestinale. De l'aptitude de l'anse duodénale à former des diverticules sécréteurs, résulte aussi le système des glandes duodénales ou de Brunner. Mais celles-ci, spéciales aux mammifères, ne sont pas constantes ; de plus, leur type sécrétoire varie chez les divers animaux. Comme les glandes de l'estomac, elles sont constituées de façons diverses en rapport avec les variations du régime alimentaire. Elles sont également comprises dans

l'épaisseur des parois de l'intestin. Enfin, chez les poissons, l'anse duodénale émet des diverticules sacciformes plus ou moins arborisés et nombreux. Ce sont les « appendices pyloriques » dont on ignore la signification fonctionnelle, ce qui est également le cas pour les glandes de Brunner.

En réalité, la cavité du duodénum répond à une seconde chambre digestive (1) qui fait suite à l'estomac et où viennent concourir divers produits de sécrétion jouant un rôle considérable dans la transformation des aliments ingérés. Parmi ces produits, le suc pancréatique occupe le premier rang ; il est même le plus important des sucs digestifs. Il agit en effet sur les albuminoïdes, les graisses, et les féculents. Le rôle de la bile dans le complexe de la digestion intestinale n'est pas moins essentiel. A ne se placer qu'à un seul point de vue : à savoir que la digestion duodénale s'opère en milieu alcalin tandis que la digestion stomacale se poursuit en milieu acide, l'afflux biliaire peut et doit être considéré comme le régulateur nécessaire des actes digestifs duodénaux. Car selon qu'il est plus ou moins abondant, il neutralise ou non au degré convenable l'acidité du bol digestif venu de l'estomac. Il règle donc le chimisme duodénal.

Au point de vue morphologique, le duodénum se distingue du reste de l'intestin en ce qu'il est éminemment apte à former une série d'expansions de sa cavité, consistant initialement et essentiellement en des diverticules ou tubes disposés en doigt de gant et plus ou moins ramifiés. Outre les expansions de ce genre qui ont donné naissance au foie, au pancréas et aux glandes de Brunner qui, lorsqu'elles existent, sont elles aussi des glandes tubuleuses ramifiées, il émet chez certains poissons des appendices pyloriques formant un immense système de cryptes arborisés, groupant parfois deux cents culs-de-sac autour d'un nombre restreint de canaux collecteurs comme c'est le cas, par exemple, chez le Saumon et le Maquereau commun (RATHKE).

Le duodénum, tout comme l'estomac, est donc une région très particulière au point de vue fonctionnel, et également individuelle au point de vue morphologique. Cette région présente aussi une particularité : c'est qu'à la fois elle est le siège de différenciations glandulaires de premier ordre chez l'embryon, et qu'elle constitue

(1) Chez certains vertébrés, le terme de « chambre duodénale » est d'ailleurs justifié non seulement au point de vue fonctionnel, mais aussi à celui de l'anatomie descriptive. Au-dessous du pylore, l'intestin duodénal se présente en effet sous forme d'une dilatation en forme de poche ressemblant parfois à un petit estomac accessoire. Il en est ainsi chez le Marsouin (RAPP., *Die Cetaceen*, pl. VI, fig. 3), l'Hypérodoon (HOME, *Lectures of comparative anatomy*, t. II, pl. XLI), le Chameau (*ibid.*, pl. XXIV) et le Lama (BRANDT, *Mém. de l'Acad. des Sciences de Saint-Petersbourg*, 6^e série, 1845, t. IV, pl. IV, fig. 3 ; pl. V et pl. VII, fig. 1).

le confluent de toutes leurs sécrétions chez l'adulte. En outre, elle jouit des propriétés générales de l'intestin grêle qui lui fait suite. Entre les deux, il y a une sorte de pénétration, lointainement comparable à celle de l'intestin antérieur dans la cavité stomacale de certains animaux, tels que le Cheval où l'épithélium intestinal ne commence d'exister que vers le milieu de la poche gastrique, par exemple.

B. Intestin grêle ou jéuno-iléon. — Immédiatement au-dessous et en arrière du point d'abouchement, souvent commun, du canal cholédoque et du canal pancréatique, commence l'intestin grêle qui, lui, ne donnera plus naissance à aucune glande différenciée. Il y aura dans l'épaisseur de sa muqueuse seulement des *cryptes*, tels que ceux qui ne cessent pas de régner tout le long de la portion entodermique du tractus. Du fond de ces cryptes ne partiront plus de tubules ramifiés comparables à ceux constituant les glandes gastriques, pyloriques ou duodénales. Aucun d'eux, élargi en ampoule, ne recevra le produit de systèmes glandulaires disposés sous forme d'organes devenus distincts de l'intestin. L'intestin grêle développera, en revanche, au maximum le dispositif d'absorption par les vaisseaux sanguins et les chylifères. Il multipliera sa surface absorbante par une série de flexions morphologiques intéressantes : plis, fossettes, valvules spirales ou conniventes, organes lymphoïdes, etc.

C. Intestin excréteur ou gros intestin. — A l'origine de cette portion terminale et devenue vectrice des déchets et résidus de l'alimentation, le tractus intestinal se renfle, chez l'Homme et chez nombre d'animaux, mais non chez tous, en une dernière et parfois vaste chambre que l'on appelle le *cæcum*. Chez le Cheval, par exemple, cette dilatation, de forme cylindro-conique, offre une capacité moyenne d'environ 35 litres (1). Il s'agit ici d'une véritable *chambre d'exhaustion*. Les produits alimentaires y arrivent à l'état de pulpe semi-fluide ; au delà, ils apparaissent modelés en bols fécaux. Leur partie liquide a été absorbée dans la traversée du cæcum. En regard de cette fonction, réduite chez les animaux qui se nourrissent exclusivement de substances animales (ne nécessitant pas une large insalivation et des boissons abondantes) et où la dilatation cæcale manque (2), on observe une énorme multiplication des appareils lymphoïdes. Ceux-ci sont parfois disposés d'une façon si serrée dans le diverticule de la chambre cæcale, ou *appendice iléo-cæcal*, que la totalité de la muqueuse s'y trouve transformée en une multitude de

(1) A. CHAUVEAU, *Traité d'anatomie comparée des animaux domestiques*, p. 373, fig. 118 et 119 (1^{re} édition).

(2) MILNE-EDWARDS, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'Homme et des animaux*, t. VI, p. 357.

follicules clos, occupant à la fois toute son étendue et toute son épaisseur.

Au delà du cæcum, la structure de l'intestin se simplifie au maximum. On n'y trouve plus trace du dispositif absorbant : les villosités manquent. La surface interne de l'intestin et ses cryptes glanduleux ne sécrètent plus que du mucus. Il s'agit d'une portion du tractus jouant le simple rôle de conduit excréteur.

Mais toutes les différenciations que je viens d'indiquer sont absolument secondaires, ainsi que la subdivision du tractus en ses trois parties *digestive* ou duodénale, *absorbante* ou jéuno-iléale, *excrétoire* enfin, répondant au gros intestin. L'intestin entodermique primordial avait une structure initialement uniforme et simple. Il importe de dégager le mécanisme des complications qu'il a subies pour se différencier en ses trois segments.

L'intestin entodermique primordial. — Chez un embryon de Mouton de 12 à 15 millimètres, une coupe transversale de l'intestin entodermique faite à n'importe quel niveau, met en évidence la section d'un tube cylindroïde, à lumière régulière limitée par une rangée de cellules cylindriques de forme variable, arrangées sur certains points de façon à simuler un épithélium stratifié. Autour de ce tube épithélial, le mésoderme de la lamelle fibro-intestinale forme une masse parcourue par des vaisseaux sanguins en voie de développement. Ceux-ci forment un rets au-dessous et d'abord à distance de la mince vitrée qui porte l'épithélium. Au niveau de l'anse duodénale future, on voit, sous forme de diverticules de la cavité de l'intestin, l'origine des canaux hépatiques et pancréatiques. C'est tout ; il n'y a, outre cela, ni rudiments de glandes, ni plis.

Sur le fœtus humain du 3^e mois (41 centimètres), il n'en est plus ainsi. Le muscle moteur intestinal s'est développé à distance du revêtement épithélial et entoure complètement l'intestin. Entre lui et la surface épithéliale prend place une formation de tissu conjonctif muqueux, parcourue par des vaisseaux sanguins du type fœtal dessinant un réseau concentrique à l'anneau musculaire. De ce réseau partent des bourgeons vasculaires qui, accompagnés par le tissu connectif, montent contre la ligne épithéliale et semblent la soulever en plis longitudinaux, saillants dans la lumière de l'intestin. Ces plis, en réalité, s'entrecoupent après un certain trajet. Ils interceptent ainsi des fossettes allongées. Les fossettes sont le premier rudiment des cryptes de Lieberkühn ; les bourgeons qui les séparent sont le premier vestige des villosités. Fossettes et plis semblent de prime abord avoir été dessinés par un soulèvement tout mécanique de la ligne épithéliale par la végétation vasculaire, comme il arrive pour les papilles de la peau. Mais il n'en est rien (1).

(1) KÖLLIKER, *Mikroskopische Anat.*, t. II, fasc. 2, I. Abth. 1852, p. 199

Développement général des glandes et des relèvements interglandulaires de l'intestin entodermique. — Sur la paroi de l'estomac d'un embryon de Lapin de 21 millimètres et sur celle de l'intestin d'un embryon de Mouton de 40 millimètres, on observe exactement de la même façon le premier développement des formations glandulaires. L'épithélium de revêtement, formé de cellules délicates prenant l'empreinte les unes des autres, paraît de prime abord stratifié (fig. 871). C'est là une

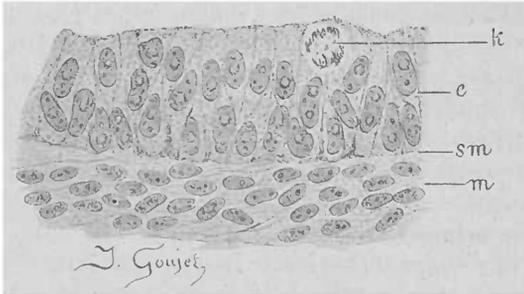


FIG. 871. — Coupe sagittale de la muqueuse de la petite courbure de l'estomac d'un embryon de Lapin long de 42^{mm}. (D'après SALVIOLI.)

e, épithélium dont les cellules, en général disposées comme des cônes contrariés, paraissent de prime abord disposées sur plusieurs rangs; — *sm*, ligne d'implantation de l'épithélium à la surface de la couche mésodermique, *m*, de l'intestin gastrique; — *k*, une cellule dont le corps s'est développé superficiellement et donne une figure de division indirecte. — 640 diamètres.

simple apparence qui tient à ce que les cellules, toutes issues de figures mitosiques de juxtaposition, ont un développement inégal. Les unes sont coniques, la pointe en haut; d'autres coniques, la pointe en bas. Ceci dépend de la façon dont se sont orientées les lignes de refend du protoplasma. Les noyaux se montrent superposés. Au milieu des autres, certaines cellules (et ce sont les

superficielles) développent leur corps cellulaire en tête de clou et recouvrent à droite et à gauche les cellules plus basses. Le noyau de ces cellules superficielles donne, de distance en distance, une série de figures de division, tandis que la majorité des noyaux des cellules basses n'en donne pas. Ce mouvement aboutit à la production de *séries de groupes flocculeux*, formés chacun de cellules pyramidales qui font saillie comme des houppes au-dessus des cellules basses et cir-

pensa d'abord que les glandes, dont il étudia le premier développement dans la muqueuse stomacale de l'embryon humain, sont d'abord représentées par des bourgeons pleins s'enfonçant dans le mésoderme, comme le font ceux des glandes cutanées et stomacales. Au contraire, LASKOWSKY, Ueber die Entwicklung der Magenwand. (*Acad. des Sc, de Vienne*, t. LVIII, fasc. 2, 1868) admit que les glandes sont dues, comme il le semblerait à l'inspection de la muqueuse du fœtus humain de trois mois, à des soulèvements de l'épithélium par les bourgeons connectivo-vasculaires. BRAND arriva à la même conclusion (*Beiträge zur Entwicklung der Magen und Darmwand, Würtzburger Verhandlungen*, 1877), tout aussi bien pour les glandes stomacales que pour celles du reste de l'intestin entodermique. Il admettait seulement que l'épithélium de revêtement est dès le début stratifié. Les idées de BRAND ont été entièrement adoptées par KÖLLIKER, *Entwicklungsgeschichte*, 2 Aufl. p. 851, 1879).

conscrivent de petites dépressions digitiformes répondant aux points où l'épithélium n'a pas végété suivant le mode flocculeux. Si l'on chasse au pinceau l'épithélium ainsi vallonné, on reconnaît aisément, comme l'ont fait SALVIOLI (1) et PATZELT (2) que la lamelle fibro-intestinale reste absolument plane au-dessous des groupes flocculeux (fig. 872).

Les glandes intestinales, tout aussi bien celles de Lieberkühn que celles de la muqueuse gastrique, sont donc des édifications diverticulaires dessinées à l'origine par un mouvement de l'épithélium et non

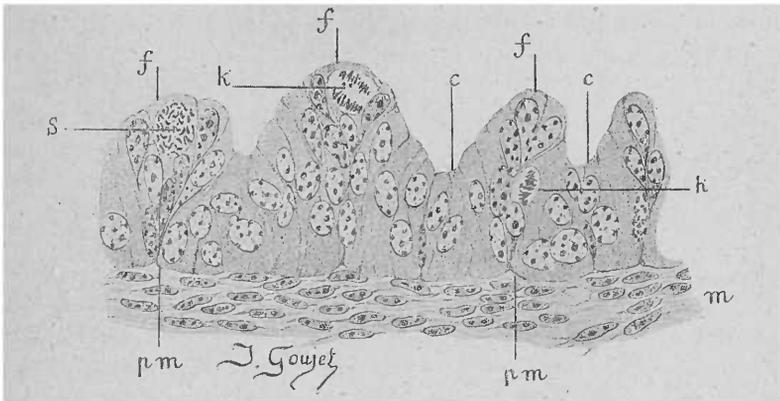


FIG. 872. — Coupe saggitale de la muqueuse gastrique d'un embryon de Lapin de 45mm. (SALVIOLI.)

f, f, coupes frontales des séries linéaires le long desquelles l'épithélium végété par groupes flocculeux déterminant un relèvement de la surface; — *c, c*, points où l'épithélium ne végété pas par groupes flocculeux et répondant aux creux des futurs sillons ou des futures fossettes; — *k*, une mitose au stade de la double couronne polaire; — *k'*, une mitose au stade de la plaque équatoriale: elle donnera deux cellules fixes juxtaposées; — *s*, une mitose au stade spirème; — *m*, couche intestinale mésodermique; — *pm*, pointes de relèvement du mésoderme au-dessous de chacun des groupes flocculeux. Il n'y a ni vaisseau, ni cellules connectives fixes engagés dans ces pointes. — 640 diamètres.

par un mouvement de relèvement du tissu conjonctif et des vaisseaux. C'est l'épithélium qui se relève de distance en distance, en végétant sur des séries linéaires par groupes flocculeux, de façon à intercepter des fossettes à l'excavation desquelles la lamelle fibro-cutanée ne prend d'abord aucune part.

Mais ultérieurement, il s'opère un relèvement *secondaire* de la lamelle fibro-cutanée. Un bourgeon connectif (fig. 873) renfermant des vaisseaux pousse au niveau du pied de chaque éventail

(1) SALVIOLI, Quelques observations sur le mode de développement et d'accroissement des glandes de l'estomac (*Journal d'Anatomie et de Physiologie*, t. VII, p. 396, pl. XXI, fig. 5, 1890).

(2) PATZELT, Ueber Entwicklung der Dickdarmschleimhaut (*Wiener Sitzungsberichte*, t. 84, fasc. III).

de cellules (embryon de Lapin de 50 millimètres SALVIOLI); puis il s'accroît peu à peu et devient l'origine d'un bourgeon interglandulaire définitif. Ainsi se dessinent dans la muqueuse de l'estomac les infundibula, dans la muqueuse intestinale les premiers cryptes de Lieberkühn qui sont d'abord, comme chez les vertébrés inférieurs, de simples et larges fossettes. Ces bourgeons refoulent devant eux les cellules flocculeuses qui cessent de se diviser activement et forment le revêtement de la surface et des parois des cryptes, tandis qu'à leur tour les cellules du fond donnent des figures de juxtaposition et assurent ainsi la continuité du revêtement du crypte dont la hauteur s'accroît

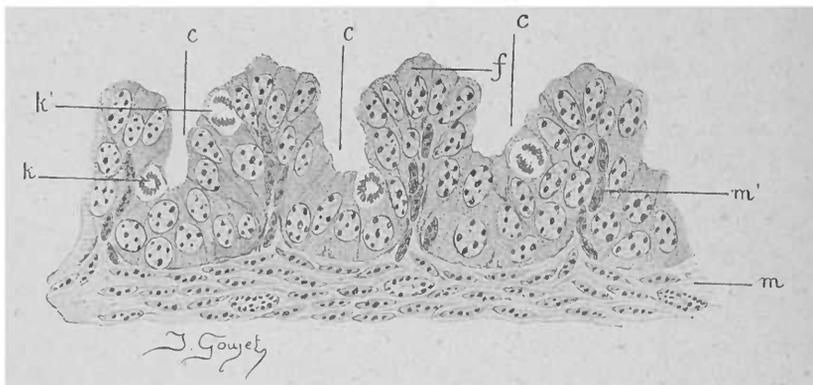


FIG. 873. — Coupe sagittale de la muqueuse gastrique d'un embryon de Lapin long de 50^{mm}, montrant les relevements et les sillons de la surface dessinés d'abord par les groupes flocculeux, puis accusés par la pénétration des pointes de relèvement du mésoderme dans le pied de ces derniers (SALVIOLI.).

c, c, c, dépressions répondant aux intervalles des groupes flocculeux; — m, couche connectivo embryonnaire (mésodermique) de l'intestin gastrique formant secondairement des relevements occupés par des cellules conjonctives jeunes m' dans l'axe des groupes flocculeux f; — k, une mitose à couronne équatoriale vuc de front; — k' une mitose dans un groupe flocculeux, elle donnera une figure de juxtaposition oblique. — 640 diamètres.

(BIZZOZERO et VASSALE) (1). Enfin, comme l'a montré TOLDT (2) pour les glandes de l'estomac, quand au fond du crypte doivent se former des glandes tubuleuses agminées ou ramifiées, leur première ébauche est encore donnée par des groupes flocculeux apparaissant au sein du revêtement épithélial du fond; et le développement ultérieur est le même que celui d'un crypte simple. Les groupes flocculeux, en s'élevant du fond du cul-de-sac primitivement indivis, subdivisent l'infundibulum primitif en autant de tubules secondaires qu'il y a d'intervalles

(1) BIZZOZERO et VASSALE, Sulla produzione e rigenerazione fisiologica degli elementi glandolari (*Arch. scienze mediche*, vol. XI, n° 12).

(2) TOLDT, Die Entwicklung und Ausbildung der Drüsen des Magens (*Acad. des sciences de Vienne*, 82, chap. II, fasc. III).

entre eux. Telle est la loi générale de la formation des glandes et de la complication de la surface de tout l'intestin entodermique.

Elle est très différente de celle observée dans le domaine entier de la lamelle fibro-cutanée et de l'épithélium stratifié du type malpighien. Là, les ébauches des glandes se font par végétation, dans le tissu connectif, de bourgeons ectodermiques pleins; les relèvements papillaires sont l'œuvre des vaisseaux sanguins. Toutefois, dans l'arbre bronchique, dans les canaux glandulaires des salivaires, la multiplication des surfaces épithéliales par formation de groupes flocculeux s'opère largement. Mais la caractéristique des formations glandulaires entodermiques est qu'elles consistent à l'origine en des *fossettes épithéliales* et non pas en des *bourgeons pleins épithéliaux*.

Complications secondaires de la surface interne de l'intestin entodermique. — Les fossettes, représentant les cryptes et les plis relevés qui les séparent et sont l'origine des villosités membraniformes, sont d'abord en petit nombre dans l'intestin (par ex. embryon humain de trois mois, embryon de Mouton de 65 à 95 millimètres). La section transversale de l'intestin ressemble alors à celle d'une bronchiole intra-lobulaire, même pauvre en plis. Au fur et à mesure que le développement se poursuit, le cloisonnement des fossettes s'opère. Les cryptes deviennent de plus en plus tubuliformes, rapprochés, serrés en ordonnance parallèle de doigts de gant juxtaposés, à lumière étroite régulière. Tous sont terminés en cul-de-sac à la même hauteur, et tous sont aussi de hauteur égale. Entre eux, se projettent librement, chez l'embryon de l'Homme ou du Chien, les villosités digitiformes courtes d'abord; chez le Rat et le Lapin ce sont des villosités semi-lunaires. Chez le fœtus de trois mois, l'épithélium qui revêt cryptes et rudiments des villosités consiste en une rangée de cellules caliciformes. La fonction absorbante de l'intestin n'existant pas encore, sa surface reste exclusivement mucipare. Les cellules cylindriques à plateau strié, n'apparaissent que beaucoup plus tard pour devenir les instruments actifs de l'absorption.

On conçoit que le plissement de la surface générale de l'épithélium, s'opérant comme je viens de l'expliquer, augmente considérablement l'étendue de ce dernier. C'est ce même plissement qui crée ce qu'on appelle la « muqueuse intestinale ». Il ne s'agit plus ici, comme dans tout le domaine de l'ectoderme, d'un épithélium d'abord doublé par une formation fibreuse ou *derme*, puis d'une végétation de l'épithélium dans ce derme sous forme de bourgeons glandulaires. Il n'y a pas ici non plus de derme muqueux : mais bien une pénétration ascendante du tissu conjonctif, satellite des vaisseaux sanguins, dans les intervalles des cryptes. Ceux-ci répondent eux-mêmes aux points où l'entoderme n'a pas été relevé par la végétation connectivo-vasculaire. L'épaisseur de la muqueuse est ainsi mesurée par la hauteur même du

relèvement. Le tissu connectif qu'elle renferme est une pure formation péri-vasculaire, mais non pas un derme proprement dit, c'est-à-dire ayant constitué à l'origine une assise membraneuse distincte, modelée par le mésoderme sous le revêtement épithélial.

La multiplication des surfaces absorbantes et sécrétantes, par plissements et reduplications de la ligne épithéliale de l'entoderme intestinal, est la loi morphologique essentielle de la complication de l'intestin. On peut en suivre les étapes encore plus facilement dans la série que chez l'embryon des vertébrés supérieurs.

Chez l'Amphioxus, le tube intestinal est revêtu de longues cellules épithéliales à cils vibratiles toutes semblables entre elles. Ici, point de différenciation. Les complications de la surface sont nulles. Son étendue est augmentée toutefois légèrement par la disposition des cellules épithéliales en groupes flocculeux très nets. La lamelle fibro-cutanée ne se relève pas pour faire saillir les groupes cellulaires. L'intestin dans cet état conserve indéfiniment son type primordial.

Chez les cyclostomes (Lamproie de Planer, grande Lamproie), la différenciation commence à s'accuser par la formation de plis tous longitudinaux, c'est-à-dire parallèles à l'axe de l'intestin, tous aussi revêtus par un épithélium cylindrique à cils vibratiles. J'ai eu beau étudier cet épithélium par une série de méthodes, je n'ai pu trouver, parmi ses cellules, de formes accusant une différenciation glandulaire. En revanche, un pas dans la voie de la multiplication des surfaces est effectué par l'apparition de ce qu'on appelle la *valvule spirale* (fig. 874).

Sur un des côtés de l'intestin, l'on voit sa paroi conjonctive s'infléchir en dedans, faire saillie dans l'intérieur et y pédiculiser un repli en forme de bourrelet, à la surface duquel se réfléchit l'épithélium cylindrique. Le tissu connectif qui forme le corps de ce bourrelet loge les gros vaisseaux de distribution de l'intestin, et rattache le bourrelet à la paroi fibreuse générale à la façon d'un mésentère interne. La surface d'absorption intestinale est de la sorte augmentée d'étendue, puisque la valvule longitudinale se poursuit tout au long et droit sur un même côté de l'intestin, à la façon d'un cylindre contenu dans un autre cylindre plus large. La valvule que je viens de décrire, au lieu de rester droite, dessine comme un pas de vis, chez les poissons cartilagineux, le long de toute la partie moyenne de l'intestin : aussi la nomme-t-on *valvule spirale*. Il en résulte que les aliments ingérés parcourent une sorte de rampe. Cette disposition ralentit leurs cours et multiplie leurs contacts avec la surface épithéliale absorbante.

L'intestin des poissons cyprinoïdes (dont le revêtement épithélial est partout formé de cellules non plus ciliées, mais à plateau strié mélangées de cellules caliciformes) présente des plis longitudinaux qui se poursuivent sur la valvule spirale. Chez la Perche, ces plis

sont reliés par des plis transversaux, transformant les sillons longitudinaux en une série de petites fossettes représentant chacune un crypte, exactement comme chez l'embryon humain de la fin du troisième mois. La multiplication de la surface et la complication de l'intestin suit donc la même marche chez l'embryon et dans la série.

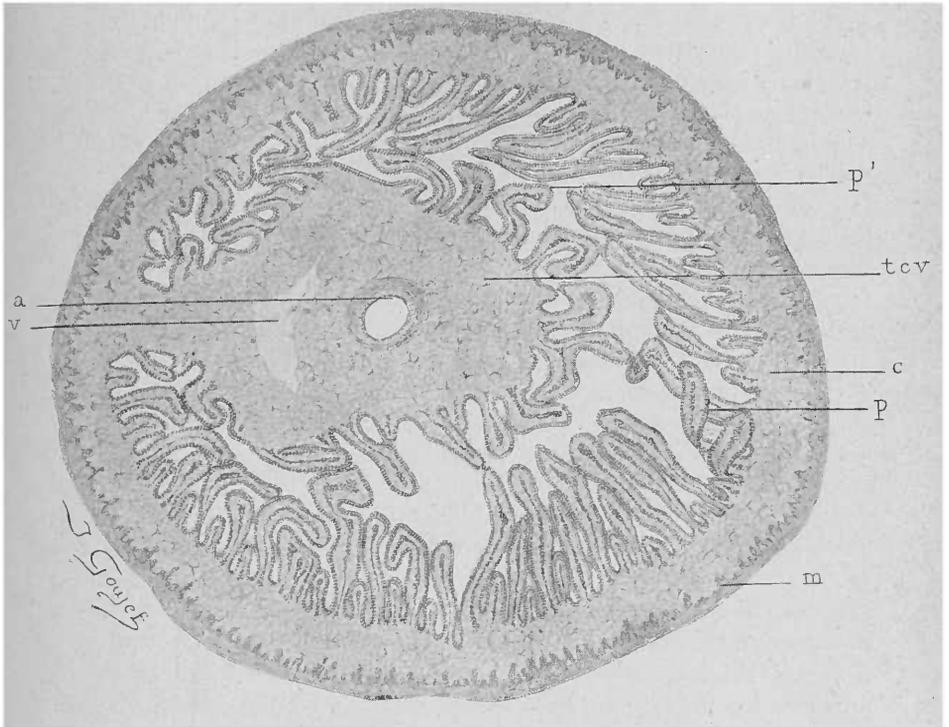


FIG. 874. — Coupe transversale de l'intestin de la grande Lamproie de rivière. Fixation par l'alcool fort. Coloration au picocarminate. Conservation dans la glycérine. — (Ocul. 1, obj. 0 de Verick.)

p, coupe en travers des plis principaux, entre les pieds desquels on en voit de secondaires; — *p'*, plis semblables à la surface de la valvule spirale, tous ces plis sont revêtus par un épithélium cilié; — *a*, artère; — *v*, veine collectrice de l'intestin; — *tcv*, tissu conjonctif de la valvule spirale; — *m*, muscle moteur général de l'intestin; — *c*, couche conjonctive de la paroi intestinale.

Dans leur partie profonde et au niveau de certaines régions, les fossettes prennent la forme régulière de doigts de gant (GAREL), mais leur épithélium ne subit là aucune différenciation; il reste identique à celui qui revêt le bord libre des plis.

Ces bords libres, toutefois, représentent morphologiquement les formations de l'entoderme spécialisées pour l'absorption, les *villosités* des vertébrés supérieurs, tout comme les fossettes répondent aux for-

mations entodermiques spécialisées pour la sécrétion, c'est-à-dire les *cryptes de Lieberkühn*. Aussi voit-on l'épithélium des bords libres éprouver des flexions morphologiques intéressantes. La surface épithéliale y tend à augmenter d'étendue, soit par la production de groupes flocculeux, soit d'une façon encore plus complète, par ce que GAREL (1) a appelé les « systèmes flabelliformes » de cellules épithéliales. Il s'agit de groupes flocculeux plats, formés chacun, par exemple chez la Chevaine (*Squalius cephalus*), par un éventail de longues cellules cylindriques à plateau strié et caliciformes, disposées sur une seule rangée suivant un plan de façon à constituer des feuillets de cellules. Ceux-ci sont implantés de champ comme autant de feuilles sur toute la surface du pli, bord libre et côtés. Si l'intestin est rempli d'un liquide, on voit à la loupe flotter tous ces petits feuillets flabelliformes dont les longues cellules peuvent absorber jusqu'au voisinage du pédicule du système, tout aussi bien par leurs plans-côtés que par leurs pôles libres. De cette façon, la surface d'absorption et de sécrétion se trouve énormément multipliée. Les feuillets flabelliformes sont, en somme, de petites villosités purement épithéliales.

C'est seulement chez certains oiseaux (les échassiers) que se dégagent les villosités sous forme de franges du bord libre des plis limitant les fossettes ou cryptes. Mais les villosités s'individualisent surtout chez les mammifères. Dans l'intestin grêle de l'Ours, où les cryptes ont pris la forme de glandes de Lieberkühn hautes et larges, on les voit s'élever entre ces cryptes sous forme de hauts bourgeons cylindroïdes mesurant de 8 à 9 millimètres. Ce sont là, à la fois, les plus longues villosités et celles où l'on saisit le mieux leur caractère de bourgeons inter-glandulaires développés par une croissance secondaire, puis individualisés. Chez le Porc-épic, on les voit devenir foliacées et foliacées-festonnées chez l'Ecureuil commun. Enfin, chez nombre d'animaux tels que le Lapin et le Rat, elles sont confluentes par leur base et dessinent entre les groupes de glandes Lieberkühn des sortes de corolles. Toutes ces formes de villosités : *cylindroïdes*, *foliacées*, *corolliformes*, se trouvent réunies dans le duodénum et l'intestin grêle de l'Homme et du Chien. La multiplication des surfaces de contact de l'entoderme avec les ingesta et celle de ses surfaces sécrétantes, est devenue chez eux et chez les animaux similaires tout à fait considérable. En vertu du mouvement de réduplication qui fournit les cryptes et du bourgeonnement secondaire des villosités, la surface entodermique arrive, en effet, à égaler celle de l'ectoderme chez l'Homme. Elle la dépasse de beaucoup chez les herbivores; bien que l'étendue et le volume total du tractus entodermique demeurent cons-

(1) GAREL, *Recherches sur l'Anat. gén. comparée des glandes de la muqueuse intestinale et gastrique*, p. 40-41).

tamment réduits et que l'intestin ne tienne dans le corps entier que la simple place d'un organe.

Je décrirai successivement, dans ce chapitre, les muqueuses du duodénum et de l'intestin grêle, celle du gros intestin ; puis les muscles moteurs, le tissu conjonctif, les vaisseaux et les nerfs de l'intestin en général.

§ 1. — LA MUQUEUSE DE L'INTESTIN GRÊLE ET LES GLANDES DUODÉNALES

Comme dans tout le reste de l'intestin entodermique, on peut observer dans le duodénum de l'Homme et des mammifères la superposition des couches suivantes : — A. Une muqueuse, projetant dans la lumière de l'intestin une foule de villosités, et dont le corps est constitué par la réunion des cryptes de Lieberkühn : tubes droits, juxtaposés et parcourant la muqueuse dans toute son épaisseur. — B. Une couche conjonctive sous-glandulaire. — C. La musculaire muqueuse formée de deux assises, l'une annulaire interne et l'autre longitudinale et externe. — D. Une couche de tissu conjonctif sous-muqueux d'épaisseur variable. — E. le muscle moteur général de l'intestin, lui aussi formé d'une assise interne annulaire doublée en dehors d'une assise à fibres longitudinales. — F. Le tissu cellulaire sous-péritonéal doublant la paroi de la cavité viscérale.

L'étude histologique du duodénum résume en elle seule celle de la structure de l'intestin grêle tout entier. Une fois faite elle fournit, en effet, les documents essentiels quant à la constitution des cryptes de Lieberkühn et des villosités, et quant aux variations de l'épithélium qui recouvre les villosités et les parois des cryptes. Ces formations essentielles ne subissent dans les autres parties de l'intestin entodermique que des modifications de détail. De leur côté, le tissu conjonctif, les formations musculaires, les vaisseaux et les nerfs ne diffèrent pas essentiellement dans le duodénum de ce qu'ils sont dans le reste de l'intestin.

Cryptes de la muqueuse intestinale : glandes de Lieberkühn. — Le point de passage de la muqueuse stomacale à la muqueuse duodénale est simplement marqué, chez l'Homme et chez le Chien, par ce fait que des cryptes, tapissés par l'épithélium cylindrique de l'intestin mélangé de cellules caliciformes, font suite aux cryptes mucipares, terminés par des culs-de-sac sécréteurs, de la muqueuse pylorique ; et qu'entre ces cryptes intestinaux s'élèvent des villosités et non plus des bourgeons courts interglandulaires. A l'œil nu, la limite des deux muqueuses est reconnaissable à ce que celle de l'intestin est lubrifiée

par un mucus coloré en jaune verdâtre par la bile, tandis que la muqueuse pylorique, même chez les animaux en digestion, est d'un gris rosé très pâle, contrastant de son côté avec la teinte rose foncé de la région digestive de l'estomac occupée par les glandes du fond.

Chez le Hérisson commun, la ligne de démarcation entre la muqueuse pylorique et la muqueuse duodénale est moins tranchée; car la muqueuse pylorique renferme des glandes accessoires très développées, dont certaines sont engagées entre la musculaire muqueuse et le muscle moteur. La ligne de ces glandes et celle des glandes duodénales ayant comme elles des cryptes pour orifices émissaires, se continuent l'une avec l'autre. Les premières villosités duodénales sont courtes. C'est donc par la différence du revêtement épithélial, exclusivement caliciforme à la surface de la muqueuse pylorique et sur les parois de ses cryptes, et constitué dans les villosités et les cryptes duodénaux par l'épithélium à plateau strié mélangé de cellules caliciformes, qu'on peut seulement reconnaître que la muqueuse a cessé d'être gastrique pour devenir duodénale.

Pour bien pouvoir étudier les cryptes de Lieberkühn (1), il convient de choisir un point de la muqueuse duodénale dépourvu de glandes pyloriques. Chez le Chien, où ces glandes sont peu abondantes et ne s'étendent pas loin, il est facile de voir qu'à 6 ou 7 centimètres au-dessous du pylore, toute l'épaisseur de la muqueuse est parcourue par ces cryptes fermés à leur partie profonde comme des tubes d'essai, se terminant en doigt de gant sans servir d'orifice émissaire à aucune glande. Les cryptes sont des tubes de calibre régulier dans toute leur partie profonde, s'évasant très légèrement en entonnoir dans leur quart supérieur pour s'ouvrir dans les sillons intervillositaires. Les entonnoirs allongés dont je viens de parler ne se continuent pas tous, chez le Chien, avec un seul tube de Lieberkühn. Certains d'entre eux en reçoivent deux (fig. 875); ils se comportent donc comme les cryptes mucipares des glandes pyloriques de l'Homme. Chez le Chat, le nombre des tubes agminés autour d'un seul et même entonnoir est plus ou moins considérable. Les tubes se comportent donc, chez cet animal, comme les tubes sécréteurs des glandes gastriques; mais avec cette différence, qu'ils ne se contournent pas pour ébaucher des dispositions glomérulaires.

(1) Les « cryptes » ou « tubes de LIEBERKÜHN » ont été décrits par cet auteur en 1760 (*Dissert. de fabrica et actione villi*, p. 14 et 15), mais en réalité leur découverte est due à MALPIGHI (*De structura glandularum conglobatarum consimiliumque partium Epistola. Opera posthuma*, p. 145, 1698); GALEATI, après MALPIGHI et douze ans avant LIEBERKÜHN, en avait même déjà fait une étude approfondie et rapporté à leur existence l'apparence cribiforme de la membrane interne de l'intestin (GALEATI, *De cribiformi intestinorum tunica. Commentarii Acad. Bononiensis*, t. I, p. 539, 1748).

Tous les tubes de Lieberkühn descendent, en effet, droit, parallèlement les uns aux autres. Ils sont seulement séparés par des bandes de tissu conjonctif renfermant des vaisseaux, et dont l'épaisseur est égale ou inférieure au diamètre des tubes eux-mêmes. Tous les culs-de-sac

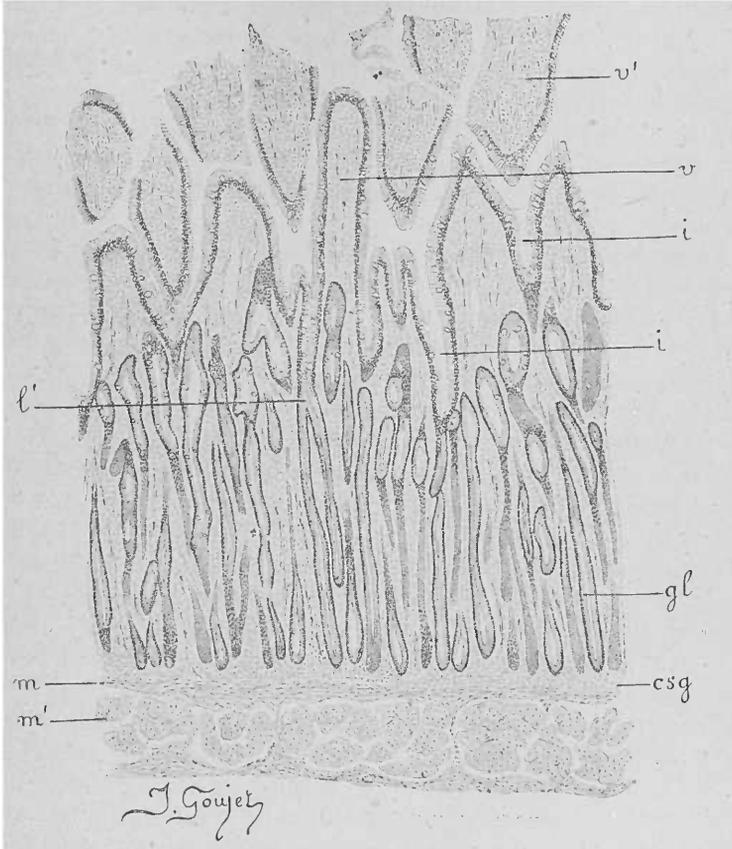


FIG. 875. — Coupe de la muqueuse duodénale du Chien, faite au-dessous de la zone des glandes de Brunner. Coloration au carmin aluné. Conservation dans le baume du Canada. — Faible grossissement; chambre claire.

v, coupe axiale d'une villosité; — v', coupe oblique d'une villosité qui ne se projetait pas droit; — i, i, infundibulums; — gl, glandes de Lieberkühn; — l', deux glandes de Lieberkühn s'ouvrant dans un seul et même infundibulum; — csg, couche du tissu conjonctif sous-glandulaire; — m, assise interne; — m', assise externe de la musculaire muqueuse.

terminaux sont sensiblement au même niveau, non pas butant contre la musculaire muqueuse comme on le dit quelquefois, mais séparés de celle-ci par la couche sous-glandulaire du tissu conjonctif. Cette couche est occupée par un nombre considérable de cellules lymphoïdes dont je parlerai plus loin. Il en part entre les tubes de Lieberkühn des prolongements, également infiltrés jusqu'à une certaine hauteur

par ces mêmes cellules lymphoïdes. L'orifice supérieur des cryptes s'ouvre dans les intervalles de villosités soit pédiculées, soit membraniformes, souvent creusées de sortes de gouttières qui continuent l'infundibulum à leur surface, comme l'a bien vu SPEE. Souvent on voit deux, quatre infundibulums ou même davantage prendre place entre les villosités. Ils sont alors séparés les uns des autres par des plis courts et plus ou moins festonnés de la muqueuse, reproduisant la disposition en corolle dont j'ai parlé à propos des glandes gastriques du Lapin. Il y a donc ici encore des « corolles des cryptes ». Les grandes villosités ne sont autre chose que le développement individuel devenu excessif de certains bourgeons ou lobes de ces corolles.

La paroi propre des tubes de Lieberkühn est exactement constituée de la même façon que celle des tubules sécréteurs des glandes gastriques. Elle est formée par une vitrée mince, qui elle-même est le reflet de la vitrée de l'entoderme fœtal. On a beaucoup discuté sur l'existence et la signification morphologique de cette membrane propre. On sait, par exemple, que DEBOVE la considérait comme constituée par un « endothélium sous-épithélial » formant sous la ligne de l'entoderme la surface terminale continue du feuillet moyen. Mais il n'y a pas d'endothélium continu sous le revêtement entodermique, comme je l'ai fait voir plus haut (t. II, p. 37). Toutefois, sur les coupes minces sagittales ou transversales de la muqueuse de l'intestin, il est facile de voir que l'épithélium des tubes de Lieberkühn repose sur une ligne continue, le long de laquelle se disposent de distance en distance des noyaux plats, endothéliformes. Ces noyaux (comme le font voir les préparations au nitrate d'argent (1) exposées à la lumière), sont ceux de grandes cellules du tissu conjonctif, plates et rameuses à la façon de celles de l'endartère, et doublant la membrane vitrée. Celle-ci, sur tout le pourtour du crypte terminé en doigt de gant, adhère intimement au tissu conjonctif ambiant, tout comme il arrive le long des cryptes profonds servant d'orifice émissaire aux glandes pyloriques de l'Homme. En revanche, j'ai fait voir que la membrane propre des tubules sécréteurs des glandes gastriques, plongée dans le tissu conjonctif lâche sous-glandulaire, ne fait pas corps avec celui-ci. Un

(1) On fait une injection interstitielle de nitrate d'argent à 1 pour 300, ou mieux une injection interstitielle de liquide osmio-picrique et de nitrate d'argent, dans la couche sous-glandulaire. On achève le durcissement par l'alcool fort. Puis on pratique des coupes épaisses ou minces perpendiculaires à la surface de l'intestin. On les traite par l'alcool et l'essence de girofles, et on les expose vingt-quatre ou quarante-huit heures à la lumière diffuse. On voit alors que le tissu conjonctif forme, au pourtour des glandes, un plan mince sur lequel s'intriquent de grandes cellules rameuses réservées en blanc, mais non pas réduites à l'état endothélial. On monte dans la résine Dammar.

petit nombre de faisceaux connectifs s'y insèrent seulement un à un. — La paroi propre des tubes de Lieberkühn ne se comporte donc pas comme celle des glandes tubuleuses entodermiques, mais bien comme celle des cryptes proprement dits.

Toutefois, bien que les tubes de Lieberkühn soient évidemment les homologues des fossettes primitives de la muqueuse intestinale et de ce chef conservent au point de vue morphologique la signification de cryptes muqueux, il est incontestable que, chez la plupart des mammifères et notamment chez l'Homme, le Chien, le Porc, etc., leur région profonde est devenue dans le duodénum et à un moindre degré dans l'intestin grêle, le siège de différenciations de l'épithélium affectant un caractère glandulaire. C'est à PANETH que revient le mérite de la démonstration de ce fait. Il a fait voir que l'épithélium du fond des tubes de Lieberkühn diffère, chez nombre d'animaux, considérablement de celui qui revêt leur portion superficielle légèrement infundibuliforme.

Chez le Chien, l'épithélium des infundibulums servant d'orifices émissaires à une ou deux glandes de Lieberkühn est exactement constitué comme celui de la racine des villosités et celui qui tapisse les replis inter-infundibulaires disposés en corolles. Il est formé de cellules cylindriques à plateau strié avec des cellules caliciformes intercalaires à pied étiré : le noyau excavé en cupule occupant le fond du globe mucipare. Ces cellules caliciformes de l'infundibulum sont même plus nombreuses que celles de la surface latérale des villosités. Dans la portion supérieure du tube de Lieberkühn à calibre régulier qui fait suite à l'infundibulum, les cellules épithéliales à plateau deviennent cylindriques basses, presque aussi larges que hautes. Leur protoplasma prend une apparence spongieuse et non plus striée parallèlement à la hauteur. Les plateaux semblent homogènes : leur striation devient vague, puis diffuse. Quant aux cellules mucipares intercalaires, elles sont énormes. Leur globe, doublé au fond par un noyau en cupule dont la cavité regarde directement en dehors, occupe toute l'épaisseur de la ligne épithéliale. Leur pied d'insertion est replié comme dans les cellules mucipares des glandes différenciées. Dans la partie tout à fait profonde du tube de Lieberkühn, le nombre de ces cellules diminue progressivement. L'épithélium qui forme reflet sur le fond du tube n'en renferme jamais.

Du même pas, les cellules cylindriques ordinaires deviennent de plus en plus larges, et sur leur pôle libre on ne peut plus distinguer qu'un mince plateau homogène ou plutôt une ligne de cuticulisatation. Il n'y a pas trace de plateau basal. Le protoplasma prend une apparence spongieuse, due à de nombreuses vacuoles. Bref, la constitution générale de ces cellules devient assez semblable à celle des cellules séreuses (fig. 876). Elles affectent en même temps des caractères

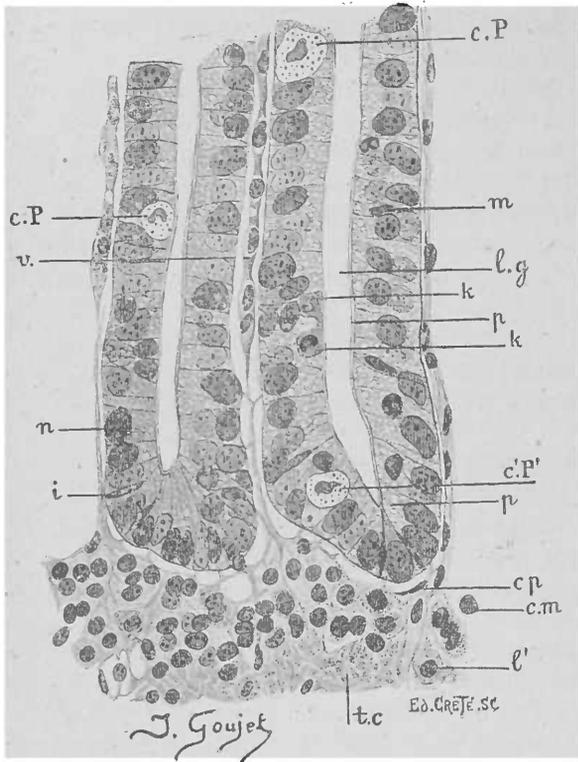


FIG. 876. — Extrémité profonde de deux glandes de Lieberkühn du Chien, prises dans une coupe de la muqueuse de l'intestin grêle faite après fixation par le sublimé. Inclusion dans la paraffine. Coloration à l'éosine hématoxylique et conservation dans la résine Dammar, après éclaircissement par l'essence de girofle et l'essence de bergamote. — (Ocul. 3, obj. 6 de Leitz. Chambre claire.)

p protoplasma semé de vacuoles limité par un plateau, et *n*, noyau des cellules du fond du crypte qui ont pris le type des cellules séreuses; — *cP*, cellules de Paneth; — *cP'*, l'une d'elles qu'on voit obliquement de manière à se rendre compte de sa forme en massue; — *k, k*, deux cellules jeunes, encore liées par leur protoplasma, résultant d'une mitose dans la ligne épithéliale; — *m*, cellule migratrice engagée dans l'épithélium; — *i*, cellules intercalaires; — *lg*, lumière glandulaire; — *v*, capillaire sanguin inter-glandulaire; — *cp*, cellules plates doublant la paroi propre du crypte; — *cm*, cellules migratrices, et *l'* grandes cellules lymphatiques sédentaires de la couche de tissu conjonctif sous-glandulaire *tc*.

logie d. Dünndarmschleimhaut (*Arch. f. die gesammte Physiologie*, t. XLIII, suppl. 1888).

(2) J. PANETH, Ein Beitrag zur Kenntniss der Lieberkühn'schen Krypten (*Cen-*

des figures de division indirecte. (1) Ce sont toutes des figures de juxtaposition. Une même cellule renferme souvent deux noyaux de récente formation. Enfin, on trouve dans le rang des cellules étroites, fusiformes, à noyau jeune, répondant manifestement à des cellules épithéliales néoformées. Le revêtement du doigt de gant qui termine le tube renferme, dans le duodénum du Chien, un grand nombre de ces cellules jeunes.

C'est au milieu de pareilles cellules que PANETH (2) découvrit en

(1) Voy. pour cette question de la division indirecte des cellules entodermiques au fond des glandes tubuleuses de l'intestin et sur sa signification quant au renouvellement de l'épithélium de la surface, BIZZOZERO et VASSALE (*Archivio per le Scienze med.*, t. XI, 1887); A. NICOLAS, *La Karyokinèse dans l'épithélium intestinal* (Société de Biologie, 1887), BIZZOZERO, Ueber die Schlauchformigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut (*Arch. f. mikr. Anatomie*, t. XXXIII, 1889); R. HEIDENHAIN, Beiträge zur Hist. u. Physiologie

1877, au fond des glandes de Lieberkühn de tout l'intestin grêle de la Souris, les cellules granuleuses qui portent son nom. Les « cellules granuleuses de Paneth » existent aussi chez l'Homme, le Rat, le Cobaye, la Chauve-souris et l'Écureuil. NICOLAS les a également trouvées sur les pentes des replis courts, occupant le fond des grands sillons intestinaux chez des animaux dépourvus de cryptes de Lieberkühn (Lézards). Elles manquent en revanche chez nombre de mammifères. Ce sont donc là des éléments contingents, comparables aux cellules à zymogène qu'on peut trouver ou non dans certaines cellules séreuses des glandes pharyngiennes ou ary-épiglottiques.

Les cellules granuleuses de Paneth ont été isolées par cet histologiste. Ce sont des cellules cylindriques ou prismatiques dont le protoplasma renferme, au-dessus du noyau, des grains en nombre variable, d'un diamètre égal ou même supérieur aux boules de mucigène. Ces grains sont insolubles dans l'eau; l'acide osmique leur donne une teinte brun d'acajou comme à certains grains de zymogène. L'éosine, l'hématoxyline, la safranine les colorent vivement. Le vert d'iode les teint en bleu-turquoise, tandis que les globes mucipares des cellules caliciformes prennent avec ce réactif une coloration vert olive. L'éther et l'alcool ne les dissolvent que très lentement. Il ne s'agit donc ici ni de graisse, ni d'un mucigène modifié. Quand une cellule renferme un petit nombre de grains, ceux-ci sont disséminés dans le protoplasma. Quand la cellule en est gorgée, les grains se touchent tous, et entre eux passent de minces travées protoplasmiques. L'élément cellulaire les élabore donc absolument comme une cellule séreuse d'un croissant de Giannuzzi des glandes épiglottiques sécrète son zymogène contingent. Dans ce mouvement, comme l'a bien montré NICOLAS, le noyau de la cellule de Paneth ne se détruit pas davantage que celui des cellules glandulaires à zymogène. Quand la cellule épithéliale devenue glandulaire a été envahie par les grains dans toute son étendue, son noyau est refoulé vers la base; il présente des empreintes et une incurvation en cupule comme celui des cellules mucipares des glandes.

Chez les animaux possédant des cellules granuleuses de Paneth, le nombre de celles-ci est variable au fond du crypte. Il n'y en a parfois qu'une seule, quelquefois deux ou trois ou, au contraire, un très grand nombre. NICOLAS a émis l'opinion qu'elles éclatent et se vident d'un coup après être devenues turgides; puis que la cellule glandulaire revient sur elle-même sous forme d'un élément étroit (cellule intercalaire), pour reprendre ensuite peu à peu son activité sécrétoire et reformer de nouveaux grains.

Quoi qu'il en soit, on voit par tout ce qui précède que, chez la plupart des mammifères, l'épithélium du fond des cryptes de Lieberkühn subit, dans les premières portions de l'intestin, une flexion morphologique le ramenant à l'état de cellules glandulaires séreuses. De plus, chez certains animaux mais non chez tous, la flexion morphologique va plus loin : elle aboutit à la différenciation zymogène de certaines cellules au milieu des autres. — Dans ce cas, le crypte devient une glande par son fond, exactement comme dans la muqueuse stomacale. Souvent même, un seul entonnoir sert d'orifice commun à plusieurs tubes sécréteurs faiblement séreux et, dans quelques cas, séreux et zymogènes à la fois. La petite glande tubuleuse ainsi constituée apporte son contingent, sous forme d'un liquide soit simplement séreux, soit séro-zymogène, à la constitution complexe du suc intestinal qui doit parachever les actes digestifs.

En regard de cette fonction glandulaire, il convient de signaler l'infiltration lymphoïde de la couche sous-glandulaire du tissu conjonctif, interposée au fond des tubes de Lieberkühn et à la musculaire muqueuse. Les espaces connectifs, bien que peu développables, y sont gorgés de cellules lymphatiques formant une colonie permanente sur ce point. Il ne s'agit pas ici de cellules migratrices polynucléées ou à noyau bizarre et à protoplasma réduit. Les cellules lymphatiques sont de dimensions très inégales, à noyau arrondi et à protoplasma souvent très développé, hyalin, granuleux ou vacuolaire. Ce sont là des éléments tout à fait semblables à ceux qu'on trouve dans le tissu conjonctif péri-acineux des glandes en grappe. L'infiltration lymphatique remonte entre les parties profondes des tubes de Lieberkühn tout en diminuant ; elle cesse au voisinage des infundibulums tapissés de cellules à plateau strié avec cellules caliciformes intercalaires. Elle enveloppe donc toute la partie véritablement glandulaire. — Comme les revêtements épithéliaux des glandes, et d'une façon plus marquée dans les périodes de digestion active, l'épithélium de la partie profonde des tubes de Lieberkühn est abordé par de véritables cellules migratrices. On en trouve toujours quelques-unes tombées dans la lumière glandulaire. D'autres sont encore engagées dans l'épithélium, parfois même au sein du protoplasma spongieux des cellules pseudo-séreuses. On sait, du reste, avec quelle facilité les cellules lymphatiques du groupe aberrant trouvent et pénètrent les cellules épithéliales de l'intestin.

La zone d'infiltration lymphoïde règne tout le long du duodénum, de l'intestin grêle et du gros intestin (fig. 877), sous les tubes de Lieberkühn. De plus, de distance en distance mais d'une façon qui n'a rien de fixe, on observe des points lymphatiques diffus, constitués par du tissu réticulé vrai renfermant ou non des follicules. Ces points lymphatiques ressemblent beaucoup à ceux décrits plus haut dans la muqueuse de l'estomac. Le tissu réticulé peut même s'engager

dans les villosités, qui se renflent alors d'une façon particulière. De même, au niveau des formations adénoïdes l'épaisseur de la muqueuse devient plus considérable, par suite du développement pris par la couche sous-glandulaire et par le tissu inter-glandulaire envahis par le tissu réticulé. Celui-ci est rempli par les mêmes éléments que le tissu réticulé des ganglions lymphatiques. A l'inverse de l'infiltration lymphoïde qui ne déränge pas l'ordonnance parallèle des glandes, l'infiltration adénoïde, en prenant place, les déjette en divers sens et les rend flexueuses.

Au niveau des points où la muqueuse intestinale renferme des follicules clos disposés en organes distincts, c'est-à-dire avec une tête en saillie à la surface entre les villosités, un col, et un corps engagé dans un panier musculaire formé par la *muscularis mucosæ*, un certain nombre de glandes de Lieberkühn engagent leur fond dans la substance même du follicule clos, au niveau du col de ce dernier. Quand la glande est entièrement engagée dans le tissu réticulé folliculaire, toutes ses cellules épithéliales redeviennent à plateau strié comme sur la tête du folli-

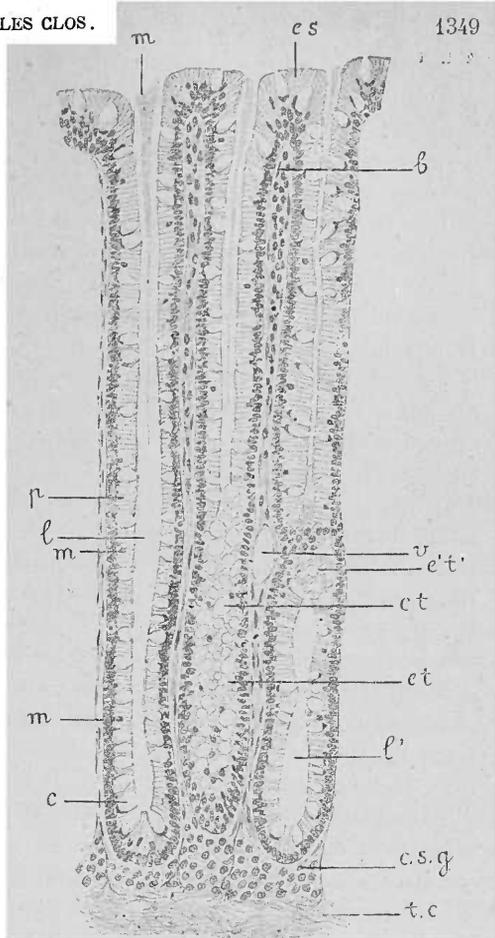


FIG. 877. — Trois cryptes de Lieberkühn de la muqueuse du rectum du Chien. Fixation par l'alcool fort; coloration au picocarminate; conservation dans la glycérine. — (Ocul. 3, obj. 4 de Leitz; chambre claire.)

es, épithélium de la surface, formé de cellules à plateau strié avec cellules calciformes intercalaires; — *p*, cellules à plateau strié et *c*, cellules calciformes formant le revêtement épithélial du crypte: cet épithélium est un pur reflet de celui de la surface; — *m, m*, cellules migratrices engagées dans l'épithélium des cryptes; — *et*, épithélium à plateau strié, et *ct*, cellules calciformes du revêtement du fond du crypte, vu de face sur la paroi postérieure de celui-ci: les cellules calciformes et les cellules migratrices intra-épithéliales y sont un peu plus nombreuses; — *e't*, épithélium du crypte vu de face, en un point où l'axe de ce crypte s'infléchit un peu; — *l*, lumière du crypte; — *l'*, cette lumière un peu élargie au fond d'un des cryptes; — *m*, coin de mucus engagé dans les cryptes; — *b*, bourgeon interglandulaire avec de nombreuses cellules lymphatiques; — *v*, vaisseau sanguin interglandulaire; — *c.s.g*, couche sous-glandulaire; — *t.c*, tissu conjonctif.

cule. Et de même que sur les parties latérales de cette tête, l'épithélium glandulaire est fenêtré et présente de grandes thèques de forme variable, parfois seulement séparées de la lumière du tube par les plateaux démesurément étirés. La cavité glandulaire renferme alors de nombreuses cellules migratrices, venues des thèques et de la substance folliculaire par l'intermédiaire des thèques. — Quand la glande de Lieberkühn est engagée tout à fait marginalement, l'épithélium n'est redevenu à plateau strié que dans la moitié du tube qui regarde le follicule; dans la moitié opposée, il renferme des cellules caliciformes intercalaires.

Les tubes de Lieberkühn ne différencient leur fond que dans le duodénum et l'intestin grêle. Là seulement ils méritent le nom de glandes ou, pour mieux dire, celui de *cryptes glandulaires*. Dans le cæcum et tout le long du gros intestin, ils sont revêtus dans toute leur étendue par un épithélium à plateau strié, semé de cellules caliciformes intercalaires. Ces cellules y deviennent en certaines régions très nombreuses et le tube fournit conséquemment beaucoup de mucus (par ex. dans le rectum); mais il s'agit cependant alors toujours d'une *crypte proprement dit* (fig. 877), dont le revêtement épithélial est foncièrement identique à celui de la surface et ne présente aucune différenciation autonome. De même aussi, dans la région du duodénum renfermant les glandes de Brunner, les tubes de Lieberkühn se montrent de toute évidence avec le caractère essentiel de cryptes, puisque, de même que dans l'estomac, ils individualisent, en les groupant autour d'eux, les glandes duodénales et leur servent d'infundibulums ou orifices émissaires.

Glandes duodénales ou de Brunner. — Ce sont les dernières glandes du tractus intestinal dont l'existence soit contingente et la modalité sécrétoire variable, accommodée chez les diverses espèces aux différences de leur alimentation. Elles occupent, chez tous les animaux où elles existent, la région de l'intestin comprise entre le pylore et l'ouverture des canaux cholédoque et pancréatique. Au-dessous, on n'en trouve plus qu'exceptionnellement. Dès qu'elles ont cessé d'exister, quelle que soit en anatomie descriptive l'étendue du duodénum au delà, histologiquement, il ne s'agit plus de la muqueuse duodénale.

Les glandes duodénales de tous les mammifères ont ces trois caractères communs et constants : 1° Elles sont toujours renfermées dans l'épaisseur de la paroi intestinale, la couche annulaire du muscle moteur général les enclôt. 2° Elles sont toutes constituées par des tubes sécréteurs ramifiés (1); leur forme générale est celle d'une racine fasci-

(1) SCHLEMMER, Beitrag zur Kenntniss der Drüsen in den Darmwandungen, insbesondere der Brunner'schen Drüsen (*Arch. f. mikr. Anat.*, t. VIII, 1872).

culée creuse, dont les branches canaliculées s'arborisent suivant la loi de la dichotomie fausse et se terminent par des culs-de-sac ou cæcums simples. 3° Toutes ces glandes, quel que soit d'ailleurs leur volume qui peut être considérable (ex.: Homme — Hérisson), ont chacune pour orifice émissaire, soit une dépression ou fossette particulière de la muqueuse, soit un crypte de Lieberkühn (1). Ce sont donc là des glandes *tubuleuses ramifiées* et conglomérées comme les glandes gastriques et les glandes pyloriques. A de certains égards d'ailleurs, ces trois ordres de glandes forment un seul et même

(1) J. RENAUT, Note sur la structure des glandes à mucus du duodénum (*glandes de Brunner*). *Progrès médical*, 1879. — J'ai démontré dans ce travail le fait très intéressant de l'ouverture des canaux collecteurs des glandes de Brunner dans les glandes de Lieberkühn, et c'est ce fait qui a peut-être le mieux mis en lumière la signification de ces glandes en tant que devant être considérées comme des cryptes, lesquels peuvent, par leur fond, subir des différenciations glandulaires plus ou moins étendues. Ici, la différenciation glandulaire est le tube sécréteur du type duodénal ramifié un grand nombre de fois. Là où il n'y a pas de glandes duodénales, cette différenciation pourra se réduire à la transformation du fond des cryptes en un cul-de-sac sécréteur plus ou moins séreux avec apparition çà et là de cellules à zymogène (cellules granuleuses de Paneth).

L'ouverture des tubes sécréteurs des glandes duodénales dans les cryptes de Lieberkühn est une règle sans exception chez le Cheval, l'Ane, le Lapin, le Cochon d'Inde, la Souris. Chez le Chien, le Chat, le Mouton, la Martre, les canaux collecteurs de ces glandes s'ouvrent au contraire dans des fossettes de la surface muqueuse, c'est-à-dire dans les cryptes rudimentaires, équivalents morphologiques des cryptes tubuliformes comme je l'ai déjà dit. Chez l'Homme, le Bœuf, le Porc, l'abouchement se fait plus généralement dans les cryptes, mais aussi quelquefois dans des fossettes de la surface (voy. à ce sujet le travail de KUCZŃSKI cité plus loin, in *Journal internat. d'Anatomie et de Physiol.*, t. VII, p. 419).

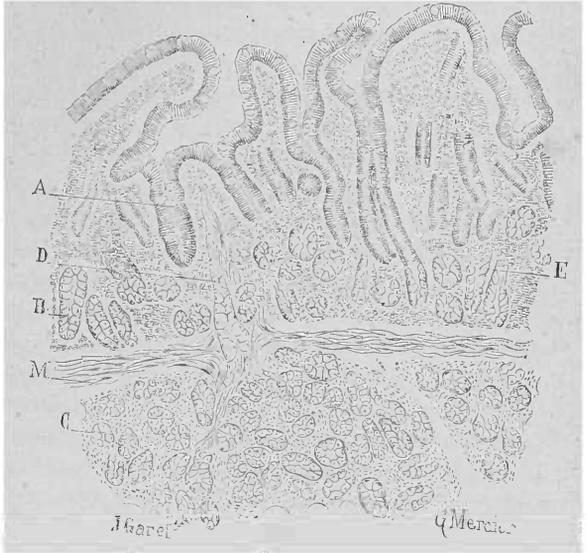


FIG. 878. — Coupe de la muqueuse duodénale d'un supplicié. Fixation par l'alcool absolu. Gomme, alcool. Coloration par le picocarminate. Conservation dans la glycérine. Faible grossissement.

A, épithélium de la surface, réfléchi dans les cryptes; — B, groupe *intra-muqueux* ou *interna* des glandes duodénales; — C, groupe *inter-musculaire* ou *externe* des glandes duodénales; — M, musculaire muqueuse séparant les deux groupes (elle est traversée par les canaux collecteurs D du groupe profond); — E, ouverture d'un de ces canaux collecteurs dans un crypte de Lieberkühn.

système anatomique (1), celui des *glandes de la muqueuse digestive gastro-duodénale*. A l'étape de la digestion s'opérant en milieu acide, répondent les glandes du fond de l'estomac et les pyloriques. A l'étape de digestion en milieu alcalin, répondent les glandes duodénales qui, anatomiquement, continuent la série des glandes pyloriques chez la majorité des mammifères.

Les glandes duodénales de l'Homme forment une couche continue du pylore à l'ampoule de Vater. Elles se touchent toutes et doivent être distinguées, comme je l'ai fait voir dès 1879, en deux groupes superposés : le groupe intra-muqueux ou interne ; le groupe inter-musculaire ou externe (fig. 878).

A. — Le groupe *intra-muqueux* ou *interne* est situé au-dessus (en dedans) de la musculaire muqueuse, dont l'assise supérieure (annulaire) lui fournit des feuilletts musculaires analogues à ceux des glandes gastriques. Il continue exactement dans le duodénum la rangée des glandes pyloriques. Les tubes sécréteurs diffèrent cependant de ceux des glandes pyloriques en ce qu'ils sont ramifiés un plus grand nombre de fois et que, pour prendre place, ils se sont repliés en divers sens. C'est pourquoi de prime abord la glande ressemble sur les coupes à une glande en grappe. Mais quand la section a passé par l'axe exact, on reconnaît aisément qu'il s'agit de tubes ouverts les uns dans les autres, sans que leur calibre se rétrécisse sensiblement au point d'union pour pédiculiser un acinus. L'ensemble de chaque petite glande intra-muqueuse est formé par la réunion de quinze à vingt culs-de-sac tubuliformes qui viennent se résumer le plus souvent en un seul. Ce dernier, très court et un peu plus élargi, monte droit et s'ouvre dans un crypte de Lieberkühn ou, plus exceptionnellement, dans une petite fossette de la muqueuse déprimée en infundibulum large à ce niveau.

Le crypte de Lieberkühn, émissaire de la glande, est revêtu d'un épithélium cylindrique à plateau strié, mélangé de cellules caliciformes : c'est un crypte proprement dit, comme les infundibulums des glandes pyloriques. L'épithélium des tubes sécréteurs est clair, formé de cellules à pied replié, à noyau excavé en cupule, exactement comme celui des cellules glandulaires des tubes sécréteurs pyloriques. Il s'agit également ici de cellules séro-mucipares.

B. — Le groupe *intermusculaire, sous-muqueux* ou *externe*, ne consiste plus dans un simple rang de glandes, mais en des formations glandulaires volumineuses prenant place entre la musculaire muqueuse et l'assise annulaire du muscle intestinal. La totalité de la sous-muqueuse est occupée par ces glandes, entre lesquelles elle

(1) P. SCHIFFERDECKER, Zur Kenntniss der Baues der Schleimdrüsen (*Nachrichten von der Königl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen.*, 1884).

dessine des cloisons connectives enveloppantes. Ces cloisons sont parcourues par des feuillets de fibres musculaires lisses provenant de l'assise externe ou longitudinale de la musculaire muqueuse. Entre les lobes de chaque glande, pénètrent aussi des cloisons incomplètes de tissu conjonctif, dont les principales renferment des pinceaux de fibres musculaires lisses. A ce système musculaire enveloppant, le muscle moteur intestinal général ne prend aucune part. Les agents actifs de l'expression exoglandulaire sont tous fournis par le système moteur musculaire de la muqueuse. La formation glandulaire tout entière, considérée dans ses deux assises, peut donc être envisagée comme une expansion de cette muqueuse.

Tout comme les glandes du groupe intra-muqueux, celles-ci sont des glandes en tubes ramifiés, mais devenus extrêmement nombreux et multifides sur une grande longueur. Tous ces tubes s'étant contournés de mille manières pour se loger dans un espace restreint, il s'ensuit que, sur les coupes, ils sont sectionnés de diverses façons et simulent des acini de glande en grappe. Mais quand un certain nombre de tubes ont été ensemble coupés longitudinalement (comme il arrive surtout au centre des lobules où les tubes viennent se résumer), on voit bien qu'il s'agit de longs doigts de gant s'ouvrant les uns dans les autres, et présentant à leurs confluent successifs de longs épérons caractéristiques répondant à leurs bifurcations, sans pédiculation ni souvent changement de calibre. Le revêtement épithélial est exactement le même que dans l'assise intra-muqueuse. Il se poursuit identique dans tous les tubes ramifiés et dans le tube collecteur, qui s'élève verticalement et perfore la musculaire muqueuse.

Parvenu dans la couche glandulaire intra-muqueuse, ce tube collecteur reçoit, tandis qu'il la traverse, une série de tubules sécréteurs occupant cette couche ; puis il s'ouvre le plus souvent dans une glande de Lieberkühn. En un mot, une glande de l'assise inter-musculaire profonde se comporte comme une glande intra-muqueuse dont la végétation aurait, par quelques-uns de ses tubes sécréteurs, franchi la musculaire muqueuse pour ensuite se ramifier au-dessous d'elle à l'infini. De distance en distance, du reste, les deux assises glandulaires communiquent largement. La sous-muqueuse dissocie ses fibres et une seule et même glande, à ce niveau, occupe tout l'espace entre la ligne des cryptes et le muscle moteur intestinal. Des tubes ramifiés prenant naissance en dedans de la musculaire muqueuse, certains se comportent alors comme ceux des glandes intra-muqueuses, tandis que d'autres franchissent la « muscularis » et vont s'arboriser dans l'assise inter-musculaire, en se mêlant aux culs-de-sac qui ont pris naissance en dehors de cette « muscularis ». La même disposition générale en deux assises s'observe chez le Hérisson et plusieurs autres mammifères.

Glandes duodénales unistratifiées. — Chez d'autres animaux, les glandes duodénales forment une assise unique. Par exemple chez l'Ane, il n'y a point d'assise glandulaire intra-muqueuse : toutes les glandes duodénales sont inter-musculaires. Ces glandes sont moins volumineuses, à culs-de-sac moins arborisés et de lumière plus étroite que chez l'Homme. J'en parle ici parce qu'elles sont intéressantes à deux points de vue. Leurs tubes collecteurs, revêtus d'un épithélium clair identique à celui des tubes sécréteurs, percent la musculaire muqueuse et, dans la ligne des culs-de-sac des cryptes de Lieberkühn, ils se renflent légèrement en ampoule. Puis aussitôt, chacun d'eux s'ouvre sans exception dans un crypte de Lieberkühn. Comme de tels points d'abouchement sont nombreux dans la muqueuse, il en résulte qu'on voit, sous un faible grossissement, une série de renflements clairs au sein de celle-ci, au-dessous de la ligne des cryptes. Ils représentent la couche glandulaire intra-muqueuse arrêtée dans son développement dès le début. En second lieu, l'épithélium glandulaire n'est pas identique dans toutes les glandes, ni même quelquefois dans les différents lobes d'une même glande. Les cellules sont toujours ici à pied replié et claires. Mais dans une glande donnée ou partie de glande, le noyau est refoulé à la base, excavé en cupule comme dans les cellules des tubes sécréteurs des glandes pyloriques du Chien; dans une autre glande ou partie de glande il est central, comme dans les cellules principales des glandes du fond de l'estomac. Ceci peut tenir soit à ce que, l'épithélium étant séro-muqueux partout, il ne fonctionne pas partout en même temps; ou bien aussi jusqu'à un certain point à ce que, dans certaines glandes ou régions de glandes, la fonction mucipare ou la fonction séreuse l'emportent l'une sur l'autre.

D'ailleurs, chez certains animaux, tels que le Rat et le Mouton, toutes les glandes duodénales sont séreuses (1). Chez d'autres, comme

(1) Chez ces animaux, les glandes pyloriques sont des glandes séreuses. Chez le Cheval et l'Ane, les glandes pyloriques sont, comme celles du duodénum, séro-muqueuses avec prédominance marquée du type séreux. Chez le Cochon d'Inde et le Bœuf, l'épithélium des glandes duodénales est franchement mucipare.

Chez tous les animaux, et même chez le Rat où les glandes pyloriques sont des tubes simples tandis que les glandes duodénales sont très ramifiées et forment dès le début une assise épaisse alors que les pyloriques ne constituent qu'un rang de tubes juxtaposés, on est autorisé à rattacher les glandes duodénales à une pure formation de la muqueuse. Car le groupe est toujours compris dans un dédoublement de la « muscularis mucosæ ». Il appartient, en effet, pour cette raison à la muqueuse, dont la couche glandulaire s'est simplement étendue au sein de la musculaire muqueuse — formation tout à fait différente du muscle moteur général et d'autre part limitant la sous-muqueuse. Au pylore du Rat, on voit brusquement la musculaire muqueuse se dédoubler en formant un angle ouvert du côté du duodénum. Dans le sinus de cet angle est comprise la formation glandulaire duodénale. Il n'est

c'est le cas du Lapin, il y a des glandes séreuses, des glandes muqueuses et des glandes mixtes dans le duodénum. On trouve même des glandes qui sont séreuses dans certaines de leurs parties, et mixtes, avec des culs-de-sac mucipares munis de croissants de Giannuzzi, dans d'autres parties (1). Ceci, dans un même groupe de tubes, conglomérés autour d'un seul et même crypte de Lieberkühn. KUCZIŃSKI (2) a décrit aussi, chez le Lapin, des tubes glandulaires exclusivement formés de cellules granuleuses qu'il compare à des culs-de-sac sécréteurs pancréatiques.

Chez l'Homme et aussi chez l'Ane et le Cheval, la muqueuse duodénale est, sur une multitude de points, le siège d'une infiltration lymphoïde ou même de place en place adénoïde vraie en dedans de l'assise des glandes de Brunner. Chez le Rat, le Hérisson, au contraire, la transformation du tissu conjonctif en tissu réticulé ne s'observe qu'exceptionnellement ou pas entre les cryptes de Lieberkühn au niveau de ces mêmes glandes. Quant aux cryptes eux-mêmes, toutes les fois qu'ils sont l'aboutissant d'un ou même de deux ou trois tubes collecteurs brunneriens, ce qui arrive souvent, ils ne présentent jamais d'épithélium pseudo-séreux dans leur partie profonde. Ils gardent le caractère de cryptes purs et on y trouve des cellules caliciformes partout. Celles-ci deviennent souvent, chez l'Ane, très nombreuses et se touchent toutes dans l'ampoule qui reçoit le tube brunnerien. L'épithélium mucipare caliciforme dessine à ce niveau une sorte de collet, auquel fait suite, du côté de la glande duodénale, l'épithélium mucipare différencié à cellules à pied repliées et closes.

Dans les tubes ramifiés des glandes de Brunner, cet épithélium sécréteur s'insère par ses pieds repliés sur une série de petits sillons de la membrane propre, dessinant des dents minuscules sur les coupes. Ici, comme dans les cryptes de Lieberkühn et contrairement à ce qu'on observe sur les glandes pyloriques, la membrane vitrée, excessivement mince, fait corps avec le tissu conjonctif ambiant. Dans les éperons répondant aux bifurcations des tubes, s'avancent les vaisseaux sanguins qui, à ce niveau, forment des boucles. Le long des tubes sécréteurs, ces vaisseaux sont des capillaires décrivant en dehors de la vitrée des mailles enveloppantes. Ils constituent de la sorte pour chaque tube un rets individuel, dont les branches communiquent de tube en tube et donnent à une injection vasculaire des glandes de Brunner une apparence tout à fait caractéristique, bien différente de

donc pas exact de dire avec KUCZIŃSKI, que chez le Rat il n'y a pas continuation des glandes pyloriques avec les duodénales.

(1) RANVIER, Leçons sur le système glandulaire (*Journal de micrographie*, p. 9, 1886).

(2) KUCZIŃSKI, Beitrag z. Histologie d. Brunner'schen Drüsen (*Journal internat. d'Anat. et de Physiol.* t. VII, p. 419, 1890).

celle fournie par les vaisseaux d'une glande racémeuse. Tous ces vaisseaux viennent des rameaux de distribution occupant l'étage supérieur de la membrane celluleuse de l'intestin et communiquent avec ceux de la muqueuse, mais non avec ceux du muscle moteur intestinal (1).

Villosités. — Les villosités intestinales répondant, comme je l'ai fait voir déjà, à une différenciation élevée des bourgeons inter-glandulaires de la muqueuse, sont par excellence les agents de l'absorption intestinale. Chez l'Homme et la plupart des mammifères, elles commencent d'exister immédiatement au-dessous du pylore et se poursuivent dans toute l'étendue du petit intestin. Les dernières siègent sur le bord libre de la valvule iléo-cæcale. Au delà, il n'y a plus d'absorption fonctionnelle, c'est-à-dire alimentaire. Dans toute l'étendue du gros intestin y compris le rectum, on n'observe plus entre les cryptes de Lieberkühn que des bourgeons tout à fait semblables aux mamelons arrondis occupant, chez le Chien, les intervalles des glandes pyloriques. Toutefois, cette règle n'est pas sans exception. MECKEL (2) a observé, chez la Loutre, l'existence des villosités depuis le pylore jusqu'à l'union de l'anus et du rectum.

Je n'ai pas à décrire ici la forme des villosités chez les divers animaux. Je ferai observer seulement que toutes ont pour point de départ des relèvements en surface, constituant essentiellement des lames de configuration générale semi-lunaire, analogues à celles qui forment les corolles des tubes entre les glandes du fond de l'estomac chez le Rat et le Lapin. Dans l'intestin du Rat, toutes les villosités sont

(1) PRÉPARATION DES GLANDES DUODÉNALES. — Chez l'Homme, le Cobaye, le Bœuf, où les glandes de Brunner sont franchement muqueuses, le meilleur moyen de fixation est l'alcool fort. On achève ensuite le durcissement par la gomme et l'alcool. On obtient aussi de bonnes préparations en fixant les fragments d'intestin duodéal avec le liquide de Müller, puis en achevant le durcissement aussi par la gomme et l'alcool. On lave à fond les coupes dans l'eau distillée; puis on les colore à l'aide de l'éosine hématoxylique. La partie des cellules glandulaires renfermant du mucigène se teint alors en bleu pâle; le réseau de travées protoplasmiques séparant les boules de mucigène se colore en rose, et le noyau excavé en cupule prend une teinte violet foncé. On obtient ainsi des colorations tout à fait électives et démonstratives. Les préparations fixées par l'alcool fort sont colorées au picrocarmine ou à la purpurine de RANVIER.

Quand on a affaire à des glandes à cellules séreuses, telles que celles du duodénum du Rat, l'alcool doit être rejeté comme fixateur. On se sert soit du bichromate d'ammoniaque à 2 pour 100, soit de la solution d'acide osmique à 1 pour 100. En effet, l'alcool fait vacuoler les cellules glandulaires qui sont très délicates, et elles se déforment entièrement. On colore après le bichromate ou l'acide osmique avec l'éosine hématoxylique faible; et l'on monte dans la résine Dammar après passage successif dans l'alcool éosiné, l'essence de girofle et celle de bergamote.

(2) MECKEL, Ueber die Villosa des Menschen u. einiger Thiere (*Deutsches Archiv f. die Physiologie*, t. V, p. 163, 1819).

ainsi semi-lunaires (1) : ce sont des festons transversaux, foliacés, dont le bord libre est courbe et convexe et qui présentent à considérer deux faces revêtues par l'épithélium intestinal. Ces festons s'insèrent par un bord droit entre les infundibulums terminant les cryptes de Lieberkühn. Dans le duodénum de l'Homme, le bord libre des villosités (qui sont aussi lamelleuses) présente des découpures d'où partent des festons de hauteur inégale. Chez le Chien (fig. 879), les villosités duodénales sont beaucoup plus hautes et compliquées quant à leur forme. Elles constituent une série de digitations de configuration variable; mais elles se terminent toujours par une insertion en figure de pli, se dégageant comme une lame entre les cryptes de Lieberkühn qui occupent leurs intervalles. L'extrémité libre est renflée en massue. Quand on vient d'enlever un segment du duodénum sur l'animal vivant et qu'on l'ouvre dans la solution physiologique de sel marin à 7 pour 1000,

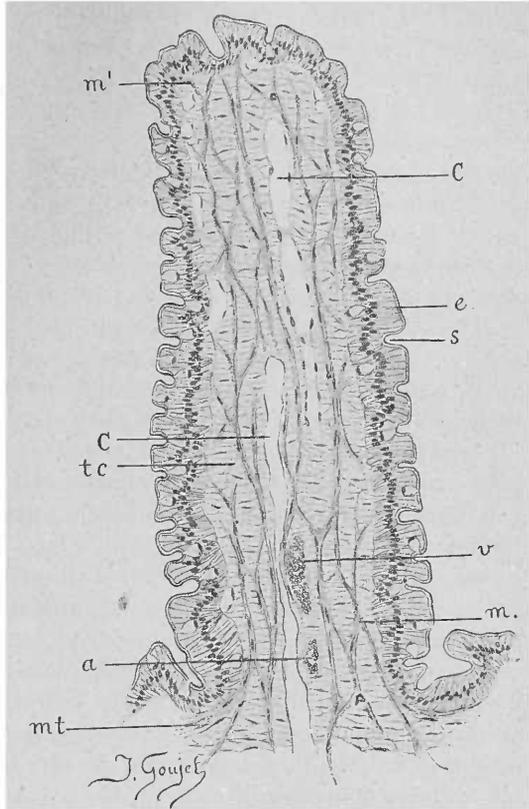


FIG. 879. — Coupe sagittale d'une villosité cylindroïde de l'intestin grêle du Chien, passant par son axe et montrant la coupe du chylifère et le système entier des muscles de Brücke. — Fixation par le sublimé; coloration au picrocarminate des coupes faites au microtome après inclusion dans la paraffine; conservation dans le baume du Canada, après éclaircissement dans l'essence de girofle et l'essence de bergamote. — (Ocul. 1, obj. 4 de Reichert. Chambre claire.)

C, C, chylifère central; — a, coupe de l'artère de la villosité; — v, coupe de la veine efférente; — c, épithélium de revêtement et ses plissements déterminés par l'action des muscles de Brücke; — s, sillons répondant aux plis; — tc, tissu conjonctif du stroma de la villosité; — m, muscles lisses de Brücke; — m', insertions des muscles de Brücke sous l'épithélium; — mt, faisceaux musculaires prenant une direction tangentielle au niveau du pied de la villosité.

(1) RANVIER, Des chylifères du Rat et de l'absorption intestinale (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, p. 621, 19 mars 1894).

on peut répéter sous la loupe l'observation ancienne de LACAUCHIE (1). L'intestin, fendu longitudinalement, se contracte et bientôt de tube creux devient recourbé en sens inverse par suite de l'action lente du muscle moteur intestinal. La surface villose se développe de la sorte ; et l'on peut voir les villosités éprouver toutes, ou à peu près toutes, un mouvement de retrait qui les ride de traits transversaux, parallèles entre eux et perpendiculaires à la hauteur. Ce plissement est dû à la mise en jeu des muscles de BRÜCKE (2), moteurs de la villosité et jouant un grand rôle dans son fonctionnement.

Chaque villosité présente à considérer : (A) son épithélium de revêtement ; (B) la membrane fenêtrée portant celui-ci ; (C) le parenchyme de la villosité comprenant son tissu conjonctif, puis ses vaisseaux sanguins et lymphatiques et ses muscles propres.

A. *Epithélium*. — Chez tous les mammifères, l'épithélium qui recouvre la surface des villosités est constitué de la même façon, par un seul rang de cellules cylindriques à plateau strié, mélangées d'un plus ou moins grand nombre de cellules caliciformes. La cellule à mucus représente ici l'unique différenciation glandulaire des cellules épithéliales entodermiques.

Les cellules à plateau strié sont d'ailleurs les plus nombreuses à la surface des villosités. Dans le duodénum du Chien, sur le pourtour d'une coupe de la villosité sectionnée exactement dans son axe, je n'ai compté que de trente à quarante cellules caliciformes intercalaires. Je n'ai rien de particulier à dire ici de ces cellules à mucus, sauf que jamais je n'ai pu en observer de parfaitement closes, telles que les a décrites PANETH (3). A l'extrémité de la villosité renflée en massue, les cellules caliciformes sont rares ou manquent tout à fait. Elles deviennent de plus en plus nombreuses sur les parties latérales, le pédicule et les festons en forme d'ailes qu'il présente souvent au voisinage des plis interglandulaires où il prend son origine. — Toutes les cellules caliciformes des villosités de l'Homme et du Chien sont renflées en urne dans leur portion mucipare et renferment des boules de mucigène que l'hématoxyline teint en bleu de lin très pâle. Entre ces boules passent des travées de protoplasma. Le noyau occupe le fond du globe et, dans l'axe de l'élément, le pédicule protoplasmique de chaque cellule se poursuit droit et s'insère par sa pointe sur la membrane propre ; il n'est jamais replié sous le globe mucipare,

(1) LACAUCHIE, Mémoires sur la structure et le mode d'action des villosités intestinales (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, p. 1125, 1843).

(2) BRÜCKE, *Sitzungsberg der Wiener Akad., Mathem.-Naturw. Classe*, 1851, Februarheft.

(3) PANETH, Ueber die secernierenden Zellen des Dünndarm-Epithels (*Arch. f. Mikroskopische Anatomie*, t. XXXI, p. 113, 1888).

même lorsque la cellule caliciforme occupe le fond d'un pli déterminé par la contraction des muscles de Brücke.

Quant aux cellules à plateau strié, elles ont la forme de longues pyramides ou de cônes dont la pointe répond au pôle d'insertion, la base à la surface libre. Ce sont des cellules cylindriques types. Elles n'ont point de membrane; je me range, à ce point de vue, complètement à la manière de voir de HEIDENHAIN (1). Le noyau occupe la portion moyenne de chacune d'elles (fig. 880). Au-dessous du noyau (*zone infra-nucléaire*), le protoplasma est granuleux. Au-dessus du noyau (*zone supra-nucléaire*), le corps de la cellule est parcouru par une striation longitudinale interceptée par les mailles allongées d'un réseau de travées protoplasmiques, dirigées suivant la hauteur de l'élément et présentant des granulations sur leurs points nodaux. Ces travées se teignent en rose vif par l'éosine hématoxylique, en jaune orangé par le picrocarminate d'ammoniaque. Entre elles, règne un protoplasma clair et hyalin, analogue au protoplasma intercontractile des fibres musculaires lisses et striées, homogène et très élastique comme ce dernier d'ailleurs. Au-dessous du plateau, la striation protoplasmique se resserre et devient parallèle au plateau, comme l'a bien indiqué NICOLAS (2). Les travées granuleuses se comportent donc, ici, exactement comme les fils différenciés au sein du protoplasma des cellules cylindriques à plateau strié formant la couche superficielle de l'ectoderme dans la peau de l'Ammocète ou de la larve du Triton. Au voisinage du noyau (*zone circum-nucléaire*), le protoplasma devient spongieux, délicat et dessine une zone claire. C'est à ce niveau que se forment en premier lieu, sur les cellules isolées par dissociation dans leur propre plasma, les vacuoles aboutissant à l'issue de boules sarcodiques sur les plans-côtés des cellules, quand on fait agir l'eau ou même l'alcool au tiers.

Le *plateau strié* qui termine la cellule sur son pôle libre a été l'objet de beaucoup d'observations et de discussions. Sur des cellules cylindriques de l'intestin du Chien, du Lapin, du Cheval, etc., isolées par l'alcool au tiers puis colorées par l'éosine soluble dans l'eau, il est aisé de voir que ce plateau forme un disque à surface absolument lisse du côté du corps cellulaire, et dans la substance duquel les travées protoplasmiques longitudinales ne se poursuivent pas. C'est là une formation nettement différenciée du reste de la cellule. Dans le tiers inférieur de l'épaisseur du plateau, il n'y a aucune striation; celle-ci occupe une assise superficielle. La striation résulte de ce que,

(1) R. HEIDENHAIN, Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut (*Archiv. für die gesamte Physiologie des Menschen u. der Thiere. Bonn*, p. 7, 1888, Supplementheft).

(2) NICOLAS, Recherches sur l'épithélium de l'intestin grêle (*Journ. intern. d'Anat. et de Physiol.*, t. VIII, 1891).

dans l'assise superficielle sont engagés, debout et parallèlement les

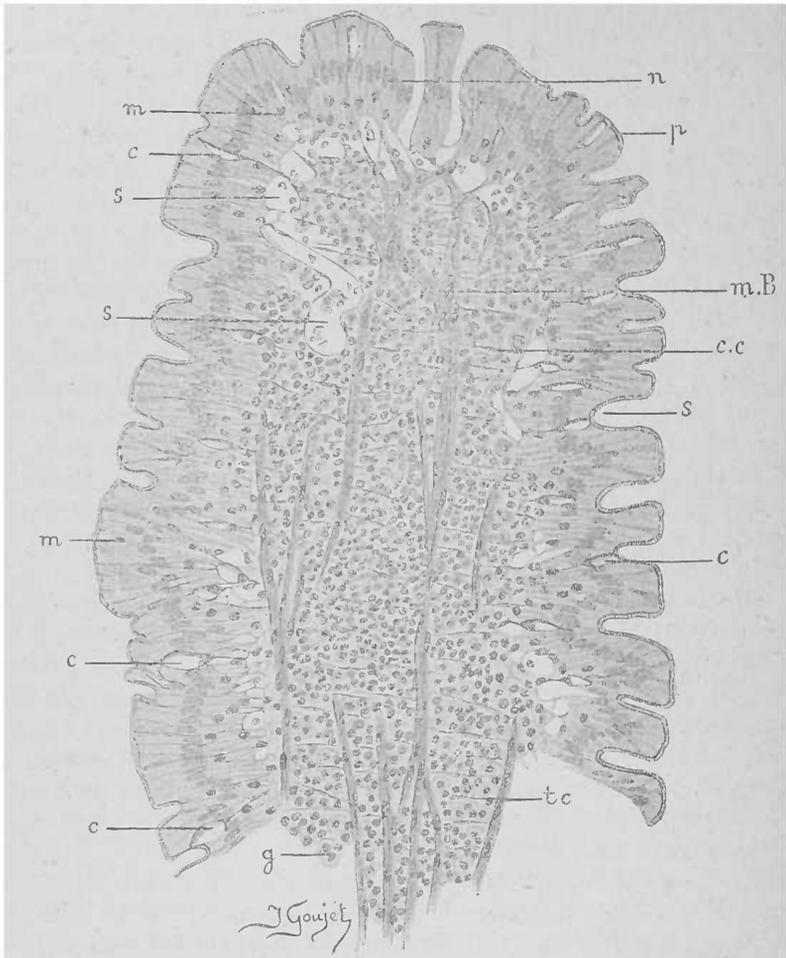


FIG. 880. — Coupe sagittale de la tête d'une villosité de l'intestin grêle du Chien, passant en dehors du chylofère central. Fixation par le sublimé. Coloration à l'éosine hématoxylique; conservation dans le baume au xylol. — (Ocul. 1, obj. 6 de Leitz; chambre claire.)

p, plateau, *n*, noyau des cellules cylindriques à plateau strié; — *c, c, c, c*, cellules caliciformes intercalaires; — *m, m*, cellules migratrices engagées dans l'épithélium de revêtement; — *s, s*, capillaires sanguins sous-épithéliaux; — *m.B*, muscles lisses de Brücke, leur disposition plexiforme et leur insertion au sommet de la villosité; — *n*, sillon répondant aux plis de retrait déterminés par l'action des muscles de Brücke: dans leurs intervalles, les cellules épithéliales se disposent en éventail par suite du rapprochement de leurs pieds, et elles étalent leurs pôles libres; — *tc*, tissu conjonctif de la villosité avec la disposition scalariforme de ses cellules fixes, *cc*; — *g*, cellules lymphoïdes granuleuses.

uns aux autres, une série de petits bâtonnets exactement semblables à ceux qui constituent les racines des cils vibratiles dans l'épaisseur

du plateau d'une cellule ciliée. Dans les deux cas, les bâtonnets se terminent au sein du plateau au-dessus de l'assise profonde de celui-ci et par un petit renflement ovoïde. Ce renflement caractéristique a été signalé dans les cellules à plateau strié de l'intestin du Chien, par MALL (1). Il correspond absolument au renflement terminal des cils vibratiles décrit il y a longtemps par RANVIER.

Il s'agit bien ici de bâtonnets comme je le soutiens depuis longtemps (2), et non pas de canaux poreux traversant la substance du plateau, comme le pensait KÖLLIKER. Une longue macération de la muqueuse intestinale dans l'alcool faible arrive à dissoudre plus ou moins complètement la substance homogène dans laquelle sont engagés les bâtonnets. Si alors on dissocie l'épithélium de la surface et qu'on le traite par une solution aqueuse d'éosine ou par l'hématoxyline de Boehmer, on voit nombre de cellules surmontées d'un rang de cils courts colorés en rouge ou en violet foncé. J'ai fait cette observation dès 1879 sur l'épithélium duodénal du Cheval et de l'Ane. J'ai pu voir aussi tout récemment que, lorsqu'on fixe chez le Chien la muqueuse intestinale par le sublimé, puis qu'on pratique des coupes en série après lavages réitérés à l'alcool et inclusion dans la paraffine, la substance hyaline du plateau se dissout plus ou moins complètement dans certaines cellules (3). Comme avec la méthode précédente, on peut alors observer les bâtonnets dégagés et ressemblant à des cils très courts en saillie sur les plateaux devenus linéaires.

Au point de vue morphologique, d'ailleurs, la cellule cylindrique à plateau strié de la muqueuse intestinale est, tout comme celle de la surface de l'ectoderme tégumentaire de l'Ammocète ou des larves de Triton, etc., une cellule à cils vibratiles modifiée en vertu d'une flexion morphologique secondaire. La portion émergente et active du petit appareil cilié dont le plateau était muni à l'origine, cesse de se développer dès qu'elle n'a plus de fonction à remplir, sans que pour cela la constitution de la cellule, ni même celle de son plateau, change du tout au tout. C'est ainsi que le tégument entier des très jeunes Ammocètes porte des cils vibratiles. Un peu plus tard, quand leur musculature générale s'est bien développée et que le mouvement ciliaire n'a plus de raison fonctionnelle de subsister à la surface de la

(1) J. P. MALL, Die Blut- und Lymphwege im Dünndarme des Hundes (*Abth. der math-phys. Classe. der Kgl. Sächs. Gesellschaft der Wissench. zu Leipzig*, t. XIV, p. 186, et pl. VI, fig. 9).

(2) J. RENAUT, article TISSU ÉPITHÉLIAL du *Dictionnaire encyclopédique des Sciences médicales*.

(3) Le chauffage sur la platine pour faire fondre la paraffine après collage des coupes sur la lame de verre, suivi du traitement par le xylol, me paraissent être les agents de cette dissolution. Il est probable que la substance hyaline du plateau est modifiée par la paraffine et ensuite dissoute avec celle-ci.

peau, on ne trouve plus que des cellules à plateau strié et des cellules à mucus dans la dernière rangée de l'ectoderme stratifié. De même, l'intestin des cyclostomes adultes conserve indéfiniment toutes ses cellules ciliées. Chez les lacertiens et certains chéloniens, on trouve encore des cellules ciliées à la surface des petits plis intestinaux occupant le fond des grands plis (1); toutes les autres sont devenues des cellules à plateau strié. Chez le Poulet à la naissance, il y a encore des cellules épithéliales ciliées dans le cæcum. Enfin, chez les mammifères il n'y a plus une seule cellule ciliée dans tout l'intestin entodermique. La cellule à plateau strié semble donc bien devoir être considérée comme une

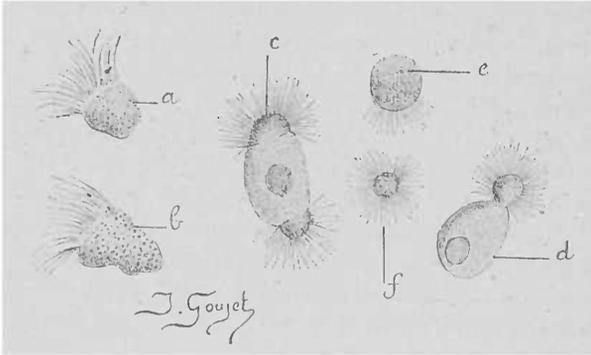


FIG. 881.

a, b, deux cellules à cils vibratiles des fosses nasales de l'Homme, isolées dans le liquide du coryza. (D'après RANVIER). — 750 diamètres. — c, d, cellules chevelues d'une anse intestinale irritée par injection dans l'anse d'une solution de sulfate de magnésie; — d, cellule chevelue sur un seul pôle; — e, cellule chevelue sur ses deux pôles opposés; — e, f, masses protoplasmiques chevelues ne renfermant pas de noyau. (D'après HEIDENHAIN.)

cellule à cils vibratiles modifiée, où la portion émergente et vibratile des cils a avorté.

A l'appui de cette manière de voir, je dois rappeler ici un certain nombre de faits du plus haut intérêt constatés par R. HEIDENHAIN (2) Il a d'abord vu que, dans les diverses cellules épithéliales for-

mant par leur ensemble le revêtement d'une même villosité chez le Lapin, les bâtonnets des plateaux striés ne sont pas tous d'égale hauteur, soit dans des cellules consécutives, soit dans une même cellule. Puis, examinant au bout de quinze minutes le contenu d'une anse intestinale de Chien ou de Lapin dans laquelle il avait injecté une solution de 10 à 20 pour 100 de sulfate de magnésie, de façon à développer une abondante sécrétion par irritation de la muqueuse, HEIDENHAIN a trouvé, parmi les nombreuses cellules épithéliales desquamées et les cellules lymphatiques de divers ordres, des corps tout particuliers qu'il a appelés « Haarzellen » (cellules chevelues). Elles consistent (fig. 881, c, d, e, f) en des masses globuleuses de protoplasma granuleux renfermant un noyau et qui, sur

(1) NICOLAS, Recherches sur l'épithélium de l'intestin grêle (*Journ. international d'Anat. et de Physiol.*, t. VIII, p. 48, 1891).

(2) R. HEIDENHAIN, Beiträge zur Histologie u. Physiologie der Dünndarmsehleimhaut (*Pflüger's Archiv.*, t. XLIII, supp. p. 15).

un seul de leurs pôles ou parfois même sur deux points opposites de leur surface, portent des cils extrêmement longs et ténus. Certaines de ces masses ne renferment pas de noyau : ce sont de simples bourgeons protoplasmiques ciliés. Sur la muqueuse du Cochon d'Inde irritée par l'acide osmique et sur celle du Lapin mise en activité par le sulfate de magnésie, HEIDENHAIN a constaté que les « Haarzellen » se détachent, comme des bourgeons, de la ligne épithéliale de l'intestin. Il a aussi reconnu que l'injection du sulfate de magnésie faite après la mort ne détermine plus la production des « cellules chevelues ».

Je ne puis me prononcer ici sur la nature de ces formations énigmatiques, dans lesquelles le mouvement ciliaire n'a d'ailleurs pas été constaté par HEIDENHAIN. On sait toutefois qu'au début du coryza, les cellules à cils vibratiles peuvent donner naissance à des formes métatypiques tout à fait analogues, observées par RANVIER (1) il y a nombre d'années et sur lesquelles CURT. SCHMIDT (2) a, de son côté, attiré l'attention. Dans les deux cas, il s'agit d'un élément épithélial ramené à l'état embryonnaire ; et le fait a été constaté expérimentalement pour les bourgeons ciliés des cellules de la muqueuse de Schneider par RANVIER, jouissant de propriétés amiboïdes en même temps qu'ils ont conservé une différenciation très haute : le mouvement ciliaire. Le dégagement des bâtonnets du plateau des cellules épithéliales de l'intestin, leur croissance sous forme de longues soies délicates en même temps que la cellule elle-même est ramenée à l'état embryonnaire par l'irritation, constitueraient des modifications tout à fait du même ordre que celles éprouvées dans des conditions analogues par les cellules épithéliales à cils vibratiles des voies aériennes.

Il faut conclure de tout ceci que l'opinion qui fait du plateau strié des cellules intestinales une sorte de « filtre très fin » parcouru par des canaux poreux (3), est plutôt la conséquence de vues *a priori* ou purement physiologiques, que celle des faits qu'on peut constater histologiquement. Sur le plateau strié considéré en tant que « filtre », on sait deux choses. La première est connue de tout le monde : c'est que, lorsque l'intestin renferme de la graisse émulsionnée et que les cellules épithéliales qui ont commencé à l'absorber montrent la zone supra-nucléaire de leur protoplasma bourrée de granulations grasses, on n'en trouve jamais aucune engagée dans le plateau strié. En second

(1) L. RANVIER, *Traité technique d'Histologie* (2^e édition, p. 198). La fig. 74 de RANVIER est remarquablement analogue aux figures de « Haarzellen » publiées par HEIDENHAIN.

(2) CURT. SCHMIDT, Ueber eigenthümliche, aus dem Flimmerepithel hervorgehende Gebilde (*Arch. f. mikr. Anat.*, t. XX).

(3) RANVIER, Des chylofères du Rat et de l'absorption intestinale (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, p. 621, 19 mars 1894).

lieu, HEIDENHAIN (1) a fait voir qu'après l'ingestion de grandes masses d'eau, les cellules épithéliales de l'intestin du Chien portent des plateaux élargis au sein desquels les bâtonnets se montrent plus nets et sont munis d'un petit nodule basal qu'on ne voit pas dans les conditions ordinaires. L'apparition de ces détails peut être rapportée à la diminution de la réfringence de la substance hyaline du plateau englobant les bâtonnets. Ce serait donc cette substance hyaline qui serait hygrométrique, se gonflerait par l'eau et constituerait la voie colloïde parcourue par les cristalloïdes diffusibles absorbés.

Sur leur pôle d'implantation à la surface de la villosité, les cellules épithéliales ne montrent pas le plateau basal si net existant sur toutes les cellules épithéliales de l'appendice iléo-cæcal du Lapin et sur toutes celles qui, chez les autres animaux, recouvrent la tête des follicules clos faisant saillie dans l'intestin. Toutefois, elles reposent sur un pied légèrement élargi et les pieds des cellules consécutives se touchent tous, quelle que soit l'attitude, comme nous le verrons variable avec le relâchement ou la contraction des muscles de Brücke, de la cellule considérée dans la ligne épithéliale. De même, au-dessous des plateaux, les plans-côtés des cellules consécutives sont jointifs : ce sont là les points où les cellules sont unies par la variété résistante du ciment (*ciment polaire*). Mais, à partir du niveau du noyau jusqu'au pied d'insertion, les intervalles des cellules sont occupés par le *ciment interstitiel* mou et même semi-liquide, développable et constituant un véritable chemin de la nutrition. Là, le nitrate d'argent ne se réduit point en noir comme il le fait sur les deux lignes occupées par le ciment polaire. Les cellules consécutives se touchent ou non, suivant que le ciment interstitiel est moins ou plus abondant, ou occupé par des cellules migratrices qui s'y creusent des thèques intra-épithéliales, ou encore qu'il renferme de la graisse à l'état huileux, rejetée dans l'espace intercellulaire par la cellule qui l'a modifiée dans sa zone supra-nucléaire. Du développement variable et souvent inégal du ciment interstitiel à diverses hauteurs, résultent les apparences de « ponts intercellulaires » qu'on observe dans les coupes tangentielles intéressant le revêtement épithélial à mi-hauteur, de façon à montrer la coupe de ses cellules en vue cavalière (2). Les plans-côtés se sont déprimés sous l'influence du gonflement du ciment interstitiel, et les cellules ont une section polygonale curviligne. Elles se rejoignent par leurs arêtes minces. Mais je ne pense pas qu'il s'agisse de ponts établissant entre elles une continuité de substance. Je me fonde en cela sur ce double fait : à savoir que les cellules se dissocient sous l'influence de l'alcool au tiers qui fixe le protoplasma et dissout le ciment, et qu'elles le font

(1) HEIDENHAIN, *loc. cit.*, p. 15.

(2) HEIDENHAIN, *loc. cit.*, p. 21, pl. I, fig. 4.

sans présenter sur leurs plans-côtés de prolongements membraniformes, ni se montrer nulle part liées par ces mêmes plans-côtés. Elles ne sont unies que sur la ligne des plateaux et sur la ligne de base. Isolées, elles se comportent comme des corps élastiques qui reviennent à leur forme quand ils cessent d'être déprimés.

B. *Membrane limitante*. — La ligne épithéliale des villosités repose sur une surface qui paraît continue sur les coupes en série, sauf sur les points où l'on y voit une cellule migratrice engagée. Chez le Chien, le Lapin et tous les mammifères que j'ai étudiés, cette surface se comporte ainsi. Elle ne répond donc point à une membrane fenêtrée. Mais il ne s'agit pas non plus ici d'une vitrée comparable à celle qu'on rencontre toujours, à la surface des plis de l'intestin, chez certains poissons, en particulier chez le Brochet (*Esox lucius*). La vitrée du Brochet est une membrane sans structure, réfringente et à double contour sur les coupes. Ici on ne voit, avec les plus forts grossissements, qu'une simple ligne comme tracée à l'encre. Quand l'épithélium a été chassé ou qu'il s'est soulevé par places, on n'observe sur cette ligne, du côté de l'épithélium, que des cellules lymphatiques émigrées ou des îlots de protoplasma granuleux répondant à l'empreinte des pieds des cellules épithéliales soulevées. Du côté du parenchyme de la villosité, au contraire, on voit soit des noyaux plats doublant de ce côté la ligne de surface, soit le relief extérieur de capillaires sectionnés. Par ce relief, *les capillaires font corps avec la ligne de surface*; et celle-ci me paraît morphologiquement répondre à la vitrée, réduite à une formation pelliculaire : sorte de vernis continu déterminant la ligne d'implantation de l'épithélium. Vus de face, sur une villosité membraniforme dont l'épithélium a été chassé au pinceau (fig. 882, s), les noyaux, doublant immédiatement la ligne de surface, occupent le centre de grandes cellules connectives plates, anastomosées en réseau par leurs prolongements membraniformes, lesquels règnent dans les intervalles des capillaires sanguins. Ceux-ci sont presque toujours, chez le Chien, engagés dans la membrane limitante par une portion de leur paroi qui ne renferme pas de noyaux endothéliaux. Enfin, comme l'a montré R. HEIDENHAIN, la terminaison des fibres de Brücke de la villosité se fait, sous la ligne de surface, par de petits élargissements coniques qui s'étalent ensuite un peu à la façon des pieds des cellules de soutien sur la limitante interne d'une rétine. Le nitrate d'argent ne dessine ici aucun endothélium ni, je le répète, pas même les polygones d'insertion des pieds des cellules cylindriques comme il le fait au niveau des calices des follicules clos de l'appendice iléo-cæcal du Lapin. — Bref, l'insertion de l'épithélium se fait ici sur une vitrée linéaire comme le sont les vitrées embryonnaires.

Le ciment garde entre les cellules consécutives les caractères d'un ciment interstitiel. Si l'on ajoute que les capillaires sanguins engagés

à demi dans la membrane propre sont demeurés embryonnaires (villosités du Rat) (1) et que leur paroi protoplasmique extrêmement

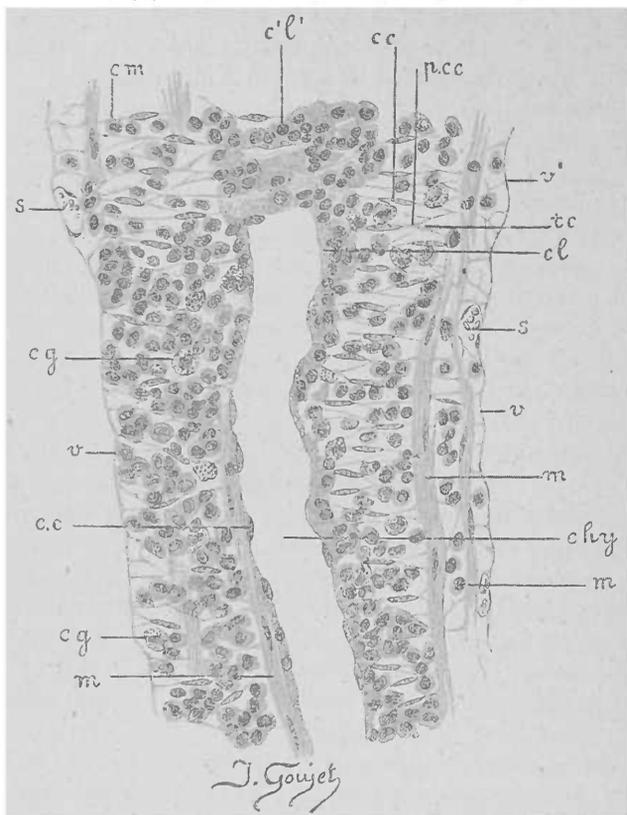


FIG. 882. — Coupe sagittale de la partie moyenne d'une villosité de l'intestin grêle du Chien dépouillée de son revêtement épithélial, et passant par l'axe du chyli-fère central sauf en haut de la figure, où l'on voit de front la paroi de celui-ci doublée d'un amas de cellules lymphoïdes pressées les unes contre les autres.

chy, chyli-fère central; — *ec*, endothélium du chyli-fère central; — *cl*, cellules lymphoïdes accumulées autour du chyli-fère: en *c'l'*, répondant à la surface du chyli-fère, on les voit de front en ordre serré; — *tc*, tissu conjonctif du parenchyme de la villosité; — *cc*, cellules fixes de ce tissu conjonctif et *p. cc*, leurs prolongements: l'ensemble des cellules et de leurs prolongements réalise une ordonnance scalariforme du parenchyme de la villosité; — *m, m, m*, muscles de Brücke; — *v, v, v'*, limitante de la villosité, formant la surface d'implantation de l'épithélium de revêtement de celle-ci; — *s, s*, capillaires sanguins faisant corps avec la limitante; — *cm*, cellules migratrices; — *cg*, cellules lymphoïdes granuleuses

Fixation par le sublimé, coloration au micro-carminate. Obj. 5, ocul. 2 de Nachet. Chambre claire.

mince n'a pas de noyaux du côté de la surface, on est amené à conclure qu'il existe ici un dispositif tout particulier, vraiment com-

(1) L. RANVIER, Des chyli-fères du Rat et de l'absorption intestinale (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, p. 621, 19 mars 1894).

parable à celui qui existe dans l'alvéole pulmonaire et à celui que je décrirai plus loin dans le glomérule du rein. Ce dispositif réalise un dialyseur très délicat, d'épaisseur aussi réduite que le comporte la nature des éléments anatomiques dont il est formé, et devenu aussi perméable que possible à la diffusion, par le maintien tant de la vitrée que de la paroi vasculaire à l'état embryonnaire.

C. Parenchyme de la villosité. — Le parenchyme de la villosité, constitué par le tissu conjonctif renfermant ses vaisseaux sanguins et lymphatiques, et les travées de son réseau musculaire formé de fibres lisses, présente également des caractères embryonnaires. Dans toute la portion supérieure, renflée et véritablement active au point de vue de l'absorption par les villosités, il n'y a pas un seul faisceau de tissu conjonctif ni une seule fibre élastique chez le Rat (RANVIER) (1); j'ajouterai qu'il n'y en a pas davantage chez le Chien. De la couche des grandes cellules rameuses, doublant la ligne de surface, part un réseau de cellules connectives transversales, croisant droit l'axe de figure de chaque villosité. Ce réseau est d'autant plus serré qu'on se rapproche du pied de la villosité, d'autant plus lâche et délicat qu'on remonte de là vers sa tête renflée. — C'est un réseau muqueux type.

Toutefois ce réseau, par son ordonnance régulière, me paraît appartenir au tissu conjonctif modelé. Les corps des cellules sont étirés dans le sens transversal. Ils forment par leur réunion des étages et comme des feuillets réguliers, reliés entre eux suivant la hauteur par des prolongements protoplasmiques plus grêles. De là, sur les coupes axiales l'aspect d'échelons affecté par les cellules connectives entre les vaisseaux ascendants et les fibres musculaires comme l'indique HEIDENHAIN (2). Il s'agit ici initialement, en effet, d'une formation de tissu connectif modelé, telle qu'on la trouve dans les replis de la muqueuse de l'embryon du 3^e mois, telle qu'elle demeure dans les replis de l'intestin des ammaliens, telle aussi qu'elle reste dans les bourgeons interglandulaires de la muqueuse stomacale. Mais, tout en gardant son type, ce tissu connectif modelé s'est adapté au sein des villosités à son but fonctionnel, qui est de servir de milieu à l'absorption. Il a perdu toute sa trame connective. La substance fondamentale est elle-même devenue tout à fait fluide, légèrement trouble et présente les réactions histo-chimiques d'une gélatine extrêmement hydratée. C'est ce milieu que parcourent les vaisseaux, les fibres musculaires lisses, les nerfs de la villosité, et qui renferme une multitude de cellules lymphatiques présentant elles-mêmes plusieurs variétés.

(1) L. RANVIER, *loc. cit.*, p. 622-623.

(2) HEIDENHAIN, Beiträge z. Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut (*Pflüger's Archiv.*, p. 36, suppl., 1888).

Ces cellules lymphatiques sont tellement nombreuses, même hors des périodes de la digestion chez le Chien, qu'elles masquent parfois entièrement le dispositif scalariforme des cellules connectives. Elles occupent les espaces intercellulaires sans toutefois se toucher sous pression de façon à se déformer. Ceci tient à ce que ces espaces sont occupés eux-mêmes par un liquide au sein duquel elles se meuvent librement. Mais toutes ne sont pas des cellules migratrices. Celles-ci

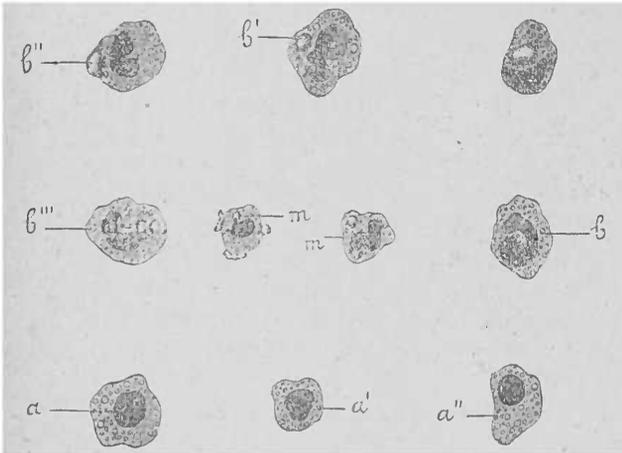


FIG. 883. — Cellules de la série lymphatique occupant le parenchyme des villosités intestinales du Chien (duodénum), prises sur diverses villosités fixées par le sublimate, puis coupées au microtome après inclusion à la paraffine et colorées par le picrocarminate ou l'éosine hématoxylique. — (Ocul. 2, obj. 9 à immers. hom. de Nachet; chambre claire.)

a, a', a'', cellules lymphoïdes granuleuses, dont le protoplasma est bourré de granulations que le picro-carminate teint en jaune d'or; — *b*, cellule rouge à noyau contourné en boudin, et dont le protoplasma, coloré en rouge brique lumineux par l'éosine hématoxylique, est chargé d'hémoglobine empruntée aux globules rouges captés et détruits; — *b', b'', b'''*, cellules rouges renfermant des globules rouges captés et plus ou moins altérés; — *m, m*, cellules migratrices ordinaires emportant des fragments de globules rouges.

de Lieberkühn engagées dans la marge de ces follicules. Ce sont là des cellules du groupe aberrant.

Un grand nombre d'autres forment, dans la villosité, des colonies d'*éléments lymphatiques sédentaires* improprement désignés sous le nom de « cellules fixes » par HEIDENHAIN. Ces éléments particuliers travaillent sur place. Parmi eux, j'ai surtout distingué deux variétés importantes chez le Chien (fig. 883).

La première consiste dans des cellules à noyau arrondi et à proto-

sont très nombreuses (1), et reconnaissables à leur noyau de forme bizarre entouré d'une zone mince de protoplasma hyalin. Ce sont les cellules migratrices qu'on rencontre en abondance, sous la ligne de surface, entre les pieds des cellules cylindriques, leurs plans-côtés ou dans de petites thèques comprises entre ces mêmes pieds. Dans les villosités elles ne fenêtrent pas, ne découpent et ne déforment pas largement les cellules épithéliales comme on le voit au niveau des têtes des follicules clos et des glandes

(1) EBERTH, Wurzburger naturalwissenschaftliche Zeitschrift, p. 23, 1864).

plasma abondant autour du noyau. Ce sont des macrocytes. Le protoplasma est rempli de granulations brillantes et arrondies que le picrocarminate d'ammoniaque colore en jaune d'or comme les grains de zymogène, mais qui diffèrent de ceux-ci en ce que l'éosine les laisse incolores au sein de la masse protoplasmique, qu'elle teint en rose. Ce sont les *cellules lymphoïdes granuleuses*. Leur nombre est très grand. De plus, elles viennent avec prédilection s'accumuler autour du lymphatique central. On en trouve une ou deux rangées en dehors de la ligne épithéliale qui, à elle seule, forme la paroi du chylière. Là, souvent elles se touchent toutes comme si elles étaient venues s'y presser. Ailleurs, elles sont réunies par îlots ou bien disséminées au milieu des cellules migratrices. Entre elles et ces dernières, on trouve tous les intermédiaires. Il s'agit donc de cellules lymphatiques errantes, qui se sont fixées dans le parenchyme de la villosité et qui y exercent des actes d'ordre sécrétoire, aboutissant à la formation d'un matériel de granulations particulières au sein de leur corps protoplasmique de plus en plus développé. (Voy. fig. 882, *cl, cl'*.)

Les cellules de la seconde variété sont beaucoup moins nombreuses que les précédentes. Elles répondent sans doute à certains des « phagocytes » de HEITZMANN (1) et de HEIDENHAIN (2). Un point sur lequel je dois appeler l'attention, c'est que leur protoplasma, réfringent et homogène comme celui des « cellules rouges » de la moelle des os, fournit les réactions histochimiques de l'hémoglobine. Il se colore en rouge brique lumineux par l'éosine et en rouge orangé avec éclat gras par le picrocarminate d'ammoniaque. Le noyau de nombre d'entre elles est bourgeonnant et contourné en boudin, comme celui des cellules décrites dans la moelle rouge des os par BIZZOZERO. Certaines renferment des globules rouges qu'elles ont captés et qu'elles sont en train de transformer. Sur d'autres, on voit ces mêmes globules inclus, morcelés et déjà en partie digérés. Les *cellules rouges des villosités* sont donc des éléments destructeurs des globules sanguins. Il est même probable qu'elles les saisissent et les transforment très rapidement, au fur et à mesure qu'ils tombent dans le tissu conjonctif ensuite des diapédèses continuelles dont le parenchyme des villosités est le théâtre. Car, chez le Chien, où la présence d'innombrables cellules migratrices vraies (microcytes) tant dans le tissu connectif que dans le revêtement épithélial accuse un incessant mouvement diapédétique accompagné, ici comme partout ailleurs, de l'issue hors des vaisseaux d'un certain nombre de globules rouges du sang, je n'ai pour ainsi dire jamais rencontré de globules rouges libres dans le parenchyme des villosités. Tous sont englobés par les cellules rouges.

(1) C. HEITZMANN, Zur Geschichte der Dünndarmzotten (*Sitzungsberichte der Wiener Akademie*, t. LVIII, p. 23).

(2) HEIDENHAIN, *loc. cit.*, p. 41.

A côté de celles-ci, on rencontre d'autres phagocytes sur lesquels HEIDENHAIN a insisté. Ils renferment des débris de cellules migratrices captées. Ces cellules ont des noyaux multiples dont un seul est actif : les autres sont des noyaux de cellules lymphatiques englobés et montrent des signes de dégénérescence chromatolytique. De tels phagocytes sont souvent engagés dans le revêtement épithélial des villosités. Parfois même HEIDENHAIN les a rencontrés à l'intérieur des cellules cylindriques, dans la zone supra-nucléaire. Il semblerait donc que, là aussi, pénétreraient des cellules lymphatiques pour s'y fixer et y exercer des actions destructives comme en plein milieu conjonctif.

Vaisseaux sanguins et chylifères des villosités. — Les villosités intestinales constituent de petits organes spéciaux, bien qu'elles appartiennent à une formation commune : la muqueuse intestinale. Il convient pour cette raison de décrire leurs vaisseaux à part, et aussi leur appareil musculaire. Le dispositif vasculaire sanguin le plus simple et qui peut avec avantage servir de point de départ, est celui des villosités membraniformes, de configuration semi-lunaire et présentant un bord libre régulièrement arrondi. Telles sont les villosités de l'intestin grêle du Rat (*Mus decumanus*) bien étudiées par RANVIER (1), ou celles du Lapin (*L. amicus*) (fig. 884).

De telles villosités représentent les « corolles des tubes » glandulaires de l'estomac simplement plus étendues. Ce sont des plis foliacés tous transversaux, se projetant au-dessus du plan des orifices glandulaires et flottant librement dans la cavité de l'intestin quand celle-ci a été remplie de liquide. Sur ses deux faces, le pli renferme, étendu tangentiellement sous l'épithélium, un réseau de capillaires à mailles étroites. Ce sont des capillaires embryonnaires, dont les plaques endothéliales ne se sont pas différenciées et qui font corps avec la limitante de la villosité. Ils résultent de l'épanouissement d'une artériole unique qui monte droit de la profondeur de la muqueuse, et qui occupe l'axe et le centre de figure du pli. Sur le bord convexe de ce dernier, et engagé comme les autres dans la limitante, règne un *capillaire marginal*, homologue de celui des corolles des tubes de la muqueuse stomacale. C'est un capillaire veineux, dont la constitution est également demeurée ou redevenue embryonnaire. De ce capillaire et des autres naissent deux veines qui occupent à l'opposite l'une de l'autre l'épaisseur et les extrémités du pli. Le système vasculaire sanguin, ainsi constitué, forme un rets de petits vaisseaux enveloppant les lymphatiques, lesquels sont ici l'origine des *chylifères*.

Dans toute villosité membraniforme, aussi bien chez le Rat que chez

(1) L. RANVIER, Des chylifères du Rat et de l'absorption intestinale (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, séance du 19 mars, p. 621, 1894).

le Lapin, l'Ecureuil, etc., les chylifères ont des origines multiples (1). Ils naissent par des bourgeons ampullaires, en doigt de gant ou

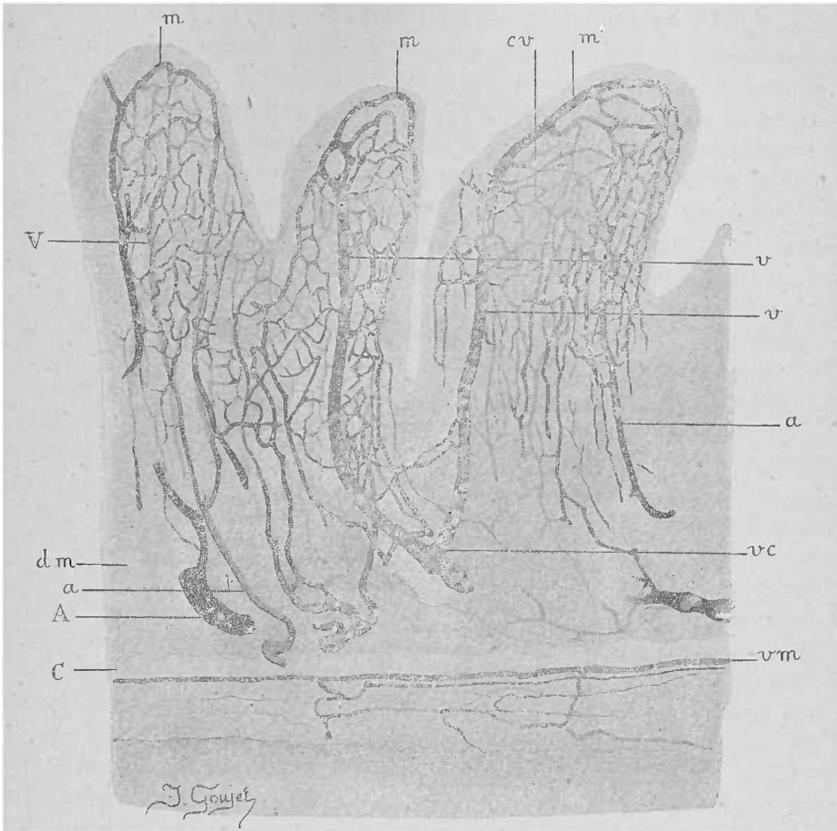


FIG. 884. — Coupe longitudinale un peu épaisse de la muqueuse de l'intestin grêle du Lapin, dont les vaisseaux ont été remplis avec une masse à la gélatine et au carmin. Montage et conservation dans le baume du Canada. — (Ocul. 1, obj. 4 de Leitz; chambre claire.)

A, artère de distribution occupant la partie profonde de la muqueuse; — a, a, artères de petit calibre, ascendantes des villosités; — cv, réseau capillaire des villosités, vu de front sur la face postérieure du pli, qui ici a été sectionné en son milieu; — m, m, m', capillaire marginal; — v, v, veinules faisant suite, dans chaque villosité, au capillaire marginal; — vc, veine collectrice ramenant le sang en retour de deux villosités consécutives; — V, villosité; — dm, derme muqueux; — C, couche connective sous-glandulaire; — vm, vaisseaux de la musculaire muqueuse.

effilés en pointe, rampant de diverses façons au-dessous des vaisseaux sanguins ou s'avançant presque au contact de la ligne épithéliale entre

(1) Ce dispositif du réseau lymphatique se reproduira dans les calices des follicules clos de l'appendice iléo-cæcal du Lapin, qui sont de simples plis circulaires de la muqueuse. C'est sur ce dernier point qu'on peut, à l'aide des injections du mélange osmio-picro-argentique, suivre et déterminer le mieux les origines des chylifères au sein du tissu conjonctif de la muqueuse intestinale.

eux. Parfois décourants pendant un certain trajet le long de cette ligne et en épousant les contours, ils sont *toujours clos à leur extrémité*, ici comme partout ailleurs. Formés de la sorte par des culs-de-sac ou des branches anastomosées, ils se réunissent, s'anastomosent, divergent de nouveau et se résument, à la base de la villosité dans la ligne des cryptes, en une ampoule qui leur sert de collecteur commun. Cette ampoule est ovoïde à grand axe transversal et occupe le pied de chaque pli. De là part un trajet efférent qui descend droit, franchit la musculaire muqueuse et se déverse dans les réseaux lymphatiques de la sous-muqueuse. Tout ce système est constitué par des capillaires lymphatiques sans parois propres et sans valvules, limités seulement, au sein du tissu conjonctif de la villosité, par la mince ligne de leur épithélium découpé en jeu de patience.

Dans les villosités digitiformes renflées en massue à leur extrémité libre comme le sont celles du Chien, le dispositif vasculaire sanguin est assez analogue, mais subit des modifications de détail. Déjà dans les villosités membraniformes de l'intestin du Lapin, qui sont festonnées sur leur bord libre, on peut voir plusieurs artérioles et non plus une seule s'engager dans la villosité. Chez le Chien, les vaisseaux sanguins de distribution montent dans l'épaisseur de la villosité, les veines occupant une situation latérale. Le réseau de capillaires étale le plus grand nombre de ses branches au-dessous de la membrane propre; mais il y en a aussi quelques-uns à l'intérieur de la villosité, au sein du tissu conjonctif. Sous la ligne épithéliale, les capillaires sont engagés à demi dans la ligne de surface.

Ce n'est que tout à fait exceptionnellement que j'ai vu un noyau de leur endothélium doubler cette ligne; en règle, tous sont rejetés sur le côté opposé et répondent à la surface engagée dans le parenchyme connectif. A ce niveau, les cellules fixes du tissu conjonctif prennent appui directement sur la paroi mince du capillaire. Il n'y a pas de périthélium d'EBERTH; les cellules conjonctives partent en des sens multiples et ne semblent pas ordonnées par rapport à la direction du vaisseau.

Le chylifère est central et se termine par un renflement en massue. Il occupe sensiblement l'axe de la villosité digitiforme. Sa paroi est formée uniquement par l'endothélium; elle est doublée par une accumulation de cellules lymphoïdes granuleuses dont j'ai déjà parlé, et qui souvent confinent à l'épithélium en se touchant toutes ou à peu près. Le trajet lymphatique ainsi constitué descend droit vers le pédicule de la villosité et là il se renfle en ampoule. Quand on a distendu et, en même temps, fixé la villosité par le mélange osmio-picro-argentique, on voit seulement alors quelle est l'importance du renflement. L'ampoule collectrice est énorme; il n'y a point de vaisseau sanguin engagé dans

la paroi intestinale qui approche de son diamètre. Elle refoule à droite et à gauche l'extrémité supérieure des cryptes de Lieberkühn, et constitue un véritable réservoir d'où partent des trajets lymphatiques gagnant la sous-muqueuse. Tout ce système de vaisseaux lymphatiques est formé de trajets ayant la constitution de capillaires vrais. Il affecte avec l'appareil moteur de la villosité des connexions très intéressantes.

Muscles des villosités; fibres musculaires lisses de Brücke. — Nous verrons un peu plus loin que le muscle moteur de la muqueuse (*muscularis mucosæ*) envoie, ici comme dans la muqueuse gastrique, une série de relèvements de son assise annulaire dans toute l'épaisseur de la couche des cryptes de Lieberkühn. L'appareil moteur des villosités (fig. 885) représente morphologiquement l'expansion de ces relèvements musculaires au sein des bourgeons inter-glandulaires, ici tout aussi bien que dans la muqueuse stomacale. Mais cette expansion, comme la villosité elle-même qui n'est qu'un bourgeon inter-glandulaire très développé, s'est compliquée au point de paraître, de prime abord, indépendante du réseau musculaire intra-muqueux

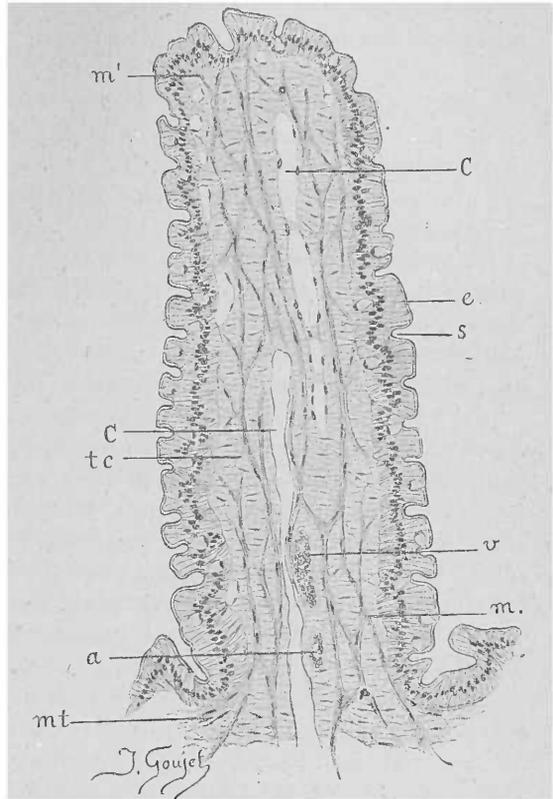


FIG. 885. — Coupe sagittale d'une villosité cylindroïde de l'intestin grêle du Chien, passant par son axe et montrant la coupe du chylifère et le système entier des muscles de Brücke. — Fixation par le sublimé; coloration au picro-carminate des coupes faites au microtome après inclusion dans la paraffine; conservation dans le baume du Canada après éclaircissement dans l'essence de girofle et l'essence de bergamote. — (Ocul. 1, obj. 4 de Reichert. Chambre claire.)

C, C, chylifère central; — a, coup de l'artère de la villosité; — v, coupe de la veine efférente; — e, épithélium de revêtement et ses plissements déterminés par l'action des muscles de Brücke; — s, sillons répondant aux plis; — tc, tissu conjonctif du stroma de la villosité; — m, muscles lisses de Brücke; — m' insertions des muscles de Brücke sous l'épithélium; — mt, faisceaux musculaires prenant une direction tangentielle au niveau du pied de la villosité.

général. En réalité, elle lui est toujours reliée par son pied, occupant celui-là même de la villosité considérée.

Le pied rétréci de chaque villosité est parcouru, chez le Chien, par un réseau de fibres lisses formant sur une courte hauteur un rets à mailles allongées et relativement épaisses. C'est là un *feuillelet fenêtré*, constitué par des rubans de cellules musculaires qui passent et repassent d'un ruban à l'autre. Dans ces rubans, les fibres lisses sont parallèles entre elles et disposées sur une seule rangée, soudées entre elles par le ciment intercellulaire comme dans la paroi d'une artériole, à la direction près. Le feuillelet fenêtré entoure le pied du chylofère central, et les vaisseaux sanguins afférents s'engagent dans ses mailles. Il en part des pinceaux ascendants de fibres musculaires lisses qui montent dans la villosité, et des faisceaux descendants dont la plupart prennent un trajet oblique tangentiel à la surface générale de la muqueuse, puis se continuent avec le réseau musculaire de celle-ci.

De leur côté, les fibres musculaires ascendantes forment des rubans de cellules musculaires lisses dont les unes, plus voisines de la ligne épithéliale, continuent pendant un certain parcours à intercepter des mailles de plus en plus allongées, et dont les autres, groupés en plusieurs faisceaux longitudinaux sur le pourtour du chylofère central, ne communiquent plus que peu ou point du tout entre eux. Ce sont des faisceaux musculaires parallèles et tous ascendants. Chemin faisant, les uns et les autres dégagent des travées musculaires minces qui montent obliquement et qui, parfois réduites à une seule et longue cellule musculaire, vont s'insérer à la limitante, entre les capillaires ou sur la paroi de ces vaisseaux engagés dans le tissu conjonctif de la villosité. Là, ils se terminent par de petits élargissements en entonnoir renversé que HEIDENHAIN (1) considère à tort comme des fibres tendineuses spéciales. Il ne s'agit ici certainement point de faisceaux conjonctifs et pas davantage de fibres élastiques, mais bien d'une substance fondamentale particulière, prolongement de celle qui constitue le ciment intercellulaire des travées, et des rubans musculaires formés de plusieurs cellules parcourant le tissu conjonctif de la villosité. Au sein de ce dernier, les fibres musculaires servent d'appui aux expansions des cellules conjonctives qui croisent, en général, transversalement leur direction. Ces mêmes cellules s'ordonnent régulièrement par rapport aux travées musculaires les plus épaisses comme pour leur former des gaines, disposition sur laquelle a insisté BASCH (2). — Au niveau du renflement répondant à la tête de la villosité, les fibres musculaires reforment un réseau de mailles enveloppant l'ampoule terminale du

(1) R. HEIDENHAIN, *loc. citat.*, p. 34.

(2) BASCH, Die ersten Chyluswege und die Fettresorption (*Sitzungsber. der Wiener Akad. math. naturw. Classe*, t. LII, fasc. 2, p. 621, 1870).

chylifère, comme l'a indiqué MALL (1). Mais tout aussi bien que les fibres montantes longitudinales, ce réseau envoie une série de trabécules musculaires s'insérer sur la ligne épithéliale. Celle-ci devient de la sorte solidaire des muscles dans toute l'étendue de la villosité et sur tout son pourtour.

La mise en jeu de ce petit appareil musculaire modifie la forme de la villosité et exprime son contenu vers sa base.

1° Le sens prépondérant de toutes les fibres étant parallèle à la hauteur de la villosité, leur contraction raccourcit celle-ci. Elle le fait en télescopant la villosité sur elle-même comme une lunette qu'on replie. Les plis sont tous transversaux, perpendiculaires à la hauteur de la villosité. Sur les coupes de celle-ci faites bien dans son axe, la ligne épithéliale devient élégamment festonnée. Elle semble porter une série de groupes flocculeux dont le pied répond au sommet de chaque pli. Là, les cellules cylindriques sont allongées et groupées en éventail. *Leur surface, à ce niveau, se développe et s'étend pour l'absorption.* Les intervalles de ces déploiements successifs répondent au fond des plis et aux insertions sur la limitante d'un pinceau de fibres lisses. Ces insertions se font probablement toutes à la même hauteur pour un même étage de la villosité: du moins, la direction exactement transversale de tous les plis régnant avec une épaisseur égale tout autour de la villosité suppose une telle insertion, bien qu'elle ne se montre pas histologiquement avec évidence. Ici donc, une observation physiologique vient au secours de l'analyse histologique.

2° En même temps que la contraction musculaire étale au maximum la surface épithéliale au-dessus des plis, elle vide le chylifère central. Par rapport à ce dernier, l'appareil musculaire constitue une bourse contractile dont le fond, disposé en réseau enveloppant, exprime l'ampoule terminale du lymphatique et chasse son contenu vers le réservoir basal. En même temps, le chylifère se raccourcit par la contraction de ses fibres musculaires longitudinales satellites. Enfin, comme sur le pied de la villosité toutes les fibres musculaires s'écartent, pour passer tangentiellement dans la muqueuse, en dessinant une sorte de cône ouvert en bas traversé par le chylifère, leur contraction s'opère à ce niveau de façon à ouvrir à plein débit ce chylifère avec lequel elles font corps. Cette disposition des fibres musculaires à l'union de la villosité avec la couche glandulaire de la muqueuse, explique tout naturellement ce fait que jamais, sur le pied d'une villosité revenue au maximum sur elle-même, on ne voit la lumière du chylifère effa-

(1) J.-P. MALL, Die Blut und Lymphwege in Dünndarm. des Hundes (*Abth. d. math.-physik. Classe d. Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften zu Leipzig*, t. XIV, n° 4, 1887).

cée. KULTSCHITZKI (1) donnait une explication un peu différente : il pensait que les travées musculaires dessinent toutes, en fin de compte, un arc ouvert du côté de la surface de la villosité et dont le plein seul adhère à la paroi du chylifère. La contraction d'un pareil arc ne pourrait, en effet, qu'élargir la lumière du trajet lymphatique central. Mais la disposition arciforme indiquée par KULTSCHITZKI n'existe certainement pas dans les villosités du Chien, ni dans celles de l'Homme ; tandis que celle que je viens d'indiquer est évidente sur n'importe quelle coupe légèrement oblique et intéressant surtout la surface du parenchyme des villosités duodénales (voy. fig. 885, *mt*).

Rôle des villosités dans l'absorption intestinale. — La surface intestinale n'est jamais, durant la vie, qu'en rapport médiate avec le contenu de l'intestin. Si l'on fend longitudinalement une anse enlevée sur le vivant et appartenant soit au duodénum, soit au jéjuno-iléon, au bout de peu d'instant la contraction du muscle moteur général a transformé la gouttière creuse en une autre, courbée en sens inverse et dont la concavité répond à la surface péritonéale. Le contenu de l'intestin, même pâteux ou semi-liquide tel qu'il est dans le duodénum, se sépare de la surface intestinale complètement, sans y laisser une parcelle chymeuse adhérente. Le chyme ne mouille pas l'épithélium intestinal. La mince pellicule formée par le mucus de la surface forme ici l'obstacle au contact direct, tout comme dans l'estomac. Mais cette pellicule est, en revanche, facilement pénétrée par la bile, qui l'imprègne en lui donnant une coloration verdâtre. Il suit de là qu'avant d'aborder les villosités, les substances qui doivent être absorbées sont obligées de diffuser au travers de la couche de mucus protectrice, ou bien de la traverser mécaniquement.

Le mouvement de diffusion s'opère avec facilité quand il s'agit de l'eau qui pénètre le mucus en le gonflant, ou bien des cristalloïdes dont l'action est tout à fait analogue. Le liquide aborde alors les villosités et est rapidement absorbé par elles (2). On ne voit pas, dans ce cas, les traits du ciment de charpente unissant les plateaux des cellules épithéliales devenir plus larges. En revanche, l'épaisseur du plateau lui-même s'accroît et l'on y distingue mieux, comme je l'ai déjà dit, les bâtonnets et leur nodule terminal. Le plateau se comporte donc comme un petit dialyseur. Sa substance hyaline, servant de voie à la diffusion de l'eau ou des cristalloïdes en solution dans l'eau, se gonfle

(1) KULTSCHITZKI, Beitrag zur Frage über die Verbreitung der glatten Muskeln in der Dünndarmschleimhaut (*Arch. f. mikrosk. Anatomie*, t. XXXI, p. 15, 1887).

(2) Chez le Chien, HEIDENHAIN (*loc. cit.*, p. 59) a compté en moyenne 2500 villosités par centimètre carré de la muqueuse de l'intestin grêle. Il a calculé que ce centimètre carré absorbe 16 centimètres cubes d'eau par minute. Chaque villosité absorbe donc pendant le même temps 0,0064 de centimètre cube.

et devient moins réfringente ; c'est pourquoi l'on voit alors mieux les bâtonnets. Le plateau franchi, l'eau et les solutions cristalloïdes, après avoir pénétré dans la portion supra-nucléaire des cellules épithéliales cylindriques, ne tardent pas à passer dans leurs intervalles. C'est alors le ciment interstitiel, intermédiaire aux pieds des cellules, qui leur fournit un chemin colloïde où elles continuent à diffuser pour de là pénétrer facilement dans le tissu conjonctif de la villosité (1).

Cette absorption de l'eau et des substances diffusibles qu'elle peut tenir en solution se fait avec des élections toutes particulières. Pour démontrer que le plateau des cellules cylindriques constitue un dialyseur électif, il suffit de rappeler cette constatation d'HEIDENHAIN : à savoir que la résorption des solutions salines se fait en partie contrairement aux lois de l'osmose et de la diffusion. D'autre part, certaines toxines, par exemple le poison de la Vipère, ou bien ne sont pas résorbées, ou bien sont modifiées par les cellules épithéliales de façon à devenir inoffensives. La deuxième hypothèse, celle d'un pouvoir transformateur ou d'une sorte de digestion intercellulaire des substances qui viennent d'être absorbées par l'épithélium, est, du reste, fortement appuyée par les faits qu'on peut observer à propos de l'absorption des graisses dans l'intestin grêle.

Au sujet de cette question qui a donné lieu à des travaux et à des controverses innombrables, je prendrai pour point de départ les observations de RANVIER (2), parce qu'elles sont à la fois les plus récentes et les plus instructives au point de vue histologique. Il est facile de constater, sur les villosités fixées par l'acide osmique chez le Rat mis à jeun deux jours, puis nourri ensuite deux jours exclusivement de noix sèches et d'eau, que tous les éléments cellulaires entrant dans la constitution de la villosité, sauf les fibres musculaires et les cellules caliciformes, sont chargés de gouttes graisseuses occupant leur protoplasma. Les cellules cylindriques à plateau strié, les cellules connectives rameuses doublant la limitante, les cellules endothéliales des capillaires embryonnaires et celles des chylofères, toutes les cellules lymphatiques enfin en sont gorgées. J'ajouterai que les cellules fixes de la couche sous-glandulaire de la muqueuse et, à un haut degré, ses cellules lymphoïdes, en renferment également. En revanche, *aucune des cellules des glandes de Lieberkühn n'en laisse apercevoir une seule dans son protoplasma*. Les glandes tubuleuses de la muqueuse intestinale restent donc étrangères à l'acte de l'absorption de la graisse par la paroi.

(1) SCHIFFER, cité par R. HEIDENHAIN (*loc. citat.*, p. 49).

(2) RANVIER, Des chylofères du Rat et de l'absorption intestinale (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, séance du 19 mars, p. 621, 1894).

Le plateau strié des cellules cylindriques ne renferme jamais aucune granulation grasseuse. Et pas davantage on n'en voit d'engagées dans les lignes de ciment polaire réunissant les plateaux entre eux, ni dans les interlignes de ciment répondant aux plans-côtés des cellules au-dessus de la rangée des noyaux épithéliaux. La graisse n'a donc pas franchi le revêtement épithélial par la voie du ciment. Mais elle a certainement pénétré par celle des plateaux : attendu qu'on trouve une foule de granulations grasseuses très fines rangées en série au-dessous du plateau, entre les mailles longitudinales du protoplasma de la zone supra-nucléaire de chaque cellule. La difficulté consiste à savoir comment s'est effectuée cette pénétration. Les auteurs qui, comme actuellement encore RANVIER, pensent que le plateau des cellules cylindriques est parcouru par de fins canaux poreux, admettent que la graisse très finement émulsionnée dans l'intestin peut passer par les canalicules du filtre. Mais le passage serait instantané, brusque comme l'est l'ascension d'un liquide quelconque dans un tube capillaire de calibre extrêmement réduit. Ceux qui, au contraire et je crois avec raison, admettent que la striation du plateau est due à des bâtonnets noyés dans une substance homogène, soutiennent plutôt avec KREHL (1) que la graisse est au préalable saponifiée dans le tube digestif, pénètre le plateau par osmose, puis est ensuite ramenée à l'état de graisse par l'action du protoplasma. Quant à l'opinion des auteurs qui voient dans les bâtonnets du plateau des agents de préhension des graisses au dehors et qui pensent que les gouttelettes émulsionnées, saisies de la sorte, sont conduites dans le protoplasma cellulaire par un mouvement propre des bâtonnets (2), je n'ai pas à la discuter ici parce qu'il s'agit d'une hypothèse n'ayant pour base aucun fait expérimental. Ce qu'il faut conclure, c'est que nous ne savons pas du tout comment, par quel procédé physiologique, ni sous quelle forme la graisse franchit le plateau des cellules cylindriques de l'intestin pour pénétrer dans leur intérieur.

Le fait capital, bien mis en lumière par RANVIER, c'est que les très fines granulations grasseuses, disposées en files dans l'intervalle des travées longitudinales du protoplasma des cellules à plateau strié, subissent au sein de cette zone protoplasmique externe une modification progressive. Elles arrivent, en effet, les unes après les autres dans la zone hyaline située immédiatement au-dessus du noyau, non plus sous forme de granulations sphériques et toutes sensiblement de même

(1) KREHL, Ein Beitrag zur Fettresorption (*Archiv. für Anat. u. Physiologie, Anat. Abh.*, 1890).

(2) THANOFER, Beiträge zur Fettresorption und histologischen Structur der Dünndarmzotten (*Pflüger's Arch.*, t, VIII). L'opinion de THANOFER a été adoptée ou plutôt exagérée par LANDOIS (*Traité de Physiologie*, §. 191).

diamètre, mais bien sous celle de *gouttes huileuses* d'inégal volume résultant manifestement de la confluence entre elles des petites granulations figurées. Puis, juste au niveau du noyau de chaque cellule, les gouttes huileuses émigrent toutes par les plans-côtés dans les lignes de ciment interstitiel, qu'elles occupent jusqu'à la membrane limitante. Au-dessous du noyau, le protoplasma des cellules épithéliales n'en renferme plus une seule. — Sur les coupes sagittales ou transversales des villosités, on voit aussi la graisse, noircie par l'acide osmique, former de petits fuseaux allongés entre tous les pieds des cellules épithéliales dans la moitié inférieure de l'assise; tandis que dans la moitié supérieure de celle-ci, au-dessus des noyaux, les cellules renferment des granulations graisseuses. Quand on observe la ligne épithéliale de front, dès qu'en abaissant l'objectif on voit les noyaux, on voit aussi régner entre les cellules des traînées granuleuses, noires et très réfringentes, répondant aux espaces du ciment interstitiel de la zone profonde occupés par de la graisse et par des cellules migratrices plus ou moins nombreuses, renfermant elles aussi des grains graisseux.

Chaque cellule épithéliale à plateau strié absorbe donc par son plateau une certaine quantité de graisse. Celle-ci, d'abord disposée dans la zone superficielle et fibroïde du protoplasma sous forme de granulations régulières, y subit une sorte de digestion qui la ramène à l'état de graisse liquide. C'est dans cet état qu'elle aborde la zone hyaline supra-nucléaire du protoplasma. Il est facile de voir que cette zone renferme de nombreuses vacuoles, indicatrices d'un mouvement protoplasmique plus ou moins actif. Selon toute vraisemblance aussi, c'est ce mouvement qui mobilise, puis rejette les gouttes huileuses dans les lignes de ciment, entre les pieds des cellules épithéliales. Là, cette graisse peut être facilement enlevée et transportée dans le parenchyme de la villosité par les cellules migratrices; mais il y a un procédé beaucoup plus simple et plus immédiat pour l'y conduire. J'ai fait voir plus haut qu'en se contractant, les fibres musculaires de la villosité sillonnent sa surface d'une série de plis transversaux parallèles. La convexité de chaque pli répond alors à des cellules qui, sur les coupes, se montrent disposées en éventail tout comme dans les « groupes flocculeux ». Les pôles libres de toutes les cellules d'un même groupe sont étalés au maximum et présentent une surface élargie pour l'absorption; tous leurs pieds, au contraire, sont rapprochés et même le sont sous pression, comme l'indiquent les déformations du noyau de certaines cellules. En se rapprochant, ces pieds chassent nécessairement la graisse des lignes de ciment dans le parenchyme de la villosité. Nous sommes en présence de phénomènes très comparables à ceux qui se passent dans une glande dont le matériel sécrétoire est élaboré au sein du protoplasma, mobilisé ensuite hors de la cellule par les

mouvements protoplasmiques (excrétion exo-cellulaire), puis enfin expulsé en bloc par un appareil moteur annexe (excrétion exo-glandulaire). Seulement, ici, cette expulsion ne se fait pas sur la surface libre, mais bien sous la surface d'insertion des cellules épithéliales. Les villosités constituent jusqu'à présent le seul exemple d'organes où s'effectue un mouvement de *sécrétion interne* dont le processus soit quelque peu connu.

Parvenues dans le tissu conjonctif de la villosité, les gouttelettes de graisse sont immédiatement saisies par les éléments du groupe lymphatique, en particulier par les cellules granuleuses. Mais elles sont aussi captées et modifiées par les cellules du tissu conjonctif qui, ici, sont jeunes et actives, et par les cellules endothéliales des vaisseaux sanguins et lymphatiques. Dans les villosités comme dans le lobule hépatique et le glomérule rénal, les capillaires sanguins sont embryonnaires; leur endothélium, réduit à une lame granuleuse de protoplasma, est capable d'absorber les particules figurées et de les transformer par des actions de digestion intra-cellulaire d'ordre « phagocytaire », comme on dit aujourd'hui. Quoi qu'il en soit, l'observation de RANVIER, bien que purement histologique, me paraît avoir une grande portée physiologique. Elle explique non seulement le passage d'une certaine quantité de graisse dans les racines de la veine porte constaté par les physiologistes, mais encore elle rend compte de la résorption de la graisse en général par les capillaires sanguins.

Après avoir subi une série de modifications au passage dans le protoplasma des diverses cellules fixées du parenchyme de la villosité, ou bien après avoir été captées par les cellules lymphatiques et transportées au loin (dans la sous-muqueuse, par exemple), les particules graisseuses finissent en majeure partie par rentrer soit dans les ou le chylifère des villosités, soit dans les trajets lymphatiques parcourant le tissu conjonctif de la muqueuse. Outre l'expression concentrique vers ce chylifère, déterminée par la contraction des muscles de Brücke, il existe, pendant le repos musculaire de la villosité, un balayage continu de ses espaces conjonctifs par le courant plasmatique dirigé des capillaires sanguins, où la pression est relativement haute, vers le lymphatique central où cette même pression est à peu près nulle. De la sorte, les gouttelettes graisseuses libres sont naturellement amenées en grande majorité vers le chylifère central, dont l'endothélium actif peut les capter directement. En outre, ce chylifère est le point de rassemblement des cellules granuleuses, qui le doublent sur deux ou même trois rangs. Ces cellules, pendant la digestion des graisses, sont remplies de granulations que l'acide osmique teint en noir, et qu'elles livrent progressivement au chylifère par l'intermédiaire de ses cellules endothéliales. Une fois

tombées dans la lymphe, les gouttes huileuses ne tardent pas à s'émulsionner sous l'influence de celle-ci. Car, ainsi que l'a montré RANVIER, il suffit d'agiter de l'huile fluide avec un peu de lymphe pour voir se former rapidement des corpuscules graisseux, identiques à ceux du chyle. Une propriété générale de l'endothélium lymphatique est d'ailleurs de séparer du milieu ambiant certains corps gras, et de les rendre à la lymphe sous forme d'une graisse diffusible ayant les réactions de la myéline et comme cette dernière aussi probablement phosphorée (1).

Il résulte de tout ceci que, tout compte fait, les villosités se comportent à peu près comme des glandes. Leur épithélium prend dans l'intestin une série de produits ; il les modifie au passage et les restitue modifiés au milieu intérieur, tout comme le feraient certaines glandes à sécrétion exclusivement interne. Le dialyseur d'entrée est constitué par la ligne des plateaux striés. En revanche, dans le duodénum et le reste de l'intestin grêle, les cryptes de Lieberkühn paraissent exclusivement destinés à une sécrétion ordinaire, surtout séreuse et accessoirement zymogène. En rapport avec l'activité sécrétoire dévolue aux cellules à plateau strié, sont probablement les corps particuliers désignés par R. HEIDENHAIN (2) sous le nom d'« enclaves ». Ceux-ci consistent en des grains spéciaux, surtout abondants chez le Cochon d'Inde et le Lapin dans la zone supra-nucléaire des cellules cylindriques à plateau strié de la surface des villosités. Le carmin aluné teint ces grains en rouge à leur centre. A leur périphérie, ils sont entourés d'une zone homogène que l'acide picrique colore en jaune. Ils augmentent de nombre chez les animaux pilocarpinisés : c'est-à-dire dans les cellules ayant été le siège d'un mouvement très actif. HEIDENHAIN regarde ces productions comme des débris de leucocytes migrants engagés dans l'épithélium, puis morts. De son côté, NICOLAS (3) les considère avec plus de raison comme les produits de l'activité sécrétoire des cellules à plateau strié. Ils disparaissent totalement dans la période d'absorption des graisses et redeviennent de plus en plus nombreux pendant le jeûne. NICOLAS a fait à leur sujet une hypothèse : il suppose que ces grains sont élaborés afin de servir

(1) RANVIER, Sur une substance colloïde myélinoïde élaborée par les lymphatiques à l'état normal (*Académie des Sciences*, 24 février 1896).

(2) R. HEIDENHAIN, *loc. citat.*, p. 22). La muqueuse intestinale est fixée par l'acide picrique en solution concentrée. Puis on durcit dans l'alcool ; on colore en masse par le carmin aluné ; on déshydrate dans l'alcool picrique. Enfin, on inclut dans la paraffine et on fait des coupes en série. Ce procédé, à cause des manipulations nécessaires pour débarrasser les coupes de la paraffine, est passible de beaucoup de critiques, on le conçoit.

(3) A. NICOLAS, Recherches sur l'épithélium de l'intestin grêle (*Journal intern. d'Anat. et de Physiol.*, t. VIII, p. 1, 1891).

de substratum à la fixation des corps gras sous forme de granulations graisseuses figurées, après qu'ils ont été absorbés par le plateau strié à l'état de savons. Je crois que l'étude des « enclaves » d'HEIDENHAIN n'est pas assez avancée pour permettre des conclusions quelconques, même provisoires. Il faut aussi savoir que, dans le protoplasma des cellules lymphatiques, des cellules du tissu connectif, etc., on rencontre des corps réfringents, intermédiaires aux graisses vraies colorables en noir par l'acide osmique, et qui, eux, se colorent en rouge par la safranine, ou bien en rouge brique par l'éosine comme l'hémoglobine et les granulations éosinophiles. Il se pourrait très bien que les « enclaves » fussent des productions du même genre. On ne sait d'ailleurs pas si elles existent dans les cellules épithéliales de l'intestin fixées vivantes, puis dégagées par dissociation, sous la même forme où on les trouve dans les préparations faites par inclusion dans la paraffine (1).

Régénération de l'épithélium de la surface de l'intestin. — Je dirai maintenant un mot du renouvellement des cellules épithéliales des villosités. Un fait sur lequel tous les observateurs sont d'accord, c'est qu'on n'en trouve jamais aucune en voie de division indirecte. En revanche, le fond des glandes de Lieberkühn renferme toujours un certain nombre de cellules contenant des noyaux en cours de partage. Toutes les figures mitosiques qu'on rencontre à ce niveau sont des figures de juxtaposition, occupant le voisinage du pôle libre de la cellule qui se divise. Les cellules ainsi nouvellement formées s'insinuent ensuite comme des coins dans la ligne épithéliale, refoulant par conséquent en haut les cellules épithéliales déjà existantes. Celles-ci subissent donc une sorte de glissement élévatoire le long de la paroi du crypte, et arrivent ainsi chacune à leur tour sur la villosité. Le fond des glandes de Lieberkühn de l'intestin duodéal et grêle peut donc être considéré comme une sorte de matrice où se forment les éléments destinés à renouveler l'épithélium de revêtement de la surface absorbante. Cette observation explique comment, dans les entérites desquamatives en général, et en particulier dans celle qui accompagne le choléra, l'épithélium intestinal qui n'existe plus du tout à la surface de villosités, mais qui est régulièrement conservé dans le fond des cryptes de Lieberkühn sous forme de cellules épithé-

(1) Je fais ici ces réserves à cause des déformations que déterminent, dans les préparations d'ailleurs les plus soigneusement fixées, colorées et ensuite montées, les manipulations motivées par la méthode d'inclusion dans la paraffine, ici exclusivement employée tant par R. HEIDENHAIN que par A. NICOLAS. Cette méthode est excellente pour les déterminations topographiques. Pour la conservation de détails délicats, en revanche, elle n'offre plus aucune sûreté. Il suffit, pour s'en convaincre, de comparer les images fournies dans ce cas par le tissu conjonctif et celles résultant de l'emploi des méthodes ordinaires.

liales toutes embryonnaires, peut être rapidement régénéré dans les cas où la guérison a lieu (1).

Dans l'état normal, les cellules épithéliales cylindriques à plateau strié arrivées au terme de leur évolution deviennent caduques une à une à la surface libre des villosités ; on les rencontre, en effet, isolées dans la couche de mucus de la surface. Toutefois, sous l'influence d'irritations légères telles que celles que R. HEIDENHAIN a déterminées à l'aide du sulfate de magnésie, elles semblent pouvoir détacher des bourgeons qui précisément répondraient à certaines formes de « Haarzellen » sans noyau. Ou bien, avant de se détacher elles deviennent métatypiques et constituent les cellules chevelues nucléées. Lorsqu'au contraire elles desquament en masse, ils'agit d'un effet de force produit par un œdème aigu congestif, dont l'expansion soulève largement le revêtement épithélial après avoir hydraté les lignes de ciment au maximum entre les pieds des cellules cylindriques. Celles-ci se séparent alors, à la façon des couches épidermiques du tégument dans le cas bien connu de la phlyctène superficielle (2).

Tissu conjonctif et musculaire muqueuse. — Le tissu conjonctif du parenchyme des villosités, exclusivement formé par des cellules fixes anastomosées en un réseau transversal, se continue avec celui qui occupe les intervalles des cryptes de Lieberkühn. Là, ses éléments s'ordonnent en majeure partie parallèlement à la direction des cryptes. Il s'agit encore ici d'un tissu connectif très délicat, parcouru par des vaisseaux sanguins et lymphatiques et renfermant des cellules lymphoïdes tout à fait semblables à celles qu'on trouve dans les villosités, mais beaucoup moins nombreuses. En revanche, comme je l'ai déjà dit, ces mêmes cellules viennent s'accumuler en très grand nombre dans la couche sous-glandulaire et autour du fond des cryptes de Lieberkühn, qui plonge pour ainsi dire dans la zone d'infiltration lymphoïde. Il y a donc un mouvement d'émigration continu des cellules granuleuses et des cellules rouges, dirigé de la tête des villosités vers la profondeur de la muqueuse. Ce mouvement se limite exactement à la *muscularis mucosæ*. Au-dessous d'elle, on ne trouve plus aucune cellule lymphoïde dans les espaces du tissu conjonctif, ni dans l'état normal aucune formation appartenant au tissu réticulé. Le règne des actes variables de diapédèse et des colonies interstitielles de cellules

(1) KELSCH et RENAULT, Note sur les altérations histologiques de l'intestin et sur quelques modifications du sang dans le choléra (*Société médic. des Hôpitaux de Paris*, 26 septembre 1873, et *Progrès médical*, 1873).

(2) Chez le vieillard, les villosités intestinales subissent une atrophie portant sur tous leurs éléments et finissent même, chez certains sujets, par devenir rudimentaires, comme l'a indiqué depuis très longtemps NATALIS GUILLOT : Recherches anatomiques sur la membrane muqueuse du canal digestif (*l'Expérience*, p. 165, 1837).

lymphatiques, est exactement limité par l'assise externe ou longitudinale de la musculaire muqueuse. Son assise interne ou à fibres annulaires participe au contraire largement à la constitution de la muqueuse proprement dite. Elle appartient à cette dernière et la pénètre encore plus largement que la muqueuse de l'estomac par ses relèvements.

Bien que les glandes de Lieberkühn ne forment pas des groupes de tubules agminés comme les glandes gastriques, les petits feuilletts musculaires venus de la *muscularis* s'engagent entre une série d'entre elles de distance en distance, et non pas entre chacune d'elles. Les faisceaux de fibres musculaires lisses pénètrent surtout dans la couche glandulaire avec les vaisseaux sanguins de distribution qui montent dans la muqueuse. Ils suivent aussi les trajets lymphatiques collecteurs, à la paroi desquels ils adhèrent de façon à former des cônes contractiles à base profonde, dont la mise en jeu dilate nécessairement la lumière vasculaire. Dans l'épaisseur de la couche glanduleuse, les feuilletts musculaires éparpillent leurs fibres lisses de façon qu'on ne trouve plus, entre les tubes de Lieberkühn, de faisceaux proprement dits, mais bien des filets ascendants de cellules musculaires, dont la direction devient tangentielle vers la surface entre les pieds des villosités. Ces pieds eux-mêmes reçoivent, comme je l'ai dit, chacun un véritable cône de fibres musculaires ouvert en bas, et se continuant en haut, dans l'axe de la villosité, avec le petit système des muscles de Brücke constitué comme je l'ai aussi indiqué. Il résulte de là que la muqueuse entière est une véritable éponge musculaire, organisée de telle façon que la mise en jeu des muscles exprime les glandes tubuleuses de la profondeur vers la surface. En même temps, elle exprime en sens inverse le parenchyme des villosités, la ligne épithéliale elle-même par le rapprochement des pieds des cellules cylindriques, et elle ouvre largement en somme toutes les voies de débit vasculaire.

Un fait intéressant, et qui montre bien que la musculaire fait absolument partie de la muqueuse au point de vue fonctionnel, c'est que les mêmes vaisseaux sanguins artériels de distribution fournissent des réseaux capillaires à la musculaire muqueuse, à la couche glandulaire et aux villosités. Cette communauté d'origine de tous les vaisseaux est facile à mettre en lumière chez le Lapin par une injection vasculaire bien faite, et montrant dans une même préparation tout le dispositif de l'irrigation sanguine intestinale.

Follicules clos isolés (ou de Brunner). — Dans la dernière partie du duodénum et même, chez le Chien, un peu au-dessus de l'ampoule de Vater, la muqueuse intestinale renferme un certain nombre de *follicules clos isolés* (fig. 886). Le nombre de ceux-ci augmente de beaucoup dans le reste de l'intestin grêle, où apparaissent de leur côté les *follicules clos agminés* constituant les *plaques de Peyer*. Au point

de vue de leur constitution en tant qu'organes lymphatiques, j'ai déjà décrit complètement ces follicules (1) ; je parlerai à nouveau des pla-

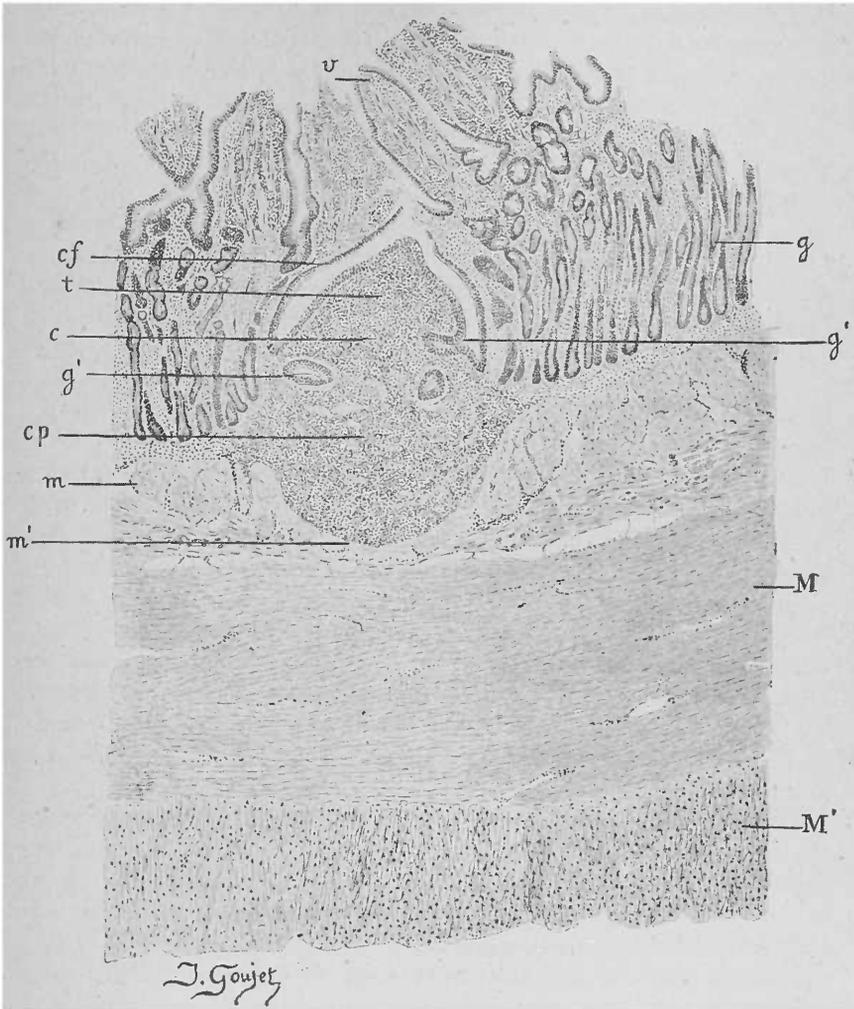


FIG. 886. — Coupe transversale du duodénum du Chien, au-dessous de la zone des glandes de Brunner et passant par un follicule clos isolé. — Fixation par l'alcool fort ; inclusion dans la paraffine ; coloration au carmin aluné ; conservation dans le baume du Canada. — Faible grossissement ; chambre claire.

t, tête du follicule clos ; — *c*, son col ; — *cp*, son corps ; — *m*, musculaire muqueuse prolongée en *m'* au-dessous du corps du follicule clos ; — *cf*, calice du follicule ; — *g*, glandes de Lieberkühn ; — *g',g'*, glandes de Lieberkühn engagées dans le follicule ; — *v*, villosité ; — *M*, couche annulaire du muscle moteur général de l'intestin ; — *M'* couche longitudinale du muscle moteur général de l'intestin.

Dans le voisinage de follicule clos, il existe une zone diffuse d'infiltration adénoïde et lymphoïde.

(1) Voy. t I, p. 932 à 940.

ques de Peyer à propos de la muqueuse du cæcum ; toutefois je dois indiquer ici certaines particularités. Les follicules clos isolés ont dans leur ensemble la forme d'une gourde. Ils présentent donc à considérer un *corps* renflé, une *tête* et un *col*. Ils occupent toute l'épaisseur de la muqueuse. La couche longitudinale de la musculaire muqueuse s'infléchit pour contourner leur corps ; la couche annulaire écarte ses fibres autour de leur col, qu'elle enveloppe d'un réseau contractile. La tête, arrondie, fait saillie à la surface et est recouverte par une rangée de cellules épithéliales toutes cylindriques à plateau strié, *sans une seule cellule caliciforme*. Sur tout son pourtour, on voit monter, chez l'Homme et le Chien, une foule de villosités digitiformes revêtues d'épithélium à plateau strié mélangé de cellules caliciformes au contraire nombreuses, principalement au niveau des pieds des villosités qui forment une couronne à la tête folliculaire. L'épithélium, en se réfléchissant sur celle-ci, perd donc toutes ses cellules glandulaires. Il se réduit exclusivement à ses cellules absorbantes, comme les appelle R. HEIDENHAIN.

Il subit en outre des modifications remarquables. Toutes les cellules cylindriques à plateau strié, dont le pôle d'insertion répond à la surface lisse de la limitante de la tête folliculaire, montrent à ce pôle un mince plateau basal sans striation. De plus, principalement sur les côtés de la tête répondant à la rigole limitée par les pieds des villosités disposées en couronne, l'épithélium est criblé de thèques identiques à celles que j'ai découvertes dans l'appendice iléo-cæcal du Lapin (1). Je les décrirai donc ici une fois pour toutes analytiquement ; car elles sont semblables dans les follicules isolés de l'intestin grêle de l'Homme et du Chien, dans les plaques de Peyer et dans la tête des follicules de l'appendice.

Thèques intra-épithéliales. — Sur les côtés de la tête folliculaire (fig. 887), plus rarement à son sommet, on voit, sur les coupes sagittales des follicules faites d'après n'importe quelle méthode, de très nombreuses cellules migratrices occupant l'épaisseur de l'épithélium, et de distance en distance au sein de celui-ci, des sortes de loges arrondies à contour plus ou moins sinueux. Ces loges renferment également des cellules migratrices plus ou moins nombreuses, qui souvent y sont en contact entre elles et les distendent. Ce sont des cavités développées, en effet, dans l'épithélium par des cellules lymphatiques émigrées du tissu réticulé subjacent. Vues de front sur des coupes tangentielles de la tête d'un follicule, les thèques se montrent sous forme de cavités arrondies, s'ouvrant souvent les unes dans les autres ou bien cloisonnées, limitées par des lignes courbes nettes et continues, le long desquelles

(1) J. RENAULT, Note sur l'épithélium fenêtré et les stomates temporaires des follicules clos de l'intestin du Lapin (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 1888).

on voit des noyaux plats disposés de champ ou tournant dans la profondeur de la paroi de la thèque. Mais ce ne sont pas là des noyaux endothéliaux : il s'agit des noyaux des cellules cylindriques limitant chaque petite cavité, et qui ont été amincis et rendus plats par refoulement.

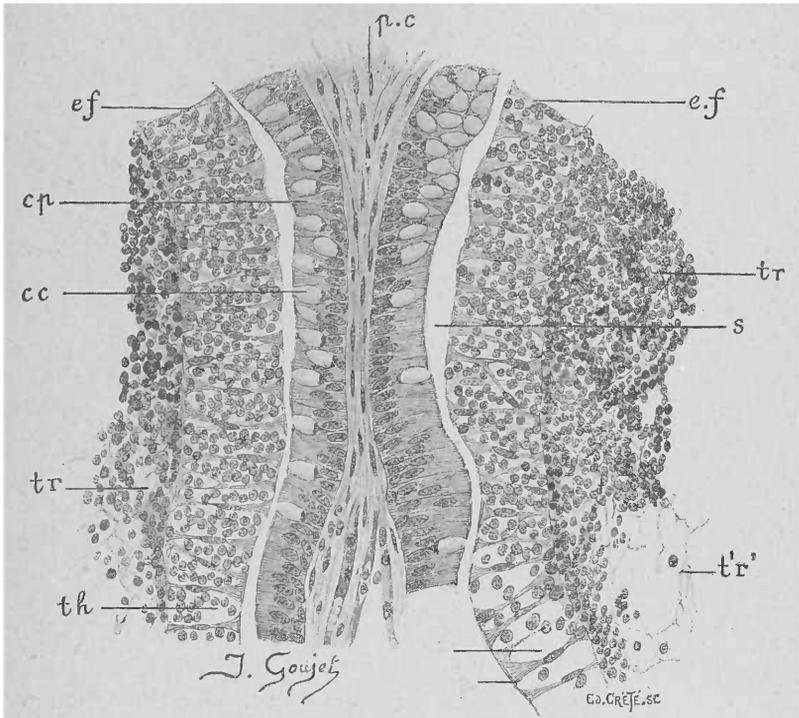


FIG. 887. — Épithélium fenêtré des parties latérales de la tête de deux follicules clos consécutifs de l'appendice iléo-cæcal du Lapin. Fixation par les vapeurs osmiques dans la chambre humide. Alcool fort; traitement partiel de la coupe au pinceau. Coloration au picrocarminate. Conservation dans la glycérine. — (Ocul. 1, obj. 6 de Vérick, chambre claire.)

pc, tissu conjonctif de la muqueuse formant la paroi du calice du follicule; — *cp*, cellules à plateau strié et *cc* cellules caliciformes intercalaires de la paroi du calice; — *s*, sillon latéral du calice; — *ef, ef*, épithélium fenêtré des parois latérales de la tête du follicule, bourré de cellules lymphatiques; — *th, th*, thèques : à droite du lecteur et en bas de la figure, le pinceau les a presque entièrement débarrassées des cellules lymphatiques qu'elles contenaient; — *p*, ligne des plateaux des cellules fenêtrées; — *tr*, tissu réticulé de la tête des follicules; — *t'r'*, ce même tissu réticulé dont les travées ont été dégagées par l'action du pinceau.

En effet, si l'on dissocie l'épithélium, on reconnaît que la thèque est limitée partout par les cellules cylindriques déformées mécaniquement par les cellules lymphatiques qui ont pris place entre elles. De plus, nombre de ces cellules ont été fenêtrées de mille manières, en même temps qu'aplaties, réduites à un réseau de lames protoplasmiques courbes trouées elles-mêmes. De la sorte, elles ressemblent à

des sortes de paniers. Le noyau est rejeté soit en bas, soit en haut, soit latéralement d'une manière quelconque. Bref, ces *cellules fenêtrées*, comme je les appelle (fig. 888), ont individuellement des formes variables et défiant toute description. Les lames appartenant à plusieurs cellules fenêtrées se soudent souvent entre elles. En général, le plateau strié d'une ou plusieurs cellules, considérablement étendu et devenu très mince, forme la voûte de la thèque. Son plancher est doublé par les plateaux basaux, étendus et amincis de la

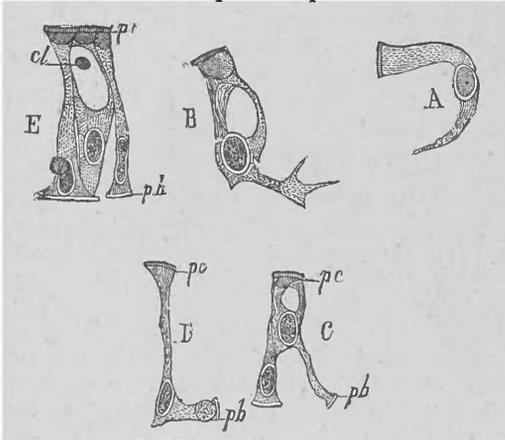


FIG. 888. — Cellules fenêtrées des parties latérales de la tête des follicules clos de l'appendice iléo-cœcal du Lapin (alcool au tiers, coloration au picrocarmine, fixation par l'acide osmique à 1 pour 100, conservation dans la glycérine).

A, cellule à plateau strié ordinaire; — B, C, D, E, cellules fenêtrées; — *pc*, plateau cuticulaire strié; — *pb*, plateau basal sans structure; — *cl*, cellule lymphatique engagée dans une cavité creusée au sein d'une cellule fenêtrée : (300 diamètres).

même façon. Chaque thèque renferme ainsi une petite colonie de cellules lymphatiques. Parmi celles-ci j'ai trouvé, chez le Lapin, des cellules lymphoïdes à protoplasma semé de grains réfringents ou même de fines granulations grasses. Sur les côtés de chaque tête folliculaire, les thèques intra-épithéliales sont devenues tellement nombreuses et voisines les unes des autres, qu'elles s'ouvrent toutes irrégulièrement les unes dans les autres et occupent toute l'épaisseur de l'épithélium. Si l'on traite ce dernier soigneusement par le pinceau (fig. 887) sur une coupe sagittale, on dégage l'épithélium fenêtré. Les cellules de cet épithélium, avec leurs minces plateaux striés et basaux tendus en surfaces courbes, sont réunies par groupes de distance en distance. Par leurs plans-côtés, elles envoient dans la cavité des thèques une infinité de cloisons membraniformes ou filiformes elles-mêmes diversement trouées. L'épaisseur de la ligne épithéliale est devenue à ce niveau considérable. En tant que surface de revêtement, sa constitution a également changé.

Trous de la ligne des plateaux striés, continuité de la ligne des plateaux basaux. — Si l'on imprègne de nitrate d'argent la tête d'un follicule clos dans toute son étendue, puis qu'on pratique de minces coupes tangentielles, comprenant à la fois le revêtement épithélial du sommet, et celui des faces latérales qui renferme les thèques confluentes, voici ce qu'on peut observer : au sommet de la tête

folliculaire, là où il n'y a point de thèques, l'imprégnation d'argent dessine un revêtement épithélial continu, répondant à la ligne des plateaux. Latéralement, là où les thèques commencent à devenir nombreuses, on voit dans la ligne des plateaux des trous, analogues à ceux répondant dans l'épithélium ordinaire aux cellules caliciformes, mais beaucoup plus grands et légèrement polygonaux. Enfin un peu plus loin (c'est-à-dire dans la partie répondant au col), ces trous se sont multipliés au point de donner à l'imprégnation une véritable ressemblance avec celle d'un épiploon en cours de fenêtration. Entre les trous devenus très voisins les uns des autres, règnent des traînées montrant un dessin épithélial parfaitement régulier, mais formé de polygones plus grands que là où il n'y a point de thèques (fig. 889).

Sous un fort grossissement, on voit que les traînées répondent aux groupes de cellules cylindriques occupant, comme des cloisons, les intervalles des thèques. Les traits d'imprégnation se poursuivent sur les plans-côtés de ces cellules dans chaque groupe. De plus, profondément, on voit ces traits d'imprégnation des plans-côtés se continuer, sur le plancher des thèques petites ou grandes, avec un dessin d'apparence endothéliale, à traits fins et un peu sinueux, parfaitement continu à la surface de la limitante folliculaire. Ce revêtement répond à la ligne d'imprégnation des pieds des cellules fenêtrées.

Les thèques sont donc en communication avec la cavité de l'intestin par des trous de la ligne des plateaux striés répondant à leur voûte. Elles sont, au contraire, fermées du côté du tissu conjonctif par la ligne des plateaux basaux, extrêmement élargis et devenus si minces

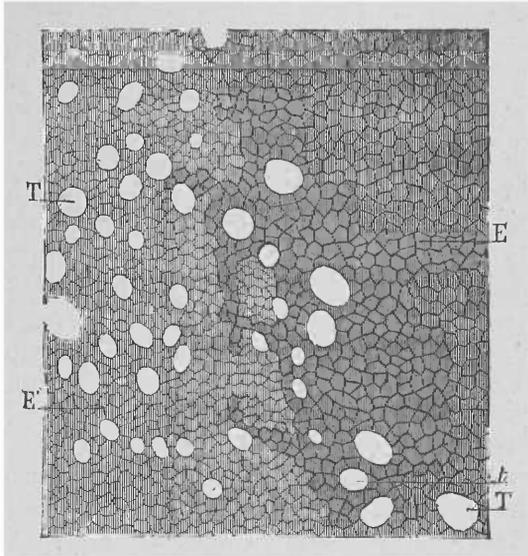


FIG. 889. — Union du sommet et des parties latérales de la tête d'un follicule clos de l'intestin du Lapin; imprégnation de l'épithélium par le nitrate d'argent. Coupe tangentielle à la surface.

E, épithélium non modifié et formant un revêtement continu; — T, T, t, trous formés par les cellules migratrices; — E', imprégnation des plateaux des cellules épithéliales occupant les intervalles des trous et rappelant la disposition des travées épiploïques. (Il importe de remarquer que l'épithélium de la tête des follicules clos ne renferme absolument pas de cellules caliciformes.) — Faible grossissement.

qu'ils n'ont plus à ce niveau aucune épaisseur appréciable. Ces plateaux constituent, sur le plancher de chaque thèque, un dialyseur d'une délicatesse infinie dont les cellules migratrices se jouent. Car on en trouve souvent d'engagées à demi dans le mince vernis qui double ainsi la membrane propre sur laquelle repose l'épithélium intestinal d'un côté, et d'où partent de l'autre les travées caractéristiques du tissu réticulé du follicule. En passant et repassant incessamment à travers la ligne des plateaux basaux, les cellules lymphatiques la criblent de stomates temporaires qui se referment aussitôt. Je suis forcé de supposer que, sur la ligne des plateaux striés, les thèques sont au contraire ouvertes. Car l'imprégnation d'argent ne laisse pas voir à ce niveau de traits de ciment répondant à des interlignes de plateaux et se croisant sur les espaces clairs, comme il arriverait si ces derniers répondaient seulement à des plateaux extrêmement élargis et amincis.

Quoi qu'il en soit, les thèques ne constituent pas des bouches absorbantes ouvertes à l'engagement des corpuscules solides; car on ne rencontre à leur intérieur ni de petits fragments du contenu de l'intestin, ni gouttes de graisse libre. Les cellules migratrices qu'elles renferment passent toutefois dans l'intestin. On en voit un certain nombre placées à la file dans les traînées de mucus occupant les sillons qui règnent tout autour de la tête des follicules. Quelques-unes sont des cellules lymphoïdes et renferment des grains graisseux. On retrouve des cellules lymphoïdes semblables dans le tissu réticulé de la tête et du corps du follicule. Elles n'y sont ordinairement pas isolées, mais forment des îlots, des amas particuliers reconnaissables de prime abord à leur coloration jaune, due aux granulations nombreuses parsemant leur protoplasma de beaucoup plus développé que celui des leucocytes migrateurs.

Dans aucun des follicules clos parfaits, c'est-à-dire pourvus d'une tête en saillie dans l'intestin et revêtue par l'épithélium à plateau strié, les thèques ne manquent chez les divers mammifères que j'ai étudiés à ce point de vue; et on ne les trouve que là. Partout ailleurs on peut voir des cellules migratrices plus ou moins nombreuses en voie d'issue à travers l'épithélium. Mais on ne trouve plus de cellules fenêtrées ni de ligne de plateaux basaux imprégnable par le nitrate d'argent sur la surface d'insertion des pieds des cellules cylindriques. En revanche, les thèques reparaissent, sur la marge des follicules clos, dans l'épithélium des glandes de Lieberkühn à demi engagées dans la substance de ces derniers (voy fig. 886). La paroi de ces glandes qui confine au follicule est revêtue exclusivement, chez le Chien, d'un épithélium à plateau strié criblé de thèques de dimensions variées. La paroi opposée est tapissée par des cellules cylindriques à plateau strié, mélangées de cellules caliciformes. Entre les fol-

licules clos saillants à la surface de l'intestin sous l'épithélium, et la réduction de celui-ci à leur niveau à l'état exclusif de cellules à plateau strié subissant secondairement la fenêtration et interceptant des thèques à plancher fermé par un mince revêtement de plateaux basaux, il existe une relation morphologique constante et vraisemblablement une aussi d'ordre fonctionnel. Jusqu'à nouvel ordre, j'incline à supposer que les follicules clos sont surtout des appareils d'exhaustion rapide de l'eau entrant dans la constitution du chyme intestinal. Au fur et à mesure, en effet, que ce dernier progresse dans l'intestin, il devient de plus en plus compact. Du même pas, on voit se multiplier les follicules isolés et agminés. Le nombre de ceux-ci devient énorme dans la chambre cœcale, au delà de laquelle les bols fécaux sont constitués définitivement. Plus loin, la muqueuse ne renferme que de très petits follicules clos occupant la couche sous-glandulaire et sans saillie aucune dans l'intestin, ou des points lymphatiques diffus. La série de bouches innombrables constituées par les thèques des têtes folliculaires, ouvertes dans l'intestin et fermées du côté du tissu conjonctif par un vernis endothéliiforme plus réduit qu'il ne l'est nulle part ailleurs, serait dans cette hypothèse le dispositif répondant à la déshydratation rapide des matières en transit.

Les plaques de Peyer sont formées de follicules agminés et rendus continus entre eux par les *ailles* qui les relient au niveau de leurs cols. Sous le corps des follicules isolés, sous les corps et les ailes des follicules agminés, règnent les grands sinus lymphatiques qui reçoivent à la fois les chylifères des villosités ou, dans les plaques de Peyer, ceux des corolles des têtes folliculaires. Ces grands sinus ont été déjà décrits en leur lieu (1). J'ajouterai seulement qu'ils n'embrassent pas la totalité de la surface du corps du follicule. Ils s'y étalent largement, mais entre certains d'entre eux, le fond du follicule, qui dans ce cas occupe toute l'épaisseur de la celluleuse de l'intestin, est doublé tout simplement par une membrane de tissu conjonctif ordinaire. Je n'ai pas non plus à revenir sur le dispositif des vaisseaux sanguins qui est le même dans tous les follicules, qu'ils soient isolés ou agminés. Il a été décrit en effet quand j'ai fait l'histoire générale des organes lymphatiques.

Valvules conniventes. — KERCKRING (2) a donné le nom de *valvules conniventes* (de *connivere*, cligner, fermer à demi) à des plis transversaux de la muqueuse de l'intestin découverts par FALLOPE (3) chez l'Homme où ils sont le plus développés, et qui réalisent un dispositif

(1) T. I, p. 932-940.

(2) KERCKRING, *Spicilegium anatomicum*, p. 85, 1670.

(3) FALLOPE, *Observationes anatomicæ*, p. 105, 1562.

intéressant de multiplication de la surface muqueuse intestinale. Ils commencent d'exister dans la deuxième portion du duodénum, deviennent très nombreux et rapprochés dans le jéjunum, et s'espacent de plus en plus dans l'iléon pour cesser d'exister dans sa portion terminale. La muqueuse de l'intestin grêle, grâce à ces plis, devient beaucoup plus longue que ne l'est lui-même cet intestin. Les plis sont permanents, bien qu'ils soient doublés par une lame de tissu conjonctif lâche, prolongement de la celluleuse. Cette permanence est due à la façon dont se comporte le réseau des fibres élastiques de la celluleuse à la base de chaque pli transversal. C'est la seule particularité des valvules conniventes qui relève de l'histologie. Cela mis à part, la muqueuse est, dans les plis connivents, exactement constituée comme elle l'est dans leurs intervalles. Elle y est aussi doublée par les deux assises de la musculaire muqueuse, tandis que profondément le muscle moteur général de l'intestin passe droit sous tous les plis sans s'infléchir dans leur épaisseur.

Au point de vue morphologique, il importe de faire remarquer que les valvules conniventes constituent un dispositif de la multiplication de la surface muqueuse intestinale, qui apparaît très développé à l'origine de la série des mammifères. MECKEL a en effet montré que, chez l'Ornithorynque, elles constituent une série continue de plis annulaires transversaux et complets, étroitement serrés les uns contre les autres dans presque toute l'étendue de l'intestin grêle. Ce froncement en hauteur de la muqueuse, qui rend chez l'Homme sa surface presque égale à celle du tégument cutané, devient au contraire rudimentaire chez la plupart des animaux. Parmi ceux qui possèdent quelques valvules conniventes, on cite toutefois l'Eléphant (CUVIER) et le Chameau (MILNE EDWARDS). — Il n'y a plus une seule valvule connivente chez l'Homme en dehors de l'intestin grêle.

§ 2. — MUQUEUSE DE LA CHAMBRE CÆCALE ET DU GROS INTESTIN

A partir du bord libre de la valvule iléo-cæcale, on ne trouve plus à la surface de la muqueuse intestinale ni valvules conniventes, ni villosités. La constitution histologique de la muqueuse subit également des modifications essentielles. Cette membrane est partout sensiblement de même épaisseur, parcourue par des tubes de Lieberkühn tous parallèles entre eux, de même hauteur, s'ouvrant tous au même niveau sur la surface libre et non plus par des entonnoirs allongés,

(3) MECKEL, *Ornithorynchi paradoxi descriptia anatomica*, p. 45, pl. VII, fig. 13 à 16.

mais par des orifices circulaires sensiblement égaux. Entre ces glandes, le tissu conjonctif et les vaisseaux forment encore des bourgeons inter-glandulaires ; mais aucun de ces bourgeons ne fait de saillie individuelle au-dessus des orifices des glandes. Vue de front et, par exemple, après imprégnation de son épithélium par le nitrate d'argent, chez le Rat, la muqueuse montre une surface plane, criblée de trous clairs répondant à l'ouverture des glandes tubuleuses.

Cryptes de la muqueuse du cæcum et du gros intestin. — Ici, les tubes de Lieberkühn (fig. 890) sont, sans aucune exception, des *cryptes proprement dits*. On n'y rencontre que des cellules à plateau strié entre les groupes desquelles prennent place des cellules caliciformes intercalaires, beaucoup plus nombreuses, il est vrai, qu'à la surface des bourgeons inter-glandulaires. L'épithélium qui tapisse les cryptes est le pur et simple reflet de celui de la surface avec multiplication des cellules mucipares. Même au fond des tubes simples ou bifurqués, on ne trouve aucune cellule à protoplasma semé de vacuoles (séreuses), ni

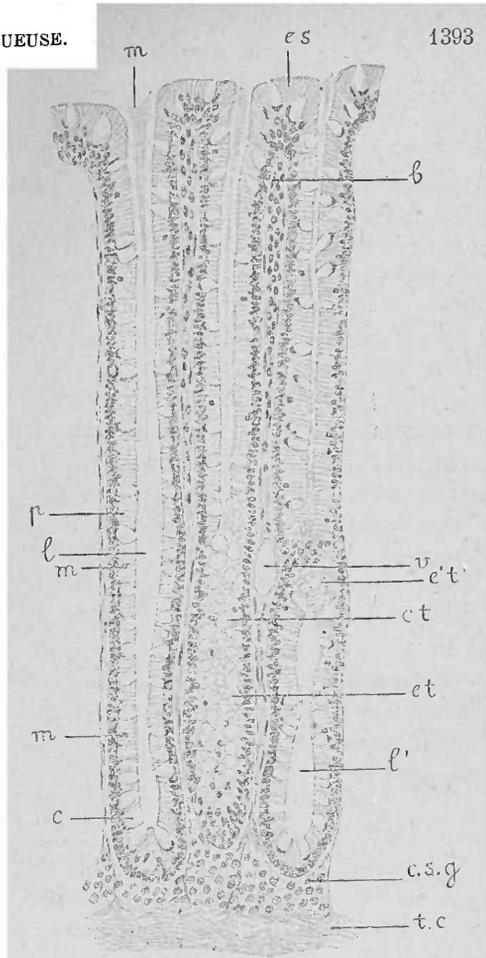


Fig. 890. — Trois cryptes de Lieberkühn de la muqueuse du rectum du Chien. Fixation par l'alcool fort; coloration au picro-carminate; conservation dans la glycérine. — (Ocul. 3, obj. 4 de Leitz. Chambre claire.)

es, épithélium de la surface, formé de cellules à plateau strié avec cellules caliciformes intercalaires; — *p*, cellules à plateau strié et *c* cellules caliciformes, formant le revêtement épithélial du crypte : cet épithélium est un pur reflet de celui de la surface; — *m, m*, cellules migratrices engagées dans l'épithélium des cryptes; — *et*, épithélium à plateau strié, et *ct* cellules caliciformes du revêtement du fond du crypte, vu de face sur la paroi postérieure de celui-ci : les cellules caliciformes et les cellules migratrices intra-épithéliales y sont un peu plus nombreuses; — *l'*, épithélium du crypte vu de face, en un point où l'axe de ce crypte s'infléchit un peu; — *l*, lumière du crypte; — *l'*, cette lumière un peu élargie au fond d'un des cryptes; — *m*, coin de mucus engagé dans les cryptes; — *b*, bourgeon inter-glandulaire avec de nombreuses cellules lymphatiques; — *v*, vaisseau sanguin inter-glandulaire; — *c.s.g.*, couche sous-glandulaire; — *t.c.*, tissu conjonctif.

cellules granuleuses de Paneth. Il s'agit donc de simples cryptes muqueux.

Bien que constituant morphologiquement de simples diverticules en doigt de gant de la surface générale, les cryptes muqueux se comportent fonctionnellement comme de petites glandes mucipares. Ils sécrètent lentement chacun un petit cylindre de mucus qui, s'étalant en tête de clou sur chaque orifice émissaire, le bouche et empêche les parcelles du contenu de l'intestin et même les solutions cristalloïdes de pénétrer dans le crypte. En effet, dans les imprégnations au nitrate d'argent de la surface du gros intestin, les orifices glandulaires se voient, ainsi que je l'ai déjà dit, réservés en blanc comme des trous, même alors qu'on a lavé la muqueuse largement avant de l'imprégner. Le liquide n'a donc pas pénétré dans les glandes. Celles-ci ne sont pas davantage que dans l'intestin grêle des organes absorbants. Elles sécrètent le mucus de la surface et parfois assez abondamment, lorsque les bols fécaux stagnent dans les fossettes cœcales ou côliques, pour former autour d'eux des apparences de membranes, qui sont expulsées sous forme de lambeaux villeux, hérissés de petits filaments répondant chacun à l'un des cylindres muqueux occupant la lumière d'un crypte (1).

Épithélium de la surface générale. — Formé, comme celui qui revêt les parois des cryptes, par des cellules cylindriques à plateau strié mélangées de cellules caliciformes (mucipares) intercalaires, il diffère de celui qui revêt les villosités et les plis de la muqueuse de l'intestin par un caractère que nous avons déjà trouvé au niveau de la tête des follicules clos, isolés ou agminés. Chacune de ses cellules à plateau strié présente sur sa face d'insertion un *plateau basal* mince, à double contour et sans striation. Les plateaux basaux donnent, par l'imprégnation de nitrate d'argent ayant pénétré jusqu'à eux, un dessin endothéliforme répondant à la ligne d'insertion. Il y en a un autre superficiel répondant à la ligne des plateaux. Interstitiellement, les plans-côtés des cellules cylindriques ne réduisent le nitrate d'argent que peu ou point. Là, règne le ciment interstitiel qui est une voie de la nutrition. Les plans-côtés sont toutefois imprégnés dans toute la hauteur des cellules qui sont rapprochées en faisceaux dans les intervalles des thèques occupant les têtes des follicules clos. Ces groupes de cellules forment entre les thèques des sortes de piliers soutenant celles-ci et formant leur charpente latérale. C'est probablement là pourquoi le ciment y prend les caractères du ciment polaire ou de soutènement.

Chez le Lapin, et principalement à la surface des replis de la mu-

(1) La plupart des médecins croient alors avoir affaire à une desquamation en bloc, ou même à une gangrène superficielle de la muqueuse. En réalité, cette sorte de voile de mucus se détache avec les scybales qu'il isolait de la paroi, sans emporter rien de l'épithélium subjacent.

queuse entourant les têtes des follicules pour former leurs calices, les imprégnations de nitrate d'argent donnent aussi des images très instructives au niveau d'un certain nombre de cellules caliciformes (fig. 891). L'argent se réduit secondairement en noir sur tout le pourtour du globe mucipare de la cellule glandulaire, et dessine sa forme exacte : c'est celle d'un petit gobelet à fond arrondi s'ouvrant par un contour circulaire entre les plateaux striés des cellules cylindriques ordinaires, et ici, ne présentant pour ainsi dire point de col. Cette observation a sa portée histologique. Elle montre, en effet, que tout autour de la région mucipare de chaque cellule caliciforme, il s'est fait une différenciation sous forme de membranule capable de réduire le sel d'argent à l'état métallique ; et que cette membranule sépare d'une manière tranchée la portion mucipare, supra-nucléaire, du pied protoplasmique renfermant le noyau qui est au-dessous. Le protoplasma *secréteur* double la membranule et s'étend de là entre les boules de mucigène. Il devient ainsi complètement distinct du protoplasma *nutritif* de la cellule, qui forme le pied d'insertion de celle-ci.

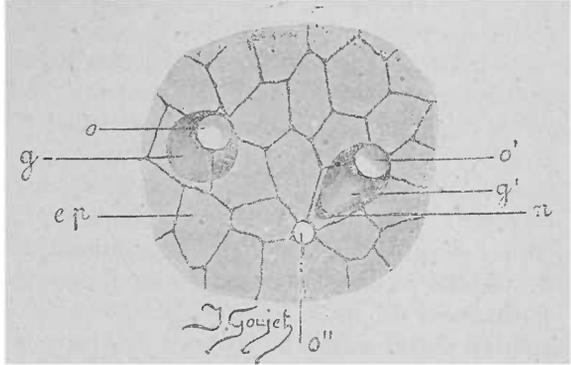


FIG. 891. — Épithélium de la surface des calices des follicules clos de l'appendice iléo-cæcal du Lapin imprégné à l'aide du nitrate d'argent. Conservation dans le baume du Canada. — (Ocul 1, obj. 8 de Reichert.)

o, o', orifice de deux cellules caliciformes, ouvert entre les plateaux striés des cellules cylindriques ordinaires ; — *g, g'*, globe mucipare des cellules caliciformes sur tout le pourtour duquel l'argent s'est réduit en noir, en mettant en évidence la lame protoplasmique différenciée autour de la région glandulaire de la cellule ; — *n*, noyau d'une des cellules caliciformes, teint par l'argent ; — *o''*, orifice d'une petite cellule caliciforme dont le globe mucipare n'a pas été délimité par l'argent ; — *ep*, champs répondant aux plateaux des cellules cylindriques ordinaires.

Tissu conjonctif de la muqueuse. — Au-dessous de la ligne des cryptes de Lieberkühn, entre le fond de ceux-ci et la musculaire muqueuse organisée ici exactement comme dans l'intestin grêle, mais moins puissante, on trouve une couche connective sous-glandulaire infiltrée de cellules lymphoïdes plus ou moins nombreuses. Entre les cryptes de Lieberkühn, règne un tissu conjonctif d'épaisseur très variable et conduisant les vaisseaux. Il est de beaucoup plus dense que dans l'intervalle des cryptes de l'intestin grêle. Sur les coupes transversales, on voit ses éléments s'ordonner concentriquement aux cryptes et leur former une sorte d'enveloppe d'apparence lamelleuse,

parcourue par un certain nombre de fibres musculaires lisses. Celles-ci proviennent encore des relèvements multiples de l'assise annulaire de la *muscularis mucosæ*. Au voisinage de la surface, ce tissu conjonctif se renfle légèrement pour dessiner les bourgeons interglandulaires; mais ceux-ci, à leur terminaison, sont comme écrasés dans les intervalles des glandes. Ils constituent là de petits éléments de surface plane.

Tandis que certains bourgeons inter-glandulaires sont linéaires sur les coupes sagittales, d'autres se montrent plus ou moins larges, renflés en massue ou cylindroïdes (gros intestin de l'Homme et du Chien). La plupart des gros bourgeons doivent leur dimension à une abondante infiltration de leur tissu conjonctif par des cellules de la série lymphatique, les unes migratrices, en plus grand nombre lymphoïdes. Certains bourgeons sont occupés par du tissu réticulé. Dans ce cas, la zone connective sous-glandulaire est également occupée par un point lymphatique, diffus ou renfermant un follicule clos gros ou petit. Les vaisseaux sanguins montant dans le bourgeon donnent alors des capillaires disposés comme ceux de tout tissu conjonctif adénoïde. Les travées du tissu réticulé partent de leurs parois comme des pointes. Certains follicules simplement intra-muqueux sont de dimension considérable, égalant celle des follicules clos isolés munis d'un corps, d'une tête et faisant saillie à l'intérieur de l'intestin. Mais ils en diffèrent en ce qu'au-dessus d'eux il y a des cryptes courts, à bourgeons inter-glandulaires adénoïdes dont le pied se continue diffusément avec le corps du follicule clos sous-jacent. Celui-ci refoule alors le plan longitudinal de la musculaire muqueuse, divulse et dissocie en un anneau rétiforme le plan des fibres annulaires, et prend place dans la membrane celluleuse dont il occupe souvent toute l'épaisseur.

Follicules clos isolés proprement dits. — En grand nombre dans toute l'étendue de la chambre cæcale, et de distance en distance dans tout le reste de l'étendue du gros intestin de l'Homme et du Chien, on voit d'ailleurs des follicules clos complets: avec leur tête saillante, revêtue d'un épithélium exclusivement formé de cellules cylindriques à plateau strié, criblé de thèques sur les côtés latéraux de la tête. Celle-ci n'est plus entourée par une couronne de villosités, mais par un repli circulaire de la muqueuse, qui recouvre la tête folliculaire à peu près comme le prépuce recouvre le gland. Il en résulte autour de la tête du follicule une petite cavité ou *calice du follicule*, dont celle-ci occupe le fond et qui communique avec la surface générale de l'intestin par un petit orifice circulaire. Le fond du calice dessine autour de la tête une rigole annulaire. Dans la paroi du calice, les glandes de Lieberkühn sont courtes et, pour prendre place, elles sont devenues sinueuses. Elles s'ouvrent toutes au-dessus de l'orifice du calice. Les parois de celui-ci et de la rigole annulaire qui forme son fond sont au

contraire lisses, revêtues d'un épithélium cylindrique à nombreuses cellules caliciformes. Ce revêtement pariétal vient, au fond de la rigole, presque au contact de l'épithélium criblé de thèques qui tapisse sur les côtés la tête folliculaire. Entre les deux règne une lame de mucus homogène et tenace, où vont s'engager à la file les cellules migratrices échappées des thèques pour passer de là dans la cavité de l'intestin.

Appendice iléo-cæcal. — L'appendice iléo-cæcal, appelé aussi chez l'Homme appendice vermiforme, prend chez quelques animaux (Lapin, Lièvre, Cochon d'Inde par ex.), des dimensions et une régularité de structure remarquables, tandis qu'il manque totalement chez beaucoup d'autres mammifères (Chat, par ex.). Quand il existe, il constitue par sa muqueuse une vaste et unique plaque de Peyer disposée en un diverticule spécial. C'est en somme l'appareil folliculaire principal de la chambre cæcale, formant un organe distinct.

Chez le Lapin, l'appendice iléo-cæcal, long parfois de plus d'un décimètre, constitue un doigt de gant dont le diamètre dépasse celui de l'intestin grêle. Sa lumière est cependant étroite. La muqueuse, très épaisse, y est exclusivement formée par des follicules clos qui se touchent tous, et qui, au niveau de leurs cols sont réunis entre eux par ce que j'ai appelé les « ailes folliculaires ». J'ai décrit déjà (1) complètement ces follicules en tant qu'organes lymphatiques. Leur fond se voit par transparence sous le péritoine, quand on regarde l'appendice intact, comme une série de cercles blancs et opaques entourés chacun d'un anneau vasculaire complet. Quand on pique sous le péritoine avec une seringue de Pravaz renfermant un mélange de liquide osmio-picrique et de nitrate d'argent, on voit se développer les sinus lymphatiques, embrassant les bases folliculaires comme une série de cercles noirs. En somme, entre la base du follicule et la membrane séreuse de l'intestin, il n'y a plus qu'une mince formation de tissu conjonctif renfermant un feuillet musculaire également très mince. Le diverticule intestinal est devenu presque exclusivement ici un organe lymphatique.

Entre les têtes des follicules, la portion superficielle de la muqueuse dessine des calices dont ces têtes occupent le fond. Quand on a imprégné la surface interne par le nitrate d'argent puis qu'après durcissement par l'alcool fort on pratique des coupes tangentiellés, on enlève la partie de la muqueuse répondant aux calices. Celle-ci forme dans son ensemble un réseau de travées mamelonnées et bourgeonneuses dont les trous répondent aux orifices des calices. Ces trous sont très étroits et encore rétrécis par les bourgeons des travées qui empiètent sur eux. De la sorte, les têtes folliculaires sont cachées par les parois

(1) Voy. t. I^{er}, p. 901.

des calices; pour les voir, il faut examiner la surface interne de l'appendice sous l'eau et avec la loupe. La surface des travées interfolliculaires est revêtue d'un épithélium cylindrique mélangé de cellules caliciformes. Dans leur épaisseur et au sein d'un tissu conjonctif ordinaire, chaque travée renferme un certain nombre de cryptes de Lieberkühn, des vaisseaux sanguins, et de grands capillaires lymphatiques passant d'une travée à l'autre et se terminant tous par des ampoules ou des arcs, parfois presque au contact de l'épithélium de revêtement. Sur les coupes sagittales, les travées

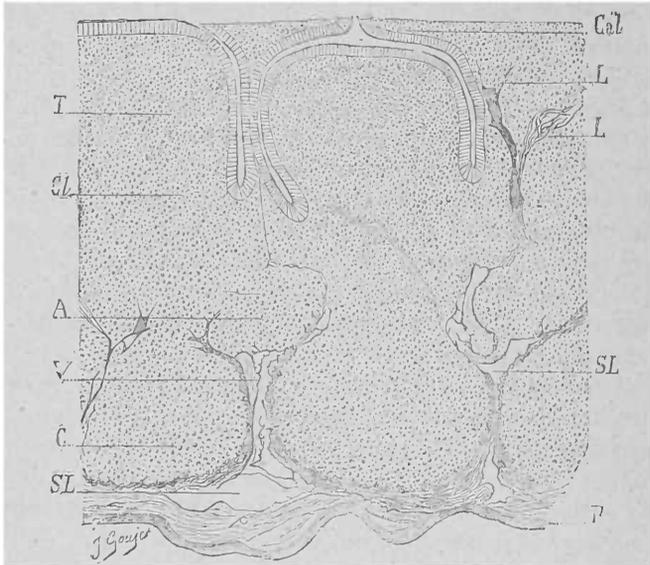


FIG. 892. — Follicules clos de l'appendice iléo-cæcal du Lapin dont les voies lymphatiques ont été fixées-développées et imprégnées d'argent.

T, tête du follicule; — Cl, son col; — C, son corps; — A, ailes du follicule; — Cal, calice du follicule circonscrit par un repli de la muqueuse; — SL, SL, sinus lymphatiques; — L, lymphatiques des calices; — V, vaisseaux sanguins; — P, péritoine (faible grossissement).

interfolliculaires affectent chacune la forme d'un T, dont le sommet répond à la surface intestinale, le pied à l'aile interfolliculaire, et les branches horizontales chacune à la voûte d'un demi-calice. Le pied de la travée, formé de tissu conjonctif ordinaire parcouru par des vaisseaux sanguins, vient se perdre dans le tissu réticulé de l'aile folliculaire commune aux deux follicules dont la travée sépare les têtes. Il conduit les lymphatiques superficiels. Ceux-ci, contournant l'aile du follicule, viennent s'ouvrir dans le grand sinus interfolliculaire (1) sur la description duquel je n'ai pas à revenir ici (fig. 892).

(1) Voy. t. I, p. 932-940.

Constitué de cette façon et avec une régularité parfaite (car tous les follicules, tous les calices, tous les sinus, etc., sont presque identiques de dimensions et de formes dans l'étendue entière de l'appendice), le diverticule iléo-cæcal du Lapin doit être pris pour type de la description histologique. Dans l'appendice vermiculaire de l'Homme, les dispositions sont bien moins régulières et aussi certains détails varient. La muqueuse est ici encore à peu près exclusivement formée par des follicules clos, mais qui ne se touchent pas tous. Ils sont aussi munis de têtes faisant saillie dans la lumière du diverticule, et de corps arrondis situés profondément. Mais ils ne sont pas reliés par des prolongements de tissu adénoïde réguliers. Dans les follicules consécutifs, les corps, les têtes, les ailes folliculaires quand elles existent, sont de développement et de dimensions variables. De plus, les travées interfolliculaires ne dessinent plus de calices réguliers autour des têtes. Pour la plupart, elles sont infiltrées de tissu réticulé. Dans leur épaisseur, elles renferment des cryptes de Lieberkühn plus ou moins sinueux. Au fond, la constitution générale est la même et donne toutefois, par comparaison avec l'appendice du Lapin ou du Cobaye, l'impression d'un organe irrégulièrement développé, ou pour mieux dire en voie de légère régression atrophique. Il en est bien ainsi. COSTE (1) a fait voir depuis longtemps que l'appendice forme, chez l'embryon humain de la dixième semaine, un diverticule presque aussi gros que l'intestin grêle, c'est-à-dire d'importance égale à celui du Lapin et dont la longueur relative est plus grande que chez l'adulte. Bientôt il diminue, se contourne sur lui-même et se raccourcit (2). Ses dimensions, chez l'adulte, sont d'ailleurs variables comme il arrive aux organes devenus fonctionnellement accessoires. Du même pas, la constitution de sa paroi connective et musculaire a aussi varié. Celle-ci a acquis une épaisseur relativement considérable; mais cette épaisseur n'est pas la même partout. Quand il existe un petit méso sur l'une des génératrices de l'appendice, au niveau de son insertion la paroi est plus épaisse et la couche des fibres longitudinales du muscle moteur est renforcée. Tout autour de l'appendice, cette couche est faible, renforcée toutefois de distance en distance par des bandelettes dont le nombre varie avec les sujets. La couche annulaire est aussi plus épaisse sur les côtés du méso. Au pôle opposé, je l'ai trouvée chez un supplicié réduite à un plan linéaire. En général, elle embrasse l'appendice comme un croissant en laissant un point faible sur l'un des côtés du petit cylindre appendiculaire.

(1) COSTE, *Histoire du développement des corps organisés*; VERTÈBRÉS, pl. IV, fig. 2 et 3; et pl. V, fig. B.

(2) GOLDSCHMID NANNIGA, *Dissert. inaug. de fabrica et funct. processus vermiformis intestini cæci*, Groningue, fig. 1 à 8, 1840.

Au sein de la couche sous-muqueuse ordinairement très développée, règnent par contre des réseaux de fibres lisses plexiformes, expansions de la couche annulaire du muscle moteur. De son côté, la musculaire muqueuse dissocie ses fibres autour du col et du corps des follicules clos. De la sorte, la celluleuse est en réalité cloisonnée par un rets de fibres lisses tendant à l'exprimer par le dispositif existant ordinairement dans les réservoirs contractiles. Ainsi, le muscle moteur tend à vider l'appendice : condition d'une part très favorable. D'autre part, la disposition semi-lunaire générale de l'assise annulaire ne permet pas à cette contraction expultrice d'être homogène : c'est là une condition défavorable et qui, quand elle est exagérée, joue probablement un rôle dans la tendance à l'appendicite présentée par certains sujets. La cavité appendiculaire se vide alors incomplètement, et les corps étrangers qui s'y sont accidentellement engagés ne peuvent quelquefois pas être mobilisés

Union de l'anus et du rectum. — L'intestin ectodermique postérieur, ou *proctodæum*, est, à l'inverse de l'œsophage, très court. Je n'ai pas à en faire ici la description histologique particulière. Il est constitué par une muqueuse de type dermo-papillaire et malpighien qui, chez certains animaux, renferme dans toute son étendue des follicules pilo-sébacés (ex. Rat). L'union de cette muqueuse avec celle de l'intestin se fait d'une façon tout à fait comparable à celle de l'œsophage avec la muqueuse stomacale du cardia du Chien.

En effet, la muqueuse rectale, formée de hautes glandes tubuleuses serrées les unes contre les autres et qui sont des cryptes purs présentant des cellules calciformes jusqu'au fond, dessine tout d'abord une série de plis transversaux ou obliques sur lesquels a insisté HERRMANN (1). Ces plis sont tapissés de nombreuses cellules calciformes ; les cryptes de Lieberkühn n'existent plus à ce niveau. Puis, sur la pente anale du dernier des plis, l'épithélium malpighien se termine en bec de flûte. Sur la pente opposée, commence l'épithélium cylindrique intestinal. La musculaire muqueuse et le muscle intestinal éparpillent leurs fibres lisses parmi les faisceaux musculaires striés dépendant de l'intestin proctodéal. La jonction entre les deux est ainsi opérée d'une façon très simple.

§ 3. — LAMELLE FIBRO-INTESTINALE OU PAROI PROPREMENT DITE DE L'INTESTIN

Au sein de la *lamelle fibro-intestinale* primitive de l'embryon, laquelle double l'épithélium entodermique, se différencient chez tous

(1) Thèse de Paris, 1880.

les vertébrés les deux muscles : moteur général et moteur de la muqueuse. Dans cette lamelle, se développent d'autre part les lymphatiques et les vaisseaux sanguins. Enfin, elle est pénétrée par des formations nerveuses. Celles-ci ne tardent pas à fournir, chez les vertébrés supérieurs, deux différenciations importantes répondant chacune à un centre nerveux périphérique : — l'un exclusivement moteur est le plexus d'AUERBACH; l'autre sensitivo-moteur est le *plexus de MEISSNER*. Je les ai décrits plus haut (voy. t. II, p. 960).

Toutes ces différenciations ou pénétrations s'effectuent au sein du tissu conjonctif de la lamelle fibro-intestinale, c'est-à-dire entre l'épithélium entodermique limitant la lumière de l'intestin, et l'endothélium de la cavité pleuro-péritonéale qui recouvre le tube intestinal extérieurement, sauf au niveau de l'insertion du mésentère ou des mésos ses dérivés, qui constituent la voie d'entrée ou d'issue des vaisseaux et des nerfs. — La paroi intestinale, dans ces limites, peut donc être ramenée morphologiquement à une formation unique, bien que, par suite du développement et de complications secondaires, elle se trouve, en fin de compte, subdivisée en plusieurs assises.

A. Tissu conjonctif de la muqueuse proprement dite. — Cette assise, déjà décrite avec soin dans le paragraphe précédent, règne entre la musculaire muqueuse et le revêtement épithélial de l'intestin. Elle comprend la couche sous-glandulaire, le tissu conjonctif inter-glandulaire et celui des villosités intestinales là où ces dernières existent. C'est elle qui est le siège des incessants mouvements de diapédèse d'où résultent, principalement dans le parenchyme des villosités et dans la couche sous-glandulaire, les colonies de cellules lymphatiques ou lymphoïdes signalées plus haut. De même, c'est dans son sein que s'édifient les formations adénoïdes : — infiltrations diffuses du tissu réticulé, points lymphatiques, points folliculaires ou follicules clos, soit isolés, soit agminés. Dans le duodénum et dans tout l'intestin grêle des mammifères, le tissu conjonctif de l'assise muqueuse, constituant un milieu où se passent incessamment des phénomènes actifs de nutrition ou pour mieux dire d'échanges interstitiels, reproduit le type du tissu connectif lâche. Mais c'est là une pure et simple flexion morphologique de son type initial. Chez les vertébrés dont l'intestin ne présente ni cryptes de Lieberkühn, ni villosités (par ex. les batraciens, les chéloniens et les ophidiens), le tissu conjonctif des plis de la muqueuse est un tissu conjonctif modelé, jouant avant tout le rôle d'une charpente de soutien.

C'est là, du reste, le type initial de la paroi connective intestinale. Chez les cyclostomes qui le réalisent dans toute sa pureté (voy. fig. 848), le tissu conjonctif qui passe au-dessous des plis, qui s'engage dans leur épaisseur et qui occupe celle de la valvule spirale, est partout formé de faisceaux parallèles entre eux par séries. Les vais-

seaux sanguins occupent les espaces inter-fasciculaires, sans être entourés de bandes décurrentes du tissu conjonctif lâche.

Ceci permet de comprendre pourquoi chez le Chien, l'Homme et surtout chez les grands mammifères tels que le Cheval, le tissu conjonctif de la couche glanduleuse du gros intestin reprend jusqu'à un certain point le type modelé. Sur les coupes transversales, on voit entre les tubes de Lieberkühn sectionnés en travers le tissu conjonctif former des ordonnances lamelleuses, concentriques aux glandes. Les bourgeons courts inter-glandulaires sont également formés par un tissu conjonctif compact, analogue à celui des bourgeons inter-glandulaires de la muqueuse stomacale. Toutefois, de distance en distance, on trouve des points ou des zones d'infiltration lymphatique et du tissu réticulé. Or, on sait avec quelle facilité le tissu réticulé s'édifie au sein du tissu conjonctif modelé, tandis qu'on ne le voit à peu près jamais résulter de la transformation directe du tissu conjonctif lâche, ou de la nutrition. Il représenté en fin de compte un angiome lymphatique caverneux.

On peut donc considérer à bon droit le tissu conjonctif de l'assise muqueuse intestinale comme une formation initiale de tissu conjonctif modelé, ramenée par points et dans un but fonctionnel, soit à l'état de tissu connectif lâche ou même embryonnaire (tête des villosités de l'Homme et du Chien), soit à l'état de tissu adénoïde par pénétration de lymphatiques y subissant une modification secondaire.

B. Couche celluleuse intestinale. — Immédiatement au-dessous de la musculaire muqueuse, entre l'assise longitudinale de celle-ci et l'assise annulaire du muscle moteur général de l'intestin, règne la *celluleuse intestinale*. Elle sert de chemin aux vaisseaux sanguins et lymphatiques, et renferme le *plexus de Meissner*. Chez l'Homme, le Chien, le Lapin, le Rat, le Cochon d'Inde et la grande majorité des mammifères, il s'agit ici d'une formation de *tissu conjonctif lâche*. Pourtant, chez certains animaux (Ane, Cheval), la celluleuse est formée de gros faisceaux connectifs serrés, ordonnés en séries parallèles; elle se rapproche par sa constitution du tissu conjonctif modelé. En tout cas, au sein de cette assise on ne trouve plus ni colonies de cellules lymphoïdes, ni de formations autochtones de tissu réticulé. Les glandes de Brunner, les corps des follicules isolés ou agminés occupent, il est vrai, la bande conjonctive inter-musculaire, mais ils l'ont envahie par refoulement. Plus ou moins aminci et discontinu, le feuillet profond de la muqueuse les contourne et les relie ainsi à la couche sous-glandulaire de la muqueuse. Morphologiquement donc, il s'agit encore ici d'une assise de tissu conjonctif de charpente simplement transformée. On en a une preuve par l'absence complète de vésicules adipeuses dans la celluleuse intestinale des sujets les plus obèses.

C. Couche connective sous-péritonéale. — En revanche, la couche

de tissu connectif qui double en dehors le muscle moteur de l'intestin représente purement et simplement chez l'Homme, le Chien, etc., le tissu cellulaire lâche sous-péritonéal. Elle est parcourue par des vaisseaux du type limbiforme dont les réseaux capillaires édifient fréquemment des pelotons adipeux qui, chez les sujets obèses, font saillie du côté de la cavité viscérale ou même se pédiculisent en des franges graisseuses plus ou moins nombreuses. Cette couche se continue avec le tissu conjonctif du mésentère au niveau de l'insertion de celui-ci sur l'intestin. Elle est aussi parcourue par les trajets lymphatiques collecteurs larges et plus ou moins nombreux qui vont gagner le feuillet du mésentère, s'engagent dans son épaisseur, et là *seulement* deviennent des veinules lymphatiques puis des lymphatiques propulseurs.

Formations musculaires de la paroi intestinale. Muscle moteur général et musculaire muqueuse. — La paroi de l'intestin de l'Amphioxus ne renferme aucun muscle : le mouvement ciliaire seul détermine le transfert des ingesta le long du tractus. Chez tous les vertébrés vrais (ceux qui ont à la fois une corde et des globules rouges), il existe un *muscle moteur général* de l'intestin formé de deux assises concentriques. L'une est annulaire et interne, l'autre est longitudinale et externe. Dans la série, le muscle moteur général apparaît en premier lieu, et très réduit chez les cyclostomes. La paroi de l'intestin de la grande Lamproie (voy. fig. 874) est entourée, sous le revêtement du coelome, par une couche unique ou feuillet de fibres musculaires lisses longitudinales, disposées parallèlement les unes aux autres et sur un seul rang comme une série de baguettes. Sur les coupes en travers, cette rangée simule un épithélium prismatique bas. Elle tient à la paroi pleuro-péritonéale, semble lui appartenir et ne s'engage pas dans la paroi fibreuse de l'intestin. Au sein de celle-ci et à une certaine distance en dedans de la couche longitudinale, la couche des fibres annulaires des autres vertébrés est représentée par un cercle de fibres lisses groupées par fascicules distincts, reliés par des traits grêles. Il s'agit ici non pas d'une couche annulaire à proprement parler, mais d'un réseau à mailles allongées suivant l'axe de l'intestin. Il n'y a pas trace de musculaire muqueuse ; la progression du contenu est assurée par le mouvement ciliaire des cellules épithéliales entodermiques. Au point de vue morphologique, la musculaire muqueuse est donc une formation secondaire, surajoutée et répondant à une différenciation particulière : celle de la *muqueuse* d'avec la *paroi proprement dite*.

On peut d'ailleurs s'en convaincre par l'examen de la paroi intestinale en voie de développement chez les embryons de mammifères. Sur le fœtus humain du troisième mois (11 centimètres), les deux assises longitudinale et annulaire de l'intestin grêle sont déjà dessinées nettement et il n'y a point trace de musculaire muqueuse. Celle-ci est d'au-

tant plus développée qu'il y a davantage de cryptes de Lieberkühn et que leur hauteur est plus grande. Chez le Rat, où ces cryptes sont courts et où il n'y en a qu'un et plus rarement deux entre les villosités foliacées consécutives, la musculaire muqueuse se réduit à un mince ruban musculaire où dominant les fibres longitudinales, relevées en petits feuillets ascendants dans l'épaisseur de chaque villosité pour y former les muscles de Brücke. Enfin, l'apparition de la musculaire muqueuse me paraît liée à la différenciation de la couche celluleuse entre le muscle moteur intestinal et la muqueuse proprement dite. Elle n'existe en effet à l'état distinct que dès que cette couche celluleuse a pris sa constitution lamelleuse définitive autour des vaisseaux de distribution destinés à la muqueuse.

Quand celle-ci est épaisse, parcourue par de hautes et nombreuses glandes tubuleuses et munie de villosités également nombreuses et très développées (Homme, Chien, Cheval, par ex.), la musculaire muqueuse se stratifie et présente, tout comme le muscle moteur intestinal, une assise annulaire (ou plutôt plexiforme) interne, et une assise externe formée de faisceaux tous longitudinaux, légèrement nattés dans le sens de la longueur de l'intestin. Cette assise longitudinale fournit, le cas échéant, des réseaux contractiles aux glandes (glandes duodénales) et aux corps folliculaires. L'assise interne fournit de son côté, et exclusivement, les feuillets inter-glandulaires de la muqueuse et les muscles lisses des villosités. — En aucun cas la musculaire muqueuse n'est formée de fibres musculaires striées.

Il n'en est pas de même du muscle moteur général de l'intestin. Chez certains vertébrés, par exemple chez la Tanche commune, le muscle intestinal est formé de faisceaux musculaires striés identiques à ceux de la paroi du corps, et se disposant en une assise longitudinale sous-péritonéale et en une assise annulaire concentrique à celle-ci. Les mouvements de l'intestin s'opèrent, dans ce cas, par le mode brusque. Un tel fait a son importance en morphologie générale; il montre, en effet, que, tout aussi bien que la lamelle fibro-cutanée, la lamelle fibro-intestinale est capable de développer des faisceaux primitifs striés en long et en travers.

J'ai déjà décrit (voy. t. I, p. 592) les muscles lisses de l'intestin à propos des muscles lisses en général. Je me contenterai donc de signaler ici un point particulier de leur histoire qui a donné lieu à quelques travaux récents. Il s'agit des rapports des fibres musculaires lisses les unes avec les autres.

On sait que pour former des faisceaux secondaires, les cellules musculaires lisses se soudent entre elles par un ciment continu analogue à celui qui unit et sépare les cellules épithéliales. Ce ciment réduit en noir le nitrate d'argent. Sur des coupes transversales des faisceaux musculaires, très minces et traités par le pinceau, on voit le ciment

régner dans toute l'épaisseur du faisceau comme une substance continue dans laquelle sont plongées les fibres-cellules musculaires. Il en résulte une homogénéité parfaite dans la contraction de l'ensemble. Le tissu conjonctif s'étend entre les faisceaux musculaires, ainsi individualisés et formant chacun un petit muscle particulier. Certains auteurs, en particulier MARTIN HEIDENHAIN, et ensuite NICOLAS (1), ont décrit, en outre, entre les cellules musculaires lisses d'un même faisceau, des *ponts cellulaires* qui les rendraient solidaires les unes des autres à travers les lignes de ciment, à peu près comme le font les cellules du corps de Malpighi par le moyen des filaments unitifs. J'ai aisément reproduit de telles apparences de ponts inter-cellulaires sur des coupes minces de l'intestin du Chien, faites après fixation par le sublimé et inclusion dans la paraffine. Mais je me suis convaincu qu'elles répondent à des cylindres primitifs marginaux qui, par suite du ramollissement du protoplasma inter-contractile au cours de la préparation, ont chaviré et pris une position rayonnante au lieu de rester posés de champ. Du reste, si l'on fixe le muscle intestinal par l'acide osmique à 1 pour 100, puis qu'on dissocie ses cellules musculaires par la potasse à 40 pour 100, on peut observer sur celles-ci des crêtes signalées depuis longtemps par tous les auteurs, mais jamais on n'en voit partir de prolongements en forme de pont.

Distribution générale des vaisseaux sanguins dans la paroi intestinale. — J'ai déjà dit que la couche sous-péritonéale de l'intestin possède une vascularisation particulière, dont le dispositif est celui-là même qui est spécial au tissu conjonctif lâche (réseaux limbiformes). En dehors de là, les branches artérielles enveloppantes bien connues, parties des arcades artérielles renfermées dans le mésentère, donnent : — *a*) des branches *musculaires externes*, origines des vaisseaux de l'assise longitudinale du muscle moteur intestinal; — *b*) des branches *pénétrantes* traversant obliquement le muscle moteur par la voie du tissu conjonctif qui cloisonne ce dernier, et fournissant sur leur trajet des branches musculaires pour les deux assises, principalement celles des fibres annulaires. Ces fusées artérielles obliques, parvenues dans la couche celluleuse, marchent ensuite dans le plan de celle-ci parallèlement les unes aux autres, et donnent de chaque côté des rameaux qui se détachent à angle droit ou très ouvert. De la sorte, l'ensemble des vaisseaux artériels affecte dans cette assise, par exemple chez le Rat, une disposition générale très régulière, en échelles dont les branches répondent aux fusées, et les échelons aux rameaux entre-croisés. L'aire de la celluleuse est ainsi subdivisée en une série de carrés limités par les vaisseaux artériels de distribution.

(1) NICOLAS, *Traité d'Anatomie humaine*, publié sous la direction de PAUL POIRIER, t. II, p. 15 (fig. 13 reproduite d'après DE BRAYNE).

C'est dans ces carrés que se tend comme un filet le plexus de Meissner.

Les branches artérielles, parties des longues fusées de distribution, prennent un trajet obliquement ascendant vers la muqueuse, et se terminent toutes à leur extrémité par des sortes d'étoiles ou ombelles d'artères de tout petit calibre, naissant d'un même point ou de points très voisins, de façon à constituer un bouquet qui s'étale au-dessous de la musculaire muqueuse, parfois au-dessus d'elle. Ce sont là les vaisseaux artériels appartenant en propre à la muqueuse intestinale. Ils montent droit dans l'épaisseur de cette dernière après avoir donné, de distance en distance, de petites artères à la musculaire muqueuse dont les réseaux capillaires sont, de la sorte, commandés par les mêmes artères qui règlent la circulation de la couche glanduleuse et des villosités. La muqueuse et son muscle sont ainsi rendus solidaires au point de vue circulatoire.

Dans la *couche glanduleuse*, les petites artères donnent, entre les cryptes de Lieberkühn, des artérioles transversales ou obliques, toutes curvilignes, qui embrassent les glandes comme des faucilles et d'où partent les capillaires enveloppants, disposés en rets lâche autour des tubules et tous anastomotiques entre eux de tubule à tubule. La couche glanduleuse est donc, ici comme dans la muqueuse stomacale, le lieu des anastomoses vasculaires en nappe large. C'est à son niveau que les divers cônes artériels communiquent entre eux.

Les petites artères destinées aux *villosités* franchissent la couche glanduleuse, puis abordent chaque villosité et s'y distribuent comme je l'ai indiqué plus haut. — La disposition des veines dans les villosités ayant été aussi indiquée, je n'y reviendrai pas. Dans l'épaisseur de la couche glanduleuse, les veines reçoivent chemin faisant les capillaires veineux issus du réseau enveloppant des glandes ; mais on n'observe plus ici les dispositions en Y, si remarquables dans la muqueuse de l'estomac. Les veines collectrices filent droit ou obliquement et traversent la musculaire muqueuse ; puis, dans la celluleuse et à travers les tuniques musculaires de l'intestin, elles suivent sensiblement le trajet des artères. Aucune d'elles ne possède de valvules et l'on sait que, sauf au niveau de la terminaison de l'œsophage et de l'union de l'anus et du rectum, toutes sont tributaires de la veine porte.

Les vaisseaux sanguins des *follicules clos* isolés ou agminés affectent des dispositions spéciales et caractéristiques. S'il s'agit d'un follicule ne faisant pas saillie à la surface (point folliculaire), tels que ceux qu'on rencontre en grand nombre dans la couche sous-glandulaire du gros intestin, chaque follicule plus ou moins arrondi ou ovoïde est abordé sur tout son pourtour par une série de petites artères distinctes, mais anastomotiques entre elles par des artérioles grêles. Ainsi se dispose sur la marge du follicule un rets artériel. De ce rets partent des artérioles pénétrant le follicule, et se résolvant à son

intérieur en une série de réseaux limbiformes convergeant tous vers le centre et, en outre, anastomotiques entre eux. Ce sont les vaisseaux sanguins caractéristiques, en rayons de roue (voy. t. I, p. 815). Les

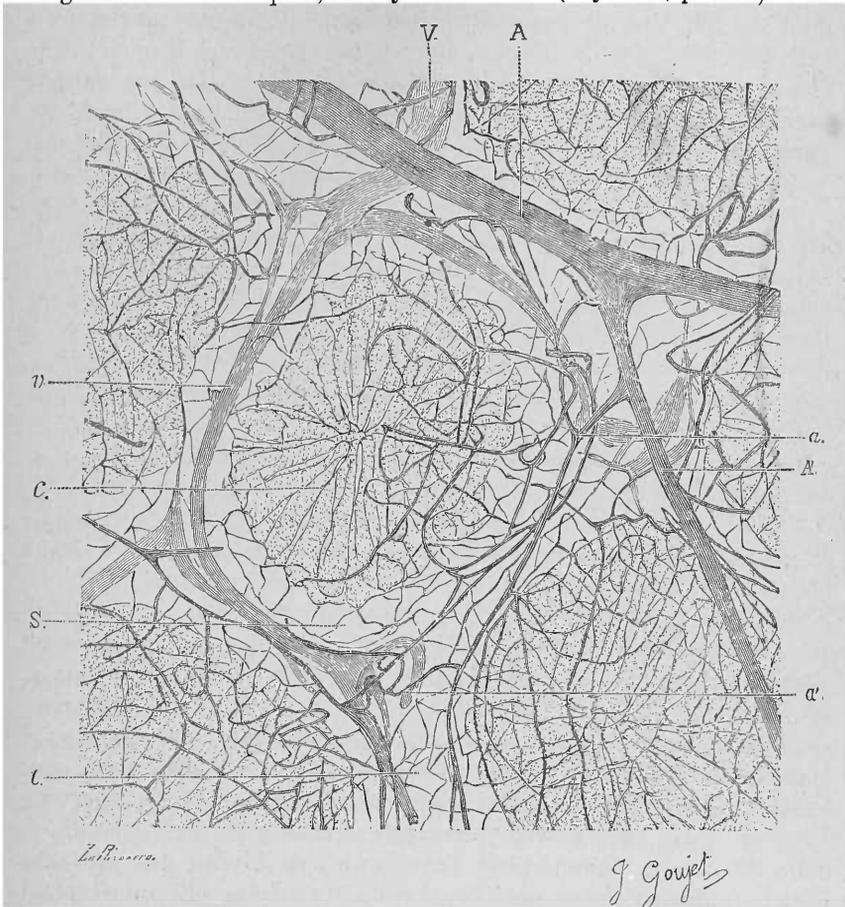


FIG. 893. — Vaisseaux sanguins des follicules lymphatiques de l'appendice iléo-cæcal du Lapin, injectés par une masse à la gélatine et au carmin. Conservation dans le baume du Canada (faible grossissement).

A, A, artères de distribution; — a, petite artère concourant à former le polygone artériel du follicule; — a', l'un des points où s'anastomosent les petites artères pour former le polygone artériel; — V, veine collectrice; — v, petite veine concourant à former le polygone veineux du follicule; — c, capillaires centripètes en rayons de roue occupant la substance folliculaire; — i, vaisseaux sanguins, traversant le sinus lymphatique S. (Tous les vaisseaux, sauf les capillaires radiés, sont contenus d'abord dans le sinus.)

petites veines répondant à chacun de ces réseaux se rendent toutes dans de grandes veines collectrices, correspondant chacune à l'une des artères afférentes marginales et embrassant le follicule de leurs grandes courbes. L'ensemble de ces veines forme un polygone vei-

neux homologue du polygone artériel entourant chaque follicule, et situé en dehors de lui.

S'il s'agit de follicules isolés ou agminés complets, tels que ceux dont les follicules de l'appendice iléo-cæcal du Lapin fournissent le type (fig. 893), des deux polygones vasculaires enveloppants, artériel et veineux, le second seul est situé dans le sinus lymphatique périfolliculaire ainsi que les vaisseaux afférents des follicules séparés par le sinus. De plus, au niveau du col et de la tête, les vaisseaux sanguins affectent une disposition spéciale. Ce sont des boucles ascendantes qui montent et convergent toutes vers le sommet de chaque tête folliculaire, et qui proviennent des réseaux vasculaires enveloppants du corps du follicule à l'union de celui-ci avec son col. Quant aux ailes folliculaires des plaques de Peyer, et aux points d'infiltration adénoïde diffus de la muqueuse au voisinage ou dans les intervalles des follicules clos, leurs vaisseaux ne méritent pas de description spéciale : le dispositif est alors celui des vaisseaux sanguins du tissu réticulé.

Circulation lymphatique de la paroi de l'intestin. Chylifères. — Les vaisseaux lymphatiques de l'intestin répondent aux origines des chylifères découverts par ASELLI. Chez les animaux abondamment nourris de graisses, ils charrient, à la fin des périodes digestives, un lymphé absolument lacté renfermant non seulement des cellules lymphatiques, mais un grand nombre de *granulations du chyle* formées d'un stroma albuminoïde servant de support à chaque granulation et lui assurant sans doute sa constitution figurée (voy. t. I, p. 77). Quand, au contraire, on prive absolument les animaux d'ingesta gras (par exemple en les mettant à jeun pendant plusieurs jours), le lymphé des chylifères d'ASELLI redevient transparent comme de l'eau, exactement semblable à celle de la grande veine lymphatique. Les chylifères sont, en effet, la voie principale d'absorption des graisses et celle-ci s'opère, comme nous l'avons vu, au niveau des villosités chez les animaux qui en possèdent, et au niveau des plis interceptant entre eux les fossettes représentant les cryptes chez les vertébrés dépourvus de villosités intestinales (par ex. Grenouille, Triton, poissons).

De son origine dans l'épaisseur des plis intestinaux ou des villosités jusqu'aux veinules et aux lymphatiques propulseurs contenus dans le mésentère, *la circulation lymphatique intestinale est tout entière constituée par de simples voies de trajet*. Quand on déploie celles-ci et qu'on les fixe à l'état de déploiement en imprégnant en même temps leurs parois par l'une ou l'autre des deux méthodes que j'ai imaginées à cet effet (1), on peut constater, comme je l'ai déjà

(1) PREMIÈRE MÉTHODE : On fait, dans la celluleuse ou dans la couche sous-péri-

indiqué depuis longtemps (1), que tous les lymphatiques de l'intestin répondent à des capillaires. Tout aussi bien dans les villosités que dans les espaces inter-glandulaires, dans la celluleuse, dans les plans inter-musculaires, dans la traversée des muscles et au niveau des sinus larges et compliqués entourant la base des follicules clos, il s'agit de simples trajets creusés dans le tissu conjonctif, dépourvus de paroi propre différenciée et simplement limités par l'endothélium caractéristique découpé en jeu de patience. Les premiers lymphatiques valvulés apparaissent seulement dans le mésentère, et cette règle ne comporte point d'exception.

A. — Lorsque les villosités intestinales sont individualisées, digitiformes ou renflées en massue et pédiculées comme chez l'Homme, le Chien, le Chat, etc., chacune d'elles renferme ordinairement un seul chylofère central prenant son origine par une ampoule close, comme l'avait indiqué TEICHMANN. Quand elles sont lamellaires, semi-lunaires arrondies, comme chez le Rat, ou festonnées sur leurs bords comme chez le Lapin, l'Écureuil, etc., elles renferment plusieurs capillaires lymphatiques, communiquant irrégulièrement entre eux par des branches de calibre variable et formant un petit réseau également clos. Qu'il s'agisse d'une ampoule terminale unique ou d'un réseau, dans les deux cas les lymphatiques sont entourés par les fibres musculaires lisses de Brücke, qui leur constituent un filet contractile. Par ce moyen, ils se vident comme le fait une glande de son contenu. La villosité est comparable à une glande dont les cellules à plateau strié constituent l'épithélium sécréteur et le chylofère central le canal excréteur. Le fait est évident en particulier pour les graisses. L'absorption intestinale n'est pas, en effet, un simple phénomène de diffusion. L'épithélium modifie au passage les éléments qu'il absorbe, et les restitue au milieu intérieur sous une forme toute nouvelle. Il réalise ainsi, et au premier chef, les complexes opérations d'une *sécrétion interne* et non pas une pure dialyse.

Les lymphatiques efférents des villosités lamelliformes se rendent dans une ampoule collectrice de grande dimension, ovoïde et transversale, qui n'est nulle part plus régulière qu'à la base des villosités semi-lunaires de l'intestin grêle du Rat. Mais cette ampoule existe à

tonéale, une injection interstitielle d'eau distillée; puis on pousse par la canule laissée en place une solution de nitrate d'argent à 1 pour 100 et ensuite on arrose l'anse intestinale d'alcool fort, puis l'on achève le durcissement par l'alcool. — DEUXIÈME MÉTHODE : on fait directement, ou mieux après injection interstitielle d'eau distillée, une injection interstitielle du mélange osmio-picrique et de la solution de nitrate d'argent. On achève le durcissement par l'alcool. L'inclusion dans la paraffine et les coupes en série n'altèrent pas sensiblement les imprégnations.

(1) J. RENAULT, *Cours d'anatomie générale de la Faculté de Lyon*, 4 décembre 1882.

la base des grandes villosités digitiformes chez le Chien, où j'ai pu la développer par le mélange de liquide osmio-picro-argentique. Quand les villosités ont un pédicule mince, leur chylière présente un renflement moins important. Puis, il descend dans la couche glandulaire et communique avec le réseau lâche des grands trajets intertubulaires.

* B. — Dans le gros intestin où il n'y a plus de villosités, ce réseau existe seul; mais chaque bourgeon court inter-glandulaire renferme une ampoule, ou un capillaire lymphatique soit effilé, soit disposé en anneau de clef. Au sein des replis muqueux formant les calices des follicules clos de l'appendice iléo-cæcal du Lapin, circulent des capillaires lymphatiques énormes, communiquant irrégulièrement entre eux tout autour des têtes des follicules et présentant des diverticules, des culs-de-sac courts ou longs, dont quelques-uns rasant souvent sur de larges surfaces la ligne d'implantation de l'épithélium cylindrique qui tapisse le pli muqueux du calice. Il part de là des lymphatiques efférents qui contournent les ailes folliculaires ou traversent droit leur tissu réticulé, pour s'ouvrir dans le sinus périfolliculaire. Dans l'intestin grêle de l'Homme, les lymphatiques des calices des follicules agminés en plaques de Peyer se comportent d'une façon analogue.

C. — Partout où il n'y a pas de follicules clos isolés ou agminés, les capillaires lymphatiques superficiels percent droit la musculature muqueuse et se jettent dans le *réseau lymphatique planiforme de la celluleuse*. C'est sur ce point qu'on trouve, en particulier chez le Lapin, des lymphatiques réguliers méritant le nom de capillaires plutôt que celui de trajets lymphatiques (fig. 894). Ils se disposent dans le plan des vaisseaux sanguins, forment aux artères des satellites simples ou doubles, ou repliés en manchons sous forme de pseudo-gaines lymphatiques, mais non le plus souvent des gaines vraies. Celles-ci existent surtout autour des vaisseaux artériels et veineux dans leur traversée des sinus périfolliculaires. Tous les lymphatiques de la celluleuse ne sont pas d'ailleurs des capillaires de calibre régulier. Ils présentent des bourgeons clos en doigt de gant ou en pointes effilées, des renflements et des rétrécissements successifs; et ils communiquent irrégulièrement entre eux, ici comme dans tout réseau de trajets ou de capillaires lymphatiques.

D. — Du réseau de la celluleuse partent une série de *trajets lymphatiques intra-musculaires*, qui trouvent obliquement ou droit les deux assises du muscle moteur en communiquant entre eux dans leur épaisseur par des anastomoses transversales. Ces lymphatiques, fixés-déployés et imprégnés d'argent dans l'intestin du Chien ou du Lapin, se montrent en certains points avec une lumière large. Sur d'autres, ils apparaissent plissés en lanterne vénitienne dans une

étendue plus ou moins considérable de leur trajet. Ces plissements répondent aux points où l'injection interstitielle a saisi le muscle en pleine contraction ou l'a fait contracter. Les lymphatiques sont ici toujours transversaux ou obliques : les muscles agissent donc non pour aplatis, mais pour raccourcir les canaux lymphatiques qui les traversent, et évacuer ainsi leur contenu dans les lymphatiques sous-péritonéaux.

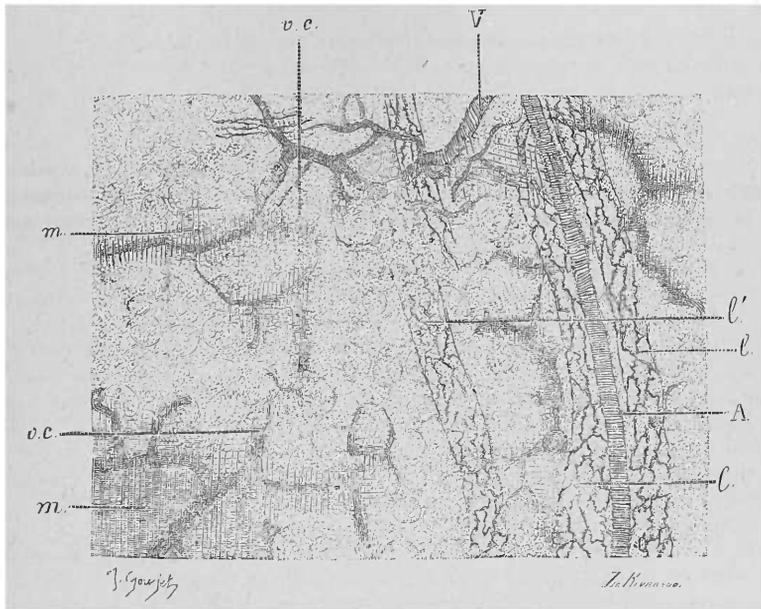


FIG. 894. — Paroi de l'intestin grêle du Lapin préparée par la méthode indiquée dans la note de la page 1408.

A, artère entourée de deux grands capillaires lymphatiques satellites *l, l'*; — V, veine; — *vc, vc*, capillaires sanguins; — *l'*, grand capillaire lymphatique indépendant; — *m, m*, fibres musculaires lisses du muscle moteur intestinal, dont les limites sont marquées par l'imprégnation de nitrate d'argent.

(On voit par transparence, sous forme de cordes, les coupes optiques des glandes en tube de la muqueuse. L'intestin a été disposé la face péritonéale en haut.) — (Ocul. 1, obj. 2 de Véric, chambre claire.)

E. — Ceux-ci forment, dans la couche de tissu connectif lâche qui double le péritoine viscéral, un réseau planiforme et nouveau d'énormes capillaires lymphatiques. Ce sont là les véritables *boyaux efférents* du système lymphatique de l'intestin. Ils se déversent dans les veinules lymphatiques et les lymphatiques propulseurs mésentériques, seuls munis d'une paroi distincte, seuls valvulés et représentant ici, par rapport aux capillaires, un système de vaisseaux tout à fait distinct et de signification morphologique différente (1).

(1) RANVIER, *Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, p. 924, 970 et 1038, 1896,

La circulation lymphatique *de trajet*, comprise dans les parois de l'intestin et uniquement constituée par des capillaires à simple paroi endothéliale, est tout à fait individuelle et la plus remarquable que l'on connaisse. A l'inverse de ce qui se passe ailleurs, elle puise en grande partie au dehors, c'est-à-dire dans le contenu de l'intestin, les éléments constitutifs du plasma lymphatique particulier qu'elle charrie, c'est-à-dire du *chyle*. Les origines *toujours absolument*

abandonne complètement son ancienne manière de voir sur les relations des vaisseaux lymphatiques avec le tissu conjonctif lâche pour se ranger à celle que j'ai toujours soutenue: à savoir que les capillaires lymphatiques se terminent — ou plutôt prennent leur origine — constamment par des extrémités closes. Il établit en outre un fait important: c'est que les lymphatiques valvulés (ceux que j'appelle les « veinules lymphatiques ») et les « lymphatiques propulseurs ») et les réseaux de capillaires lymphatiques prennent naissance distinctement. La réunion entre les deux formations est secondaire, comme entre les réseaux capillaires issus des cellules vaso-formatives et les fusées artério-veineuses.

J'ai, de mon côté, étudié le développement des lymphatiques valvulés dans l'épiploon du Lapin. A la naissance, on n'en voit aucun. L'épiploon ne renferme que des fusées artério-veineuses en voie d'accroissement ou d'atrophie modelante. (Le type de la distribution vasculaire fœtale change en effet incessamment; tandis que certains vaisseaux s'accroissent, d'autres s'atrophient, et c'est ainsi qu'on passe du type vasculaire fœtal au type définitif). Sur le Lapin de neuf à quinze jours, on voit le long des fusées artério-veineuses de grands lymphatiques formés d'une simple paroi endothéliale. Cette paroi porte des valvules. Elle est formée par une lame granuleuse semée de noyaux. Elle est embryonnaire: le mélange de liquide osmio-picrique et de nitrate d'argent, qui imprègne net le revêtement péritonéal et l'endothélium des vaisseaux sanguins de distribution, n'y fait apparaître aucun dessin endothélial. A l'extrémité de ces vaisseaux, loin encore du point de terminaison des fusées artério-veineuses, on voit une série de sacs clos discontinus, ovoïdes-allongés et de plus en plus courts, dont la paroi a la même constitution que celle des lymphatiques déjà formés. Les sacs sont tous sur le prolongement de ces lymphatiques, les vaisseaux sanguins leur servant de guides. Au delà, on voit des cellules globuleuses à noyaux multiples et dont le centre se creuse et est rempli d'un liquide clair ne renfermant rien ou contenant une ou deux cellules libres, à protoplasma granuleux. Ce sont là des cellules *lympho-formatives*. Venues au contact entre elles, elles s'ouvrent les unes dans les autres en se pénétrant un peu et dans le sens rétrograde au cours du sang des fusées vasculaires voisines. De là, les ébauches de valvules et la détermination de leur sens. Ces observations sont tout à fait conformes à celles de RANVIER.

Les veines lymphatiques se forment donc par la réunion de segments discontinus, tout comme l'aorte chez l'embryon. Chaque segment primitif répond à une portion intervalvulaire de la veine lymphatique future. — De plus, comme je l'avais déjà indiqué (voy. t. I, p. 890-920), la végétation des vaisseaux de cette catégorie se fait avec celle des vaisseaux sanguins, parallèlement à eux du centre à la périphérie, mais *très en retard sur eux*. Chez les vertébrés, la circulation lymphatique devient donc accessoire et tardivement complémentaire de celle du sang. Mais la question n'est pas achevée. Un objet d'études tel que l'épiploon des jeunes mammifères ne permet pas de déterminer embryologiquement *de visu* l'origine des premières cellules et des premiers sacs clos lympho-formatifs. Le mouvement part, à n'en pas douter, des points mêmes où s'abouchent dans le système veineux le canal thoracique et la grande veine thoracique: puisque ces vaisseaux sont eux-mêmes formés de segments inter-valvulaires consécutifs, et que leurs dernières valvules siègent à leur

closes des lymphatiques se font dans la muqueuse, soit des villosités, soit inter-glandulaire, au sein d'un tissu connectif ramené à la constitution embryonnaire chez les mammifères et chez l'Homme, et qui est le siège d'incessantes diapédèses; ses espaces aussi sont occupés par une multitude de colonies de cellules lymphatiques. De ces cellules lymphatiques, les unes sont errantes et émigrent par les surfaces épithéliales; les autres sont fixées à l'état sédentaire et réalisent des actions phagocytaires ou d'ordre glandulaire. Ces dernières modifient plus ou moins profondément et le plasma exsudé par les vaisseaux sanguins, et les liquides absorbés par les cellules à plateau strié, pour les restituer aux voies lymphatiques avec une constitution moléculaire ou chimique nouvelle. Puis, le système des feuillets musculaires des villosités et de la couche glanduleuse de la muqueuse expulse la lymphe lactescente ainsi produite, le chyle, dans le réseau planiforme de la sous-muqueuse qui représente les premières voies de simple transit. Les mouvements du muscle moteur général et de la musculaire muqueuse, combinés, chassent à leur tour le chyle de ce second réseau dans les boyaux efférents sous-péritonéaux, et de là dans les lymphatiques valvulés. A partir de ce point seulement, le transport du chyle vers la citerne de Pecquet et le canal thoracique devient en quelque sorte rectiligne et direct. Auparavant, dans l'épaisseur de la paroi intestinale, le chyle avait été retenu ou refoulé en des sens divers par les mouvements musculaires. En même temps sa constitution chimique avait été modifiée. ARM. GAUTIER a démontré, par exemple, que les peptones de l'intes-

point d'aboutement. Mais cela acquis, le premier sac lympho-formatif est-il un diverticule de la veine, ou s'est-il formé en dehors d'elle pour s'ouvrir ensuite dans sa cavité? C'est ce qu'on ne sait pas. On ne sait pas davantage quelle est l'origine première des cellules formatives des capillaires lymphatiques, tout à fait différentes de celles d'où proviennent les lymphatiques valvulés.

Quoi qu'il en soit, les premiers lymphatiques ainsi développés sont remplis au début, comme ceux de la lame natatoire des têtards d'anoures, seulement par un liquide clair, que l'acide osmique ne brunit pas et qui ne donne pas de réseaux de fibrine. *Ce liquide est donc initialement formé par de l'eau tenant en solution des sels minéraux*, exactement comme le liquide des vacuoles des cellules glandulaires. Les premières cellules migratrices se voient dans le sang déjà circulant et dans le tissu conjonctif périvasculaire, en premier lieu dans les taches laiteuses secondaires.

Il en faut conclure que la pénétration des leucocytes dans les voies de la lymphe est un phénomène secondaire, ici comme il l'est dans les réseaux vaso-formatifs d'ordre sanguin.

Ceux-ci, on le sait, donnent naissance aux capillaires sanguins définitifs, du moins à ceux du tissu conjonctif lâche et du type limbiforme. Une question qui reste à déterminer, c'est celle de savoir si les réseaux de capillaires lymphatiques, tels que ceux de la paroi intestinale, se développent comme les capillaires sanguins aux dépens de cellules lympho-formatives particulières. Les moyens actuels d'investigation et d'analyse ne m'ont pas jusqu'ici permis d'aborder cette question intéressante, parce que je n'ai trouvé aucun objet d'étude favorable. L'intestin, en tout cas, n'en est pas un.

tin ont été déjà en majeure partie transformées en un corps nouveau et toxique, le carbamate d'ammoniaque, qui sera ultérieurement lui-même dédoublé en une série d'autres produits.

Ce sont les cellules lymphatiques, ou plutôt les diverses cellules de la série lymphatique qui habitent les voies de la lymphe ou le tissu conjonctif de la muqueuse, qui sont les instruments actifs de ces diverses actions modificatrices des matériaux absorbés. L'endothélium lymphatique lui-même n'est pas inactif. Comme l'a montré récemment RANVIER (1), il sépare du milieu intérieur une substance grasse analogue à la myéline.

En regard de tout ce mouvement complexe vient se placer dans l'intestin le dispositif variable et complexe aussi des formations adénoïdes. Celles-ci consistent en des points d'infiltration, sans forme ni configuration, ni position régulièrement définies, de la muqueuse par le tissu réticulé avec ou sans points folliculaires; ou bien en des follicules clos isolés ou agminés. Le tout réalise dans l'intestin un véritable appareil ganglionnaire, au sein duquel les cellules lymphatiques effectuent des échanges, se multiplient et se renouvellent. A côté d'une sorte de fuite incessante des éléments de la lymphe apportés par les vaisseaux sanguins dans le parenchyme des villosités, le système des formations adénoïdes de la muqueuse constitue un foyer actif de renouvellement de ces cellules. Il crée une série de centres d'arrêt pour les bactéries, et de modification pour leurs toxines ou les poisons quelconques absorbés par la voie lymphatique. L'appareil folliculaire et adénoïde augmente encore ici l'électivité du filtre constitué par l'épithélium à plateau strié qui revêt la surface interne de l'intestin.

Aussi, quand cette dernière est le siège d'une inflammation catarrhale quelconque un peu intense, tous les trajets lymphatiques et les formations adénoïdes de la muqueuse réagissent rapidement et avec vigueur. Tel est le cas dans le choléra (2), dans la dysenterie (KELSCH), etc. L'endothélium des capillaires lymphatiques se tuméfie; son protoplasma devient granuleux et ses noyaux se multiplient. Les capillaires lymphatiques présentent alors des bourgeonnements parfois même oblitérants formés par l'endothélium tuméfié. Cette *endo-lymphite oblitérante* est spéciale aux réseaux capillaires. Elle constitue probablement tout à la fois une réaction individuelle de ces vaisseaux, et un moyen d'arrêt opposé à la progression des agents pathogènes ou de certains poisons d'origine animale, le long des voies de la lymphe.

(1) L. RANVIER, *Comptes rendus de l'Acad. des Sciences* (séance du 9 mars 1896).

(2) KELSCH ET RENAUT, Note sur les altérations histologiques de l'intestin et sur quelques modifications du sang dans le choléra (*Soc. médic. des Hôpitaux de Paris*, 23 septembre 1873; *Progrès médical*, 1873).

CHAPITRE IV

GLANDES ANNEXES DE L'INTESTIN ENTODERMIQUE, LE FOIE ET LE PANCRÉAS

Jusqu'ici nous avons étudié, le long de l'intestin, des glandes toutes renfermées dans l'épaisseur de la paroi intestinale. Toutes appartiennent aussi à un même type morphologique, indépendamment des variations de forme de leurs épithéliums sécréteurs, lesquelles sont contingentes et subordonnées aux modes variables de la fonction. Ce sont essentiellement des *glandes tubuleuses*.

Glandes tubuleuses ordinaires de l'intestin, simples, ramifiées, agminées et conglomérées. — Parmi ces glandes tubuleuses, les unes sont des *cryptes purs* (glandes de Lieberkühn du gros intestin); elles consistent en des tubes simples ou légèrement ramifiés au voisinage de leur terminaison en cul-de-sac. D'autres sont aussi des *tubuleuses simples* ou *subdivisées* de la même façon; mais leur fond montre des différenciations glandulaires sur une petite étendue (glandes de Lieberkühn de l'intestin duodénal et grêle). Dans l'estomac, apparaissent des glandes *tubuleuses* et légèrement *ramifiées, agminées* autour d'un crypte émissaire commun, et intra-muqueuses. Les glandes duodénales, ou de Brunner, fournissent encore un exemple de glandes tubuleuses groupées, comme les stomacales, par rapport à un crypte émissaire commun qui est ici un crypte de Lieberkühn. Mais leurs tubes se sont un grand nombre de fois divisés et subdivisés, végétant dans la paroi, franchissant la musculaire muqueuse et se glomérulant entre celle-ci et le muscle moteur pour former un organe glandulaire déjà important (*glandes tubuleuses conglomérées*). Enfin, chez certains poissons, des formations tubuleuses, ramifiées également, ont franchi la paroi et constituent au-dessous du cardia de véritables *organes distincts*, appendus dans la cavité viscérale et reliés à l'intestin par un pédicule répondant à leurs canaux excréteurs. La formule générale des glandes intestinales est donc celle-ci : glandes tubuleuses, originaires chacune d'un crypte

unique dessiné initialement par une végétation spéciale (suivant le mode flocculeux) de l'épithélium de revêtement. Ces glandes sont devenues plus ou moins richement et longuement ramifiées en vertu d'une série de mouvements épithéliaux semblables à celui qui a déterminé l'apparition du crypte initial.

Mais jusqu'ici, toutes ces glandes, quel que soit le nombre et l'étendue de leurs tubes branchés les uns sur les autres et subdivisés, se terminent constamment par des culs-de-sac libres, en doigts de gant fermés et indépendants les uns des autres. Leurs vaisseaux sanguins, développés consécutivement au mouvement épithélial qui a dessiné l'ébauche des culs-de-sac et commandé leur arborisation, sont ordonnés par rapport aux tubes sécréteurs. Ils moulent leurs réseaux enveloppants sur la forme des tubes glandulaires. Ils ne modifient jamais celle-ci pour la plier au gré de leur propre végétation vasculaire. Ils vascularisent la glande sur le schéma fourni par son développement épithélial. C'est ce qui se passe d'ailleurs dans toutes les glandes vraies, à sécrétion externe prépondérante.

Glandes conglobées intestinales. Foie et Pancréas.— L'anse duodénale donne naissance en outre, chez tous les vertébrés sans exception, à deux formations glandulaires dont la végétation franchit rapidement les limites de la paroi intestinale, et qui achèvent leur développement en dehors de celle-ci, sous forme d'organes constamment distincts de l'intestin. Ce sont le *foie* et les *pancréas*. Dans l'édification de ces glandes, à partir de leur première apparition sous forme d'un diverticule intestinal ayant la valeur d'un crypte, les vaisseaux sanguins prennent une part tout autre qu'à la constitution d'une glande duodénale ordinaire. Ils modifient le type initial et en font des glandes conglobées. Le remaniement est d'ailleurs plus ou moins complet et profond; il l'est toujours davantage dans le foie que dans les glandes pancréatiques. Dans les deux sortes de glandes toutefois, il est un fait qu'on peut toujours constater : c'est que leurs formations épithéliales se sont placées sous la dépendance étroite des vaisseaux sanguins et se sont en réalité *ordonnées* par rapport à eux.

La loi de la végétation des formations épithéliales glandulaires est, elle aussi, plus ou moins modifiée dans le foie et les pancréas des vertébrés. Le mouvement de croissance a toujours son point de départ dans un diverticule du duodénum prenant naissance comme un crypte. Le fond de ce crypte s'étire, et en même temps il devient l'origine d'une série de tubes épithéliaux arborisés. Ceux-ci, sur leur trajet, donnent des culs-de-sac latéraux, d'autant plus longs et arborisés eux-mêmes qu'on s'éloigne davantage de l'intestin. Puis, il arrive un moment où les tubes issus de branches différentes de végétation concourent entre eux, s'ouvrent les uns dans les autres et constituent un réseau plus ou moins compliqué de tubes anastomosés.

Cette portion de la glande répond dans le foie à son *parenchyme* sécréteur. Dans le pancréas, le concours des tubes glandulaires s'effectue plus tard, moins constamment et d'une manière moins large. Il existe nettement à la périphérie de chaque flot pancréatique chez le Poulet, comme je l'ai indiqué depuis longtemps. La tendance au concours entre eux des tubes ou cordons glandulaires, est la caractéristique majeure des glandes conglobées. Nous la retrouvons ici telle qu'elle existe dans la glande pituitaire et le corps thyroïde, qui sont les glandes conglobées annexes de l'intestin antérieur à muqueuse dermo-papillaire et à revêtement épithélial malpighien.

Premier développement des glandes conglobées intestinales. — On sait que le cœlome (cavité viscérale ou pleuro-péritonéale) est à son origine formé de deux moitiés symétriques, séparées sur la ligne médiane par un *mésentère ventral* homologue exact du *mésentère dorsal* (fig. 895). Ce mésentère ventral n'existe qu'au niveau de la partie antérieure du tube digestif depuis le pharynx jusqu'à l'extrémité du duodénum (1). Dans son épaisseur, se développent le cœur avec les gros troncs vasculaires qui y aboutissent : c'est-à-dire l'extrémité des veines omphalo-mésentériques et de la veine ombilicale. Le ligament falciforme du foie, qui, parti de l'ombilic, conduit au hile hépatique le cordon fibreux répondant à la veine ombilicale atrophiée chez l'adulte, répond lui-même à la limite inférieure de l'ancien mésentère ventral. Cette disposition montre également qu'à l'origine, le mésentère ventral s'étendait jusqu'à la paroi antérieure du pédicule du sac vitellin (vésicule ombilicale).

Avant-foie mésodermique de His. — C'est immédiatement au-dessous du cœur que, dans l'épaisseur du mésentère ventral, les ébauches des glandes conglobées intestinales, consistant initialement en des diverticules de l'intestin entodermique duodénal, se projettent, s'accroissent et se transforment pour aboutir à la constitution des deux glandes conjuguées : le foie et le pancréas définitifs. La région (infra-cardiaque) du mésentère ventral où se passe ce mouvement a reçu, pour cette raison, de KÖLLIKER le nom de « bourrelet hépatique », et de HIS celui « d'avant-foie » (*Vorleber*). Elle développe en effet le *foie sanguin* comme le duodénum fournit lui-même le *foie épithélial*. Sur les coupes transversales d'embryons très jeunes des mammifères (Mouton, 8 millimètres) et de l'Homme (4 à 6 millimètres), on ne trouve d'abord à son intérieur que la section des larges veines omphalo-mésentériques entourées par deux amas particuliers d'éléments mésodermiques (septum transverse de RAVN). Sur les coupes sagittales, on voit aussi que l'avant-foie de His pousse contre la cavité pariétale ou péricardique primitive, qui contient le cœur, une série

(1) Voy. t. II, p. 1258.

de villosités irrégulières creusées de cavités, existant tout aussi bien

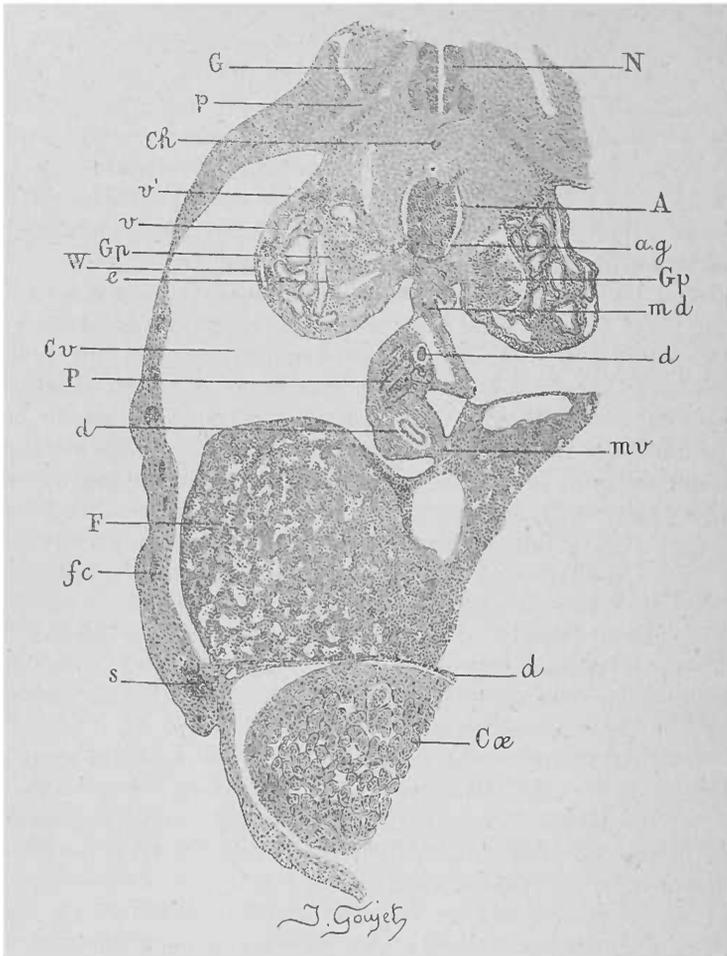


FIG. 895. — Coupe transversale d'un embryon de Mouton, passant par le corps de Wolff et le duodénum. (A cause de la courbure de l'embryon, le diaphragme *d*, et le cœur *Cæ*, apparaissent sectionnés en travers au bas de la figure.) — Fixation par le liquide de Müller, coloration en masse par le carmin aluné. Coupes en série. Conservation dans la résine Dammar. — (Ocul. 1, obj. 0 de Véricq, chambre claire.)

N, nèvraxe; — G, ganglions des paires rachidiennes; — *p*, nerfs rachidiens; — *Ch*, corde dorsale; — A, aorte; — *ag*, artère glomérulaire née directement de l'aorte et fournissant au glomérule *Gp*, du corps de Wolff; — W, canal de Wolff; — *e*, embouchure d'un tube du corps de Wolff dans la cavité du glomérule; — *v*, *v'*, veines du corps de Wolff; — *Cr*, cavité péritonéale.

md, mésentère dorsal de l'anse duodénale *d, d*, sectionnée en deux points parce qu'elle est déjà courbée en fer à cheval; — *P*, ébauches des trois pancréas en cours de développement dans le mésentère dorsal; — *mv*, mésentère ventral, au sein duquel on voit déjà le foie *F* très développé autour des veines omphalo-mésentériques béantes au sein de chacun des deux lobes.

fc, lamelle fibro-ectané; — *s*, vaisseaux sanguins embryonnaires au sein de cette lamelle; — *d*, diaphragme; — *Cæ*, cœur.

chez les oiseaux (Poulet : HIS) que chez les mammifères et chez l'Homme (LIEBERKÜHN, KÖLLIKER, USKOW). L'apparition hâtive de ces villosités, et leur constance, indiquent qu'il s'agit ici d'une formation importante — peut-être répondant au début de la végétation active des éléments mésodermiques du bourrelet, en vue de fournir la première ébauche du foie sanguin.

Ebauches épithéliales du foie. — Le foie commence à se former de très bonne heure par une évagination simple ou double de l'entoderme de la face ventrale du duodénum, qui s'engage aussitôt dans l'épaisseur du mésentère ventral et y poursuit ensuite toute sa croissance.

Cette évagination est simple chez les sélaciens et les amphibiens. GOETTE la considère, chez le Bombinator, comme résultant d'un plissement de l'anse duodénale déterminé par cette simple disposition mécanique qui fait qu'en arrière, de la cavité péricardique primitive, l'accroissement du feuillet entodermique répondant à la face ventrale du duodénum ne rencontre pas de résistance. HIS adopte la même explication chez le Poulet. Elle n'est pas cependant conforme à ce que nous savons du premier développement des autres glandes intestinales, dont l'ébauche première est fournie par le mouvement particulier de l'épithélium de revêtement aboutissant à la formation d'une fossette limitée par le relèvement de groupes flocculeux. Au début, le diverticule hépatique primitif est large, disposé en doigt de gant en avant de la masse vitelline.

Chez les oiseaux comme l'a montré le premier REMAK, et chez les mammifères ainsi que l'a vu d'abord KÖLLIKER, l'ébauche épithéliale du foie est double. Au troisième jour de l'incubation (embryon de Poulet), apparaissent, immédiatement en arrière de l'estomac fusiforme et droit, deux gouttières de la face ventrale de l'intestin (1). Ces gouttières se ferment ensuite et donnent chacune naissance à un diverticule hépatique, qui pénètre dans le mésoderme du mésentère ventral et s'y accroît. De ces deux diverticules, le plus antérieur (cranial) contourne la veine omphalo-mésentérique et se place à son côté dorsal; le postérieur (caudal) contourne aussi cette même veine sur son côté ventral. Tous les deux se divisent et se subdivisent, l'un en avant et à gauche, l'autre en arrière et à droite, comme une glande tubuleuse ramifiée en voie de croissance. Mais à l'encontre de ce qui se passe dans les glandes ordinaires, les branches de végétation concourent entre elles pour former un rets et continuent en même temps à pousser des bourgeons latéraux. Il en résulte une masse glandulaire entourant comme d'un manchon le sinus veineux. Chez les mammifères

(1) W. FELIX, Zur Leber u. Pancreas Entwicklung (*Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.* p. 281-321, 1892).

les choses se passent d'une manière analogue. Au dixième jour chez le Lapin, on voit apparaître le diverticule hépatique gauche; au onzième jour apparaît le droit (KÖLLIKER). Au quinzième jour chez l'Homme (embryon de 2 mm. 6 : JANOSIK et CHIARUGI), il n'y a qu'un seul diverticule hépatique. Le second apparaît un peu plus tard (HIS). Ultérieurement, ces ébauches épithéliales se comportent absolument comme chez l'embryon de Poulet.

Ebauche mésodermique : foie sanguin primitif. — Tandis que l'ébauche épithéliale du foie prend la constitution d'une glande en tubes ramifiés à branches de végétation anastomotiques, il se développe un mouvement parallèle au sein de la lame mésodermique (septum transverse de RAVN) satellite des deux veines omphalo-mésentériques au sein du mésentère ventral, que ces veines traversent pour gagner le cœur. Dans toute la zone embrassée par la végétation glandulaire, dans les intervalles des branches glandulaires anastomosées, on voit apparaître des vaisseaux sanguins provenant de bourgeonnements d'extension et d'accroissement, issus des veines omphalo-mésentériques et formant bientôt eux-mêmes un réseau. Les branches afférentes du réseau répondent à celles qui se sont formées le long des veines loin du sinus veineux, et les branches efférentes répondent au voisinage de ce sinus. Le sang de la veine omphalo-mésentérique se trouve ainsi *dérivé* dans le foie en voie de formation. De cette façon très simple, se trouve constitué le foie sanguin primitif, dont les éléments sont ordonnés par rapport aux tubules épithéliaux comme les vaisseaux d'une glande ordinaire, mais qui diffère fondamentalement des autres réseaux vasculaires en ce qu'il est bipolaire veineux : parti d'une veine pour regagner une veine. Dans ce réseau s'ouvre au début, par une série de branches latérales, la veine ombilicale qui s'atrophie plus tard. Plus tard aussi, les bourgeons vasculaires afférents du réseau inter-glandulaire, multipliés au fur et à mesure que la glande croît, au lieu de se développer diffusément pour regagner les voies veineuses collectrices au voisinage du sinus, régleront leur sens de végétation propre : croisant la direction des bourgeons qui répondent aux vaisseaux veineux efférents. Les afférents formeront par leur ensemble le *système de la veine porte*, les efférents celui des *veines sus-hépatiques*.

D'emblée, les bourgeons du système vasculaire dérivé dans la glande affectent avec les tubules anastomosés de celle-ci des rapports immédiats. Ils en comblent les intervalles exactement, leur paroi embryonnaire se moulant (fig. 896) sur les branches glandulaires (1). La

(1) Certains embryologistes se sont demandé ce qui détermine, dans le foie, le concours en réseau des branches de végétation de l'ébauche épithéliale. Ils ont parfois invoqué des raisons purement mécaniques dans le genre de celles proposées par

glande prend dans son ensemble une apparence spongieuse caractéristique de sa période embryonnaire. Tel est l'état du foie au sixième jour de l'incubation chez le Poulet. Il comprend deux grands lobes. L'un, le droit, répond au développement du diverticule primitif du même côté ou caudal, et il forme une masse prépondérante. L'autre, le gauche, moins volumineux, répond au diverticule primitif supérieur

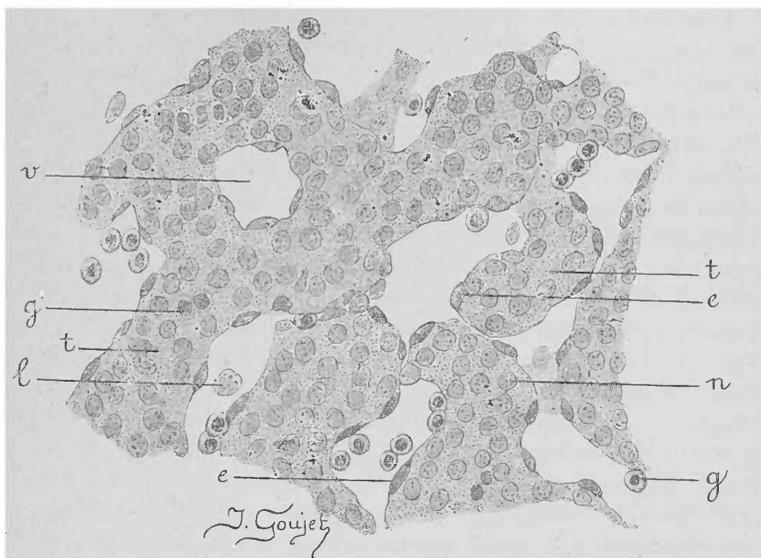


FIG. 896. — Travées hépatiques embryonnaires et vaisseaux sanguins du foie de l'embryon de Mouton qui fait l'objet de la figure 895. — (Ocul. 1, obj. 8 de Reichert, chambre claire.)

t, *t*, travées hépatiques; — *n*, noyaux des cellules hépatiques; — *v*, vaisseaux sanguins embryonnaires occupant les intervalles des travées hépatiques; — *e*, noyaux endothéliaux de ces vaisseaux sanguins: ils font exactement corps avec la surface des travées; — *g*, globules rouges primordiaux dans les vaisseaux; — *g'*, cellules vasculaires engagées dans l'épaisseur des travées hépatiques; — *l*, cellule de la série lymphatique dans un vaisseau sanguin.

ou cranial. La prépondérance du lobe droit s'accuse en même temps que l'estomac; de vertical qu'il était, il tourne sur son axe pour deve-

GÖRTE et par HIS pour expliquer l'évagination primitive du duodénum. Parmi eux, je citerai PRENANT (*Éléments d'embryologie de l'Homme et des Vertébrés*, liv. II, p. 289). Il se hasarde à penser que « la forme caractéristique, réticulée, de l'ébauche épithéliale, pourrait bien être la conséquence d'une configuration semblable de l'ébauche vasculo-conjonctive, précédant l'autre dans son apparition ». C'est dire, en d'autres termes, que la glande hépatique est, dès le début, de la part des vaisseaux, l'objet d'un remaniement fondamental, qui fait changer du tout au tout son type glandulaire. C'est là ce que j'ai moi-même fait remarquer depuis bien longtemps; mais en ajoutant, toutefois, que le point de départ du mouvement de remaniement n'est pas une cause mécanique, ni anatomique, mais bien ici une nécessité fonctionnelle, fixée sans doute chez les vertébrés par l'hérédité.

nir transversal. La masse du mésentère ventral, renfermant le foie, se trouve de la sorte refoulée obliquement à droite. Ce transfert détermine la position oblique, en dehors de la ligne médiane, de ce qui reste du mésentère ventral en deçà et au delà du foie. Ce sont deux lames dont l'une, le petit épiploon (épiploon gastro-hépatique), répond à son insertion sur l'intestin entodermique; tandis que l'autre, le ligament falciforme, représente son insertion sur la paroi ventrale au-dessus du pédicule du sac vitellin répondant à l'ombilic chez les mammifères.

Première différenciation des canaux biliaires. — Chacun des deux diverticules hépatiques primitifs devient un canal hépatique, à lumière large, revêtu par un épithélium qui est le reflet de l'entoderme duodénal. Séparés à l'origine, les deux canaux hépatiques deviennent bientôt voisins l'un de l'autre au niveau de leur point d'insertion sur l'intestin, qui dans leur intervalle s'accroît moins qu'ailleurs. Il en résulte qu'ils finissent par être accolés. Plus tard, il se dessine au niveau de leur embouchure un diverticule du duodénum dans lequel ils débouchent tous les deux. Le diverticule s'allonge progressivement en un canal impair (1): C'est le canal cholédoque. On voit que ce dernier n'est donc autre chose qu'une expansion secondaire du duodénum, émise à un moment où l'intestin entodermique est déjà mieux différencié qu'à celui où il a donné naissance aux premières ébauches épithéliales hépatiques. On peut expliquer par là, dès à présent, pourquoi le cholédoque aura dans certains cas une tunique musculaire, un épithélium tout semblable à celui de l'intestin, et présentera des cryptes séparés les uns des autres par des relèvements ayant la structure exacte des villosités intestinales du type lamellaire. La vésicule biliaire et le canal cystique résultent, chez l'Homme, pour la plupart des auteurs, d'une évagination du cholédoque. W. FÉLIX attribue toutefois cette évagination au canal hépatique cranial, tandis qu'elle proviendrait du caudal chez le Poulet.

Enfin, vers la dixième semaine chez l'embryon humain, on peut voir dans certaines parties du foie la différenciation de plusieurs de ses branches de végétation en canaux biliaires intra-hépatiques. C'est à ce moment que le foie lui-même commence son mouvement de transformation essentiel, qui lui donne le type lobulé et répond à la pénétration des germes vasculaires au sein même des travées hépatiques en voie de croissance.

Premier développement du pancréas. — On sait depuis longtemps que, chez tous les vertébrés, le duodénum donne naissance sur son côté dorsal à une évagination impaire qui s'engage dans le mésentère dorsal aussi, puis s'y développe. C'est le *pancréas dorsal*. On voit

(1) O. HERTWIG, *Traité d'embryologie*, etc. (traduction française, p. 297, 1891).

qu'il prend naissance d'une façon indépendante et antagoniste des ébauches épithéliales hépatiques, développées sur le côté *ventral* du duodénum et engagées dans le mésentère *ventral*.

Mais ce n'est pas là la seule ébauche pancréatique. GOETTE (1) a en effet montré que, chez le *Bombinator igneus*, il y en a trois. L'une est dorsale; les deux autres sont ventrales et répondent à des diverticules secondaires qui se dessinent, aux côtés droit et gauche du diverticule hépatique primitif, juste en amont du point où il s'ouvre dans le duodénum. GÖPPERT (2) étendit tout d'abord les observations de GOETTE à tous les anoures. Actuellement, on sait qu'il y a trois pancréas (voy. fig. 895, P) initialement distincts chez les vertébrés: *un dorsal* dont le premier développement est autonome, *deux ventraux* répondant à des évaginations secondaires du foie épithélial primitif (3).

Enfin KUPFFER (4) a vu que, chez l'Esturgeon, il existe une quatrième ébauche épithéliale pancréatique, dorsale et venant ultérieurement se fusionner avec le pancréas dorsal.

Chez le Poulet, les trois pancréas poussent leurs branches de végétation dans l'épaisseur du mésentère dorsal du duodénum. Ils aboutissent à la formation des trois pancréas — grand, moyen et petit pancréas — qu'on observe chez l'adulte. Ces trois pancréas, dont les deux ventraux sont des bourgeonnements secondaires du foie primitif, s'ouvrent chacun dans l'anse duodénale par un canal excréteur particulier.

Mais ce n'est pas la règle. Chez l'Homme et la plupart des mammifères, les deux pancréas ventraux, droit et gauche, se comportant comme les ébauches épithéliales hépatiques, ne tardent pas à former une seule et même masse bilobée, qui prend son extension vers la gauche dans le mésentère dorsal. Au point d'abouchement des deux

(1) GOETTE, *Die Entwicklungsgeschichte der Unke*, Leipzig, 1875.

(2) GÖPPERT, Die Entwicklung und das spätere Verhalten der Pankreas der Amphibien (*Morphol. Jahrbuch.*, t. XVII, p. 100, 1891).

(3) La démonstration d'un pancréas ventral a été faite sur l'embryon humain de 10 millimètres par PHISALIX (*Arch. de zool. expérimentale*, 1888), et sur celui de Mouton, par STROSS (Zur Entwicklungsgeschichte des Pankreas, *Anatomischer Anzeiger*, p. 666, 1891). Les ébauches pancréatiques ventrales ont été retrouvées chez les oiseaux, par W. FÉLIX (Zur Leber und Pankreas-Entwicklung, *Arch. f. Anat. u. Entwickl.*, p. 231, 1892). Chez les reptiles, par SAINT-RÉMY (Sur le développement du pancréas chez les ophidiens, *C. R. de l'Acad. des Sciences*, p. 405, 1893). Chez les ganoides, par C. von KUPFFER (Ueber die Entwicklung von Milz und Pankreas, *Münchener medicinische Wochenschrift*, 1892), et chez les Téléostéens, par GÖPPERT (Die Entwicklung des Pankreas der Teleostier (*Morphol. Jahrbuch*, t. XX, p. 90-111, 1893), et LAGUESSE (*Soc. de biol.*, 15 avril, 10 juin, 1^{er} juillet 1893).

(4) KUPFFER, *loco citat.*

canaux pancréatiques primitifs, droit et gauche, dans le pédicule du diverticule hépatique, il se dessine un infundibulum qui s'étend longuement et reçoit ces deux canaux. C'est le canal pancréatique définitif ou *canal de Wirsung*. En même temps, le pancréas dorsal se développe dans le mésentère dorsal en contournant le duodénum vers la droite, donc en sens inverse de l'extension du pancréas ventral. Les deux germes glandulaires se rencontrent et se fusionnent. Le canal pancréatique dorsal primitif devient alors le canal pancréatique accessoire ou *canal de Santorini*, pancréatique azygos.

L'azygos pancréatique s'ouvrant, comme on sait, dans le canal de Wirsung, il en résulte que, tout aussi bien que celles du foie épithélial, *les branches de végétation de la glande pancréatique ont une tendance à s'anastomoser les unes avec les autres*. Seulement ici, cette tendance est infiniment moins accusée que dans le foie. Nous allons la voir devenir du même coup restreinte, variable et contingente. En tout cas, elle affirme très nettement la communauté d'origine et la parenté morphologique du foie et du pancréas. Chez le Protée et surtout chez les reptiles, non seulement, en effet, il existe des anastomoses entre les canaux excréteurs du foie et du pancréas à leur terminaison sur le duodénum, mais encore entre les ramifications secondaires : canaux hépatiques, cystiques, vésicule biliaire, canaux biliaires intra-hépatiques (1).

L'embryologie nous révèle en outre deux autres faits très intéressants : *a*). — Comme l'a démontré GÖPPERT, chez les anoures le pancréas dorsal perd rapidement toute connexion avec le duodénum. Il s'isole comme le font le corps thyroïde et la glande pituitaire, glandes conglobées types. Il continue toutefois à se développer à la façon d'une glande tubuleuse ; puis il se met en relation avec le pancréas ventral dont il devient ensuite partie intégrante. La sécrétion des tubules sécréteurs pancréatiques dorsaux est adoptée par le canal de Wirsung. Ceci implique donc que ces tubules d'origine dorsale se mettent secondairement en relation, *par anastomose*, avec les branches de végétation du pancréas ventral.

b). — D'autre part, l'homologie morphologique ou plutôt l'équivalence essentielle entre le foie et les pancréas est bien démontrée par cette observation de v. KUPFFER (2). Chez l'Ammocète, il y a deux évaginations de l'ébauche épithéliale du foie à son insertion sur l'intestin ; seulement, ces deux évaginations développent du foie tubulé, non du pancréas. De même chez les sélaciens. Toutefois, il s'agit bien

(1) BOULART, Note sur les canaux biliaires des reptiles (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, série 7, t. V, p. 224, 1888).

(2) VON KUPFFER, Ueber das Pankreas bei Ammocetes (*Sitzungsbericht der Gesellschaft f. Morphologie und Physiologie zu München*, Heft II et III, 1893).

là de formations ayant la signification du pancréas ventral. Car, chez l'Ammocète le pancréas ventral primordial droit, qui se développe comme foie, va se souder au pancréas dorsal: pancréas vrai dont le canal excréteur subsiste seul, tandis qu'à sa partie inférieure le canal hépatique s'atrophie. Et c'est ce canal pancréatique dorsal qui adopte la sécrétion hépatique et sert de collecteur au foie tubulé de l'Ammocète, d'ailleurs à peine différent par sa structure du pancréas des vertébrés inférieurs et surtout de celui des oiseaux.

Les glandes différenciées sous forme d'organes distincts par l'anse duodénale des vertébrés font donc partie d'un seul et même système glandulaire partiel *hépato-pancréatique*, comme je l'ai indiqué depuis bien longtemps (1). Leurs ébauches épithéliales peuvent donner naissance soit à un parenchyme hépatique, soit à un parenchyme pancréatique, suivant qu'elles auront ou non rencontré la formation mésodermique végétant suivant le mode bipolaire veineux, qui plie à sa loi propre la glande tubuleuse ramifiée d'origine intestinale. C'est ainsi que les trois pancréas des oiseaux échappent à la transformation et restent des glandes vraies, tandis que les deux pancréas ventraux des cyclostomes sont abordés par le mouvement végétatif dérivé des veines vitellines et deviennent un simple département du foie tubulé. Je suis donc absolument d'accord avec LAGUESSE (2) pour conclure derechef que le foie et le pancréas apparaissent « au triple point de vue anatomique, physiologique et embryologique, comme les deux parties d'un même tout (3). »

(1) J. RENAULT, Essai sur une nomenclature méthodique des glandes (*Arch. de Physiologie*, 1881), et Congrès de médecine interne de Lyon, octobre 1894.

(2) LAGUESSE, Structure et développement du pancréas d'après les travaux récents (*Journal de l'anatomie et de la physiologie*, p. 777, novembre-décembre 1894).

(3) Il semble résulter de tout ce qui vient d'être dit que c'est le *pancréas dorsal* qui constitue le pancréas primordial, le premier différencié dans la série vertébrale. D'autre part, l'identité parfaite existant entre lui et les pancréas d'origine hépatique, lorsque le parenchyme glandulaire s'est entièrement différencié, montre bien que, là où ne sont pas intervenus les vaisseaux d'origine omphalo-mésentérique, c'est du pancréas qui se développe et non pas du foie.

L'embryologie a, d'autre part, jeté une vive clarté sur les dispositions en apparence si variables et, en quelque sorte, paradoxales des canaux excréteurs définitifs du pancréas dans leur développement individuel et dans leurs rapports avec les canaux hépatiques. La contingence de ces dispositions est aisément expliquée par celle du développement, prépondérant, égal ou réduit, de chacun des trois pancréas initiaux. C'est ainsi que chez les urodèles, les solipèdes, le Chien adulte, les deux canaux de Wirsung et de Santorini ont à peu près égale importance. Tandis que chez les anoures, les téléostéens, les ganoides, où le pancréas dorsal perd de bonne heure son canal excréteur, c'est celui du pancréas ventral qui subsiste seul et recueille tout. Chez le Rat, toute la première portion du cholédoque reçoit des canaux pancréatiques: le pancréas ventral a développé ses bourgeons comme des fruits tout le long de cette première portion du diverticule hépatique primitif; tandis que, chez le Lapin, c'est loin du cholédoque que s'ouvre le canal excréteur pancréatique principal, etc. On

SECTION PREMIÈRE

LE FOIE

§ 1. — TYPES MORPHOLOGIQUES DU FOIE : FOIE DIVERTICULAIRE, FOIE TUBULAIRE ET FOIE LOBULAIRE

Foie du type diverticulaire. — Chez l'Amphioxus, et chez lui seul, le foie définitif reste constitué, comme il l'était à l'origine, par un diverticule en forme de sac de l'intestin entodermique. Ce sac est indivis, il se projette d'avant en arrière, et il est appendu à l'intestin immédiatement au-dessous du renflement stomacal, à droite de la moitié postérieure de la cavité respiratoire ou pharyngienne. L'épithélium entodermique qui le revêt n'a subi aucune différenciation histologique ; il est formé de longues et étroites cellules cylindriques à cils vibratiles. Mais les parois sont colorées en vert par la bile, qu'il sécrète comme l'a montré le premier JEAN MÜLLER (1). — Chez tous les vertébrés vrais, le stade diverticulaire est toujours dépassé. La morphologie du foie peut dès lors se ramener à deux types tranchés : le type *tubulaire*, réalisé chez les poissons, les batraciens, les reptiles et les oiseaux ; et le type *lobulaire* existant chez les seuls mammifères et chez l'Homme.

Foie du type tubulaire ramifié. — Le type le plus parfait et le plus simple du foie tubulaire, et celui dont l'étude analytique jette le meilleur jour sur la signification morphologique de la glande hépatique et son homologie fondamentale avec le pancréas, c'est le foie de l'*Ammocætes branchialis*. Chez les jeunes Ammocètes, il est à la fois petit et non encore infiltré de graisse comme chez les cyclostomes adultes et chez tous les poissons. On peut donc aisément débrouiller sa structure.

peut aussi expliquer de la sorte l'anomalie signalée chez l'Homme, par CL. BERNARD : deux canaux parallèles réunis par deux petites anastomoses (tendance anastomotique originelle des branches de végétation glandulaire).

(1) J. MÜLLER, *Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen des Amphioxus*, pl. V, fig. 1, 1844).

Il forme une masse compacte allongée, concave du côté de son hile et convexe du côté opposé. Sa section transversale (fig. 897) est donc semi-lunaire. Sur toute sa périphérie, la glande est entourée par une mince membrane fibreuse, intimement adhérente au parenchyme sous-jacent. Au-dessous d'elle la grande veine afférente, représentant la veine-porte (veine vitelline de l'embryon), se montre coupée en travers et occupe le hile de chaque section transversale du foie. Elle court ainsi tout le long de cet organe et lui fournit, chemin faisant, les

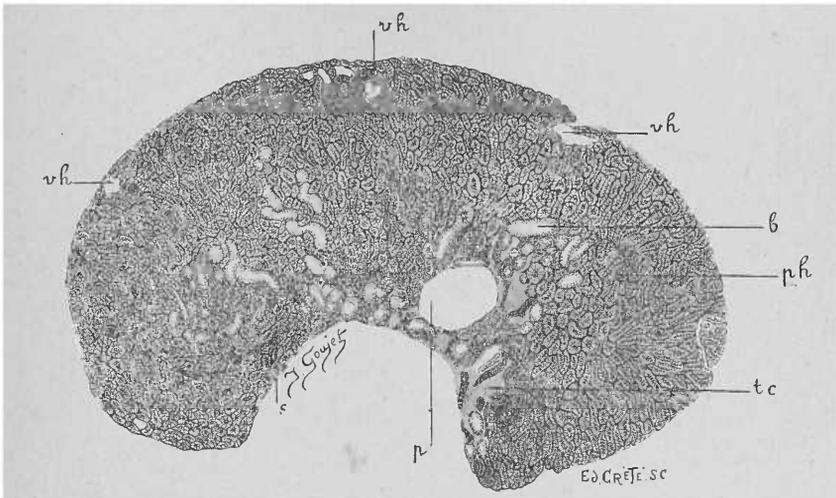


FIG. 897. — Coupe transversale du foie de l'*Ammocetes branchialis*. Fixation par la solution d'acide osmique à 1 pour 100. Coloration au picrocarmine. Conservation dans le baume du Canada. — (Ocul. 1, objet 0 de Véric, chambre claire.)

p, coupe du tronc de la veine porte; — *b*, canaux biliaires à épithélium cylindrique et à lumière large : ils sont séparés, dans le hile du foie et le voisinage de la veine porte, par du tissu conjonctif lâche *tc*, au sein duquel marchent les vaisseaux portes de distribution. Ces vaisseaux *s* sont remplis de globules rouges et ont été figurés en noir; — *ph*, parenchyme hépatique proprement dit, formé par des travées anastomotiques entre elles et toutes tubuleuses; elles sont séparées par des capillaires sanguins fournis par les branches portes et figurées également par des traits noirs; — *vh, vh*, veines sus-hépatiques occupant toutes la partie marginale de la coupe du foie

branches donnant elles-mêmes les capillaires du réseau veineux admirable occupant les intervalles des tubes glandulaires. Ces capillaires, très larges, communiquent tous entre eux dans l'écart des tubes. Ils vont se déverser dans une série de grandes veines qui ont toutes, elles aussi, une marche parallèle à la longueur du foie. Elles occupent sa face convexe, soit immédiatement au-dessous de la membrane fibreuse — et alors celle-ci forme une partie de leur paroi, simplement tapissée par la ligne endothéliale; — ou bien elles sont entièrement engagées dans le parenchyme tubuleux du foie, et font corps avec lui sur tout leur pourtour. Leur section transversale est

alors limitée par des festons courbes, à pointes saillant en dehors (fig. 898). Ces veines sont les homologues des sus-hépatiques ou plutôt ce sont les *sus-hépatiques*, répondant à des bourgeons des veines viscérales qui ont poussé à l'encontre des capillaires portes, et se sont abouchés avec eux de distance en distance. Leur adhérence intime au parenchyme glandulaire est d'ores et déjà un fait caractéristique et général, qui les fera reconnaître dans tout foie, tubulé ou lobulé.

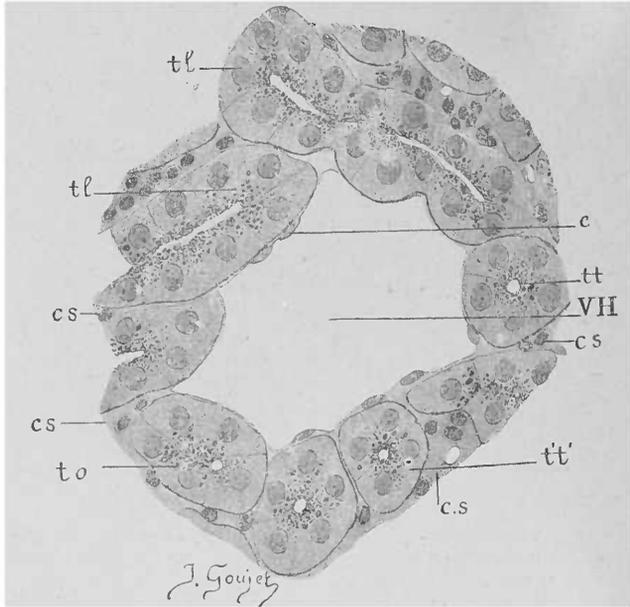


FIG. 898. — Ordonnance des travées hépatiques tubuleuses du foie de l'*Ammocetes branchialis* autour d'une veine sus-hépatique occupant la marge du foie. (Même préparation et même grossissement que dans la figure 899. — Chambre claire.)

VH, veine sus-hépatique coupée en travers; — tt, tt', travées hépatiques tubuleuses coupées en travers; — tl, tl, travées hépatiques tubuleuses coupées en long; — to, travées coupées obliquement; — e, endothélium de la veine sus-hépatique, doublant les travées disposées autour de la veine et se moulant sur leurs reliefs; — cs, cs, capillaires sanguins inter-trabéculaires, tributaires de la veine sus-hépatique.

Au contraire, la section en travers du grand vaisseau veineux représentant la veine porte est régulièrement arrondie, circulaire ou elliptique. Cette veine a une mince paroi fibreuse propre qui suit les branches qu'elle émet et qui se distribuent dans la région concave ou du hile, occupée aussi par des branches artérielles et par les canaux biliaires. — Ceux-ci, ainsi que les vaisseaux portes de distribution, ont plongés au sein d'un tissu conjonctif lâche et délicat du type diffus. Ce sont là encore des caractères majeurs, qu'on retrouvera presque identiques, même dans le foie lobulé des mammifères.

Les *canaux hépatiques*, occupant la concavité du foie dans le hile, sont de dimensions variables et leur constitution est caractéristique. Ils ont tous une mince paroi connective et une lumière large, bordée par un épithélium formé d'un seul rang de cellules cylindriques claires. On les voit se brancher en une série de sens. Il est facile de se convaincre que certains d'entre eux émettent latéralement des diverticules, fermés en doigt de gant, soit après un court trajet où ils restent indivis, soit après s'être subdivisés. A mesure qu'on s'éloigne du centre du hile occupé par les gros canaux, on voit ceux-ci devenir progressivement de section moindre. Puis, brusquement, commence le règne du *parenchyme* proprement dit, où il ne s'engage plus qu'un petit nombre de canaux biliaires à lumière large et à épithélium clair (fig. 899), formant des sortes de rayons pénétrants.

Le parenchyme entoure le hile renfermant les canaux biliaires, tout comme la substance corticale d'un rein entoure et enveloppe sa substance médullaire et le bassin. Il est formé par l'emmêlement d'une foule de cordons anastomosés en réseau qui, de prime abord, paraissent pleins et que séparent des capillaires sanguins. Ce sont les *cylindres de Remak*. En réalité, chacun de

ces cylindres répond à un tube glandulaire dont la lumière est toute petite, tandis que celle des canaux hépatiques est très large.

Les cylindres de Remak répondent aux *tubes sécréteurs* du foie, tandis que les canaux hépatiques représentent ses *tubes excréteurs*. Quand on a fixé net les fragments du parenchyme hépatique par les vapeurs osmiques dans la chambre humide, la section en travers de chaque cylindre montre que celui-ci est formé par la réunion de trois, quatre ou même six cellules rangées en ordonnance épithéliale et limitant une lumière centrale de si petite dimension qu'elle s'efface absolument quand les réactifs fixateurs ont légèrement gonflé les cellules épithéliales avant de les fixer dans leur forme (1). Sur les plus

(1) Ainsi agissent, par exemple, l'alcool fort et le liquide de Müller, et même parfois la solution aqueuse d'acide osmique à 1 pour 100.

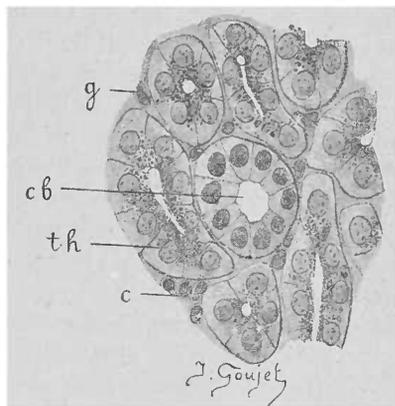


FIG. 899. — Les canaux biliaires de petit calibre au milieu des travées hépatiques tubuleuses du foie de l'*Ammodetes branchialis*. (Même préparation que dans la figure 897. Obj. 8, ocul. 1 de Reichert, chambre claire.)

cb, petit canal biliaire à lumière large et à cellules épithéliales cylindriques, sectionné en travers; — *th*, travées hépatiques tubuleuses coupées en divers sens; — *c*, capillaires sanguins inter-trabéculaires; — *g*, globules rouges dans les capillaires inter-trabéculaires.

petites travées, la lumière est interceptée par trois cellules et parfois même par deux seulement. Elle est régulièrement circulaire et s'enfonce dans l'axe de la travée sur toute l'épaisseur de la coupe, comme un trou d'aiguille.

Les cellules glandulaires du cylindre de Remak diffèrent absolument de celles des canaux hépatiques. Leur noyau occupe la région moyenne de leur corps cellulaire prismatique. Il est volumineux, arrondi, vésiculeux et nucléolé. Il renferme peu de chromatine et se colore en bleu pâle par l'hématoxyline ou l'hématéine, difficilement, à la façon des noyaux des éléments cellulaires hautement différenciés. Le protoplasma est formé par un réseau de travées dont les points nodaux sont occupés par des granulations protéiques, et qui rayonnent du noyau vers la marge de la cellule. Le corps cellulaire prend de ce chef une apparence spongieuse. Dans les mailles du réseau est une substance claire qui, sous l'influence du sérum fortement iodé agissant après l'acide osmique, prend dans nombre de cellules la coloration brun-acaïou caractéristique de la substance glycogène. Au-dessus du noyau, entre celui-ci et la lumière, le protoplasma est chargé de granulations graisseuses que l'acide osmique teint en noir d'ébène. Sur les coupes en travers, on voit ces granulations, qui sont comprises dans l'épaisseur des travées protoplasmiques, dessiner tout autour du petit canal central un cercle d'où partent une série de rayons. Initialement, donc, la cellule hépatique se départit en deux zones : l'une supra-nucléaire, dévolue à la sécrétion de la graisse, l'autre infra-nucléaire, réservée à la sécrétion du glycogène (fig. 900).

Ainsi constitués, les tubes sécréteurs du foie s'anastomosent entre eux dans tous les sens et dans tous les plans, pour former le parenchyme spongieux disposé tout autour du noyau connectif central d'où rayonnent les branches artérielles, les branches veineuses portes de distribution et les canaux hépatiques. Dans leurs intervalles, le tissu conjonctif ne pénètre pas. Les espaces inter-tubulaires sont exclusivement occupés par les innombrables capillaires sanguins, issus des branches portes et gagnant les veines sus-hépatiques en dessinant autour de chacune d'elles une ordonnance radiée, mais ceci sur un court trajet. Là où règne cette ordonnance, les tubes sécréteurs se disposent, eux aussi, plus ou moins comme des rayons au pourtour de la veine sus-hépatique (voy. fig. 898). Cette tendance à l'arrangement régulier des canaux sécréteurs par rapport aux vaisseaux efférents, est la première caractéristique du remaniement de la glande par ceux-ci. Elle deviendra beaucoup plus marquée dans le foie tubulé des amammaliens supérieurs aux cyclostomes.

Mais, dans les points mêmes où la direction des canaux sécréteurs ne paraît pas subordonnée à la position des veines sus-hépatiques, la relation des vaisseaux sanguins avec ces canaux est devenue toute

différente de ce qu'elle était dans les glandes ordinaires. Tubules sécréteurs anastomosés et capillaires sanguins occupant leurs intervalles, forment un tout inséparable et indissociable. Les parois vasculaires font absolument corps avec celles des tubes sécréteurs. Toutefois ici, les capillaires et les tubules peuvent être considérés comme ayant une membrane propre distincte. Car, lorsqu'ils s'écartent un peu les uns des autres pour diverger, on voit entre eux de petits triangles curvilignes, sur les côtés desquels leurs membranes respectives se déga-

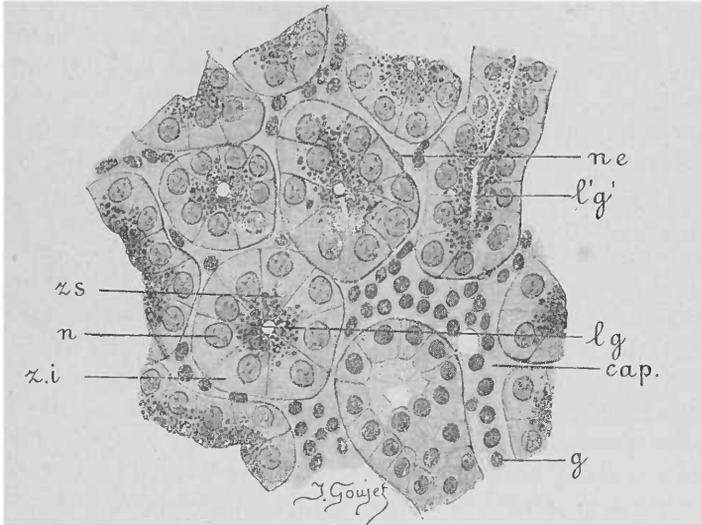


FIG. 900. — Travées hépatiques tubuleuses du foie de l'Ammocète coupées en long et en travers. — Fixation par les vapeurs osmiques. Picrocarminaté. Baume du Canada. (Ocul. 1, obj. 8, de Reichert; chambre claire.)

lg, lumière glandulaire d'une travée coupée en travers; — *l'g'*, lumière glandulaire d'une travée coupée en long sur une certaine étendue; — *n*, noyaux des cellules glandulaires; — *zs*, zone supra-nucléaire granuleuse des cellules glandulaires; — *zi*, zone infra-nucléaire des cellules glandulaires; — *cap.*, capillaires sanguins longeant un canal biliaire terminal à cellules cylindriques et à lumière large sectionné un peu obliquement; — *g*, globules rouges du sang de ces capillaires, qu'on voit se continuer avec les capillaires inter-trabéculaires; — *ne*, noyaux endothéliaux des capillaires inter-trabéculaires: ils font corps avec la paroi propre des travées hépatiques.

gent un instant. L'aire des triangles est le plus souvent occupée par des chromoblastes. C'est tout; il n'y a point dans le parenchyme spongieux, d'espaces développables de tissu conjonctif.

Schéma du foie primordial. — De cette analyse se dégage une conception synthétique du foie remarquablement simple et très instructive :

A. — Dans son ensemble, le foie est une glande tubuleuse ramifiée dont les branches de végétation s'arborescent d'abord comme celles d'une glande ordinaire. Puis ces branches commencent à communiquer

entre elles pour former un réseau. Tout ce premier déploiement des voies glandulaires s'effectue *au sein du tissu conjonctif* lequel entoure et suit les branches de végétation, et conduit en même temps les vaisseaux afférents, — portes et artériels hépatiques. Cette première formation répond à tout le système des canaux excréteurs (biliaires) et de la circulation d'apport nutritive et fonctionnelle. Appelons-la *formation porto-biliaire*. Elle occupe dans le foie de l'Ammocète une position centrale dans une masse de tissu conjonctif, et fournit des irradiations grêles s'engageant dans le parenchyme.

B. — Au delà des premières anastomoses des canaux biliaires entre eux, le *parenchyme sécréteur* s'épanouit au pourtour de la formation porto-biliaire, qu'il entoure comme le périsperme d'un haricot enveloppe l'albumen de celui-ci. Ce parenchyme est continu dans toute son étendue et répond à deux formations étroitement unies l'une à l'autre, inséparables et reliées entre elles directement sans l'intermédiaire d'un tissu conjonctif développable. La première est la *formation glandulaire*, constituée par l'ensemble des canaux sécréteurs à lumière étroite, anastomotiques entre eux dans une même branche de végétation et de branche de végétation à branche de végétation. La seconde est la *formation vasculaire porto-hépatique*.

La formation glandulaire répond à la dernière étape de la végétation de la glande, dont les tubes, un peu au delà des premières anastomoses en rets lâche des canaux biliaires, deviennent anastomotiques entre eux d'une façon plus serrée. D'autre part, ces tubes voient leur ordonnance générale s'influencer au gré de la marche des capillaires porto-hépatiques, qui font corps avec eux et occupent leurs intervalles. Les capillaires, marchant après un certain trajet radialement vers les veines sus-hépatiques pour s'y déverser, orientent radialement aussi les tubes sécréteurs autour de ces mêmes veines, à peu près perpendiculairement à la paroi de celles-ci. Quand, donc, les veines sont coupées en travers, à leur voisinage les capillaires sanguins et les tubes sécréteurs solidaires de ces capillaires dessinent ensemble une série de rayons courts.

C. — *Le foie sanguin* résulte du concours des bourgeons de la veine porte et des bourgeons partis de la veine viscérale (ou bourgeons sus-hépatiques), par l'intermédiaire de capillaires occupant exclusivement les intervalles des canaux *sécréteurs* (formation vasculaire porto-hépatique). Les canaux veineux partis de la veine porte et distribuant le sang fonctionnel suivent les canaux biliaires au sein du tissu conjonctif. Les bourgeons veineux sus-hépatiques se sont au contraire engagés en plein parenchyme sécréteur, à distance toujours grande des bourgeons veineux portes. L'artère hépatique a suivi les canaux biliaires. Elle joue le simple rôle de vaisseau nourricier. Elle distribue autour des canaux excréteurs ses capillaires, et ceux-ci se

jettent dans les capillaires veineux inter-porto-hépatiques sans posséder de voie veineuse rétrograde. Le tissu conjonctif finit là où s'arrête la distribution de l'artère hépatique et des canaux biliaires, sans pénétrer sensiblement dans le parenchyme sécréteur.

Au sein de ce dernier, les veines forment ce que les anciens anatomistes ont nommé un « réseau admirable ». Ce réseau est admirable veineux : les capillaires s'étendant entre deux veines — la veine porte et les veines sus-hépatiques — et non plus entre une artère et une veine. Les deux vaisseaux afférents et efférents de ce réseau, porte et sus-hépatique, sont de même nom. Ce sont des veines. Nous verrons ultérieurement que pour former le réseau admirable, c'est la veine porte qui s'est comportée comme une artère et a canalisé les capillaires, tandis que les veines sus-hépatiques se sont comportées comme le font les veines dans le développement d'un réseau bipolaire artério-veineux du type ordinaire. Elles se terminent en effet dans le parenchyme sécréteur non par des branches capillaires, mais par des culs-de-sac renflés en massue.

Foie tubulé pseudo-lobulaire. — Le foie de la Grenouille (Ex : *Rana temporaria*), ou du Lézard (Ex : *Lacerta muralis*), ne ressemble pas de prime abord à celui de l'Ammocète. C'est cependant là un foie tubulé (fig. 901). Le parenchyme sécréteur y est tout entier formé par des cylindres de Remak, anastomosés entre eux dans tous les sens et dans tous les plans. Toutes les formations que je viens de décrire s'y retrouvent également avec leurs caractères individuels. Seulement, leur agencement est autre au sein de l'organe hépatique.

Les veines sus-hépatiques, au lieu de s'engager sur le pourtour du parenchyme, marginalement et pour ainsi dire immédiatement sous la capsule fibreuse, ont poussé leurs bourgeons partout. De même, ce que j'ai appelé la formation porto-biliaire (ensemble des canaux excréteurs, des branches portes et artérielles hépatiques), ne constitue plus une masse centrale occupant le hile du foie derrière la veine porte et n'engageant dans le parenchyme que des irradiations courtes ou longues, mais toujours grêles, répondant aux raccordements des canaux excréteurs avec les tubes sécréteurs anastomosés. La formation porto-biliaire s'est immédiatement dissociée en une multitude de bandes qui circulent dans tout le foie : marchant dans un sens sensiblement perpendiculaire à la direction des bourgeons veineux sus-hépatiques. Toute coupe du foie est donc parcourue par une série de *bandes porto-biliaires* plus ou moins étroites ou développées, mais ne se rejoignant pas dans un même plan de section. En réalité, le noyau porto-biliaire primitif s'est dissocié à partir du hile en une série de travées communiquant entre elles dans l'épaisseur du foie, et conduisant les canaux biliaires, les branches de distribution de la veine porte et les rameaux de l'artère hépatique. Au milieu des

espaces irréguliers embrassés par ces travées, on voit les veines sus-hépatiques et autour d'elles, sur les pièces injectées, l'ordonnance radiaire plus ou moins accusée des capillaires porto-sus-hépatiques qui viennent s'y déverser en abordant normalement leur paroi. Dans les intervalles des capillaires semi-radiés, sont disposés les tubules

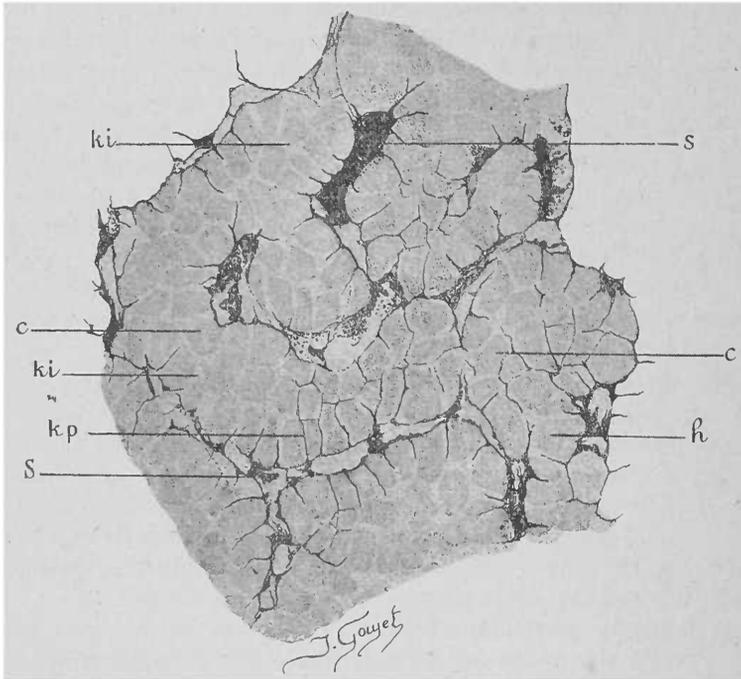


FIG. 901. — Foie tubulé du Lézard gris (*Lacerta muralis*), préparé par la méthode de l'argent. Mais toutes les imprégnations de la surface et celle des vaisseaux de la capsule fibreuse ont été enlevées par l'action du pinceau. On voit alors directement les cylindres de Remak répondant à des tubules anastomotiques entre eux ou portant latéralement des bourgeons libres.

S, s, capillaires sanguins inter-tubulaires, au niveau desquels il s'est produit une réduction massive du sel d'argent, sans aucune trace de dessin endothélial sur leur paroi; — c, c', tubules appartenant à deux branches de végétation de la glande, et secondairement soudés entre eux vers c' par un pont étroit; — h, corps protoplasmique des cellules hépatiques sur lequel s'est fixée la teinture d'argent; — ki, cadres marginaux des cellules hépatiques sur leurs interlignes; — kp, lignes de ciment inter-cellulaire où l'argent s'est réduit comme au niveau de tous les ciments interépithéliaux.

sécréteurs anastomosés comme les capillaires eux-mêmes. Le parenchyme sécréteur forme ainsi toujours une masse continue dans toute l'étendue du foie. Mais les vaisseaux capillaires porto-sus-hépatiques de cette masse sont, maintenant, ordonnés de distance en distance en îlots et radiairement par rapport à des bourgeons veineux sus-hépatiques occupant le centre de chaque îlot. L'orientation diffuse des tubules

sécréteurs et de leurs capillaires inter-tubulaires ne subsiste que dans les points intermédiaires, souvent très étendus, où les bandes portobiliaires ne pénètrent pas. Ces points intermédiaires rendent continus entre eux les divers îlots pseudo-lobulaires. Un pas en avant a été fait aussi dans la transformation de la glande tubuleuse initiale en glande conglobée. La disposition des tubes sécréteurs devient, en effet, nettement dépendante non plus uniquement de la branche de végétation glandulaire dont chacun d'eux est initialement issu, mais tout autant et même davantage du bourgeon veineux sus-hépatique qui forme le centre de chaque îlot. Ce bourgeon groupe radialement autour de lui, jusqu'à une certaine distance, les éléments constitutifs de l'îlot : tubules sécréteurs et capillaires portes.

La connaissance du foie tubulé pseudo-lobulaire n'importe pas seulement qu'à l'anatomie générale comparée. Elle jette un jour nouveau sur la signification morphologique du foie lobulé des mammifères et de l'Homme, et elle permet de comprendre son évolution. Le foie d'un fœtus humain du troisième mois est en effet identique, dans sa constitution, au foie tubulé pseudo-lobulaire d'un anouère ou d'un lacerzien. Le foie de l'enfant nouveau-né présente encore, dans nombre de ses parties, des tubes sécréteurs exactement semblables à ceux du foie des amammaliens. En étudiant analytiquement l'histogénèse du parenchyme hépatique, nous verrons comment s'opère la transformation du dispositif sécréteur tubulaire en parenchyme formé de cordons de cellules hépatiques, tel qu'on l'observe au sein des lobules du foie des mammifères.

Foie lobulé des mammifères et de l'Homme. — Cette forme répond au type supérieur et le mieux différencié de la glande hépatique : c'est celle que nous allons étudier analytiquement de préférence. Elle est désormais facile à comprendre tant dans son dispositif général que dans ses modes de détail.

Le *foie lobulé* est celui où la dépendance des éléments sécréteurs de la glande avec les vaisseaux de la circulation fonctionnelle apparaît le plus accusée. Sur une multitude de points, dans tous les sens, dans toute l'épaisseur du foie qui, on le sait, est une glande énorme, les bourgeons terminaux des veines sus-hépatiques (veines viscérales) ont pénétré. Ils ont plié à une ordonnance radiaire, perpendiculairement à leur sens de marche et à l'élément de leur paroi, les branches de végétation de la formation glandulaire. Les bandes portobiliaires, de plus en plus étendues, se sont insinuées dans les intervalles de ces îlots de radiation. Elles se sont rejointes plus ou moins régulièrement sur le pourtour de chacun d'eux, de façon à les individualiser par leur marge, à les limiter de plus en plus complètement par des feuillets de tissu conjonctif au sein duquel marchent les canaux excréteurs (biliaires) plus ou moins nettement déjà anastomosés en rets,

les branches de l'artère hépatique et les branches portes (veineuses intestinales, fonctionnelles) de distribution (fig. 902). Entre ces branches portes marginales multiples et la veine sus-hépatique unique et centrale, s'étendent les capillaires radiés du réseau admirable veineux fonctionnel. Les cordons de cellules hépatiques, représentant les

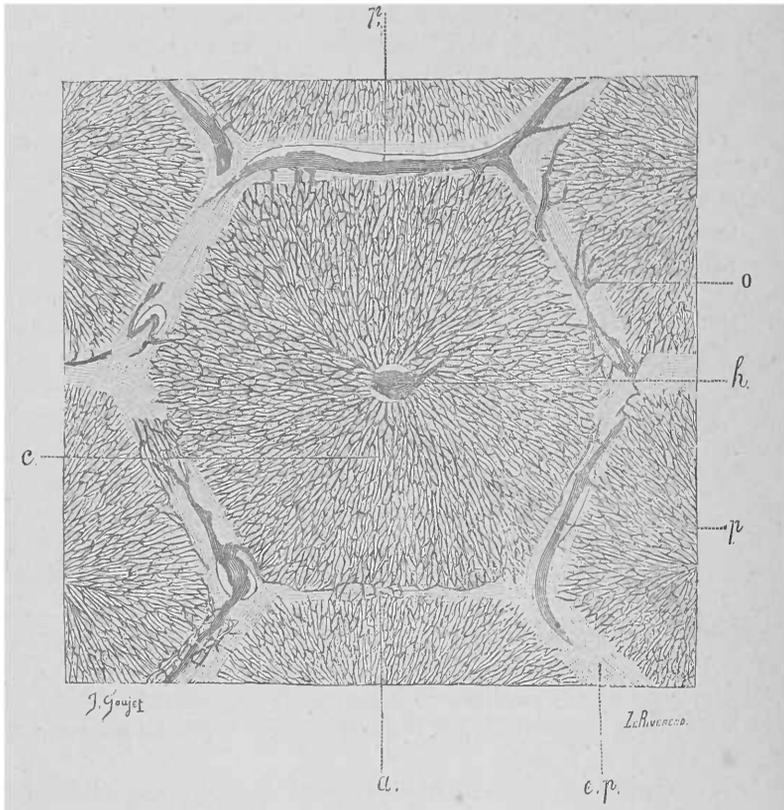


FIG. 902. — Lobule hépatique du Lapin, dont les vaisseaux ont été injectés avec une masse à la gélatine et au carmin. Durcissement par l'alcool fort. Conservation dans le baume du Canada. — (Faible grossissement.)

p, p, branches de la veine porte; — *O*, ombelles vasculaires des branches portes avant leur résolution en capillaires radiés intra-lobulaires; — *c*, capillaires intra-lobulaires; — *h*, veine sus-hépatique centrale du lobule; — *a*, communication des capillaires radiés du lobule avec ceux d'un lobule voisin.

tubules sécréteurs anastomosés réduits chacun à deux ou trois cellules interceptant entre elles seules la lumière glandulaire, occupent en s'anastomosant en tous sens les intervalles des capillaires radiés anastomosés entre eux de la même façon. Chaque lobule forme de la sorte une individualité anatomique véritable. Tout le débit vasculaire du réseau veineux admirable, répondant à la sécrétion interne de la

glande y a pour aboutissant unique et pour voie d'issue la veine sus-hépatique occupant le centre du lobule. Tout le débit canaliculaire des cordons sécréteurs s'opère par une série de voies marginales, répondant aux canaux excréteurs contenus dans les bandes porto-biliaires circonscrivant chaque lobule et le séparant des lobules voisins. La sécrétion biliaire s'oriente excentriquement vers les branches de végétation glandulaires primordiales. La sécrétion interne s'oriente concentriquement, vers les bourgeons veineux viscéraux, qui l'adoptent et deviennent ses voies d'excrétion.

Du développement plus ou moins étendu de la bande ou espace porto-biliaire dépend l'individualisation plus ou moins complète du lobule. Chez certains mammifères tels que le Porc, ce développement s'est poursuivi de façon à entourer entièrement chaque lobule d'un feuillet de tissu connectif. Chez la plupart des autres animaux et aussi chez l'Homme, les bandes porto-biliaires ne se rejoignent pas partout entre les lobules. Elles s'insinuent entre eux sous forme de feuillets qui, après un certain trajet, s'amincissent et souvent s'épuisent. Là où elles ne pénètrent pas, le parenchyme sécréteur des lobules communique entre ces derniers de lobule à lobule. Ces faits ont été bien mis en lumière par SABOURIN (1). L'étude successive du foie tubulé primordial et du foie tubulé pseudo-lobulaire, telle que nous venons de la faire chez les lacertiens et les anoures, permet seule de les comprendre. Elle montre que l'individualisation du lobule par sa marge est un phénomène à la fois secondaire et contingent, subordonné à la distribution plus ou moins étendue de la formation porto-biliaire entre les centres d'orientation radiaire répondant aux bourgeons veineux sus-hépatiques. Ce sont, ici comme dans le foie tubulaire pseudo-lobulé, ces centres qui seuls, morphologiquement, ont de la valeur et déterminent le lobule au point de vue fonctionnel. Le développement variable du feuillet connectif porto-biliaire sur la marge des îlots hépatiques radiés, répond dans cette conception à un simple perfectionnement organique de détail, visant surtout la nutrition individuelle de la glande dans chaque espèce, et jouant aussi chez elle un rôle dont l'importance est naturellement variable : celui d'une pièce de charpente.

§ 2. — LE LOBULE HÉPATIQUE DES MAMMIFÈRES ET DE L'HOMME

Si, sur un foie de mammifère dont les vaisseaux sanguins ont été injectés, on considère un ou plusieurs lobules coupés par leur tra-

(1) SABOURIN, *Recherches sur l'anatomie normale et pathologique de la glande biliaire de l'Homme*, Paris, 1888.

vers — c'est-à-dire perpendiculairement au sens de marche de la veine sus-hépatique qui occupe leur centre — chacun d'eux apparaît comme un polygone à côtés rectilignes, limité par des bandes porto-biliaires qui se rejoignent ou non sur le pourtour du lobule, mais qui dessinent toujours, au niveau de chaque point de concours des polyèdres lobulaires par leurs angles, un élargissement dont la section est triangulaire. C'est par là qu'arrivent les branches de distribution de la veine porte et de l'artère hépatique. C'est aussi par là que prennent leur voie d'issue les canaux biliaires. Les branches de la veine porte se distribuent dans chaque bande porto-biliaire, autour du lobule, en se comportant comme des artères. Puis elles donnent des capillaires radiés, anastomotiques les uns des autres, qui marchent vers le centre de l'îlot occupé par la veine hépatique, toujours, dans ce cas, coupée en travers et béante. Cette disposition est bien connue et répond à la description classique.

Si, au contraire, on a coupé le lobule parallèlement au sens de marche de la veine sus-hépatique qui l'individualise ainsi que l'a démontré KIERNAN (c'est-à-dire parallèlement à l'axe lobulaire), et qu'en outre la coupe renferme cette veine, dans son épaisseur, de son entrée dans le lobule à sa terminaison, on voit que la veine centrale se termine elle-même par une série de petits culs-de-sac renflés en doigt de gant ou parfois par un seul. Sur cette étoile terminale et sur la tige de la veine parcourant l'axe du lobule, viennent tomber les capillaires radiés disposés en général comme les barbes d'une plume et issus des rameaux portes distribués sur la marge du lobule considéré. Ces dispositions ne se voient bien que dans les lobules périphériques, situés immédiatement sous la capsule fibreuse du foie. Elles permettent de déterminer leur forme. On voit alors que chaque lobule est une petite pyramide à plusieurs pans dont la base répond à l'étoile terminale (fig. 903) de la veine sus-hépatique axiale, et dont le sommet représente en quelque sorte le pédicule plus étroit, abordé par la veine sus-hépatique à son entrée dans le lobule.

La veine sus-hépatique a une paroi mince, faisant corps avec la substance du lobule. Pour cette raison, elle apparaît toujours béante, soit qu'on la coupe en long, soit qu'on la sectionne en travers. Mais l'adhérence au parenchyme n'est pas immédiate comme dans le foie tubulé de l'Ammocète. Tout le long de la veine s'engagent parallèlement à sa marche des faisceaux de tissu conjonctif qui lui forment une adventice mince. Il y a donc du tissu conjonctif à la périphérie du lobule, où il constitue le stroma de la formation porto-biliaire ; il y en a aussi, mais sous forme d'une bande très réduite, satellite de la veine sus-hépatique, au centre même du lobule. Chez l'Homme, chez le Chien, cette disposition saute aux yeux du premier coup.

De la veine sus-hépatique centrale à la bande porto-biliaire margi-

nale, règne le réseau des capillaires radiés et anastomotiques entre eux dans toute l'étendue du lobule. Ces capillaires communiquent entre eux aussi de lobule à lobule, là où les lobules ne sont pas séparés par les

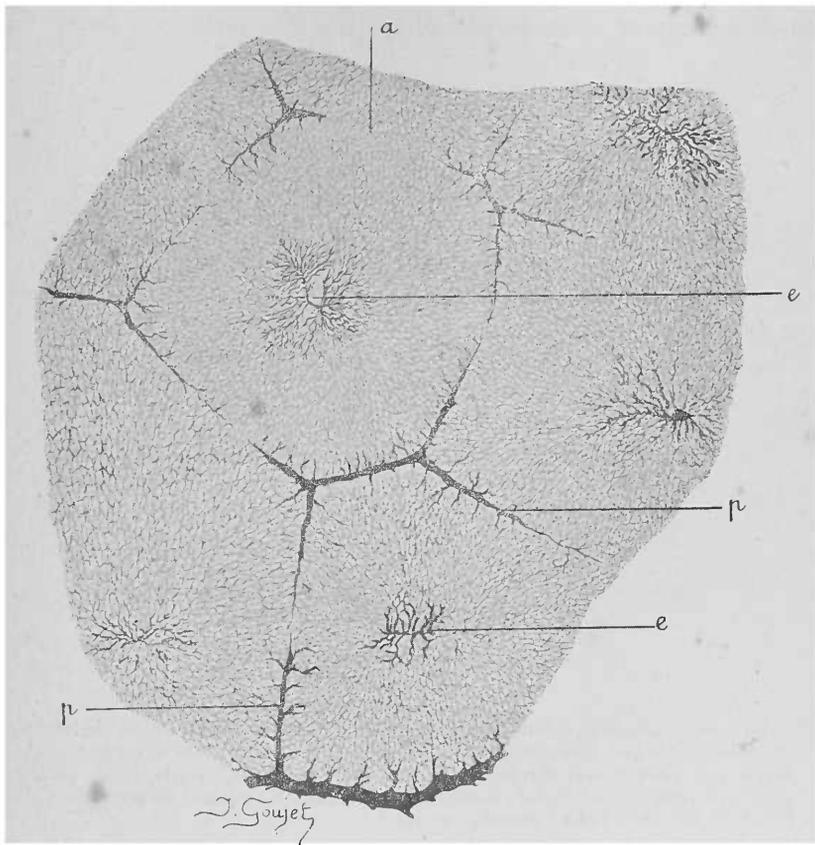


FIG. 903. — Lobules de la surface du foie du Lapin dont les vaisseaux ont été injectés avec une masse à la gélatine et au carmin. Ces lobules sont vus de front par leur base répondant à la capsule de Glisson. — Conservation dans le baume du Canada. Faible grossissement.

p, p, branches de la veine porte distribuant à droite et à gauche les vaisseaux afférents des lobules hépatiques (disposition bipectinée); — *e, e*, étoiles de Hering, répondant à la terminaison des veines sus-hépatiques par de petits bourgeons renflés en ampoules; — *a*, point où le parenchyme de deux lobules voisins reste continu entre eux.

prolongements de la bande porto-biliaire. Exactement et sans aucune discontinuité, les intervalles de tous les capillaires radiés sont occupés par les cellules glandulaires du parenchyme sécréteur, ou *cellules hépatiques*. Ces cellules comblent les mailles du réseau capillaire de l'îlot. Leur ensemble constitue comme une masse qui serait coulée

dans l'interstice des capillaires (1). Si donc on enlevait ceux-ci par la pensée, il resterait un système de travées anastomosées entre elles dans tous les sens, dans tous les plans et de section arrondie, puisqu'elles se moulent sur les mailles inter-capillaires arrondies qu'elles occupent — et non par un système de « feuillets » formés de

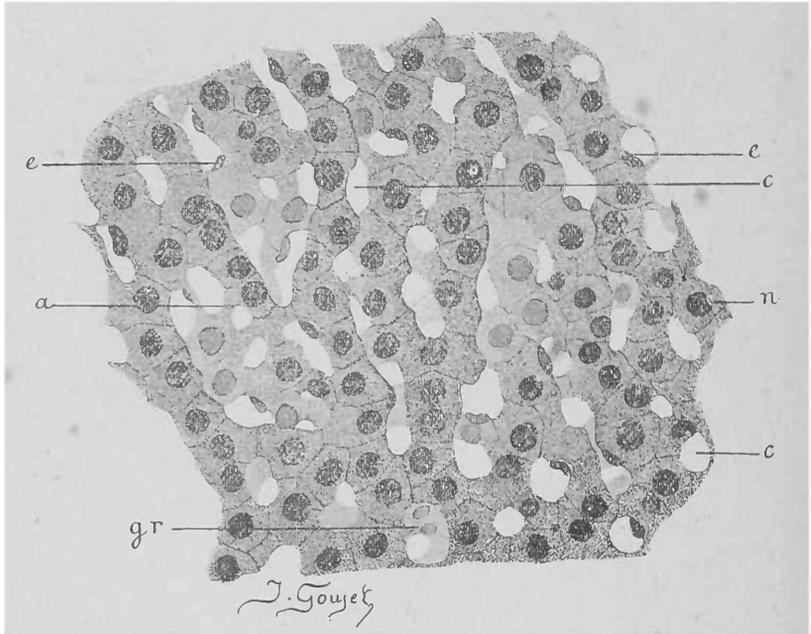


FIG. 904. — Travées de cellules hépatiques du foie du Rat dont les capillaires ont été débarrassés des globules rouges. Coupe épaisse parallèle à la surface. Coloration par l'hématéine. Conservation dans le baume du Canada, après passage successif dans l'alcool éosiné, l'essence de giroffes et l'essence de bergamote. — (Ocul. 3, obj. 6 de Leitz ; chambre claire.)

c, c, coupes des capillaires radiés : ceux-ci ne renferment plus que quelques globules rouges *gr*, la coupe ayant été débarrassée de ceux-ci par l'agitation dans l'eau sur le diapason ; — *n*, noyau des cellules hépatiques ; — *a*, anastomoses des travées entre elles du plan superficiel aux plans profonds ; — *e, e*, noyaux endothéliaux des capillaires radiés, faisant corps avec la partie des travées hépatiques adjacentes aux capillaires.

cellules, tels que les ont décrits HERING (2) et ensuite KÖLLIKER (3). Ces travées communiquent les unes avec les autres et forment par leur ensemble un réseau continu (fig. 904), partout où les capillaires radiés

(1) RANVIER, Les membranes muqueuses et le système glandulaire (*Journal de micrographie*, t. IX, p. 157, 1885).

(2) HERING, *Manuel de Stricker*, édit. anglaise de New-York, p. 412, 1872.

(3) KÖLLIKER, *Éléments d'histologie humaine*, 2^e édit. française, p. 559.

communiquent entre eux dans un même lobule ou de lobule à lobule. Elles répondent aux tubules sécréteurs ou cylindres de Remak du foie tubulé modifiés d'une certaine façon, et aussi aux travées en apparence pleines du foie embryonnaire décrites par le même auteur. Je leur conserverai donc, dans ma description, le nom de *travées* ou de *cordons de Remak*. Il faut d'abord étudier les cellules hépatiques qui forment ces travées glandulaires et constituent l'élément le plus important du foie, le plus constant aussi dans sa constitution histologique essentielle.

Cellules hépatiques. — Si l'on essaye de dissocier dans le sérum sanguin, avec des aiguilles, un petit fragment du parenchyme hépatique prélevé sur le vivant (Rat, Chien, Cobaye, etc.), on n'y parvient pas : les cellules hépatiques se disloquent et se brisent, parce qu'elles sont à la fois très délicates et soudées entre elles solidement en série pour former les travées de Remak. Au contraire, si l'on racle une section franche du foie cadavérique, on met en liberté ces cellules très aisément et l'on peut déterminer leur forme générale. Par une sorte de coagulation *post mortem*, elles ont pris alors une certaine rigidité et, en même temps, le ciment qui les unissait s'est dissous, comme celui des épithéliums sur le cadavre au bout de quelques heures. On reconnaît alors que chaque cellule est un polyèdre non pas régulier et à huit faces toujours, comme le croyait HERING, mais plus ou moins irrégulier et à faces de nombre variable, dont pourtant les diamètres sont à peu près égaux. Chaque cellule renferme un noyau, quelques-unes en ont deux et le polyèdre cellulaire est alors un peu allongé. Il n'y a pas de cellules sans noyau, telles que les avait décrites ASP. Les cellules hépatiques ainsi isolées sur le cadavre ont un protoplasma granuleux, dont les grains irréguliers se colorent par le picocarminate presque aussi énergiquement que le noyau lui-même. Mais ce sont là des éléments altérés par la coagulation spontanée survenue quelque temps après la mort.

Quand, au contraire, on a fixé convenablement (1) les cellules par l'acide osmique sur de petits fragments du parenchyme hépatique vivant, il est aisé d'isoler ces cellules et d'observer les fins détails de leur structure. Le noyau est arrondi, vésiculeux. Il se colore faiblement par l'hématoxyline et la purpurine, comme tous les noyaux des éléments hautement différenciés. De son pourtour rayonnent des tra-

(1) On sacrifie un Rat, un Cobaye ou un Chien par la décapitation ou la saignée. On enlève de petits fragments de foie de 2 millimètres environ de côté, et on les place dans quelques centimètres cubes d'une solution d'acide osmique à 1 pour 100 dans l'eau distillée. On les y laisse pendant douze ou vingt-quatre heures. On les lave ensuite à l'eau distillée et on les dissocie dans l'eau sur la lame de verre avec des aiguilles. La dissociation est facile, parce que la consistance des cellules est devenue suffisante. On peut ensuite colorer les cellules hépatiques et les observer.

vées protoplasmiques délicates, interceptant par leur concours des mailles aux points nodaux desquelles sont les granulations protéiques. Ces mailles radiées vont rejoindre, à la périphérie de chaque cellule, une bordure mince formée par leur fusion entre elles sur tout le pourtour de l'élément et répondant à une lame de protoplasma demeurée homogène, car elle ne renferme ni granulations, ni vacuoles. C'est la couche protoplasmique marginale qui limite chaque cellule hépatique à son pourtour (voy. fig. 901, *ki*). Il n'y a point là de véritable membrane cellulaire : *la cellule hépatique est une cellule nue*.

Glycogène. — Si maintenant on ajoute à la préparation une goutte de sérum fortement iodé ou de solution iodo-iodurée, on reconnaît qu'un certain nombre de cellules hépatiques prennent la coloration brun-acajou caractéristique du glycogène. Le glycogène siège en dehors du noyau, dans l'écart des travées du protoplasma. Il gonfle ce dernier comme un liquide sirupeux les mailles d'une éponge. Quand il est très abondant, il masque complètement les travées protoplasmiques en les noyant. Une coloration très ménagée fait voir que ni les travées elles-mêmes, ni les granulations occupant leurs points nodaux, ne renferment trace de glycogène. Elles se colorent seulement en jaune faible comme toutes les substances albuminoïdes en présence de l'iode. Il en est de même de la zone protoplasmique marginale, qui ne contient pas de glycogène. Le glycogène des cellules hépatiques est bien disposé, dans les vacuoles séparées par les mailles du protoplasma, sous forme d'un liquide sirupeux et non pas sous celle de grains solides comme le croyait CL. BERNARD. Il s'échappe, en effet, entraîné par les gouttes sarcodiques, des cellules hépatiques frappées de mort par la congélation ou revenues lentement sur elles-mêmes par rigidité *post mortem* (RANVIER). Ces gouttes commencent par se rassembler dans certaines régions de la cellule avant d'exsuder par sa marge. Il est facile de le démontrer en fixant les unes après les autres, par les vapeurs osmiques, des coupes du foie du Rat pratiquées à l'aide du microtome à congélation et ensuite traitées simultanément par le sérum fortement iodé (1). Le glycogène n'apparaît sous forme de grains solides que lorsqu'on l'a coagulé, en traitant les fragments du foie par l'alcool fort. Les grains répondent, dans ce cas, à une série de boules sarcodiques formées par le retrait brusque de la cellule sous l'influence du réactif fixateur. C'est pourquoi on trouve souvent ces grains réunis, comme les boules sarcodiques qui prennent naissance dans les coupes du foie congelé, sur un même côté de la cellule qui répondait à leur voie d'issue au dehors.

Ce départ du glycogène est constant dans les cellules hépatiques

(1) L. RANVIER *Journal de micrographie* t. IX, p. 59.

ayant subi la rigidité cadavérique. Il détermine la rupture des travées protoplasmiques dont l'ordonnance avait été tout d'abord modifiée par le retrait. C'est là pourquoi ces cellules, sur le cadavre, ne renferment point de glycogène et ne montrent pas non plus la structure trabéculaire du protoplasma.

La quantité de glycogène contenue à l'état sirupeux dans l'écart des mailles protoplasmiques est d'ailleurs variable chez les animaux avec les modes de l'alimentation et les stades de la digestion. RANVIER a fait voir que chez le Rat, après un jeûne absolu de quarante-huit heures, il n'y a plus du tout de glycogène dans les cellules hépatiques. En revanche, ces cellules montrent toujours la disposition trabéculaire du protoplasma. Mais alors, dans l'écart des mailles toutes petites, arrondies et « disposées d'une manière régulière comme les alvéoles d'un gâteau d'abeilles », il n'y a plus rien qu'un liquide clair, que l'acide osmique ne brunit pas. En me servant comme fixateur du mélange de liquide osmio-picro-argentique, j'ai également constaté que ce liquide reste incolore. Il est donc formé par de l'eau tenant en suspension des sels minéraux : c'est un *liquide vacuolaire*.

Ce fait a une grande importance au point de vue du mécanisme de la sécrétion du glycogène. Il montre que ce dernier n'est pas élaboré, par exemple comme les boules du mucigène ou les grains des zymogènes quelconques, directement au sein d'un protoplasma continu, dont la subdivision en travées ne tiendrait qu'à la place prise au sein du corps cellulaire par le produit de sécrétion. Le glycogène prend naissance, au contraire, à l'intérieur de vacuoles inter-trabéculaires préformées, ou plus probablement encore il est versé au fur et à mesure dans ces vacuoles, déjà occupées par un liquide aquiforme que produit la cellule en dehors des périodes glycogéniques. De ce côté, la cellule hépatique est donc une cellule séreuse, dont la sécrétion continue reçoit épisodiquement pour le dissoudre, le modifier et ensuite le diffuser au dehors, le glycogène sécrété au contraire d'une façon discontinue.

D'un autre côté, la cellule hépatique sécrète toujours une certaine quantité de graisse : elle est accessoirement *pimélogène*. Cette fonction se développe comme on sait (RANVIER, DE SINÉTY), très largement chez les femelles au début de la période de lactation. Elle est surtout marquée dans les cellules des travées hépatiques avoisinant la veine centrale du lobule. C'est cette veine qui adopte la graisse et lui sert de voie d'excrétion exo-glandulaire. La graisse n'est jamais contenue dans les vacuoles inter-trabéculaires, mais bien dans les travées protoplasmiques. Elle s'y montre sous forme de grains graisseux de volume variable. Dans certaines circonstances pathologiques, la sécrétion de la graisse prend le pas. Les gouttes graisseuses finissent par confluer en plusieurs gros globes ou en un seul. Le noyau est

rejeté sur l'un des côtés de la cellule, et celle-ci prend dès lors l'apparence d'une vésicule adipeuse. Les éléments glandulaires du foie modifiés ainsi n'ont plus de fonction glycogénique; ils ne sécrètent plus que de la graisse.

Chacun sait qu'à côté de la sécrétion *séreuse, glycogénique et pimélogène*, se place dans le foie la sécrétion *biliaire* qui reste à débit intestinal. Or, on ne trouve jamais au sein des cellules hépatiques ni coloration, ni pigment biliaire, du moins dans l'état normal. Il faut les conditions de l'ictère pour déterminer la teinture des cellules glandulaires du foie par la bile. C'est pourquoi certains auteurs avaient pensé que ces cellules glandulaires ne sécrètent point de bile, mais que la bile est formée par l'épithélium des canaux hépatiques. Il faut, tout simplement, conclure que les éléments de la sécrétion biliaire ne sont pas formés dans la cellule, ni excrétés par celle-ci, tels du moins qu'on les trouve dans les canaux hépatiques et dans la vésicule. La constitution définitive de la bile est probablement acquise en effet, dans les voies d'excrétion qu'elle parcourt, en vertu de phénomènes secondaires dans la production desquels l'épithélium des canaux biliaires prend sa part. La cholestérine de la bile, par exemple, paraît provenir en partie d'une sécrétion particulière de ces canaux et de la vésicule (1).

Enfin, la cellule hépatique agit certainement comme un ferment dans nombre de cas, notamment, ainsi que l'a montré ARM. GAUTIER dans les dédoublements des substances azotées aboutissant à la constitution de l'urée, et aussi, comme chacun sait, dans la destruction d'un grand nombre de poisons. Elle est donc *zymogène*. C'est dire qu'une telle cellule possède l'activité sécrétoire développée selon tous ses modes majeurs : c'est la cellule glandulaire par excellence de l'économie.

Travées anastomotiques de Remak. Rapports des cellules hépatiques entre elles et avec les capillaires radiés. — Occupant à l'intérieur du lobule exactement les intervalles des capillaires radiés à la façon d'une masse qu'on y aurait coulée, les cellules glandulaires jointives forment naturellement par leur ensemble un rets. Si l'on enlève par la pensée le réseau vasculaire, ou mieux, si après en avoir entièrement chassé le sang on le fixe vide et déployé (2), les cordons de

(1) DOYON et DUFOURT, *Société de biologie*, séance du 23 mai 1896.

(2) Il est facile d'arriver à ce résultat chez le Lapin ou même chez le Rat. On fait passer d'abord par la veine porte un courant d'eau salée à 7 pour 1000, qui n'altère pas les éléments anatomiques puisqu'ils peuvent y vivre. Quand le liquide qui ressort par la veine cave ne renferme plus de globules sanguins, on substitue à l'eau salée une solution d'acide osmique à 1 pour 300, ou encore le mélange osmio-pierique; puis, tandis que ce courant passe, on pose une pince à pression continue sur la veine

cellules apparaissent continus entre eux tout aussi bien au pourtour de la veine centrale et sur la marge du lobule que dans l'épaisseur de celui-ci. Ils se montrent (sur les coupes) avec une épaisseur variable. Tantôt dans leur travers on compte deux ou plusieurs cellules glandulaires, tantôt une seule. Souvent une travée, formée d'un seul rang de cellules, dessine un anneau sur le pourtour duquel les cellules hépatiques affectent la disposition d'un épithélium glandulaire. Le vide de cet anneau répond à la section transversale d'un capillaire sanguin. Cette simple observation, qu'on peut répéter sur une multitude de points d'un même lobule, montre bien que, dans le foie lobulé, les cellules glandulaires sont de quelque façon *ordonnées par rapport aux capillaires sanguins*, tout comme les cellules épithéliales des glandes ordinaires le sont par rapport à la lumière des tubules sécré-

cave à son abord dans l'oreillette droite, et l'on continue à pousser. Ensuite, on lie la veine porte et on attend un quart d'heure avant d'enlever le foie. Ses vaisseaux radiés sont fixés déployés. Les travées de Remak sont colorées en brun léger. On durcit des fragments dans l'alcool fort, et l'on monte les coupes dans le baume. Les vaisseaux sanguins sont incolores entre les travées et, s'il s'agit d'une coupe un peu épaisse, on distingue le réseau anastomotique formé par elles comme s'il n'y avait point de vaisseaux sanguins dans le lobule. On peut rendre les préparations très démonstratives en les faisant passer par l'alcool éosiné. Les travées prennent une coloration rose, et la forme générale de leur réseau saute aux yeux. En colorant les coupes par l'hématéine ou la purpurine, on met en évidence, en outre, les noyaux cellulaires. On voit alors que chaque travée est limitée en dehors par la ligne des noyaux endothéliaux appartenant aux capillaires, et que la paroi de ceux-ci se moule exactement sur la surface des travées, en y faisant corps sans aucun intervalle développable.

Quand on veut imprégner d'argent le parenchyme du lobule, on agit de même. Mais au lieu d'eau salée on pousse d'abord à travers le foie un courant d'eau distillée; puis on le remplace par un courant du mélange de liquide osmio-picrique et de nitrate d'argent. On reconnaît alors que, quel qu'ait été le déploiement des capillaires radiés et leur fixation nette à l'état de développement, il n'y en a pas un seul présentant un dessin endothélial. Au contraire, l'endothélium des branches portes et artérielles, des capillaires inter-lobulaires et celui des veines sus-hépatiques est magnifiquement dessiné par l'argent partout où a pénétré l'injection. On monte ces coupes dans le baume au xylol et elles sont entièrement démonstratives du fait indiqué par RANVIER : à savoir que les capillaires du lobule sont demeurés embryonnaires, limités par une lame de protoplasma indivise et non par un endothélium déjà subdivisé en cellules distinctes.

Par contre, sur un certain nombre de travées hépatiques, on peut constater, comme l'a fait RANVIER (*Journal de micrographie*, t. IX, p. 160), l'existence de traits de ciment entre les cellules glandulaires.

Les mêmes expériences, faites chez la Grenouille par exemple, montrent également que les capillaires du parenchyme hépatique répondant aux capillaires radiés d'un foie tubulé, ne s'imprègnent jamais d'argent; tandis que les vaisseaux de distribution contenus dans les bandes porto-biliaires traversant le parenchyme en divers sens sont régulièrement imprégnés, ainsi que les veines sus-hépatiques et les cellules glandulaires d'un certain nombre de tubes sécréteurs anastomosés. Le caractère embryonnaire permanent des capillaires porto-sus-hépatiques résulte donc d'une disposition générale dans la série des vertébrés.

teurs. Dans les travées sectionnées suivant leur longueur, les cellules glandulaires sont ou bien placées bout à bout, ou bien elles forment une double rangée régulière. Dans les fragments du foie de l'Homme prélevés aussitôt après la mort (supplicié), ou du Chien fixés vivants par le liquide de Müller, l'éosine hématoxylique montre que les cellules consécutives d'une rangée unique sont soudées entre elles bout

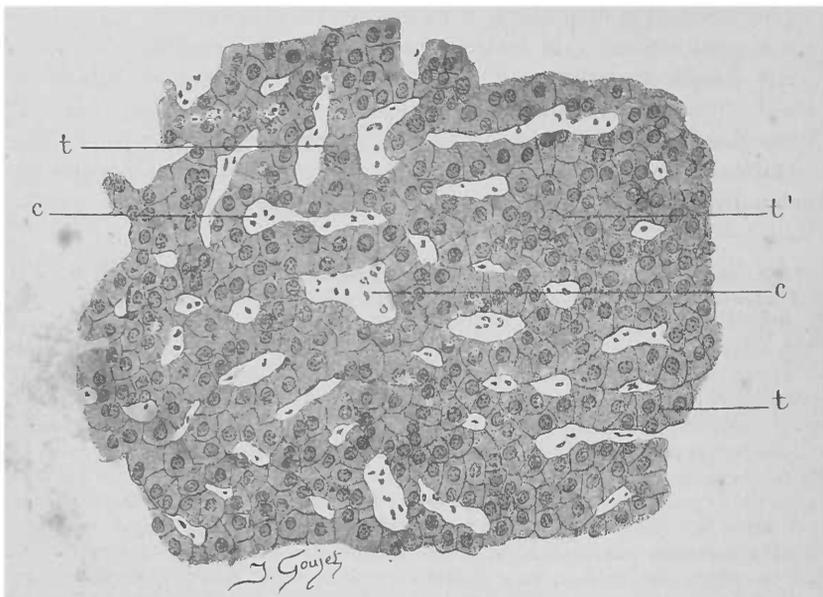


Fig. 905. — Disposition générale des travées de cellules hépatiques ou cordons de Remak, prise dans une coupe d'un lobule du foie d'un supplicié faite parallèlement à la surface. Fixation par le liquide de Müller pendant plusieurs semaines. Coloration par l'éosine hématoxylique. Conservation dans la glycérine faiblement chargée d'éosine hématoxylique. — (Ocul. 1, obj. 6 de Véricq Chambre claire.)

t, t', travées hépatiques proprement dites formant les cordons de Remak du lobule; — *t*, travées épaisses, formées par la confluence des cordons de Remak sur certains points; — *c, c*, capillaires sanguins inter-trabéculaires, renfermant des cellules migratrices à noyau multiforme. (On n'a pas dessiné les globules rouges du sang.)

Toutes les cellules hépatiques sont unies entre elles par des lignes de ciment colorées en bleu figurées ici par d'épais traits noirs.

à bout par une lame mince, mais à double contour, d'une substance réfringente, sans structure ou légèrement granuleuse, que l'hématoxyline colore en bleu violacé très intense (fig. 905). Dans les travées comprenant une double rangée de cellules, cette ligne règne aussi bien entre les deux rangées suivant l'axe de la travée, qu'entre les cellules glandulaires superposées dans chaque rangée. Elle entoure la base de chacune de ces cellules, base répondant à la paroi d'un des capillaires radiés, d'une sorte de cadre polygonal. Elle répond elle-même, à ce niveau et sur les plans-côtés des cellules hépatiques, au ciment inter-

cellulaire unissant celles-ci. Ce ciment réduit en noir le nitrate d'argent comme dans les épithéliums des glandes ordinaires (RANVIER), mais en certaines de ses parties il renferme un dispositif spécial. Un autre caractère qui le distingue des autres ciments, c'est qu'il se colore en bleu violet par l'hématoxyline. Enfin, ce ciment est très mou, de consistance semi-fluide. Les réactifs coagulants y déterminent en effet l'apparition d'une série de vacuoles et de grains, et il se dissout au bout de peu de temps sur le cadavre. Ses caractères sont d'ailleurs les mêmes dans les travées du foie lobulé et dans les cylindres glandulaires du foie tubulé. Je reviendrai sur ce point dans un instant.

Les capillaires radiés du lobule font tous corps avec la surface des travées hépatiques. Celles-ci, à leur contact avec les capillaires, sont doublées d'un simple liséré protoplasmique répondant à la paroi du capillaire correspondant. Cette lame granuleuse renferme des noyaux aplatis. Aucune dissociation ne peut la séparer des cellules hépatiques auxquelles elle adhère. Isolées, les cellules glandulaires emportent chacune un lambeau de la paroi protoplasmique du vaisseau sanguin.

Les cellules hépatiques sont très élastiques. Quand les capillaires radiés du lobule ont été fixés vides, comme sur un animal saigné, le polyèdre que constitue chacune d'elles est terminé du côté du vaisseau par une face plane ou même légèrement convexe. Quand, au contraire, les vaisseaux sanguins ont été fixés distendus (1), la face correspondante de la cellule porte une encoche en forme de gouttière, répondant à l'empreinte du capillaire. Lorsqu'enfin le réseau capillaire intra-lobulaire est gorgé au maximum, les cellules hépatiques reçoivent des empreintes profondes, qui donnent aux travées correspondantes l'apparence de rubans étroits et festonnés sur les coupes du parenchyme hépatique. C'est ce qui arrive régulièrement sur tout le pourtour des infarctus du foie hyperémié par congestion collatérale, et à un moindre degré dans le foie des cardiaques asystoliques, consécutivement à la stase parfois énorme dont les réseaux capillaires de la glande entière sont alors le siège. Les empreintes que portent les cellules hépatiques sur leur face répondant aux capillaires intra-lobulaires dans le foie cadavérique de l'Homme, ne sont donc pas dues à une disposition anatomique permanente, mais bien à ce que ces cellules sont entrées en rigidité, alors que les vaisseaux sanguins du

(1) RANVIER (*Journal de micrographie*, t. IX, p. 13) fait cette démonstration en injectant par la veine porte, la veine cave étant liée au-dessus du foie sur le Rat décapité, une solution épaisse de gélatine à plus de 30 degrés. Puis il laisse la masse se solidifier. Il achève le durcissement par l'acide osmique et dissocie ensuite les cellules hépatiques avec des aiguilles. Ces cellules présentent des gouttières profondes répondant aux capillaires. Elles sont d'ailleurs normales, très chargées de glycogène.

foie étaient remplis de sang. On ne les trouve jamais dans le foie des individus ayant succombé à une hémorragie déperditive.

Capillaires radies. — Les capillaires du lobule prennent leur origine, sur sa marge, par les petites branches courtes de la veine porte répondant à la division pectinée de celle-ci (*voy.* fig. 903 et plus bas p. 1470). Puis ils communiquent tous immédiatement entre eux pour former le réseau à mailles étroites, allongées suivant des rayons marchant vers la veine centrale, que chacun connaît.

Ce sont des capillaires relativement larges, dont le calibre est variable sur les divers points du trajet. En ce sens, ils se comportent tout à fait comme les pseudo-capillaires veineux des réseaux en voie de croissance de la circulation fœtale. Leurs branches d'anastomose transversales ou obliques ont un diamètre moins régulier que leurs branches radiales. Ces faits peuvent être constatés aisément quand on a rempli complètement les vaisseaux du foie par une injection à la gélatine et au carmin. Un autre fait important résulte de l'examen des capillaires teints par l'argent d'une manière régulière et dans l'état de moyenne distension, comme il arrive souvent quand on applique au foie la méthode lente de GOLGI ou mieux celle de RAMÓN Y CAJAL (fig. 906). Le pied de certaines branches anastomotiques s'élargit en entonnoir aux deux points de concours entre les capillaires qu'elles réunissent, comme si l'anastomose résultait de la fusion de pointes d'accroissement. Il en est bien ainsi; car certaines branches anastomotiques ne sont pas canalisées en leur milieu, et les entonnoirs sont seulement reliés par un fil plein. De plus, de distance en distance, on voit de petits entonnoirs latéraux terminés par une pointe libre, ou bien des diverticules en cul-de-sac. Le chromate d'argent dessine la membrane des capillaires comme une lame granuleuse très mince. C'est également sous cet aspect que RANVIER (1) les a dégagés sur de petites étendues par la dissociation chez le Rat, le Cobaye et le Lapin, après macération de minimes fragments du foie pendant plusieurs semaines dans le sérum faiblement iodé. Les noyaux de ces capillaires sont plongés de distance en distance dans cette lame granuleuse. Ils sont aplatis, allongés suivant l'axe des vaisseaux, mais avec un relief prononcé à leur surface interne. Par aucun des modes de la méthode de l'argent, on ne peut déterminer à leur niveau l'apparition d'un réseau endothélial. Ce sont donc là, comme l'a indiqué RANVIER (2), à tous les points de vue des vaisseaux demeurés *indéfiniment embryonnaires*.

(1) L. RANVIER, *Journal de micrographie*, t. IX, p. 108.

(2) Cette disposition a produit le deuxième exemple connu de vaisseaux capillaires sanguins gardant entièrement chez l'adulte le type embryonnaire. Le premier avait été produit par les capillaires du réseau également bipolaire, mais bipolaire cette fois artériel, des glomérules du rein (RENAUT et HORTOLÈS, *in* thèse d'HORTOLÈS, *Etude du processus histologique des néphrites*, p. 38, 1881).

Nous retrouverons cette disposition dans les capillaires glomérulaires du rein et nous avons vu qu'elle existe aussi dans les capillaires des villosités intestinales. Sa portée physiologique est très grande et me paraît être la suivante : on sait que les capillaires embryonnaires ont pour toute paroi une lame de protoplasma répondant à la périphérie du corps cellulaire qui a initialement donné



FIG. 906. — Capillaires radiés d'un lobule du foie du Lapin, mis en évidence par la méthode du chromate d'argent — (Ocul. 1, obj. 6 de Leitz. Chambre claire.)

c, c. branches capillaires marchant radialement vers le centre du lobule et présentant des anastomoses transversales, les unes dans le plan de la coupe, les autres *st* tranchées par celle-ci; — *d, d, d.* diverticules en forme de petits sacs ou de bourgeons creux situés sur le trajet des capillaires; — *p, p,* diverticules en forme d'entonnoir terminés par une pointe d'accroissement; — *ap,* anastomose entre deux capillaires radiés, effectuée simplement par fusion de deux pointes d'accroissement antagonistes et restées pleines.

naissance au vaisseau tout entier Les pointes d'accroissement non canalisées ne sont autre chose que des bourgeons de cette même cellule. La membrane propre du capillaire et sa couche connective rameuse périvasculaire n'apparaissent que plus tard. C'est alors seulement que la paroi vasculaire devient solide, qu'elle ne laisse plus diffuser largement les liquides et que les injections artificielles ne la rompent plus. Là où cette paroi doit fonctionnellement constituer à jamais un dialyseur très délicat, et incessamment parcouru, facilement aussi franchi par les liquides organiques, la disposition embryonnaire subsiste indéfiniment. C'est en effet ce qu'on observe dans les

réseaux vasculaires véritablement fonctionnels du foie, du glomérule rénal et des villosités. A ce niveau, les cellules endothéliales paraissent ne pas s'être individualisées autour de chaque noyau. Elles n'ont pas différencié de plaque cellulaire à leur surface répondant à la lumière du capillaire.

Entre les capillaires et les cellules hépatiques, il n'y a pas non plus de périthélium d'Eberth. Le tissu conjonctif, qui partout ailleurs suit les plus fins vaisseaux réduits à cette forme, n'a donc pas pénétré dans le lobule (1). Ou du moins il n'a pas pris une place notable dans la région de celui-ci répondant au parenchyme sécréteur vrai, c'est-à-dire dans sa partie moyenne, comme on le verra un peu plus loin.

Les capillaires radiés vont tous se jeter dans la veine sus-hépatique. Ils abordent celle-ci, comme on le voit sur les coupes sagittales du lobule (la veine sus-hépatique occupant l'axe lobulaire), de plus en plus obliquement au fur et à mesure qu'ils s'approchent du pédicule, répondant au point d'issue de la veine centrale. Ceux répondant à la base décrivent des arcs avant d'aborder la veine. Tout ceci se voit aisément sur les lobules de la surface, qui seuls sont bien orientés. Quand le réseau vasculaire a été entièrement rempli sous pression par les injections, les capillaires abordant la veine centrale apparaissent simplement plus larges, et ceci sur un trajet très court.

Quand l'injection est moins complète, on peut observer en outre un fait très intéressant : c'est que ces capillaires collecteurs courts répondent en réalité à de petits doigts de gant, digitations de la veine centrale où s'ouvrent une série de capillaires radiés. L'ensemble de ces digitations, vu de face au centre des lobules situés sous la capsule de Glisson, constitue une figure en étoile déjà signalée par HERING (voy. fig. 903, e). Elle répond aux bourgeons développés, lors de la formation du lobule, par la veine sus-hépatique (viscérale) pour jouer chacun, par rapport aux capillaires portes (vitellino-intestinaux), le même rôle que les bourgeons veineux par rapport

(1) Bien qu'on ne puisse pas, sur les préparations bien injectées par une masse solide à la gélatine, séparer les capillaires radiés des travées glandulaires (même en diapasonnant des coupes épaisses en suspension dans l'eau après avoir fixé les fragments du foie injecté par l'acide picrique, qui ne soude pas les cellules entre elles), on peut toutefois dégager, comme l'a fait RANVIER, quelques capillaires radiés et observer leur paroi granuleuse, qui se plisse comme une pellicule extrêmement mince et délicate. En outre, sur les fragments de foie fixés par le liquide de Müller, puis inclus dans la paraffine et ensuite étudiés par la méthode bien connue des coupes en série, on voit quelquefois les capillaires et les travées hépatiques nettement séparés, la paraffine ayant pénétré entre les deux et le capillaire et la travée ayant ensuite divergé quand, ensuite, on a fondu la paraffine par la chaleur avant de la dissoudre avec le xylol. Par ce moyen détourné de dissociation, il est aisé de reconnaître, sur des coupes minces et bien colorées, que les capillaires radiés n'ont pas de périthélium.

aux réseaux capillaires ordinaires, c'est-à-dire celui de vaisseau efférent.

Les capillaires radiés jouent d'autre part ce même rôle, qui est celui de capillaires veineux, par rapport aux capillaires qui font suite aux branches de l'artère hépatique. Un seul et même réseau de capillaires répond donc dans le foie à la circulation *fonctionnelle afférente* et à la circulation *nutritive efférente* de la glande. Dans le premier cas, il se comporte comme une formation de capillaires artériels, et les branches portes qui le commandent, comme des artères. Dans le second cas, il se comporte comme une formation de capillaires veineux, terminaison d'une circulation artéro-veineuse qui est celle de l'artère hépatique. C'est là même la caractéristique individuelle des capillaires du parenchyme hépatique : car dans l'organisme, on ne la retrouve telle nulle part sinon dans le foie.

L'ordonnance des cellules glandulaires constituant les travées hépatiques est absolument comparable, par rapport aux capillaires radiés, à celle des cellules épithéliales des glandes ordinaires par rapport à leurs canaux excréteurs. La veine sus-hépatique répond au canal collecteur du lobule considéré à ce point de vue, qui est celui de la *sécrétion interne*. Telle est la voie du glycogène élaboré par les cellules hépatiques. Les travées glandulaires n'ont point de membrane propre dans le foie lobulé : leur pôle d'insertion répond directement à la paroi du vaisseau sanguin, réduite à une lame protoplasmique elle-même équivalente à la marge d'une cellule vasculaire à noyaux multiples. Les deux ordres de cellules, glandulaires et vasculaires, nues toutes les deux, sont au contact entre elles sans intermédiaire aucun. La formation épithéliale de la glande a donc été abordée, pénétrée, remaniée, par la formation vasculaire. Elle a été enfin ordonnée par rapport à cette dernière, et réduite ainsi à l'état *para-épithélial*.

Canalicules biliaires capillaires. — Dans ce mouvement, toutefois, les travées hépatiques n'ont pas cessé de faire partie d'une glande biliaire, tubuleuse ramifiée originairement, et à débit intestinal s'opérant par la voie de ses canaux excréteurs légitimes : les *canaux biliaires*. Ces travées représentent avons-nous vu, dans le foie lobulé, les tubules sécréteurs du foie tubulé primordial.

A. — *Canalicules biliaires du foie tubulé.* — Dans le foie tubulé le plus simple de tous, celui de l'*Amocætes branchialis*, nous avons vu que les cylindres hépatiques présentent tous une lumière glandulaire très fine, qui file dans l'axe de chacun d'eux. Cette lumière est bordée par les cellules glandulaires. Elle répond à leurs pôles libres et peut être comparée à celle des tubes sécréteurs des glandes tubuleuses de l'estomac, à peu près aussi étroite. Elle est limitée par une ligne nette de cuticulisation, en dehors de laquelle le protoplasma

de chaque cellule présente une mince bande homogène, puis devient spongieux et renferme des granulations graisseuses et des grains de zymogène. Enfin, on peut ici très aisément, en multipliant les coupes très minces, mettre en évidence (fig. 907) les *points de passage* entre les canaux biliaires et les tubules sécréteurs (passages de Hering). Brusquement, à l'épithélium prismatique clair, fait suite celui du tubule,

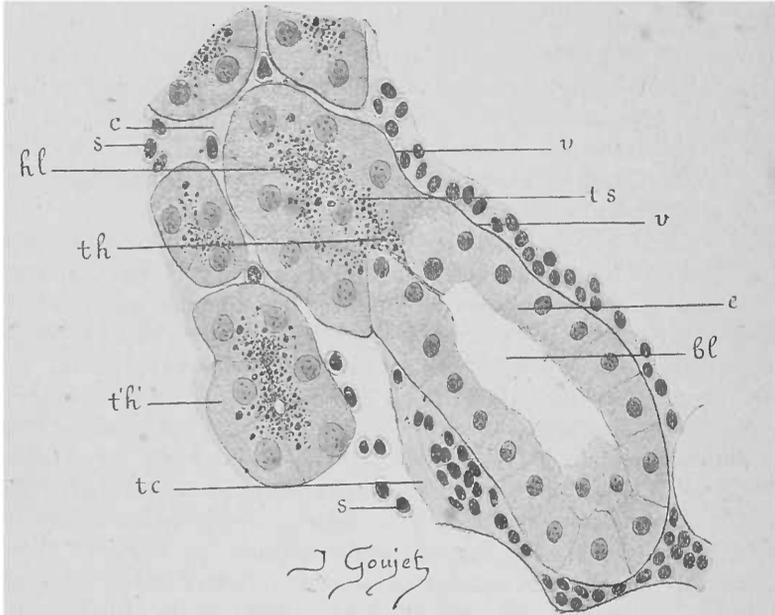


Fig. 907. — Mode de jonction des canaux biliaires avec les travées hépatiques tubuleuses dans le foie de l'*Ammocetes branchialis*. (Même préparation et même grossissement que dans la fig. 898.)

bl, canal biliaire et *th*, travée hépatique se continuant par une lumière filiforme; — *hl*, lumière de la travée hépatique redevenant très nette quand la travée change de plan et qu'elle est coupée en travers; — *c*, cellules épithéliales cylindriques bordant la lumière large du canal biliaire et les bords de la lumière filiforme de raccord avec la travée hépatique; — *ts*, granulations supra-nucléaires de la travée hépatique; — *th'*, travée hépatique coupée un peu obliquement; — *v. r.*, capillaire sanguin longeant le petit canal biliaire et se continuant avec les capillaires intertubulaires beaucoup plus étroits *c*; — *tc*, tissu conjonctif, accompagnant le canal biliaire et finissant en pointe juste à son point de raccord avec la travée hépatique *th*; — *s, s*, globules rouges du sang.

formé de cellules plus larges et plus hautes, reconnaissables à leur protoplasma spongieux et à leurs granulations graisseuses internes. La lumière du tubule fait directement suite à celle du canal biliaire, et son étroitesse est due à l'augmentation de hauteur des cellules hépatiques. Elle se poursuit, en occupant leur axe exact, dans toute l'étendue des cylindres hépatiques anastomosés en réseau, et constitue ainsi dans le parenchyme le système des *canalicules biliaires*.

Quand on a injecté les canalicules biliaires avec du bleu de Prusse soluble sur le foie tubulé de la Grenouille, ou mieux encore du Lézard vert, on voit aisément la forme générale du réseau qu'ils interceptent au sein du parenchyme hépatique. Ils enfilent les cylindres de Remak en suivant l'axe de chacun d'eux. Conséquemment, ils dessinent comme eux aussi un réseau de mailles larges, dont les traits sont toujours compris dans des plans différents. Quand un cylindre hépatique est sectionné en travers, le canalicule biliaire répondant à sa lumière est entouré d'un rang de cellules hépatiques en ordonnance épithéliale, exactement comme dans le foie de l'Ammocète. De distance en distance, on voit l'injection passer d'un canal biliaire satellite d'un rameau de la veine porte, dans l'axe d'un cylindre de Remak, répondant à l'origine sur ce point des tubules sécréteurs arborisés et communicants.

Quand les cylindres glandulaires se présentent dans le sens longitudinal, on voit filer dans leur axe le canalicule biliaire répondant à leur lumière. Mais de distance en distance, ce canalicule présente de petits diverticules latéraux courts, s'engageant dans les intervalles des cellules hépatiques et formant entre elles de petits doigts de gant. On a beaucoup discuté sur la signification de ces diverticules. Notamment, on a supposé (ASP), qu'ils répondaient à de petites cavités préformées dans chaque cellule hépatique, dans chacune aussi desquelles s'engagerait une petite ampoule latérale, prolongement du canal excréteur (1).

Pour bien comprendre la signification réelle de ces diverticules latéraux, il faut revenir sur un point particulier de la structure du foie tubulé. Quand on imprègne de nitrate d'argent la surface du foie, on voit, au-dessous de l'endothélium péritonéal, les cylindres de Remak disposés à peu près tous en long sur un certain parcours, au-dessous des capillaires de la capsule fibreuse qui présentent un dessin endothélial. A la surface des tubules sécréteurs, on voit une imprégnation très nette des lignes de ciment répondant au pôle d'insertion des cellules hépatiques sur la paroi des capillaires inter-tubulaires, qui, eux, sont embryonnaires et ne s'imprègnent pas (voy. fig. 901). L'argent dessine le contour polygonal des cellules, à ce niveau, par des traits extrêmement étroits, rectilignes. En abaissant l'objectif, on reconnaît que profondément, au-dessous de ces lignes minces du ciment polaire, règnent des bandes incolores formant comme des cadres aux cellules hépatiques. En outre, si après avoir imprégné d'argent la surface du foie, on l'abandonne quelques heures dans l'eau distillée, il se produit une *teinture d'argent* sur toutes les cellules hépatiques ; et l'on voit que chacune

(1) Comme l'a vu KUPFFER dans la glande salivaire de la Fourmi, et comme LEYDIG l'avait antérieurement constaté dans l'une des glandes salivaires de l'Abeille.

d'elles, brunie par l'argent, est entourée d'un cadre clair, absolument incolore (fig. 908). Ce cadre répond à celui de la cellule et au *ciment interstitiel* que le nitrate d'argent ne marque pas en noir.

C'est dans ces lignes de ciment mou que s'étendent les diverticules en doigts de gant de la lumière centrale. C'est aussi à cause du peu de consistance du ciment interstitiel — lequel est une voie de nutrition et de diffusion beaucoup plus qu'une pièce de charpente — que, sous de fortes pressions, l'injection des voies biliaires rompt les diverticules

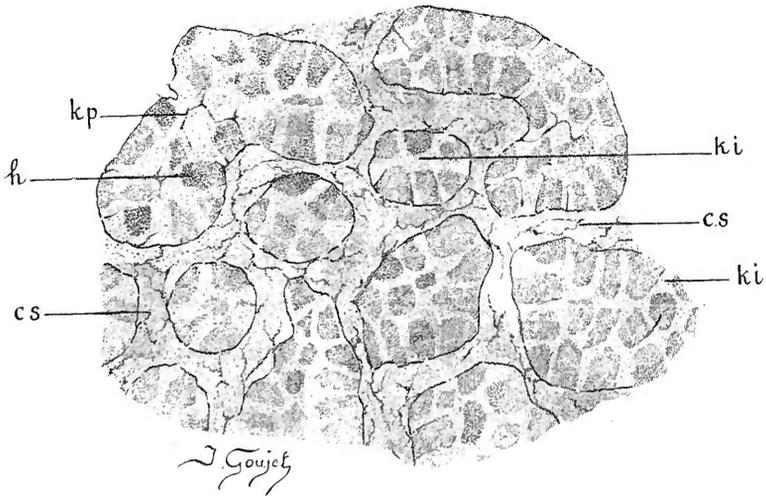


FIG. 908 — Surface du foie du Lézard gris imprégné par une solution de nitrate d'argent à 1 pour 300, puis abandonné quelques heures dans l'eau distillée de façon à surajouter à l'imprégnation une légère teinture d'argent. Conservation dans le baume du Canada. — (Ocul. 4, obj. 8 de Reichert. Chambre claire.)

cs, capillaires sanguins de la capsule fibreuse : l'argent y dessine un réseau endothélial; — *h*, cellules hépatiques, à la surface externe desquelles s'est opérée la teinture d'argent; — *ki, ki*, cadres marginaux des cellules hépatiques réservés en blanc, et traversés en plusieurs points par les lignes de ciment int.-r-cellulaire *kp*, le long desquelles le nitrate d'argent s'est réduit là où l'imprégnation s'est bien opérée.

et se répand tout autour des cellules hépatiques, en s'y substituant à la substance molle du ciment. Je reviendrai un peu plus loin sur ce sujet.

B. — *Canalicules biliaires capillaires du foie lobulé.* — GERLACH (1) a démontré, le premier, que les travées hépatiques du foie lobulé sont parcourues par un système de canalicules tout à fait semblable à celui qui occupe l'axe des cylindres de Remak d'un foie tubulé. Depuis lors, ces canalicules ont été étudiés par nombre d'au-

(1) GERLACH (*Gewebelehre*, II, Aufl., p. 332, 1854), fit cette découverte importante sur le foie du Porc.

teurs et en premier lieu par EBERTH (1) et par HERING (2). Ils ont également suscité beaucoup de discussions entre les histologistes ; mais actuellement ils sont bien connus et leur signification morphologique est très claire. C'est celle d'une lumière glandulaire tout comme dans le foie tubulé. Les canalicules peuvent être aisément injectés au bleu de Prusse soluble par les voies biliaires, et ils prolongent directement la lumière de celles-ci.

Dans les coupes du foie dont les voies biliaires ont été de la sorte injectées en bleu alors que les vaisseaux sanguins ont été exactement remplis d'une masse rouge à la gélatine et au carmin, on voit tout d'abord les canaux biliaires former entre les lobules, dans chaque bande porto-biliaire, un réseau d'anastomoses lâches. Des branches de ce premier réseau inter-lobulaire lâche se dégagent des rameaux terminaux, qui pénètrent dans le lobule par un très grand nombre de points de sa surface après avoir longé celle-ci sur un certain parcours. Le cordon bleu répondant à la lumière injectée de ces canaux biliaires se résout alors immédiatement en un rets de fils bleus très fins, engagés dans l'épaisseur des travées hépatiques.

Ce réseau est extrêmement élégant. Sous un faible grossissement, il semble de prime abord composé de champs polygonaux correspondant aux cellules hépatiques et formant à chacune d'elles un cadre complet dans les intervalles des capillaires sanguins, au contact desquels les canalicules biliaires ne viennent jamais. Mais avec un objectif à grand angle d'ouverture on reconnaît de suite qu'il n'en est pas ainsi. Les traits limitant chaque champ polygonal sont situés chacun dans des plans différents. Ils occupent l'épaisseur des travées hépatiques. Le sens et le plan des anastomoses de celles-ci commandent le sens et le plan des anastomoses des canalicules biliaires entre eux.

Quand l'injection des voies biliaires est restée incomplète comme il arrive souvent, on voit, surtout dans les coupes transversales des lobules (celles où la veine sus-hépatique est coupée en travers), qu'entre trois lobules tangents entre eux il part des canaux biliaires qui s'engagent régulièrement dans chacun deux, et y commandent une série de canalicules biliaires capillaires. Ceux-ci se présentent alors comme l'épanouissement, dans les trois sens, d'une seule et même branche glandulaire de végétation. Par l'examen des coupes parallèles à l'axe des lobules, on obtient des figures analogues. Chaque branche biliaire de végétation, à son extrémité, se résout donc en un chevelu terminal de canalicules biliaires capillaires au sein de quatre lobules, disposés les uns par rapport aux autres

(1) EBERTH, *Arch. f. mikrosk. Anat.*, t. II, p. 423.

(2) EWALD HERING, *Manuel de Stricker*, trad. anglaise de New-York, p. 407, 1872.

comme une pyramide de quatre boulets ainsi que l'a fait voir SABOURIN. D'autre part, le réseau des canalicules biliaires résulte, dans chaque lobule, du concours des terminaisons en nombre variable de branches biliaires de végétation d'origine diverse, terminées chacune par des travées glandulaires anastomotiques creusées d'une étroite lumière. Ce mode particulier de distribution répond à la notion des *îlots biliaires* de SABOURIN. Le parenchyme de chaque lobule hépatique dépendrait,

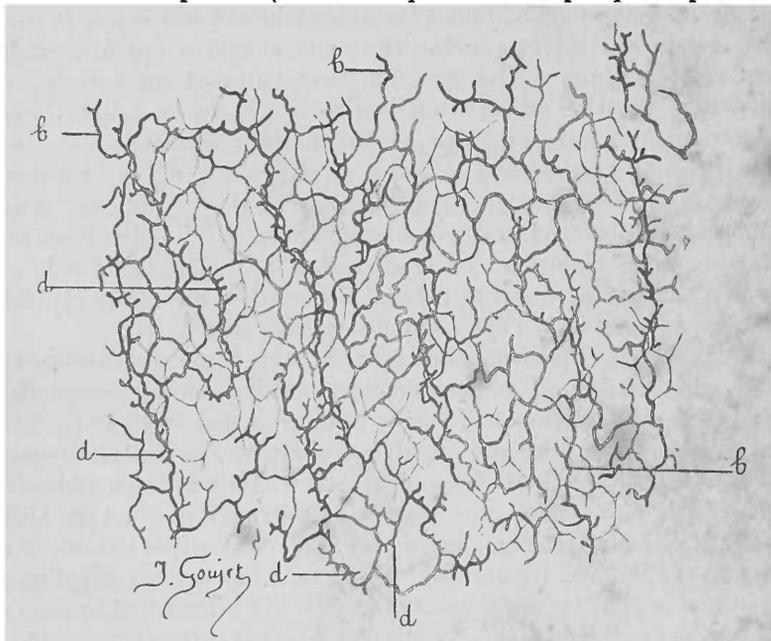


FIG. 909. — Canalicules biliaires capillaires du foie du Lapin (coupe parallèle à la surface) mis en évidence par la méthode du chromate d'argent. Préparation de CH. BONNE. — (Ocul. 1, obj. 6 de Véric. Chambre claire.)

b, b, b, branches des canalicules biliaires, anastomosées dans plusieurs plans de façon à intercepter un rets continu; — *d, d, d*, diverticules placés irrégulièrement sur le trajet des branches et terminés tous par un petit cul-de-sac, engagé entre les plans-côtés des cellules hépatiques ou formant la lumière de bourgeons courts non anastomotiques des autres.

dans cette conception, *au point de vue biliaire* d'une série de branches distinctes de la glande initiale; tandis qu'*au point de vue de la sécrétion à débit sanguin* il dépend d'une seule veine: la veine centrale du lobule. De même, une seule branche terminale biliaire commanderait un îlot biliaire dans quatre lobules différents, répondant précisément à ses propres terminaisons. Ces notions ont une réelle valeur pour la catégorisation de certaines lésions du foie, c'est pourquoi j'y insiste ici.

Mais, au point de vue purement anatomique, il faut bien remarquer que les canalicules biliaires interceptent dans chaque lobule

un réseau anastomotique continu, et que ce réseau est également continu de lobule à lobule, là où les lobules voisins ne sont pas séparés par les bandes porto-biliaires. A ce point de vue, les canalicules se comportent comme les travées hépatiques dans l'épaisseur desquelles ils sont engagés. — Le meilleur moyen d'observer leur réseau dans son ensemble est de prendre, pour objet d'étude, des fragments de foie du Lapin ou du Cobaye préparés par la méthode lente de Golgi-Cajal (fig. 909). Le contenu des canalicules biliaires a la propriété remarquable de réduire en noir le sel d'argent avec une délicatesse et une régularité admirables. De plus, on obtient ainsi l'imprégnation souvent absolument complète du réseau des canalicules dans tout un lobule ou même dans plusieurs lobules voisins. On reconnaît alors que, comme dans le foie tubulé, les canalicules présentent des diverticules en doigts de gant très nombreux, de longueur variable et irrégulièrement distribués le long de leur parcours. Il ne peut plus ici être question de productions artificielles dues à des injections opérées sous trop forte pression. Il est en outre aisé de voir que les plus courts de ces diverticules répondent à des expansions d'un canalicule entre les cellules glandulaires, et que les plus longs répondent à des bourgeons pleins latéraux des travées hépatiques, dont ils forment la lumière terminée par un petit cul-de-sac. Ceci montre que, dans la période de croissance de la glande, certains bourgeons de subdivision de ses branches intra-lobulaires ne sont pas devenus anastomotiques des autres. C'est là, du reste, une disposition générale dans le foie; nous la retrouverons très accusée au niveau des *vasa aberrantia* (1).

(1) La remarque que je viens de faire jette, en outre, un certain jour sur la signification des diverticules qui s'engagent entre les plans-côtés des cellules hépatiques. En parlant du développement des glandes de l'intestin, nous avons vu que le mouvement qui dessine leur cavité primitive est purement épithélial. Chaque ébauche initiale de la glandule est une petite dépression circonscrite par des groupes flocculeux de l'épithélium.

C'est également ainsi que se forment les culs-de-sac de subdivision des glandes tubuleuses telles que celles de Brunner. La même loi préside à l'arborisation des branches de végétation du foie et du pancréas. Les *vasa aberrantia* nous montreront des branches devenues anastomotiques, entremêlées avec d'autres arrêtées dans leur développement et se terminant en cul-de-sac. On voit qu'il en est de même pour les travées hépatiques. Les diverticules longs répondant aux prolongements de la lumière glandulaire au sein de travées hépatiques borgnes, non anastomotiques des autres, sont reliés par des intermédiaires insensibles aux diverticules très courts, s'engageant à demi entre les cellules glandulaires. Il semble donc naturel de leur attribuer aux uns et aux autres une seule et même signification. Je suis porté à admettre que, là où il existe un diverticule, dans la période de développement ou plutôt de croissance du foie il s'est produit un commencement de mouvement de l'épithélium glandulaire, en vue de la formation d'un tubule qui n'a pas abouti. Je ne vois pas, du reste, comment, en dehors de cette hypothèse, on comprendrait pourquoi sur un trajet

Voici maintenant quels sont les rapports des canalicules biliaires avec les cellules hépatiques et avec les capillaires du lobule (fig. 910): Dans les points où les capillaires radiés ont été coupés parallèlement à leur axe, les travées hépatiques sont le plus souvent réduites entre eux à une seule rangée. Dans ce cas, tout le long de la travée, entre chaque cellule hépatique et la suivante, à égale distance des capillaires sanguins de droite et de gauche, on voit un canalicule biliaire coupé en travers. Quand, au contraire, et ce qui arrive quelquefois, la travée comprise entre deux capillaires sanguins est formée d'une double rangée de cellules, le canalicule biliaire file entre ces deux rangées, exactement comme la lumière glandulaire d'un tubule sécréteur coupé en long. Dans les points où les capillaires sanguins ont été sectionnés perpendiculairement à leur axe, les travées hépatiques sont le plus souvent encore formées de deux rangées de cellules. Les canalicules biliaires filent aussi entre ces deux rangées. Enfin, dans certains points nœuds entre les travées hépatiques (chez le Lapin, le Rat, par ex.), les travées sont formées par la réunion de trois cellules. Le canalicule biliaire, coupé alors en travers, occupe le point de concours de ces cellules, toujours séparé des vaisseaux sanguins par l'épaisseur d'une cellule. Quand des travées formées d'un seul rang de cellules se continuent avec une autre formée d'un double rang, on voit les capillaires biliaires coupés en travers entre les cellules consécutives se continuer avec le capillaire occupant l'interligne des cellules hépatiques rangées en double série. Ces faits ont été déterminés depuis longtemps par ANDREJEVIC (1), qui en a dégagé cette loi : *que jamais les canalicules biliaires capillaires ne sont en rapport avec les vaisseaux sanguins ; il y a toujours entre eux une épaisseur ou une demi-épaisseur de cellule hépatique.*

Je signalerai encore une disposition intéressante. Quand un capillaire radié a été coupé en travers, il est souvent séparé des autres

parfois étendu, une branche du réseau des canalicules biliaires capillaires ne présente point de diverticules courts ni longs, puis tout à coup en émet plusieurs, de façon à former le plus souvent un petit groupe pectiné, porté sur un même côté du canalicule. Dans ce groupe, on peut voir des diverticules de longueur variable. Cette disposition s'expliquerait d'elle-même, au contraire, en admettant qu'à ce niveau les travées hépatiques ont subi, à un moment donné, un léger mouvement de végétation, qui peu après a subi un arrêt de développement lui-même inégal dans chacune des petites ébauches abortives (voy. fig. 909, d).

G. RETZIUS a bien vu les diverticules courts et longs dont je viens de parler. Mais je ne puis être d'accord avec lui lorsqu'il conteste la fréquence des anastomoses des canalicules biliaires entre eux à l'intérieur du lobule (RETZIUS, Ueber die Gallen capillaren, u. den Drüsenbau der Leber, *Biologische Untersuchungen*, N. F. Bd. III, p. 650-668).

(1) ANDREJEVIC, *Sitzungsbericht der Wiener Akademie der Wissensch.*, Bd. LXIII, 1. Abth. 1861.

par des travées hépatiques formées de deux rangées de cellules. Entre celles-ci, on voit quelquefois un canalicule biliaire capillaire former un anneau complet. Les cellules hépatiques circonscrites par cet anneau se comportent alors, par rapport au vaisseau sanguin, comme un épithélium glandulaire à l'égard de sa lumière. D'autre part, ces mêmes cellules appartiennent à une travée réellement glandulaire,

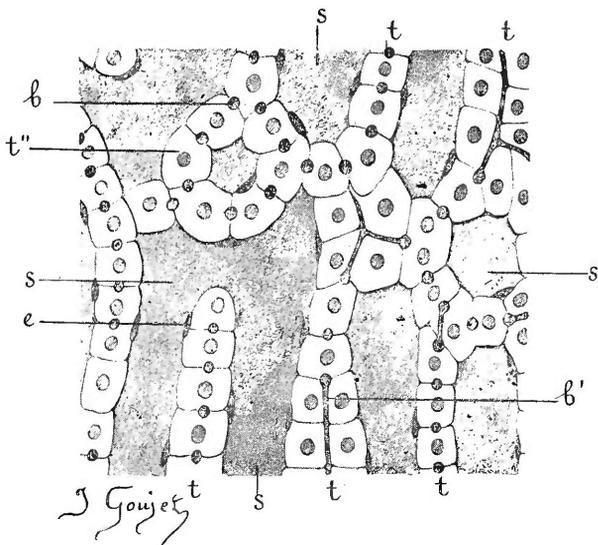


FIG. 910. — Figure de démonstration, construite à l'aide d'une préparation du foie du Lapin dont les vaisseaux sanguins ont été remplis par une masse à la gélatine et au carmin, et les voies biliaires injectées avec de l'asphalte dissous dans le chloroforme. Coloration à la purpurine. Conservation dans la glycérine. — Le dispositif est absolument réel; mais il a été simplifié dans le dessin: les travées hépatiques y sont en effet figurées dans un plan unique, et les détails de structure histologique n'ont pas été représentés.

s, s, capillaires sanguins de la région moyenne d'un lobule; — *e*, leur endothélium faisant corps avec la surface vasculaire des travées hépatiques *t, t', t''*; — *t*, travées hépatiques, sectionnées de façon à présenter une rangée unique de cellules; — *b*, canalicules biliaires capillaires coupés en travers et occupant le milieu des lignes de ciment unissant bout à bout les cellules hépatiques des travées *t*; — *t'*, travées hépatiques sectionnées de façon à présenter une double rangée de cellules hépatiques; — *b'*, canalicules biliaires capillaires filant axialement dans le plein des travées *t'* et dans l'interligne des cellules hépatiques; — *t''*, travée hépatique formée d'une seule rangée de cellules ordonnées, autour d'un capillaire sanguin coupé en travers, à la façon des cellules épithéliales d'une glande par rapport à une lumière glandulaire.

dont la lumière est représentée par le canalicule biliaire en anneau. De la sorte, par un de leurs pôles, ces cellules sont ordonnées par rapport au vaisseau sanguin, voie de leur sécrétion interne. Elles sont ordonnées, à leur pôle opposé, par rapport au canalicule biliaire, voie de leur sécrétion externe.

En somme, les travées hépatiques arrondies s'anastomosant dans tous les sens en comblant les mailles également arrondies des capil-

lares sanguins, ont purement et simplement la signification de tubules sécréteurs unis entre eux pour former un réseau, et dont l'épithélium, au lieu d'être formé d'un nombre variable de cellules glandulaires bordant la lumière centrale, résulte simplement du concours de deux ou plus rarement de trois cellules autour de celle-ci. Cette disposition n'a, au fond, rien qui doive étonner au point de vue de l'anatomie générale. En effet, dans les glandes salivaires de certains animaux inférieurs (Fourmis, Abeilles, larves de *Chironomus*), on voit même un acinus entier se réduire à une seule cellule, creusée d'une cupule où s'engage une ampoule terminale des canaux excréteurs. Au point de vue physiologique, cette même disposition répond, dans le foie lobulé, à la vie intense par le sang et au fonctionnement devenu de plus en plus actif dans chaque cellule glandulaire, à la fois au point de vue de sa sécrétion externe (biliaire) et à celui de ses sécrétions internes (glycogène, etc.). La cellule glandulaire est alors mise en contact par le maximum de sa surface avec les capillaires sanguins; et chaque couple de cellules est aussi, à tous les niveaux le long des travées glandulaires, en rapport avec un canalicule biliaire. Dans le foie tubulé, au contraire, le canalicule biliaire reçoit à chaque niveau le produit de sécrétion d'un nombre plus ou moins considérable de cellules, sans que pour cela son diamètre se soit sensiblement élargi. Son débit devient donc, dans ce cas, de beaucoup plus restreint pour chaque unité de temps dans les périodes fonctionnelles.

Au cours de celles-ci, les canalicules biliaires capillaires se comportent bien comme la lumière des glandes tubuleuses, c'est-à-dire comme des voies collectrices de la sécrétion. CHRONSZCREWSKY (1) a en effet montré que, si l'on injecte du carmin d'indigo dans les veines du Lapin, cette substance est prise au sang par les cellules glandulaires, puis de là passe dans les canalicules biliaires et ensuite

(1) CHRONSZCREWSKY (*Virchow's Archiv*, Bd. XXXV, p. 153, 1866). Pour obtenir une bonne injection naturelle des canalicules biliaires capillaires du foie du Lapin, on peut choisir avec avantage la veine auriculaire. On injecte une solution saturée à froid de carmin d'indigo, filtrée, en ayant soin de réduire sur une certaine étendue le sang de la veine pour qu'au début de l'injection il ne s'y fasse pas de caillots. Toutes les vingt minutes on fait pénétrer 15 centimètres cubes jusqu'à concurrence de 60 centimètres cubes. Dix à douze minutes après la dernière injection, on sacrifie l'animal par section du bulbe. Puis on ouvre le ventre, et l'on envoie dans la veine porte une solution saturée de chlorure de potassium pour fixer le bleu dans le parenchyme hépatique. On durcit ensuite des fragments du foie par l'alcool fort. On fait enfin des coupes et on les monte dans la glycérine ou dans le baume du Canada après les avoir fait passer par l'alcool éosiné pour colorer en rose les travées hépatiques. Ces dernières se distinguent admirablement; et l'on voit que les canalicules biliaires, remplis de carmin d'indigo coloré en bleu, les enfilent dans leur axe exact en suivant toutes leurs anastomoses.

dans les canaux hépatiques et le cholédoque. Quand on a fixé le carmin d'indigo en place par le chlorure de potassium, puis les fragments du foie par l'alcool fort, on voit que les canalicules biliaires capillaires se poursuivent dans toute l'étendue du lobule, au sein des travées hépatiques dont ils occupent manifestement l'axe exact (RANVIER). De plus, on ne trouve plus ici, comme dans les injections de bleu soluble par les voies biliaires, de bourgeons irréguliers ou de boules pénétrant dans les cellules glandulaires, boules que ASP considérait comme répondant à l'injection de cavités préformées. On ne voit plus que les diverticules longs ou courts, les premiers engagés dans des travées courtes et non anastomotiques des autres, comme je l'ai indiqué plus haut. Un fait très intéressant, c'est que le carmin d'indigo s'étant répandu d'abord dans les vaisseaux sanguins, et les canalicules biliaires intra-lobulaires en étant aussi remplis, les cellules hépatiques n'en renferment jamais. Il se passe ici ce qui se passe dans la sécrétion biliaire, dont les éléments, pris au sang par les cellules hépatiques, ne font que traverser ces dernières sans s'y accumuler. Les cellules glandulaires jouent donc en ce cas chacune le simple rôle d'un filtre électif.

Je n'ai pas besoin, maintenant, de reprendre longuement l'ancienne discussion relative à la constitution des canalicules biliaires. On sait que HERING, le premier, les assimila complètement aux lumières glandulaires des glandes tubuleuses. Il les considéra comme de simples espaces sans paroi, limités par les pôles libres des cellules hépatiques disposées à leur entour. EBERTH, de son côté, admit qu'ils sont limités par une cuticule, formée à leur pourtour par la surface libre de ces mêmes cellules. Il se fondait sur ce fait, qu'en injectant les voies biliaires avec une solution de nitrate d'argent à 1 pour 500, on mettait en évidence les canalicules biliaires, coupés en travers, sous forme de cercles limités par une zonule noire et régulière, d'épaisseur mesurable. Mais cette zonule a paru à RANVIER (1) due simplement à l'imbibition, sur une petite étendue, du protoplasma cellulaire voisin du canal. Ce même histologiste a, par contre, constaté que les canalicules jouissent d'une certaine élasticité. Les injections de bleu soluble par les voies biliaires les développent en certains points et non en d'autres, sans toutefois les rompre aux points élargis. Or, on ne voit jamais ces rétrécissements et ces élargissements successifs dans des canalicules biliaires mis en évidence — et ici sans pression aucune — par la méthode du chromate d'argent. D'autre part, dans le foie tubulé de l'Ammocète, la lumière de chaque cordon de Remak paraît bien régulièrement limitée, comme dans toute glandeu en the,

(1) RANVIER, Les membranes muqueuses et le système glandulaire : le Foie (*Journ. de micrographie*, t. IX, p. 289).

non par une cuticule à double contour jouant le rôle d'une membrane distincte, mais par une simple *ligne de cuticulisation* sans réelle épaisseur. J'incline donc à penser qu'il en est de même dans les canalicules biliaires du foie lobulé. Exactement limités de cette façon, voilà sans doute pourquoi ils sont dilatables, élastiques et que, d'autre part, personne n'a pu reproduire l'expérience de PESCHI et R. HEIDENHAIN qui, après les avoir remplis de carmin d'indigo chez la Grenouille vivante, les auraient dégagés entièrement des cellules hépatiques sous forme de canalicules ramifiés, limités par une cuticule (1).

Bandes porto-biliaires. Tissu conjonctif périlobulaire ou « espace porte » de Charcot. — Dans le foie du Porc, les bandes porto-biliaires accompagnant les diverses branches de végétation des canaux biliaires et de la veine porte destinées à chaque lobule se sont rejointes tout autour de celui-ci. Le lobule est en ce cas complètement individualisé, séparé des autres par un anneau de tissu conjonctif. Chez la plupart des autres mammifères et aussi chez l'Homme, les bandes porto-biliaires ne se rejoignent pas toujours sur tout le pourtour du lobule. C'est même la règle qu'elles s'épuisent avant de se rejoindre, ou bien qu'elles s'effilent en une bandelette étroite qu'on appelle quelquefois *bandelette de Kiernan*. Les espaces plus larges, triangulaires, interceptés sur les coupes entre trois lobules adjacents entre eux, peuvent également recevoir le nom d'*espaces de Kiernan*, qui, le premier, les a bien décrits. CHARCOT a désigné l'ensemble sous le nom « d'espace porte ». En réalité, la désignation importe peu : il

(1) Je ne m'attarderai pas ici à discuter les assertions de LEGROS, qui non seulement admettait comme EBERTH que les canalicules biliaires capillaires ont une membrane propre, leur donnant une individualité parfaite en tant que canaux, mais encore prétendit qu'il s'agit là de canaux limités par un endothélium. Personne n'a pu, jusqu'ici, reproduire ni ses imprégnations, ni démontrer sur des coupes minces des noyaux endothéliaux limitant la lumière des canalicules. D'ailleurs, le diamètre de ceux-ci étant inférieur à 2 μ . chez le Lapin, on ne comprend pas bien quelle variété des cellules endothéliales connues pourrait les doubler sans s'enrouler plusieurs fois. A côté de l'illusion de LEGROS, on peut placer celle dont R. HEIDENHAIN et son élève PESCHI paraissent avoir été victimes. Ils introduisirent dans le sac dorsal d'une Grenouille un fragment de carmin d'indigo gros comme un pois. Au bout de vingt-quatre heures, le foie de l'animal fut enlevé, puis divisé en fragments qui furent placés dans un mélange à parties égales d'une solution de chromate neutre d'ammoniaque à 5 pour 100 et de chlorure de sodium à 10 pour 100. Le lendemain, ils auraient isolé les canalicules biliaires dégagés des cellules hépatiques. RANVIER, qui a répété cette expérience (*loco citat.*, p. 341), n'y est pas arrivé; moi non plus, ni à ma connaissance aucun autre histologiste.

Il faut, en somme, clore cette discussion comme l'a fait RANVIER. « Le canalicule biliaire n'étant purement et simplement qu'une lumière glandulaire, il n'y a pas lieu à considérer une enveloppe quelconque de ce canalicule, pas plus qu'il n'y a à chercher une enveloppe à la lumière des acini pancréatiques ou des glandes de Brunner » (*loco citat.*, p. 292).

suffit de s'entendre sur l'objet. Le tissu conjonctif renfermant les branches de la veine porte, les canaux biliaires et les branches de l'artère hépatique, ainsi que les réseaux capillaires de celle-ci, forme donc entre les plans-côtés des lobules des bandes ou des bandelettes. Au niveau des arêtes de ces mêmes lobules, il intercepte des masses plus importantes de configuration prismatique, dont la coupe transversale est nécessairement un triangle.

Entre les plans-côtés des lobules, le tissu conjonctif de la bande porto-biliaire apparaît composé d'une multitude de petits faisceaux connectifs entremêlés dans une foule de directions (1). Dans les intervalles des faisceaux, les cellules interceptent un réseau dont la direction est indépendante. Il en est de même des fibres élastiques, qui sont très fines et ont des directions variées. Il s'agit donc ici d'une formation de *tissu conjonctif lâche*. Il en est de même dans les espaces stellaires de Kiernan, répondant aux arêtes des lobules. C'est là que, le plus souvent, on trouve la branche principale de distribution de la veine porte, celle de l'artère hépatique, puis des lymphatiques et des canaux biliaires plus ou moins nombreux. L'espace stellaire répondant à la voie de marche des divers vaisseaux de distribution et des canaux biliaires, ceux-ci sont le plus ordinairement sectionnés en travers ou obliquement (voy. fig. 911 et 912).

La petite artère se reconnaît d'emblée à sa couche musculaire épaisse et à sa membrane limitante interne, qui est comme froncée et porte l'endartère mince bordé par une rangée de cellules endothéliales. La lumière est ordinairement presque fermée par ce plissement. L'artère est vide de sang. La veine porte a un calibre beaucoup plus considérable. Sa section en travers est souvent irrégulière. Elle renferme le plus souvent du sang. Comme l'artère, elle possède une couche de fibres lisses annulaires, mais cette couche est très mince et n'est pas limitée en dedans par une couche élastique interne. Les lymphatiques peuvent être distingués même dans les préparations ordinaires. Ils répondent à des crevasses anfractueuses, limitées par une ligne de noyaux endothéliaux saillants en dedans, et creusées dans le tissu conjonctif sans aucune paroi propre. Ce sont là les « canaux lymphatiques péri-

(1) Coupes transversales ou sagittales du lobule, faites après fixation par l'alcool fort ou le liquide de Müller, la gomme et l'alcool, et colorées soit au picro-carminé, soit à l'éosine hématoxylique (ou l'hématéine et l'éosine). Les premières sont montées dans la glycérine picrocarminée; les secondes dans la résine Dammar après passage dans l'alcool éosiné et l'essence de girofles et de bergamote. L'avantage en ce cas, c'est que les faisceaux conjonctifs sont colorés légèrement en bleu violacé très pâle et les fibres élastiques en rouge pourpre. On distingue alors d'emblée les dispositions de la trame conjonctive, et l'on voit qu'il s'agit bien là d'un tissu conjonctif diffus.

portaux » de HERING (1) et les crevasses lymphatiques de MAC GILLAVRY (2). Avec un peu de soin, on peut les injecter avec le mélange osmio-picro-argentique et les observer fixés-déployés et en même temps imprégnés d'argent. Ce sont tous de grands ou de petits capillaires lymphatiques, prenant leur origine dans la bande connective porto-biliaire par des ampoules closes constamment situées à l'extérieur des lobules.

Les canaux biliaires, que renferment en plus ou moins grand nombre les bandes porto-biliaires, y forment des anastomoses lâches entre eux. Ils présentent dans leur voisinage un grand nombre de cellules connectives jeunes et des cellules lymphoïdes également nombreuses, ainsi que des capillaires sanguins appartenant à l'artère hépatique et qui sont sectionnés en divers sens. Ils sont limités par une membrane propre absolument sans structure. Sur cette vitrée, reposent les cellules épithéliales qui sont cylindriques, limitées sur leur pôle libre par le plateau cuticulaire décrit par EBERTH (3). La ligne des plateaux borde une lumière circulaire. Le noyau de chaque cellule est arrondi ou ovalaire dans le sens de la hauteur de l'élément. De son pourtour partent des séries de granulations disposées en rayons au sein de travées protoplasmiques également radiées. RANVIER (4) a fait voir que, dans le foie tubulé de la Grenouille, ces cellules renferment du glycogène tout comme les cellules hépatiques.

Sur les préparations faites après injection des vaisseaux sanguins par une masse à la gélatine et au carmin, on reconnaît que les capillaires issus des artérioles hépatiques forment des mailles élégantes tout autour des canaux biliaires, qu'elles enveloppent d'un rets. Sur le pourtour des plus gros canaux biliaires occupant les espaces stellaires de Kiernan, on peut même voir (foie du Lapin), de petites branches artérielles dessiner autour du canal, en dehors de sa vitrée, un anneau presque complet d'où partent de distance en distance de petits bouquets de boucles capillaires refoulant la vitrée en dedans. Ces relèvements papilliformes répondent à de petites fossettes de la paroi du canal biliaire ayant déjà chacune, dans les intervalles des lobules, la signification d'un petit crypte analogue à ceux qu'on trouvera plus développés tout le long des canaux hépatiques et du canal cholédoque.

Passages de Hering. — Sous ce terme, je désigne les points de raccordement des canaux biliaires avec les travées hépatiques et des lumières de ces canaux avec les canalicules biliaires capillaires

(1) E. HERING, in *Manuel de Stricker*, trad. anglaise de New-York, p. 424

(2) MAC GILLAVRY, *Sitzungsbericht der Wiener Akademie d. Wissensch.*, 28 avril 1864.

(3) EBERTH, *Archiv für mikrosk. Anatomie*, t. III, p. 423.

(4) RANVIER, *loco citat.*

occupant l'axe de ces mêmes travées. Leur étude a été faite, en effet, en premier lieu par HERING (1). J'ai déjà dit comment s'effectue ce passage dans le foie tubulé type, celui de l'Ammocète. La lumière large du canal biliaire se continue avec la lumière très étroite du tubule sécréteur (voy. fig. 907). Un fait à remarquer, c'est que presque immédiatement au delà du point de raccord, le tubule sécréteur se coude et passe dans un autre plan que le canal biliaire. C'est pourquoi il est en somme très difficile de mettre en lumière le point de passage sur des coupes minces.

Cette disposition coudée me paraît générale ; elle existe en effet dans le foie tubulé de la Grenouille et des Lézards. D'autre part, RANVIER a découvert chez la Grenouille verte un fait intéressant (2). Quand les voies biliaires ont été injectées au bleu de Prusse soluble, on voit que leur lumière envoie des diverticules entre les cellules épithéliales cylindriques des derniers canaux biliaires, ceux qui font suite aux points de passage, tout comme elle le fait entre les plans-côtés des cellules hépatiques des cylindres de Remak. C'est là une nouvelle preuve de la parfaite homologie existant au fond entre les travées hépatiques et les canaux biliaires.

Dans le foie des mammifères, les plus petits canaux biliaires interlobulaires commencent par longer la surface du lobule. Leurs cellules épithéliales deviennent prismatiques basses, de cylindriques qu'elles étaient, puis pavimenteuses. Quand, après des divisions et des anastomoses successives, le canal biliaire est venu tangentiellement au contact des lobules, « les cellules épithéliales s'allongent, s'aplatissent ; leur noyau, tout aussi volumineux, devient plat, elliptique, avec son grand axe parallèle à l'axe » du canal (RANVIER). Puis, brusquement, ce canal se coude et entre dans le lobule où il se raccorde avec une travée ou un nœud de travées. Sa lumière se poursuit par celle des canalicules biliaires capillaires. Son épithélium ne dépasse jamais la première rangée des cellules hépatiques.

Tissu conjonctif du lobule. — J'ai dit déjà que, sur la marge du lobule hépatique, le tissu conjonctif *développable* cesse d'exister là où commencent les travées de cellules hépatiques séparées les unes des autres par les capillaires radiés. De cette marge au pourtour immédiat de la veine sus-hépatique, on n'en trouve plus : je suis sur ce point entièrement d'accord avec RANVIER. Tout autour de la veine centrale, et lui formant une mince gaine occupant les intervalles des capillaires radiés qui s'y déversent tout le long de son parcours dans le lobule, on retrouve des faisceaux de tissu conjonctif lâche, princi-

(1) E. HERING, *Manuel de Stricker*, trad. anglaise de New-York, p. 420, 1872.

(2) RANVIER, *Journal de micrographie*, t. IX, p. 390.

palement longitudinaux et formant l'adventice de la veine. Ce tissu conjonctif suit la veine parallèlement à son sens de marche. Il cesse brusquement d'exister à une petite distance du vaisseau : on ne le voit pas se dissocier et envoyer des pinceaux dans l'épaisseur du parenchyme lobulaire. Ces faits peuvent être observés très aisément et ne sauraient laisser le moindre doute. En revanche, l'existence d'un stroma connectif, à *espaces d'ailleurs non développables*, entre la marge du lobule et sa veine centrale, a donné naissance à de multiples recherches et aussi à beaucoup de discussions (1).

(1) E. WAGNER (*Österreichische Zeitschrift für praktische Heilkunde*, 29 mars 1861) est le premier auteur qui affirma l'existence de cellules du tissu conjonctif à l'intérieur du lobule hépatique. Cette manière de voir fut aussi adoptée par ENGEL-REIMERS (*Explic. de tel. Hepat. conjunct.*, Berolini, 1860), par KÖLLIKER et aussi par FÖRSTER (voy. KÖLLIKER, *Handbuch der Gewebelehre* V. Aufl., S. 438). Toutefois, à cette époque, HENLE contestait l'existence des cellules conjonctives dans le lobule, tout en admettant que les capillaires radiés sont accompagnés dans leur parcours par des filaments connectifs tellement fins, qu'ils n'apparaissent en section transversale que comme de simples points. HERING, qui cite l'opinion de HENLE à la suite des précédentes dans son article sur le foie du Manuel de STRICKER, fait observer avec raison que les divergences peuvent provenir de ce que les auteurs qui ont décrit des cellules conjonctives dans le lobule n'ont pas noté avec précision si leurs observations concernaient la portion centrale ou la portion périphérique du lobule, et des foies entièrement normaux ou non, frais ou non, etc. Dans le foie sain du Chien adulte, HERING admet que le tissu conjonctif inter-lobulaire engage seulement dans la portion marginale du lobule un petit nombre de faisceaux connectifs grêles, qui se pécicillent ensuite en une série de fils homogènes très fins, reliant les capillaires radiés comme par une dentelle réticulée, mais sur les mailles de laquelle *on ne voit point de noyaux indicateurs des cellules conjonctives*. Il ajoute que ces fins filaments réticulés et sans noyaux « sont les seuls éléments figurés dont l'existence soit clairement prouvée dans les lobules » en dehors des capillaires radiés et des cellules hépatiques.

Malgré un certain nombre de recherches nouvelles sur ce point particulier, la question ne me paraît pas beaucoup plus avancée que du temps de HERING. — Pour J. DISSE (*Ueber die Lymphbahnen der Säugethierer Leber*, *Arch. f. mikroskopische Anat.*, t. XXXVI, p. 228, 1890), les capillaires radiés seraient entourés chacun d'une *gaine péricapillaire*. Il développe cette gaine en poussant une injection par la veine porte, de façon à obtenir une transsudation de la masse à travers la paroi des capillaires radiés. Après quoi, la coloration des préparations par l'hématoxyline lui permet de reconnaître que cette gaine, comprise entre les capillaires et les travées hépatiques, est cloisonnée par une foule de filaments fins. Quant aux cellules connectives ou « cellules étoilées du foie », elles seraient appliquées sur la surface externe des gaines péricapillaires. Le traitement au pinceau des coupes du foie congelé le conduit à la même conclusion, et de plus à celle-ci : c'est à savoir que les fibrilles parties des gaines péricapillaires s'étendraient entre les cellules hépatiques en formant le stroma des travées, à peu près comme l'avait dit depuis longtemps F'REY (*Histologie et histochimie*, trad. franç., 2^e édition). Dans tout ce stroma fenêtré, DISSE voit l'une des origines des lymphatiques par un vaste système de lacunes non revêtues d'endothélium. Nous savons positivement aujourd'hui qu'une telle conception est erronée, et que les lymphatiques ne s'ouvrent jamais dans aucun espace inter-organique dépourvu d'endothélium. On peut faire aisément la critique du travail de DISSE. L'hématoxyline, qu'il a employée comme colorant, détermine fréquemment des appa-

Sur une coupe du foie du Lapin, du Rat, ou encore du Chien, dont les vaisseaux sanguins ont été fixés-développés par l'envoi d'une solution d'acide osmique à 1 pour 200 dans la veine porte, on peut se convaincre que, dans tout le domaine du parenchyme formé par des travées hépatiques et les capillaires radiés, il n'y a, entre la paroi protoplasmique des capillaires et les travées, rien du tout d'interposé. La lame endothéliale du capillaire est directement adjacente à la surface des travées formées de cellules glandulaires. Je parle ici, bien entendu, du lobule *normal* et *adulte*. Si, maintenant, on pousse par la veine porte une injection de gélatine de façon à remplir complètement les capillaires du lobule, puis qu'on achève le durcissement par l'acide picrique et qu'on traite les coupes transversales ou sagittales par l'agitation dans l'eau sur le diapason actionné par un courant interrompu, on dégage sur nombre de points le réseau des capillaires radiés. Les cellules glandulaires des travées hépatiques sont chassées et l'on n'a plus sous les yeux que le stroma du lobule. On peut ensuite colorer ces coupes par la purpurine de RANVIER et les examiner dans la glycérine formiquée à 1 pour 100, qui gonfle la gélatine de façon que tous les capillaires radiés se montrent exactement distendus, en

rences fibrillaires tout à fait étrangères à la constitution des tissus. La transsudation forcée d'une masse à injection à travers les capillaires radiés, de même que la congélation, sont aussi parfaitement capables de disloquer la paroi embryonnaire de ces vaisseaux ou de développer des apparences fibrillaires dans les ciments qui soudent les capillaires aux travées et les cellules glandulaires de celles-ci entre elles. Enfin, le dispositif décrit par DISSE ne répond à aucune forme connue du tissu conjonctif.

ALBERT OPPEL (Ueber Gitterfasern der menschlichen Leber, *Anat. Anzeiger*, p. 65, 1891), qui a étudié le stroma fibrillaire du lobule par la méthode de l'argent, en a tiré cette conclusion : qu'on ne sait pas exactement aujourd'hui quelle signification exacte attribuer aux filaments tendus entre les capillaires radiés. Aussi, propose-t-il de les appeler tout simplement « Gitterfasern » (faisceaux réticulés). Enfin, MOÏSE FRENKEL (Du tissu conjonctif dans le lobule hépatique de certains mammifères, *C. R. de la Société de biologie*, p. 38, 1892) a repris la question et il a retrouvé, sur des coupes du foie fixé par le liquide de Müller, débarrassées de leurs cellules hépatiques par l'agitation dans l'eau, la fine dentelle intra-lobulaire signalée autrefois par HERING, et des cellules étoilées formant des gaines aux capillaires radiés. Les observations de FRENKEL portent sur le foie de l'Homme, du Chien, du Chat, du Cheval, du Porc, du Mouton, du Rat et du Bœuf. Le nombre des cellules étoilées augmenterait avec l'âge, et ces cellules formeraient aux travées hépatiques une « membrane cellulaire réticulée ».

En somme, la question ne me paraît pas du tout résolue. J'estime, en effet, qu'on n'a de sûreté dans l'appréciation que lorsque le réseau des capillaires radiés étant rempli par une bonne injection, on est, d'autre part, arrivé à chasser sur une certaine étendue les cellules hépatiques qui occupent leurs intervalles. Alors on ne voit, en réalité, que les pointes d'accroissement entre les vaisseaux et aucun péri-thélium autour d'eux. Toutefois, je me garderai bien d'affirmer qu'il n'y ait pas autre chose; je reviendrai sur ce sujet à propos du pancréas. En tout cas, il ne s'agit pas ici d'une formation de tissu conjonctif ressortissant aux variétés connues.

même temps que tous les noyaux sont colorés en rouge par la purpurine. On peut alors reconnaître qu'entre les capillaires et les travées, il n'y a pas de périthélium d'Eberth. En revanche, de distance en distance les capillaires sont réunis par des cordons grêles, prenant leur origine sur les entonnoirs latéraux disposés sur leur trajet, ou sur leurs diverticules borgnes en forme de doigt de gant dont j'ai déjà parlé plus haut. Dans l'épaisseur de ces mêmes cordons, on voit quelquefois des noyaux. Il s'agit ici d'une disposition depuis longtemps signalée par His (1), et rapportée avec raison par KÖLLIKER aux pointes d'accroissement des capillaires radiés du lobule. Toutefois, sur la marge de ce dernier, et à son centre à une petite distance de la veine centrale, on voit le réseau des cellules fixes du tissu conjonctif envoyer des prolongements dans le parenchyme. Mais très rapidement ces cellules connectives, plates, rameuses et portant à leur surface les crêtes d'empreinte dues à l'impression des cellules hépatiques et des parois des capillaires radiés dans l'interstice desquelles elles se sont engagées, disparaissent d'une façon complète. Il y a donc sur le pourtour du lobule, et à son centre autour de la veine sus-hépatique, des *amorces de pénétration* du tissu conjonctif réduit à ses cellules fixes, mais non point une pénétration de part en part, c'est-à-dire étendue du centre du lobule à sa marge.

Dans aucune circonstance pathologique non plus, on ne voit par le fait d'un œdème, soit congestif, soit par stase, se développer entre les travées hépatiques et les capillaires radiés, dans le plein du lobule, aucun espace que l'on puisse considérer comme un espace du tissu conjonctif.

§ 3. — CIRCULATION SANGUINE DU PARENCHYME HÉPATIQUE

Le foie des vertébrés est le siège d'une double circulation. L'une d'elles est *fonctionnelle*, bipolaire veineuse : c'est la circulation porte. L'autre est simplement *nutritive*, artério-veineuse ici comme partout ailleurs ; elle répond à la circulation de l'artère hépatique.

Circulation porte. — Chacun connaît l'origine toute spéciale de la veine porte. Elle représente ce qui reste des voies de la circulation omphalo-mésentérique, de même que l'intestin représente ce qui reste du sac entodermique primitif après l'atrophie progressive de la vésicule ombilicale. La veine porte reçoit tout le sang en retour de l'intestin proprement dit, du pancréas et de la rate ; elle constitue la voie unique de sortie de ce sang. Cette sortie ne s'effectue, chez les

(1) His, *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, t. X, p. 340, 1860.

vertébrés adultes, qu'à travers le parenchyme hépatique et par le moyen du réseau admirable bipolaire veineux, dont les voies d'apport sont fournies par les branches de la veine porte, et les voies d'issue par les bourgeons terminaux des veines sus-hépatiques.

Dans le foie lobulé, chaque lobule (fig. 911) reçoit le sang veineux

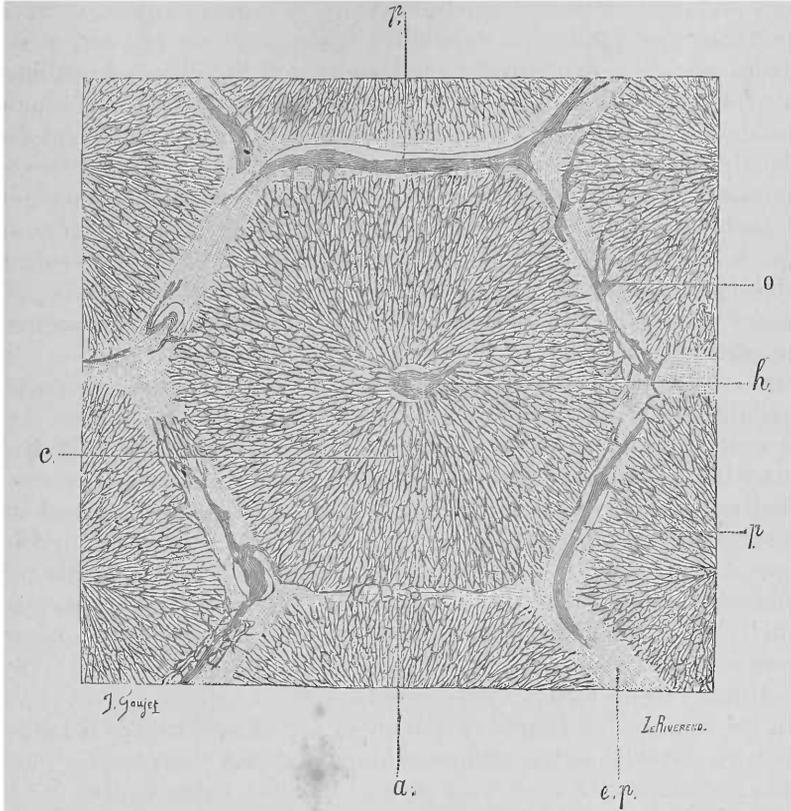


FIG. 911. — Lobule hépatique du Lapin, dont les vaisseaux ont été injectés avec une masse à la gélatine et au carmin. Durcissement par l'alcool fort. Conservation dans le baume du Canada. — (Faible grossissement.)

p, p, branches de la veine porte; — *o*, ombelles vasculaires des branches portes avant leur résolution en capillaires radiés intra-lobulaires; — *c*, capillaires intra-lobulaires; — *h*, veine sus-hépatique centrale du lobule; — *a*, communication des capillaires radiés du lobule avec ceux d'un lobule voisin.

par *plusieurs* branches portes afférentes. Il le restitue au système de la veine cave par une veine sus-hépatique *unique*, après qu'il a parcouru le réseau des capillaires radiés émanant des diverses branches portes afférentes, mais en dehors de là tous *communiquant entre eux*.

A. — *Branches portes afférentes de distribution.* — A l'intérieur du foie, les branches de division et de subdivision de la veine porte com-

mencent par répartir le sang venu de l'intestin en se comportant comme des vaisseaux de distribution : c'est-à-dire qui ne donnent pas d'abord de petites branches se résolvant en réseaux capillaires. La marche de ces branches de distribution est facile à déterminer sur le foie du Lapin bien injecté avec une masse à la gélatine et au carmin. Elles décrivent de longs trajets curvilignes à grand rayon, et marchent dans des bandes porto-biliaires épaisses entre les séries de lobules où elles sont suivies par les canaux hépatiques de calibre important. Puis, à un moment donné, dans l'écart de plusieurs branches de distribution, on voit partir de celles-ci des branches interlobulaires vascularisant des groupes de lobules, et mettant en outre en communication, par des aires de circulation anastomotique, les différentes branches portes de distribution afférentes de l'îlot. Il en résulte dans le foie l'existence d'une série de *groupes lobulaires*, formant au point de vue de leur vascularisation porte des individualités plus ou moins tranchées et résultant du concours sur leur marge de plusieurs branches portes de distribution (fig. 912).

B. — *Branches portes inter-lobulaires*. — De l'espèce de cadre irrégulier formé par les branches portes de distribution dans les intervalles des groupes lobulaires, partent une série de branches portes inter-lobulaires qui, occupant les bandes connectives porto-biliaires qui séparent les lobules les uns des autres complètement ou incomplètement, filent entre ces lobules suivant des trajets curvilignes et en rasant leur marge. Les branches portes inter-lobulaires donnent, dans l'intérieur du foie, une série de ramuscules veineux très courts, dont chacun se résout en capillaires radiés intra-lobulaires presque immédiatement, juste au point où le ramuscule court aborde le parenchyme du lobule, c'est-à-dire les travées hépatiques. En général, les ramuscules courts se projettent sur un seul côté de la branche porte inter-lobulaire, qui prend alors un aspect *pectiné* de ce côté. Cette branche donne ainsi plus particulièrement naissance aux capillaires radiés d'un seul lobule. Toutefois, de distance en distance, elle émet quelques ramuscules courts, pour les lobules situés du côté opposé à celui qu'elle dessert de préférence.

A la surface du foie sous la capsule de Glisson, il n'en est plus ainsi (foie du Lapin). Les branches portes inter-lobulaires donnent des ramuscules veineux courts à droite et à gauche. Elles desservent également les lobules dont elles occupent l'intervalle, et prennent à ce niveau un aspect *bipectiné* tout à fait remarquable. Il en résulte que tous les lobules de la surface communiquent entre eux, en ce qui regarde les voies veineuses afférentes de la circulation fonctionnelle, par des *aires de pleine circulation*. Inversement, ceux de la profondeur envisagés au même point de vue, ne communiquent entre eux que par des aires de *circulation anastomotique*.

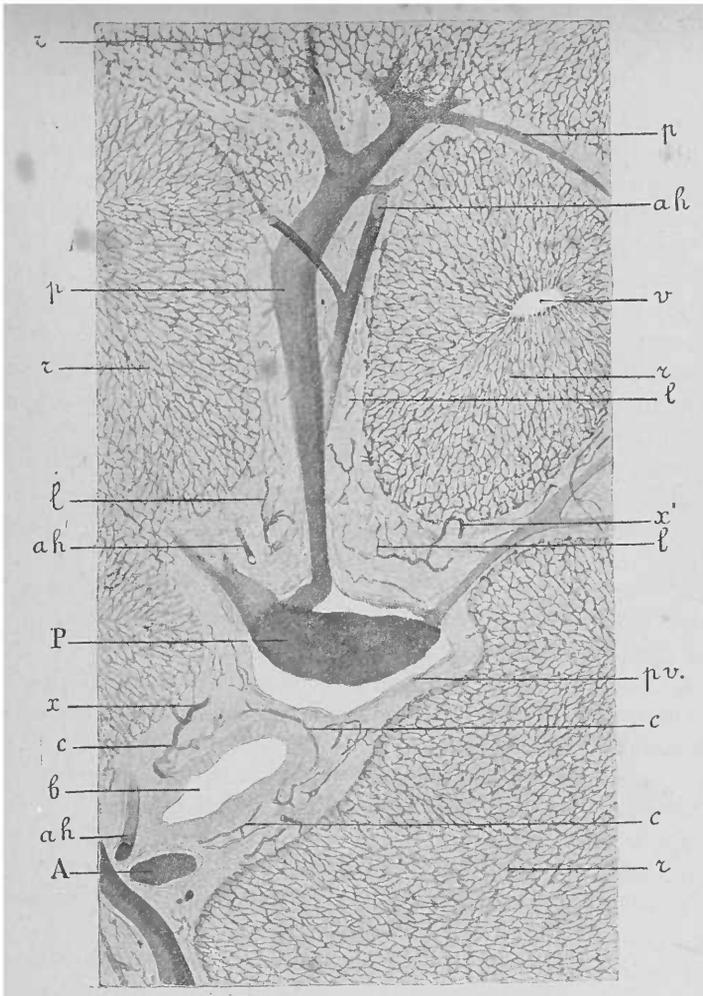


FIG. 912. — Vaisseaux sanguins et canaux biliaires des bandes porto-biliaires principales du foie du Lapin, avec aussi le dispositif vasculaire des lobules sectionnés en divers sens, entre lesquels règne la bande porto-biliaire principale, et les expansions périlobulaires de celle-ci. Injection des vaisseaux sanguins par une masse à la gélatine et au carmin. Conservation dans lebaume du Canada. — (Obj. 1, ocul. 1 de Véric. Chambre claire.)

P, une branche porte de distribution coupée en travers; — *pv*, sa paroi, légèrement distante de la masse de injection qui s'est un peu rétractée; — *p*, branche porte issue de la première : elle est à long parcours curviligne, et elle vascularise un groupe de lobules; — *p'*, l'une des branches portes inter-lobulaires terminales : elle fournit à droite et à gauche aux lobules des ramuscules courts, qui aussitôt se résolvent dans les lobules en capillaires radiés; — *r, r, r*, capillaires radiés des lobules sectionnés en divers sens; — *v*, veine sus-hépatique centrale de l'un des lobules, sectionnée en travers tandis que les branches portes inter-lobulaires sont coupées parallèlement à leur axe; — *z*, rameaux de la branche porte *p p'* allant plus loin desservir d'autres lobules.

A, une branche de l'artère hépatique satellite du canal biliaire *b*, et coupée comme lui en travers; — *ah, ah*, rameaux de l'artère hépatiques destinés aux bandes porto-biliaires; — *l, l*, capillaires artériels nés de ces rameaux; — *x*, petites branches artériolaires émettant des capillaires qui s'ouvrent directement dans les capillaires radiés; — *x'*, une anse capillaire artérielle s'abouchant par sa convexité dans les capillaires portes de la marge du lobule *v*; — *c, c, c*, branches d'origine artérielle hépatique enveloppant le canal biliaire *b* : on voit que le sang en retour est versé dans les capillaires portes des lobules voisins.

Chaque lobule, étant de la sorte abordé par plusieurs branches portes inter-lobulaires qui lui sont plus spécialement destinées, est de son côté parcouru par des capillaires radiés communiquant tous entre eux. A ce point de vue, il constitue à la fois une individualité vasculaire, un réseau admirable bipolaire-veineux autonome et particulier; et d'un autre côté, par les capillaires communicants de ce réseau, il réalise lui aussi au plus haut degré une aire de pleine circulation. Celle-ci se poursuit de lobule à lobule, là où les lobules adjacents entre eux ne sont point séparés par les bandes porto-biliaires. Tous ces exemples contribueront, je pense, à bien faire comprendre comment s'est assurée, par une multitude de communications, l'irrigation fonctionnelle dans toutes les parties d'un même foie. Les vaisseaux afférents et les capillaires du réseau bipolaire communiquent fréquemment entre eux dans tous les sens et dans tous les plans, bien que d'autre part ils constituent des territoires vasculaires distincts. Et aucune disposition valvulaire ne s'oppose à la pénétration du sang dans ces mêmes territoires par des voies détournées ou rétrogrades, lorsque les voies directes d'apport sont encombrées ou ont été oblitérées.

C. — *Branches sus-hépatiques efférentes.* — Occupant le centre et l'axe de chaque lobule, et uniques pour chacun d'eux tandis que les branches portes afférentes inter-lobulaires sont multiples, les branches sus-hépatiques efférentes se terminent par une série de petits bourgeons qui dessinent les étoiles de Hering. L'étoile est facile à distinguer au centre des lobules sous la capsule de Glisson (voy. fig. 903). quand on a injecté le foie avec une masse à la gélatine et au carmin (Lapin). En abaissant l'objectif, on voit que les digitations deviennent plus courtes immédiatement au-dessous du petit épanouissement terminal, et qu'elles répondent au point commun de déversement de plusieurs capillaires radiés. Au-dessous de l'étoile, les capillaires tombent sur la veine comme les barbes d'une plume. Au-dessus de l'étoile, ils décrivent des arcs élégants dessinant une sorte de dôme. Sur les coupes sagittales des lobules périphériques, comprenant la veine centrale dans toute sa longueur, ces capillaires radiés de la base semblent l'épanouissement des branches de l'étoile en une pluie de vaisseaux arqués. En réalité, tous ces vaisseaux se sont au contraire rassemblés autour de la veine, comme l'indique la disposition en doigt de gant des terminaisons de celle-ci. Cette disposition est exactement la même que celle des veinules à leur point de concours avec les capillaires d'un réseau artérioveineux du type ordinaire.

Circulation artérielle du parenchyme hépatique. — Les branches de distribution de l'artère hépatique (fig. 912, A.) parviennent dans les intervalles des lobules par la voie des bandes porto-biliaires principales qui occupent les angles de ceux-ci. Elles émettent ensuite des

artérioles qui marchent avec les canaux biliaires inter-lobulaires et fournissent à ces derniers, ainsi qu'au tissu conjonctif des bandes porto-biliaires, une série de réseaux capillaires élégants. Les réseaux ressemblent absolument à ceux des lames de tissu conjonctif ou de l'épiploon non fenêtré. Ils entourent les canaux biliaires d'un lacs de branches capillaires lâches, qui les suivent jusqu'aux passages de Hering. Ce sont là exclusivement des capillaires artériels. De distance en distance, on en voit quelques-uns se détacher du réseau, longer la surface d'un des lobules que sépare la bande ou la bandelette porto-biliaire, puis s'ouvrir dans les capillaires radiés de la marge de ce lobule. Ce sont là les *veines radiculaires portes* de FERREIN (fig. 912, α, α'). De même, les capillaires hépatiques des passages de Hering s'ouvrent aussi dans les capillaires radiés. Les capillaires portes, afférents par rapport à la veine centrale, sont donc efférents par rapport aux capillaires issus de l'artère hépatique. Ils répondent au pôle veineux du réseau bipolaire artério-veineux de la circulation nutritive du foie.

Une telle disposition n'existe nulle part ailleurs que dans le foie. Elle a deux conséquences très importantes. La première est de laisser à la partie non remaniée de la glande hépatique, — c'est-à-dire à l'arbre biliaire, — la vascularisation ordinaire, commune à toutes les glandes vraies. Nous verrons que les réseaux du canal cholédoque et de la vésicule biliaire, par exemple, sont artério-veineux : l'artère étant fournie par l'artère hépatique, et la veine étant tributaire de la veine porte. De même entre les lobules, les réseaux sanguins des canaux biliaires sont fournis par l'artère hépatique et ont pour voie d'issue les capillaires portes. La seconde conséquence est que, par la voie des capillaires décourants d'origine hépatique qui, sous le nom impropre de « veines radiculaires portes de Ferrein » abordent le parenchyme sécréteur du lobule par les capillaires radiés, les travées glandulaires du foie reçoivent une certaine quantité de sang artériel. Elles peuvent ainsi puiser quelque peu d'oxygène dans le sang qui les baigne de toutes parts, bien que ce sang soit veineux. — Mais les ramuscules radiculaires sont en somme peu nombreux et, en outre, ce sont là des branches grêles, issues de réseaux capillaires enveloppant les canaux biliaires ou parcourant le tissu conjonctif des bandes porto-biliaires. Ils véhiculent donc un sang d'origine artérielle il est vrai, mais dont l'oxygène est déjà en partie réduit.

L'apport d'oxygène est, par suite, peu considérable à l'intérieur du lobule; aussi, les cellules hépatiques sont-elles très sensibles à l'anoxémie. Je serais porté à expliquer ainsi la facilité extrême avec laquelle elles subissent la stéatose dans certaines circonstances. J'ai vu en effet la stéatose généralisée du foie succéder, par exemple, à une intoxication par l'oxyde de carbone, alors que les autres tissus n'en présentaient aucune trace. De même, s'expliquerait l'apparition

de la stéatose en premier lieu dans le foie au cours de l'intoxication par le phosphore blanc. On pourrait aisément multiplier ces exemples.

Aires de pleine circulation et de circulation réduite dans le lobule hépatique. — On peut aisément les déterminer par la méthode des injections incomplètes. On sait que, dans ce cas, la matière à injection file aisément dans les réseaux les plus perméables, ceux dans lesquels la circulation est le plus large et facile, tandis qu'elle ne pénètre pas dans les aires où cette circulation est au contraire réduite. Cela posé, on reconnaît d'emblée que, dans le lobule, une injection quelconque et faite par n'importe quelle voie vasculaire manque toujours par la périphérie, le centre du lobule étant en revanche constamment injecté. C'est dans ce cas qu'on voit le mieux la disposition terminale de la veine centrale, avec son étoile de Hering. Le centre du lobule, répondant à la veine sus-hépatique et aux capillaires larges qu'elle reçoit à toutes les hauteurs, est donc l'aire de pleine circulation lobulaire. C'est là que la vie par le sang est le plus active. On en acquiert une preuve en considérant, d'ailleurs, ce qui se passe dans la transformation graisseuse des travées hépatiques. Chez le phthisique, où cette transformation est de nature régressive et traduit la langueur des actes nutritifs au sein des tissus, c'est la *marge* du lobule qui devient grasseuse. C'est au contraire le *centre* qui se surcharge de graisse quand celle-ci se produit en vertu d'un processus actif, comme il arrive chez les femelles des mammifères au début de la lactation (1).

(1) A ce propos, je dois signaler en passant l'ancienne opinion de CHRZONSCZEWSKY. Il pensait que l'artère hépatique se continue avec les capillaires portes du centre du lobule, tandis que ceux de la marge sont alimentés par la veine porte. — En effet, quand, après avoir injecté dans le sang des animaux du carmin ammoniacal, il liait l'artère hépatique, les capillaires de la périphérie du lobule recevaient seuls de carmin et leurs noyaux endothéliaux se coloraient en rouge. En revanche, les capillaires du centre du lobule ne recevaient pas de carmin et leurs noyaux ne se coloraient pas. Au contraire, s'il liait la veine porte, le centre des lobules présentait seul des capillaires dont les noyaux étaient colorés par le carmin. Mais les expériences déjà anciennes et bien connues de COHNHEIM et LITTEN ont fait de suite abandonner la manière de voir de CHRZONSCZEWSKY. Ils injectèrent dans le sang du bleu d'aniline soluble dans l'eau après avoir lié tantôt l'artère hépatique, tantôt la veine porte; puis ils le précipitèrent en place par la solution de sel marin à 7 pour 1000. Dans ces conditions, la veine porte étant liée, les capillaires radiés se remplissent de bleu. La veine porte et l'artère hépatique étant liées, le centre seul du lobule est coloré en bleu, par reflux du sang des veines sus-hépatiques dans les capillaires radiés circonvoisins. Les branches veineuses portes et les branches artérielles hépatiques sont donc bien les vaisseaux afférents du lobule et commandent la circulation d'apport des capillaires radiés. Le centre du lobule est bien, d'autre part, le lieu de circulation maxima du lobule et son aire de pleine circulation, puisqu'il continue à être rempli de sang lorsqu'on a lié les deux vaisseaux afférents qui l'abordent par sa marge. En dehors de là, le réseau capillaire intra-lobulaire est parfaitement homogène, formé de vaisseaux communiquant entre eux librement dans tous les sens et

§ 4. — VOIES BILIAIRES

Les *voies biliaires* répondent aux branches de végétation de la glande hépatique primitive non encore remaniée par les vaisseaux sanguins, branches ayant par suite conservé le caractère de canaux glandulaires ordinaires. L'ensemble de ces canaux constitue le *système des canaux excréteurs* du foie parcourus par le produit de sa sécrétion externe ou à débit intestinal. Les canaux biliaires ont tous une paroi propre et une lumière relativement large, limitée par une rangée unique de cellules épithéliales cylindriques. Extérieurement à la paroi, s'ordonnent des réseaux de capillaires sanguins commandés chacun par un rameau de l'artère hépatique et desservis par une veine tributaire de la veine porte. Ces réseaux sont donc du type commun artérioso-veineux. Au contraire, les branches de végétation terminales de la glande hépatique primitive, devenues fréquemment anastomotiques les unes des autres et engagées dans les mailles du réseau admirable bipolaire veineux, constituent les tubules ou les travées du parenchyme sécréteur du foie. Elles répondent au *système des tubules sécréteurs*.

Au fur et à mesure que les canaux biliaires se rapprochent du point où la branche de végétation qui les a fournis va s'épanouir en un rets de tubules sécréteurs (foie tubulé) ou de travées hépatiques (foie lobulé), ils affectent eux-mêmes de plus en plus entre eux, soit dans une même branche de végétation, soit de branche à branche, les dispositions anastomotiques indiquées tout d'abord par NATALIS GUILLOT (1). A mesure, au contraire, qu'ils s'éloignent du parenchyme glandulaire, ils émettent des diverticules qui, tout d'abord, ne sont plus anastomotiques, puis qui sont de plus en plus courts et enfin se réduisent à de simples cryptes. Telle est aussi la loi de végétation de la glande hépatique, considérée en tant que glande tubuleuse ramifiée rétifforme dans son ensemble.

dans tous les plans. Au sein de ce réseau, on ne peut donc faire aucune systématisation circulatoire dans le genre de celle admise à tort par CHRZONSCZEWSKY.

(1) NATALIS GUILLOT, Mémoire sur la structure du foie (*Annales des sc. nat.*, 3^e série, t. IX, pl. XIV, fig. 2 et 3; pl. XV, fig. 3). — SAPPEY a ensuite montré qu'entre les branches de moyenne grosseur on trouve également des communications analogues (*Traité d'anat. descriptive*, t. III, p. 277, fig. 384, 1^{re} édition). DUVERNOY avait, de son côté, observé que, chez les Trigonocéphales, les canaux hépatiques forment, même après leur sortie du foie, une sorte de plexus (Fragments d'anat. sur l'organisation des serpents, *Annales des sc. nat.*, t. XXX, pl. XIV, fig. 1, 1833).

Au point de vue descriptif, il convient de ranger les canaux biliaires en trois catégories :

A. — Les *canaux inter-lobulaires* qui, dans le foie lobulé, nous sont déjà bien connus, font suite chacun à un passage de Hering, puis décrivent dans les intervalles des lobules des anastomoses lâches. Cesont ces canaux qui, dans les hépatites biliaires, sont le siège d'une végétation néoformative qui les multiplie largement autour des lobules, comme l'a bien indiqué CHARCOT. Dans ce cas, en outre, la néoformation canaliculaire se poursuit à l'intérieur du lobule, en substituant des canaux biliaires et du tissu conjonctif au parenchyme sécréteur formé de travées de Remak.

B. — Les *canaux biliaires de distribution* répondent à ceux qui parcourent les espaces stellaires de Kiernan occupant les angles des lobules sur les coupes atteignant ceux-ci en travers (perpendiculairement à l'axe de la veine centrale). Ce sont eux qui, comme l'a indiqué SABOURIN, reçoivent les canaux biliaires inter-lobulaires des quatre lobules auxquels confine la masse pyramidale de tissu conjonctif répondant à leur intervalle. J'ai déjà décrit aussi ces canaux, qui diffèrent des inter-lobulaires par l'épaisseur de leur paroi propre et par l'existence de crêtes longitudinales, entre les relèvements desquelles règnent des sillons également longitudinaux. Dans l'épaisseur des crêtes, s'engagent des vaisseaux sanguins terminés par de petites boucles ou des bouquets de capillaires occupant, sous l'épithélium, une position superficielle qui rappelle celle des vaisseaux des bourgeons inter-glandulaires, ou encore le dispositif bien connu des vaisseaux sanguins dans les petites papilles du derme. L'épithélium est cylindrique et présente sur le bord libre de chaque cellule un plateau cuticulaire. Entre les plans-côtés des cellules, on voit (Lapin) de petits diverticules de la lumière s'engager de distance en distance, mais beaucoup moins fréquemment que dans les canaux inter-lobulaires.

C. — Les canaux hépatiques se dégageant, au hile, de la masse du foie et réunis en un seul canal, le cholédoque, constituent chez les animaux dépourvus de vésicule biliaire et de canal cystique (tels que le Rat), un seul et même système, celui des *canaux biliaires collecteurs efférents*. Chez les animaux pourvus d'une vésicule biliaire, cet organe, ainsi que son canal excréteur propre (canal cystique), constituent un petit système diverticulaire particulier, répondant à un perfectionnement organique. Pour passer du simple au composé, je décrirai donc d'abord les canaux biliaires collecteurs chez le Rat.

Canaux biliaires collecteurs efférents du Rat. — Il est facile de fixer ces canaux distendus, et en même temps d'imprégner leurs cellules épithéliales, en poussant une injection de mélange osmio-picrique et de nitrate d'argent du pied du canal cholédoque vers le foie, sur

l'animal qui vient d'être sacrifié (1). Les canaux brunissent et on peut les isoler par une dissection fine. On reconnaît alors que, de chaque lobule du foie, se dégagent des canaux biliaires tributaires des canaux de distribution, lesquels se réunissent pour former le canal collecteur commun. Le canal collecteur se rend directement dans le duodénum après avoir traversé le pancréas. Dans ce trajet, il reçoit les canaux pancréatiques et joue le rôle de conduit émissaire commun du foie et du pancréas. Nulle part mieux qu'ici on ne peut se convaincre que le foie et le pancréas font partie intégrante d'une seule et même formation glandulaire, qui a évolué en deux sens différents et d'une façon toute spéciale dans chacun d'eux, mais dont l'unité fondamentale est accusée par l'existence d'un canal excréteur unique répondant, on le sait, ici comme ailleurs à une seule et même branche initiale de végétation.

La paroi des canaux biliaires, qu'on peut, par la dissection, poursuivre à partir du hile jusqu'à la quatrième ou même la cinquième branche de bifurcation (RANVIER), est formée par des faisceaux de tissu conjonctif reliés entre eux par des paniers de fibres élastiques grêles, allongés dans le sens de la marche du conduit. Cette membrane fibreuse ne renferme pas, chez le Rat, de fibres musculaires. Elle dessine en relief, du côté de la lumière du canal, des crêtes longitudinales et se termine par une couche mince qui règne sous l'épithélium et qui renferme des cellules plates. On ne voit pas davantage ici de vitrée distincte que dans l'intestin des mammifères. L'épithélium semble reposer sur la surface déterminée par une sorte de limitante conjonctive. Il est formé de cellules cylindriques ou plutôt pyramidales, disposées sur une seule couche et renfermant chacune un noyau unique. Pour prendre rang et former un revêtement continu, ces cellules ont les unes leur pôle libre élargi, répondant à la base de la pyramide, tandis que leurs voisines ont leur pôle libre atténué et leur base répondant au pôle d'insertion. Enfin on trouve, entre les cellules pyramidales adultes, des cellules jeunes dont le pôle libre n'atteint pas la lumière du canal. Celle-ci est régulière et limitée par un mince plateau au sein duquel on ne distingue pas de striation, — tel que celui des cellules profondes des glandes de Lieberkühn de l'intestin grêle du Chien. Le protoplasma de toutes ces cellules est granuleux. L'acide osmique teint les granulations en brun clair et celles-ci sont disposées, suivant la hauteur de la cellule, au sein de travées protoplasmiques allongées dans le même sens.

(1) Pour fixer les voies biliaires, il faut agir sur un animal qu'on vient de sacrifier, et procéder par injection de façon à chasser la bile ; sans quoi cette dernière altère l'épithélium des canaux des divers ordres de manière à les rendre méconnaissables. Un segment du canal cholédoque du Chien, enlevé tel quel et plongé dans l'alcool fort, montre un revêtement épithélial absolument altéré.

Vue dans son ensemble, sur les canaux hépatiques étalés à plat, cette lumière paraît sinueuse. Cela tient à la présence d'une série de diverticules en doigt de gant qu'on appelle improprement des *glandes*. Il s'agit d'une série de *cryptes* répondant en réalité à des branches de végétation qui avaient commencé à pousser le long du canal hépatique et qui ne se sont pas développées. Certains de ces cryptes sont bifides ou trifides sur un court trajet, ou bien leur fond présente des fossettes. L'épithélium des diverticules est identique à celui qui borde la lumière dans leurs intervalles : *il ne présente aucune différenciation glandulaire*.

Le nombre des cryptes diminue du duodénum au hile. Quand les canaux hépatiques se divisent et se subdivisent au sein du parenchyme hépatique, on n'en trouve plus. En revanche, les anastomoses entre les canaux deviennent plus nombreuses. Ce fait, tout purement anatomique qu'il soit, juge la théorie bien connue de HENLE et, par conséquent, résout une question physiologique. On sait que HENLE, et après lui CH. ROBIN, avaient admis que le foie réalise à lui seul deux glandes. L'une, sécrétant le glycogène, répondait dans cette conception aux travées hépatiques dans le foie lobulé, aux cordons de Remak dans le foie tubulé. L'autre glande, sécrétant la bile, était représentée par l'ensemble des diverticules glanduliformes des voies biliaires. Or comme bien au-dessus du point où cessent d'exister ces diverticules, on trouve de la bile toute formée dans les canaux hépatiques engagés dans le parenchyme du foie, on ne peut naturellement considérer les diverticules comme des glandes biliaires à proprement parler : c'est-à-dire comme les agents essentiels et nécessaires de la formation de la bile. Les seules cellules glandulaires qui puissent sécréter celle-ci au delà du niveau où cessent les glandes biliaires, ce sont donc les cellules hépatiques. La théorie de HENLE et de CH. ROBIN n'a plus d'ailleurs aujourd'hui qu'une valeur purement historique.

Canaux aberrants. — Chacun connaît, depuis E. H. WEBER, les canaux aberrants existant à la face inférieure du foie sous la capsule de Glisson, et qui, d'autre part, s'étendent chez l'Homme dans l'épaisseur du ligament triangulaire gauche du foie et dans les ponts cellulieux, dont l'un complète en arrière le sillon de la veine cave inférieure, et l'autre recouvre le sillon antérieur. Ils répondent à des branches de végétation du foie tubulé primitif arrêtées dans leur développement, et à l'extrémité desquelles il ne s'est pas formé de parenchyme sécréteur. Quand on les a mis en évidence, chez le Rat, par la méthode de l'or (1), on peut étudier aisément leurs nombreuses

(1) On injecte les voies biliaires de jus de citron filtré, puis on y pousse une seconde injection d'une solution de chlorure d'or à 1 pour 100. Après quoi, on traite les fragments de foie par l'acide formique au tiers pendant vingt-quatre heures, à

anastomoses, leurs diverticules latéraux, et en même temps reconnaître qu'à leur extrémité, ils se terminent en doigts de gant simples ou ramifiés, comme l'avait indiqué autrefois HENLE. Leur paroi est constituée par une mince membrane propre de tissu conjonctif; et leur épithélium, cylindrique ou prismatique bas, paraît identique à celui des canaux biliaires ordinaires,

Les canaux aberrants venant de branches différentes du canal hépatique, tout aussi bien que ceux fournis par les subdivisions d'une seule et même branche, peuvent s'anastomoser entre eux et concourir à la formation du réseau élégant des « *vasa aberrantia* ». Dans certaines portions de ce réseau, les canaux aberrants sont tous d'un calibre à peu près uniforme et ne portent pas de bourgeons latéraux. Dans d'autres portions du même réseau, tous les canaux émettent sur leur trajet des diverticules en doigt de gant ou renflés en ampoule. Dans l'intervalle des canaux anastomosés en rets, ces bourgeons creux marchent les uns vers les autres et certains se touchent par leurs culs-de-sac; d'autres se sont arrêtés à une petite distance les uns des autres; d'autres, enfin, s'entremêlent les uns aux autres sans tendre à se rejoindre. Les bourgeons latéraux répondent manifestement aux cryptes échelonnés sur le trajet du canal excréteur; et l'on voit bien en outre qu'ici il s'agit de branches de végétation et de subdivision de canaux glandulaires qui, après avoir commencé à se développer, ont cessé de croître. D'autres, au contraire, ont poursuivi leur développement jusqu'à devenir anastomotiques. Là s'est arrêté le mouvement et, à l'extrémité des branches de végétation, il ne s'est pas développé de travées hépatiques parce que la branche n'a pas rencontré le réseau admirable bipolaire-veineux.

La loi morphologique qui préside au développement du foie glandulaire apparaît ainsi d'elle-même, aussi bien que la signification morphologique des cryptes glanduleux échelonnés sur la première portion du parcours des voies biliaires à partir de l'intestin, dont elles sont un diverticule particulier.

La tendance à la végétation des canaux biliaires par formation de bourgeons latéraux sur leur parcours, et l'aptitude que possèdent ces mêmes bourgeons à former entre eux des anastomoses, est encore bien mise en évidence par la disposition que RANVIER (1) a décrite au niveau des bifurcations des canaux biliaires de distribution engagés dans le parenchyme hépatique du Rat. En se divisant, ces canaux dessinent une fourche, dont l'écart est occupé par une petite masse

l'abri de la lumière. Les *vasa aberrantia* sont colorés en violet magnifique; et l'on peut en faire aisément des préparations qu'on monte dans la glycérine formiquée à 1 pour 100 ou dans le baume (L. RANVIER, *Journal de micrographie*, t. X, p. 6).

(1) L. RANVIER, *Journal de micrographie*, t. X, p. 7.

de tissu conjonctif rappelant une membrane interdigitale. Dans cette masse, on observe très fréquemment des réseaux de canaux biliaires issus du canal de distribution ou de ses branches, et formant entre celles-ci des anastomoses élégantes. L'épithélium de ces canaux est prismatique bas, ou aplati comme celui des canaux biliaires interlobulaires au niveau des passages de Hering. Cependant, les canaux compris dans l'écart des branches de bifurcation ne répondent à aucun lobule hépatique, du moins directement : ce ne sont donc pas des canaux biliaires interlobulaires. Ce sont là, en revanche, des homologues des « *vasa aberrantia* » : c'est-à-dire des branches de végétation du foie tubuleux qui se sont développées là où elles ont trouvé un espace disponible (tissu connectif occupant l'écart des bifurcations), puis ensuite se sont arrêtées dans leur végétation, parce que celle-ci n'a pas rencontré de réseau bipolaire veineux fonctionnel pour y développer les travées d'un parenchyme sécréteur.

Au point de vue fonctionnel, les canaux aberrants n'ont aucune importance (1). Ce sont là de purs organes vestigiaires, simplement représentatifs de la glande hépatique telle qu'elle était à son début, c'est-à-dire dégagée encore de toute connexion avec le réseau bipolaire veineux fonctionnel. Le foie était alors une glande tubuleuse ramifiée, comme le sont toutes les glandes de l'intestin entodermique antérieur. Mais, chose remarquable, seul jusqu'ici entre toutes ces glandes et tout à fait en dehors et à distance du réseau fonctionnel, le foie possède par contre la propriété d'évoluer sous forme d'une glande tubuleuse ramifiée à culs-de-sac anastomosés.

Canal cholédoque et vésicule biliaire. — Chez tous les animaux possédant une vésicule biliaire, le canal collecteur placé entre celle-ci et son canal efférent (canal cystique) et le duodénum, porte le nom particulier de canal cholédoque. Telle est la disposition chez un grand nombre d'animaux : la Grenouille, le Lapin, le Chien, par exemple, et aussi chez l'Homme.

Chez l'Homme, chez le Chien, le canal cholédoque se montre avec les caractères essentiels d'un diverticule de l'intestin duodénal primitif. Il est constitué par une paroi fibreuse ou plutôt cellulo-fibreuse, au sein de laquelle on trouve un réseau de fibres musculaires lisses comparable à celui formé par la couche musculieuse interne de l'intestin des cyclostomes, c'est-à-dire plexiforme. J'ai décrit avec GRANCHER cette disposition sur le cholédoque de l'Homme, il y a nombre d'années ; mais elle est générale et s'observe tout aussi

(1) KÖLLIKER a supposé que les canaux aberrants peuvent sécréter du mucus. RANVIER fait remarquer que s'il en est ainsi, cette fonction doit être très réduite ; car, en somme, chez le Rat, les bourgeons creux ou cryptes des canaux aberrants n'ont pas d'épithélium à cellules caliciformes.

bien chez le Lapin. En dedans de l'assise musculaire, qui s'atténue progressivement quand on remonte vers le hile et disparaît sur les canaux hépatiques, on observe une série de crêtes longitudinales tout à fait comparables, de leur côté, à celles de l'intestin primordial. A l'origine du canal, sur l'ampoule de Vater, ces crêtes sont compliquées. La lumière du cholédoque est réduite et comme rendue virtuelle à ce niveau, parce que les crêtes s'intriquent les unes dans les autres. Chez le Lapin, il existe même quelques crêtes qui prennent un développement énorme et forment de vraies cloisons. Elles divisent la lumière du canal ou de l'ampoule de Vater en trois départements qui paraissent distincts. RANVIER (1) a émis l'hypothèse que cette disposition constitue un vestige de celle qu'on observe au début du développement de la glande hépatique, née, comme l'a montré KÖLLIKER, précisément chez le Lapin, par deux bourgeons constituant à l'origine les deux « canaux primitifs de Remak », puis fondus ensuite en un seul.

L'épithélium qui recouvre les crêtes longitudinales et le fond des sillons consiste en une seule rangée de cellules cylindriques à plateau strié, absolument comparables à celles occupant la surface des villosités intestinales. Au voisinage de l'ampoule de Vater, on voit entre ces cellules un certain nombre de cellules caliciformes. L'épithélium du cholédoque commence donc par être un simple reflet de celui de la surface générale de l'intestin. Plus loin, les cellules caliciformes disparaissent. Il ne reste plus que des cellules cylindriques, dont le plateau devient de plus en plus mince, à stries très délicates puis indistinctes, — exactement comme au fond d'une glande de Lieberkühn de l'intestin grêle du Chien et de l'Homme.

De distance en distance au fond des sillons longitudinaux, s'ouvrent les cryptes improprement appelés « glandes biliaires ». Dans la région moyenne du canal, chez le Chien, ces cryptes sont compris dans la paroi, en dedans de la couche musculuse. Ils ont, à l'égard des plis longitudinaux du cholédoque, la position des glandes de Lieberkühn par rapport aux villosités membraniformes de l'intestin du Rat. Ils sont simples ou présentent des digitations en doigt de gant. Leur épithélium est un reflet de celui de la surface des crêtes ; au voisinage de la bifurcation du cholédoque dans le sillon transverse du foie, il contient des cellules granuleuses. Chez le Lapin, le fond des sillons dessine un petit entonnoir tapissé de cellules caliciformes types ; l'épithélium qui revêt les cryptes et leurs digitations est formé de cellules muqueuses. Dans l'ampoule de Vater et à son voisinage immédiat, il s'agit de véritables glandes tubuleuses ramifiées comparables aux

(1) RANVIER, *Journal de micrographie*, t. X, p. 55.

glandes de Brunner. Même disposition chez le Cochon d'Inde et chez le Chien. Au niveau du point de passage du canal biliaire collecteur dans l'intestin, il existe donc encore ici un dispositif glandulaire favorisant l'expulsion du produit de sécrétion par une constante lubrification de l'orifice émissaire. De plus, le mucus qui occupe constamment cet orifice constitue un obstacle à l'envahissement des voies biliaires par les corps étrangers et les bactéries de l'intestin. Il y a là une sorte de piège à microbes, retenant ceux-ci au passage dans une masse épaisse, incessamment renouvelée et fluant d'ailleurs aussi constamment du canal cholédoque dans la cavité intestinale (1).

Vésicule biliaire. — La vésicule biliaire constitue, chez les animaux qui en sont pourvus, un diverticule des voies biliaires répondant à une branche latérale de végétation de celles-ci qui s'est développée en une cavité ampullaire représentant un crypte géant. Mieux encore, elle serait comparable, par rapport aux voies biliaires collectrices qui, comme on l'a vu, reproduisent la constitution presque exacte d'un intestin primordial, aux appendices pyloriques et à l'appendice iléo-cæcal.

La vésicule biliaire présente à peu de chose près la même constitution que le canal cholédoque, mais avec des modifications de détail très intéressantes. Dans son ensemble, elle figure une poche arrondie ou piriforme, appendue au canal cystique qui, lui, est étroit, cylindrique et de calibre uniforme dans tout son parcours. La vésicule forme à son extrémité un renflement ampullaire subit. Sa paroi est formée, de dehors en dedans, par une *couche connective fibreuse*, une assise *musculaire* consistant en un réseau délicat de fibres lisses à disposition plexiforme comme c'est la loi générale dans tous les réservoirs contractiles, et par une *muqueuse* qui, comme celle de l'intestin primordial et celle du canal cholédoque, présente une série de relèvements en forme de crêtes. Mais ici il ne s'agit plus de crêtes seulement longitudinales. Les crêtes se rejoignent de diverses manières, en limitant des fossettes analogues à celles de l'estomac et de l'intestin des cyprins. La surface interne de la vésicule prend de ce chef

(1) On connaît la théorie de l'ictère *catarrhal* qui suppose une rétention de la bile, due à l'oblitération du cholédoque par un bouchon de mucus. Tous les anatomopathologistes ont fait observer qu'à l'autopsie, on ne retrouve pas ce bouchon. Mais si l'on considère que les crêtes du cholédoque sont très nombreuses et sa lumière très étroite, et que ces mêmes crêtes s'engrènent étroitement chez l'Homme et chez le Chien au voisinage de l'ampoule de Vater, de façon même à effacer la lumière du canal excréteur, on conçoit qu'une inflammation même légère de l'anse duodénale, propagée au cholédoque, peut rendre toutes les crêtes jointives et déterminer un gonflement de la muqueuse du canal suffisant pour expliquer l'imperméabilité temporaire, mais complète de sa lumière, et conséquemment l'ictère. Il faut aussi tenir compte en ce cas du spasme du sphincter du pied du canal cholédoque décrit par MAURICE DOYON (*Etude analytique des organes moteurs des voies biliaires*. Paris, 1893).

une apparence aréolaire tout à fait comparable à celle du poumon de la Grenouille. Des *crêtes principales*, dont le pied est occupé par les divisions des veines cystiques, circonscrivent complètement ou non de grandes fossettes dont le fond est subdivisé en fossettes plus petites par des *crêtes secondaires*. Toutes les crêtes, principales ou secondaires, sont constituées, aussi bien chez le Chien que chez le Lapin et le Cochon d'Inde, par un même tissu conjonctif très délicat, qu'on ne peut mieux comparer qu'à celui formant le stroma des villosités intestinales semi-lunaires ou lamellaires. Il consiste presque exclusivement en un réseau de cellules fixes anastomosées dans tous les sens par leurs prolongements. A peine y rencontre-t-on quelques faisceaux connectifs extrêmement grêles (1). En revanche, les intervalles des cellules fixes sont occupés par de nombreuses cellules migratrices et lymphoïdes, telles que celles qu'on rencontre dans le parenchyme des villosités. A vrai dire, toutes ces crêtes ne sont rien autre chose que des villosités lamellaires. La muqueuse de la vésicule est donc absolument constituée sur le type de celle de l'intestin grêle. — Au-dessous de l'épithélium, elle se termine également par une limitante qu'on ne peut considérer comme une vitrée, au sein de laquelle s'engagent des capillaires sanguins et s'étalent de grandes cellules connectives rameuses. C'est une limitante connective comme celle des villosités intestinales.

L'épithélium des villosités lamellaires qui limitent les fossettes et le fond de celles-ci, est absolument comparable, chez le Chien, à celui de la surface des villosités intestinales. Les cellules, qui sont cylindriques et à plateau strié, renferment même des gouttes de graisse disposées au sein du protoplasma comme dans les cellules absorbantes des villosités dans les périodes de digestion (RANVIER). Le plateau strié est épais. Entre les pieds des cellules cylindriques, on trouve des cellules migratrices engagées. La présence de la graisse dans les cellules épithéliales, déjà autrefois signalée par VIRCHOW, est, comme le fait remarquer RANVIER, difficile à expliquer. Il s'agit peut-être ici non d'un processus d'absorption, mais au contraire d'élimination. Les toutes récentes expériences de MAURICE DOYON et DUFOURT (2) tendent, en effet, à prouver que la paroi de la vésicule biliaire élimine chez le Chien certaines matières grasses sous forme de cholestérine. Les granulations graisseuses des cellules cylindriques à plateau strié pourraient être, dans cette conception, rapportées à un stade de transformation de la graisse à éliminer. Chez le Cochon d'Inde, toutefois, il n'y a pas de granulations graisseuses dans les cellules épithéliales. En revanche, ces cellules présentent une parti-

(1) L. RANVIER, *Journal de micrographie*, t. X, p. 163.

(2) *Société de biologie*, mai 1896.

cularité remarquable. Un grand nombre d'entre-elles possèdent un prolongement grêle variqueux, qui se dégage d'un des plans-côtés et ressemble absolument au prolongement nerveux d'une cellule sensorielle (RANVIER). Pour étudier cette disposition, il suffit de traiter pendant plusieurs jours la paroi d'une vésicule biliaire de Cochon d'Inde par le sérum iodé (1), afin d'isoler les cellules épithéliales sans altérer leur forme. Comme dans le canal cholédoque, on rencontre entre les cellules cylindriques adultes des cellules jeunes (improprement nommées cellules basales). Chez les Grenouilles, les cellules basales sont très nombreuses ; ce sont elles qui portent les longs filaments variqueux comparables à ceux des cellules sensorielles.

Chez l'Homme, le Chien et le Lapin, les fossettes de la muqueuse de la vésicule biliaire forment de simples dépressions. Chez le Cochon d'Inde, leur fond donne naissance à de petits cryptes comparables aux cryptes de Lieberkühn de la muqueuse intestinale du Rat, mais dont l'épithélium n'est pas différencié de celui de la surface. Il est formé de cellules épithéliales ordinaires à plateau, mais tassées les unes sur les autres et prenant de ce chef une apparence multiforme (RANVIER). — Tout ceci montre bien l'analogie existant entre la vésicule biliaire et un intestin entodermique dont le développement se serait réduit à des formes simples.

La *vascularisation* de la vésicule biliaire est très intéressante (fig. 913). Le dispositif est le même chez tous les mammifères que j'ai étudiés à ce point de vue. A la base des crêtes principales, *dans le pied* de celles-ci, marchent les divisions des veines cystiques qui, s'anastomosant en plexus veineux, circonscrivent les alvéoles. Les artères se distribuent d'une façon analogue ; elles donnent ensuite naissance à des capillaires qui montent d'une part dans les crêtes et y forment des anses terminales élégantes, tandis que, d'autre part, les capillaires des fossettes forment, tout autour de celles-ci, un réseau qui ressemble absolument à celui des alvéoles d'un poumon de Grenouille. La seule différence est que les mailles de ce singulier réseau de capillaires sont interceptées par des vaisseaux plus étroits, et conséquemment sont à la fois plus grêles et plus lâches. Un tel dispositif semble bien indiquer une activité physiologique particulière, dévolue aux parois des fossettes

(1) Voici le procédé indiqué par RANVIER : On tue un Cobaye. On détache aisément la vésicule, qui est à peu près indépendante du parenchyme hépatique ; puis on la fend suivant sa longueur et on laisse écouler la bile. On place ensuite l'organe dans du *sérum faiblement iodé*. Le lendemain, il s'est produit une décoloration. On ajoute un peu de sérum iodé de façon à rétablir la coloration primitive. Au bout de cinq à six jours, il suffit de racler la surface interne de la vésicule avec un scalpel, pour obtenir une boue jaunâtre formée de cellules épithéliales détachées. On colore au picrocarminate et on examine directement. Pour rendre la préparation persistante, on ajoute très lentement de la glycérine, dans la chambre humide.

de la vésicule bien qu'elles ne soient pas glandulaires. En résumé, les voies de la sécrétion consistent ici d'abord, comme chez toutes les glandes tubuleuses, dans la lumière des tubules sécréteurs (*canalicules biliaires capillaires*). Avec les canaux biliaires *inter-lobulaires*, commencent les voies d'excrétion proprement dites, c'est-à-dire diffé-

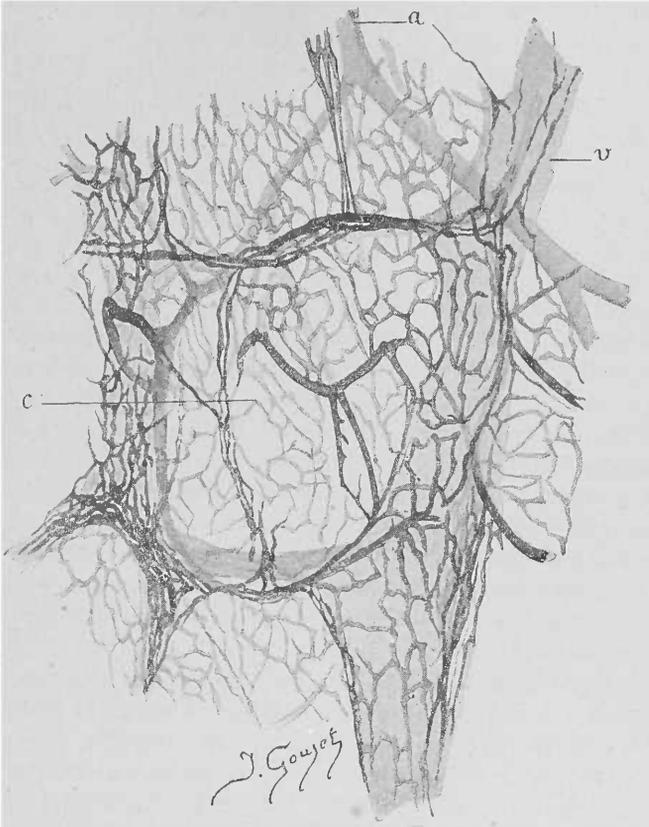


FIG. 913. — Vaisseaux sanguins de la muqueuse de la vésicule biliaire du Lapin.

Injection par une masse à la gélatine et au carmin. Conservation dans le baume du Canada. — (Ocul. 1, obj. 2 de Véric. Chambre claire.)

a, branches artérielles et *v*, branches veineuses occupant l'épaisseur et la base des crêtes principales qui circonscrivent les fossettes; — *c*, réseau capillaire du fond et des parois des fossettes : il ressemble au réseau des capillaires alvéolaires du poumon de la Grenouille.

renciées. Celles-ci consistent tout d'abord en canaux de divers ordres non musclés, et ici anastomosés plus ou moins largement entre eux (*canaux de distribution, canaux hépatiques*). Puis, toutes les voies se résument en un *canal collecteur* commun, répondant à la branche initiale ou à la fusion des deux branches initiales de végétation de la glande hépatique primitive. Ce canal, le *cholédoque*, peut ou non pré-

senter un diverticule (*vésicule biliaire*), qui comme lui termine son évolution en prenant les caractères principaux d'un prolongement diverticulaire de l'intestin avec sa couche musculaire, ses plis, ses fossettes, ses villosités lamellaires et ses cryptes caractéristiques. Ces considérations de pure anatomie générale ont une autre portée ; elles jettent un jour tout particulier sur une série de points de la pathologie des voies biliaires, en envisageant celles-ci précisément à leur point de vue anatomique et morphologique réel : c'est-à-dire comme des dépendances directes et même de simples prolongements du canal intestinal.

§ 5. — NERFS DU FOIE

Les nerfs du foie proviennent de deux sources : — *a)* Les uns, *cérebro-rachidiens*, viennent du pneumogastrique gauche. Ils naissent du tronc de ce nerf sous le diaphragme, s'engagent dans l'épiploon gastro-hépatique et s'engagent dans le sillon transverse ; puis ils suivent les branches de la veine porte et gagnent les espaces porto-biliaires. Quelques filets du pneumogastrique droit vont également se rendre au foie par un trajet direct. — *b)* D'autres nerfs, d'origine *sympathique* et constituant le « plexus de l'artère hépatique », proviennent du plexus solaire et se distribuent avec le vaisseau artériel, qu'ils enlacent. Le plexus hépatique renferme également des fibres nerveuses issues du phrénique gauche, mais qui n'arrivent au foie qu'après avoir traversé le plexus-solaire (1).

Pas plus que les autres glandes de l'intestin entodermique, le foie ne renferme des nerfs sécréteurs analogues à ceux qui commandent les glandes salivaires (corde du tympan, par exemple). *Il n'a point de nerfs moteurs glandulaires.* La *mise en charge* du parenchyme hépatique dépend exclusivement de l'activité variable de la circulation vasculaire sanguine. En ce qui regarde la fonction glycogénique, ce fait a été bien mis en évidence par PIERRE PICARD. Après avoir sectionné tous les nerfs du foie sur le Chien vivant, il a constaté la persistance de la formation du glycogène et celle de ses variations pendant les périodes de digestion, de jeûne, etc. D'un autre côté, j'ai examiné les foies des animaux qu'il avait mis en expérience ; et j'ai pu constater qu'ils ne diffèrent à aucun point de vue de ceux des animaux dont le foie n'a pas été énervé.

En ce qui concerne la fonction biliaire, tous les physiologistes sont également d'accord. La section des nerfs du foie n'a aucune influence

(1) CRUVEILHIER, *Traité d'anatomie descriptive*, t. II, p. 198, 1865.

sur la sécrétion de la bile (1). Ce qui fait varier en plus ou en moins cette sécrétion, c'est l'augmentation ou la diminution de la tension vasculaire et de l'activité circulatoire dans le foie. Au commencement de chaque digestion, la sécrétion de la bile devient plus abondante. On observe en même temps une congestion intense de l'estomac et de l'intestin. Le sang se montre rouge dans la veine porte, et la tension devient plus considérable dans les capillaires hépatiques. C'est aussi ce qui arrive quand on a coupé les nerfs splanchniques. Quand, au contraire, on excite ces mêmes nerfs, les réseaux capillaires de l'estomac et de l'intestin deviennent des aires de circulation réduite. Dans le premier cas, la sécrétion biliaire est augmentée ; elle est diminuée dans le second.

Au point de vue purement histologique, il convient de distinguer cependant les nerfs du parenchyme hépatique des nerfs des voies biliaires.

Nerfs du parenchyme hépatique. — Il est facile de mettre en évidence un grand nombre de nerfs tout autour des branches de distribution de l'artère hépatique. Comme l'a indiqué RANVIER (2), ces nerfs sont en majorité formés de fibres de Remak ; mais on y rencontre aussi quelques fibres à myéline. Dans les espaces inter-lobulaires, il n'y a plus que des fibres de Remak. Les fibres à myéline se poursuivent donc sous forme de fibres amyéliniques avant d'aborder les lobules.

Au sein de ces derniers, RANVIER a mis en évidence, par la méthode de l'or, un magnifique système de fibres se colorant en violet comme les fibres nerveuses, et décrivant un plexus disposé « autour des vaisseaux sanguins, aussi bien des capillaires inter-lobulaires que de la veine centrale et que des ramifications inter-lobulaires de la veine porte ». Mais il n'a pu (non plus qu'aucun histologiste par la méthode

(1) R. HEIDENHAIN (in *Manuel de physiol.* de HERMANN) fait observer que, si l'on coupe un seul pneumogastrique, la sécrétion biliaire n'est ni augmentée, ni diminuée. Si l'on coupe les deux, elle s'arrête ; mais, en revanche, elle reprend dès qu'on pratique la respiration artificielle. L'arrêt est donc ici provoqué par l'action sur la respiration, laquelle agit sur la circulation. — La section des splanchniques augmente la sécrétion biliaire ; mais c'est uniquement là un effet de la vaso-dilatation paralytique des vaisseaux de l'intestin. L'excitation des splanchniques, en même temps qu'elle anémie l'intestin, détermine une diminution de la sécrétion biliaire. — Pour MAURICE DOYON, le grand splanchnique est, en revanche, le nerf moteur des voies biliaires.

(2) RANVIER (*Journal de micrographie*, t. X, p. 444), a mis aisément ces nerfs en évidence en étalant sur un morceau de bois, l'adventice en haut, des fragments des branches de l'artère hépatique, puis en fixant pendant vingt-quatre heures par l'acide osmique en solution à 1 pour 100. On détache l'adventice avec soin, puis on l'étale sur une lame de verre après l'avoir colorée par le carmin aluné. Ensuite, on examine dans la glycérine formiquée à 1 pour 100. On voit alors les fibres de Remak avec leur disposition plexiforme et leurs noyaux, et l'on distingue d'emblée les rares fibres à myéline.

de l'or) rattacher ce système de fibres aux fibres nerveuses légitimes. En revanche, P. KOROLKOW (1) a mis en évidence à la fois le plexus intra-lobulaire et les dispositions nerveuses préterminales extra-lobulaires, par la méthode de son maître DOGIEL (bleu de méthylène direct). Il a également constaté l'existence d'un certain nombre de fibres nerveuses à myéline, parmi les fibres de Remak qui enlacent les vaisseaux sanguins. Les fibres sans myéline se résolvent en une multitude d'arborisations fibrillaires formant des entrelacs épais autour des artères et des veines ; et de là se dégagent des fibrilles fines courant isolément le long des capillaires. Les fibres à myéline, après s'être éparpillées entre les lobules, émettent des arborisations cylindriques nues, puis des faisceaux fibrillaires qui pénètrent le lobule par une série de points, et ensuite forment un plexus dans l'intervalle des travées hépatiques, absolument à la façon de celui dessiné par la méthode de l'or.

C'est de ce plexus que, d'après KOROLKOW, partent les rameaux terminaux. Ceux-ci d'une extrême finesse, courent dans la direction des travées et forment à leur entour un plexus péricellulaire. On ne pourrait, en revanche mettre en évidence, par cette méthode, de terminaisons libres soit intra-cellulaires, soit inter-cellulaires.

Nerfs des voies biliaires. — Les nerfs des voies biliaires ont été surtout bien étudiés dans la vésicule biliaire et le canal cholédoque du Cochon d'Inde par LEO GERLACH (2), puis par RANVIER (3). Ce sont tous des nerfs amyéliniques (4). D'autre part, ils présentent sur leur trajet un certain nombre de cellules ganglionnaires, à la façon des plexus nerveux de l'intestin. Ils forment un plexus ayant la signification d'un centre nerveux périphérique.

Toutefois, la position de ce plexus et sa constitution sont très différentes de celles des plexus nerveux de l'intestin des mammifères par exemple. En majorité, les nerfs de la vésicule sont compris entre la couche musculaire de celle-ci et sa surface extérieure, dans la couche celluleuse sous-péritonéale. En envoyant dans cette couche une injection interstitielle de mélange osmio-picro-argentique, on constate

(1) P. KOROLKOW, *Anatomischer Anzeiger* (t. VIII, p. 751-755, 1893).

(2) LEO GERLACH, *Centralblatt*, 1873.

(3) L. RANVIER, *Journal de micrographie*, t. X, p. 212.

(4) G. VARIOT (*Journal de l'anat. et de la physiol.*, 1882), a décrit des fibres nerveuses à myéline dans la vésicule biliaire du Cobaye. RANVIER en a, par contre, absolument nié l'existence. Il se fonde sur la méthode suivante, employée par lui pour mettre en évidence à la fois le dispositif musculaire et les nerfs de la vésicule du Cobaye. On fend le canal cystique, on exprime la bile, puis on injecte du jus de citron dans la vésicule. Celle-ci, enlevée, est ensuite plongée dans une solution d'acide osmique à 1 pour 100. Dans les lambeaux examinés à plat, dans la glycérine par exemple, on ne voit aucune fibre nerveuse avec des étranglements annulaires.

aisément que les nerfs y sont chacun constitués par un faisceau ne comprenant que des fibres de Remak, contenu dans une gaine de Henle dont les cellules endothéliales sont régulièrement imprégnées par l'argent. Cette gaine se divise et se subdivise avec les nerfs qui, au niveau des subdivisions, échangent des fibres amyéliniques en formant des chiasmas. Les mailles de ce plexus, limitées par la gaine endothéliale, sont irrégulières et comprennent des faisceaux nerveux de diamètre très variable. Les uns sont formés de beaucoup de fibres, les autres de quelques-unes seulement.

A ces faisceaux sont annexées des cellules nerveuses ganglionnaires de dimension et de forme également variables. Certaines sont unipolaires, appendues comme des fruits sur le faisceau nerveux et entourées d'une petite capsule, prolongement de la gaine de Henle. Elles émettent chacune probablement un tube en T (RANVIER). D'autres sont bipolaires, formant ventre sur l'une des fibres amyéliniques du faisceau. Au niveau des chiasmas, on en voit certaines d'où se dégagent trois prolongements. Deux de ceux-ci se mettent en rapport avec le petit troncul nerveux, et le troisième se projette sous forme d'une fibre plus grêle. — Bref, le dispositif est ici tout à fait semblable, quant à l'irrégularité des mailles nerveuses et en ce qui concerne la forme et les variétés des cellules, à celui qu'on observe dans le plexus nerveux unique de l'intestin de l'*Helix pomatia* (voy. t. II, p. 966).

Egalement comme dans ce plexus nerveux intestinal non différencié et non dédoublé en plexus myentérique et en plexus de Meissner, on peut constater, par la méthode de l'or (1), que du plan nerveux principal situé en dehors de la musculuse, se dégagent des branches qui pénètrent dans l'assise musculaire. Ce sont là encore des faisceaux de fibres de Remak auxquelles sont annexées des cellules ganglionnaires moins nombreuses que dans le plan principal. — Il se dégage des

(1) C'est la méthode « du jus de citron » qui donne les meilleurs résultats. On dégage d'abord la vésicule chez un Cochon d'Inde qu'on vient de sacrifier. On fend avec des ciseaux le canal cystique sur une petite étendue, et l'on évacue la bile de la vésicule par cette voie. Puis on injecte dans la vésicule, par le canal cystique, du jus de citron passé à la chausse, ou mieux filtré. Au bout de cinq à dix minutes, le jus de citron a diffusé dans toute l'épaisseur de la paroi, et quand on ouvre la vésicule, elle ne revient plus sur elle-même. On la fend en deux, on lave les deux moitiés à l'eau distillée; puis on les plonge dans la solution de chlorure d'or à 1 pour 100 pendant vingt minutes. On lave de nouveau à l'eau distillée, et l'on traite les lambeaux de vésicule par l'acide formique au quart pendant vingt-quatre heures. Au bout de ce temps, on chasse l'épithélium au pinceau, et l'on peut examiner à plat la paroi dans la glycérine; ou mieux, on la clive en deux couches: l'une interne répondant à la muqueuse, l'autre externe répondant à la musculuse et au tissu conjonctif sous-séreux. Si l'on veut avoir des coupes, on obtient la réduction de l'or en plaçant le lambeau de vésicule non plus dans l'acide formique au tiers, mais bien dans l'eau distillée aiguisée d'acide acétique (une à deux gouttes pour 30 grammes).

divers étages du plexus ainsi constitué des arborisations cylindraxiles nues, puis des arborisations fibrillaires dont les unes sont destinées aux *vaisseaux sanguins*, et les autres aux *cellules musculaires* lisses du réseau contractile de la vésicule. Ce sont là des fibres nerveuses terminales motrices.

RANVIER a découvert en outre une troisième catégorie de fibres nerveuses, celles-là destinées à la muqueuse des voies biliaires et probablement sensibles. Elles s'élèvent du plexus intra-musculaire et montent dans la muqueuse proprement dite : c'est-à-dire dans la partie de la paroi de la vésicule ayant la structure du parenchyme des villosités, sauf que les fibres musculaires lisses n'y pénètrent pas. Elles forment d'abord, au-dessous du réseau des capillaires sanguins propres à la muqueuse, un plexus à mailles larges, aux points nodaux duquel on voit des noyaux entourés d'une petite masse de protoplasma. Ces corps cellulaires répondent peut-être à des cellules ganglionnaires d'un centre périphérique plexiforme. Il part de ce réseau nerveux des fibres délicates, répondant à des arborisations fibrillaires formant elles-mêmes un plexus tout à fait superficiel au-dessous de l'épithélium. La méthode de l'or ne permet pas de constater l'existence de terminaisons intra-épithéliales parties de ce plexus, non plus qu'aucune relation des fibres nerveuses avec les prolongements variqueux des cellules épithéliales décrits un peu plus haut (RANVIER).

En somme, de même que, par le fait de l'évolution, le canal cholédoque et la vésicule biliaire prennent les caractères d'un diverticule intestinal constitué sur le mode le plus simple, de même l'innervation de ce diverticule reproduit le type simple réalisé dans l'intestin très rudimentairement différencié des gastéropodes pulmonés. Ce type se reproduit encore dans la vésicule biliaire de la Grenouille (RANVIER), avec son caractère de centre nerveux périphérique d'où partent des branches nerveuses destinées à la muqueuse. Ce centre périphérique, tout comme ceux de l'intestin, est automoteur d'après les recherches expérimentales de M. DOYON (1). Sa portion superficielle répond d'une manière certaine, à des neurones sensitifs. La sensibilité des voies biliaires collectrices a été, en effet, démontrée depuis longtemps par les expériences de LABORDE ; et chacun connaît la douleur de la colique hépatique (2).

(2) MAURICE DOYON, *Étude analytique des organes moteurs des voies biliaires*, Paris, 1893.

(2) Il faut faire remarquer cependant que cette dernière est en partie née de la crampe des muscles plexiformes, suscitant secondairement la réaction douloureuse des filets sensitifs superficiels, à étalement sous-épithélial, des canaux biliaires collecteurs.

§ 6 — HISTOGÉNÈSE DU PARENCHYME HÉPATIQUE.

Au cours de son évolution histogénétique, le foie lobulé des mammifères, dont je m'occuperai ici presque exclusivement, subit une série de métamorphoses qui l'amènent progressivement à sa constitution définitive.

Parenchyme hépatique spongieux. — Sur une coupe du foie d'un très jeune embryon, tel que celui du Mouton entre 8 et 12 millimètres de long, la structure du parenchyme hépatique est extrêmement simple. Elle consiste en un entrelacs de travées de cellules hépatiques anastomosées entre elles dans tous les sens et dans tous les plans, et formant par leur ensemble un réseau lâche analogue à celui d'une éponge. Dans les intervalles des travées, sont les grands capillaires sanguins fœtaux qui comblerent leurs intervalles. Il n'y a entre les deux aucun intermédiaire. Les minces parois vasculaires, formées par une lame protoplasmique granuleuse semée de noyaux plats, adhèrent à la surface des travées. Le réseau vasculaire du foie sanguin et le réseau glandulaire du foie épithélial se pénètrent réciproquement d'une façon exacte. On ne peut, dans le premier, distinguer les voies afférentes du sang des voies efférentes, sauf que, dans l'aire de section de chacun des deux lobes du foie, on trouve la large coupe du rameau correspondant de la veine omphalo-mésentérique (voy. fig. 895). Il semble alors que le foie tout entier se réduise à deux immenses lobes, comme le disait tout d'abord SCHENK.

Les *travées hépatiques* (fig. 914) ont la forme générale de cordons cylindriques, mais dont le diamètre varie entre les anastomoses de travée à travée. Ce sont des cylindres noueux : chaque nodosité répondant à un mouvement de croissance déjà commencé du foie épithélial sur ce point. Sectionnées en long, les travées montrent soit une double rangée de cellules, soit une seule par leur travers. Coupées de front, elles consistent dans l'union de deux, trois ou plusieurs cellules hépatiques. Quand il y en a trois ou quatre, leur disposition rappelle celle des cellules glandulaires des tubes sécréteurs pauci-cellulaires de l'Ammocète. On a beaucoup discuté pour savoir si l'axe de chaque travée renferme une lumière glandulaire dès ce stade du développement. Cette lumière existe vers le sixième jour au sein des travées dans le foie du Poulet, qui est un foie tubulé définitif. Il est facile, dans ce foie fixé en place sur l'embryon par les vapeurs osmiques, de constater qu'il en est bien ainsi comme l'a dit REMAK. Sur le foie du Mouton de 8 millimètres, on ne voit pas de lumière glandulaire par cette même méthode, qui serait à mon sens la mieux capable de la mettre en évidence. Je ferai remarquer ici que la pré-

sence ou l'absence d'une telle lumière importe peu pour fixer, à ce stade, la signification morphologique des travées hépatiques. Pendant le mouvement de croissance des autres glandes tubuleuses de l'intestin (telles que les tubules sécréteurs des glandes gastriques), la présence d'une lumière régulière ne peut non plus être d'abord décelée. Son apparition est en effet liée à celle de la fonction glandulaire à débit intestinal. Or, dans le foie de l'embryon, la fonction biliaire n'existe pas tout d'abord; elle n'apparaît que secondairement,

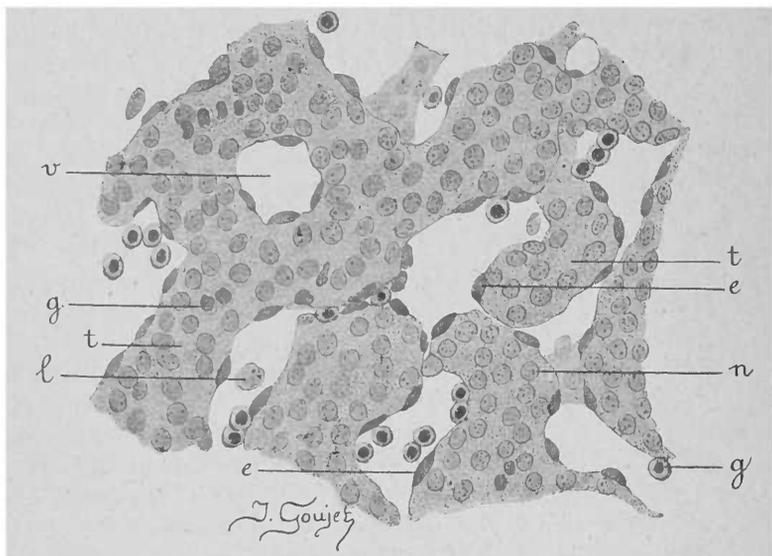


FIG. 914. — Travées hépatiques embryonnaires et vaisseaux sanguins du foie de l'embryon de Meuton long de 17 millimètres qui fait l'objet de la figure 895. — (Ocul. 1, obj. 8 de Reichert. Chambre claire.)

t, t, travées hépatiques; — *n*, noyaux des cellules hépatiques; — *v*, vaisseaux sanguins embryonnaires occupant les intervalles des travées hépatiques; — *e*, noyaux endothéliaux de ces vaisseaux sanguins : ils font exactement corps avec la surface des travées; — *g*, globules rouges primordiaux dans les vaisseaux; — *g'*, cellules vasculaires engagées dans l'épaisseur des travées hépatiques; — *l*, cellules de la série lymphatique dans les vaisseaux sanguins.

à la période fœtale. Le méconium est dès lors coloré par la bile. Il n'en est pas de même de la fonction glycogénique des cellules hépatiques : elle débute d'emblée. Les cellules sont polyédriques, contenant un ou plusieurs noyaux dont nombre sont en cours de division indirecte. Le protoplasma, délicat et spongieux, renferme une grande quantité de glycogène dans ses mailles. Après fixation par les vapeurs osmiques, ce glycogène se colore en brun-acajou par la solution d'iode de Gram, très intensément. Autre fait à noter : les noyaux au repos des cellules hépatiques ont peu de chromatine, comme tous les noyaux hautement différenciés, appartenant à des cellules fonc-

tionnant de façon très élective. L'hématéine et le carmin aluné ne les teignent que faiblement. Ces faits sont très importants. Ils semblent indiquer que la sécrétion interne du foie prend dès le début son activité. Ils aident aussi, jusqu'à un certain point, à comprendre pourquoi le parenchyme hépatique, répondant aux travées, reste à tous les stades de l'évolution dans les mêmes relations de contact immédiat, direct et constamment assuré avec les vaisseaux sanguins à mince paroi embryonnaire. Cette disposition détermine la *continuité de la fonction glycogénique*, en même temps que, par contre, le foie épithélial et le foie sanguin *changent incessamment*, pour à la fois croître et développer leur type définitif. Pour cela, l'un et l'autre passent par des étapes morphologiques successives, c'est-à-dire de l'état de parenchyme spongieux à l'état de foie tubulé, puis pseudo-lobulaire, puis lobulé, sans qu'un seul instant les dispositions provisoires qu'ils affectent cessent d'assurer la fonction glycogénique. Le volume du foie, énorme proportionnellement chez l'embryon, est également en rapport avec la prépondérance bien connue de cette fonction sur la plupart des autres durant toute la période du développement.

Les vaisseaux sanguins occupant les intervalles des travées dans toute l'étendue du parenchyme hépatique ont, sans exception, une paroi embryonnaire nette, semée de beaux noyaux endothéliaux. Ils renferment du sang embryonnaire (à globules rouges nucléés) puis un peu plus tard du sang mixte, fœtal (à globules rouges nucléés et à globules rouges dépourvus de noyau). Les plus larges d'entre eux répondent aux voies afférentes et efférentes, les plus étroits à des *capillaires inter-trabéculaires provisoires*. En réalité, il ne s'agit ici nullement de vaisseaux capillaires à proprement parler, ni de veines. On a affaire à des vaisseaux de la circulation fœtale, poussant par des bourgeons larges et des pointes d'accroissement (voy. t. I. p. 886). Ils répondent à un pur dispositif d'attente, ici comme dans les autres parties de l'organisme,

Quand on a affaire à un foie qui doit rester tubulé, le type que je viens de décrire se modifie assez peu et aboutit à la disposition définitive par un mécanisme assez simple. Les cordons de cellules hépatiques continuent à s'accroître en formant de nouvelles anastomoses. Entre les cordons, toujours dans leurs simples intervalles, se développent, par croissance et extension des vaisseaux sanguins préexistants, des capillaires définitifs. Les veines afférentes et efférentes différencient ensuite leurs parois. Le long de celles répondant aux branches portes, on voit se développer des bandes de tissu conjonctif renfermant aussi les branches de végétation de la glande répondant aux canaux biliaires. Les cordons hépatiques achèvent de se développer en tant que tubules : la lumière axiale et très réduite de chacun d'eux devient

alors nettement distincte. Le tout aboutit à une glande hépatique telle que celle dont le schéma nous est fourni par le foie de l'Ammocète : glande tubuleuse ramifiée à tubules anastomofiques entre eux, séparés par des capillaires inter-tubulaires définitifs, ordonnés en somme comme ceux de toutes les glandes à l'égard des tubes sécréteurs, mais ici sans l'intermédiaire du tissu conjonctif. La glande est conglobée, en ce que ses culs-de-sac sécréteurs sont devenus étroitement solidaires des vaisseaux sanguins; mais ses éléments épithéliaux ne sont pas pénétrés, réduits à l'état de para-épithéliums. Tel est le foie de tous les amammaliens. Chez les mammifères, les choses se passent autrement.

Foie foetal des mammifères, réseau capillaire intra-trabéculaire. —

A partir d'un certain moment (embryon de Mouton de 0^m055 par ex.), on voit apparaître (fig. 915), dans le plein des travées hépatiques qui sont formées de deux, trois rangées cellulaires ou même davantage, des cellules particulières, très différentes des cellules hépatiques. Ce sont de grandes cellules rondes, dont le noyau se teint intensément par l'hématoxyline et le carmin aluné ou le picrocarminate : à l'inverse de celui des cellules glandulaires. Contrairement à ce que TOLDT et ZUCKERKANDL (1) pensaient avoir observé, on ne trouve pas d'intermédiaires entre ces cellules et celles du foie. En revanche, elles appartiennent bien aux travées hépatiques et non pas à des diverticules des vaisseaux sanguins déjà canalisés. En effet, si l'on fait passer dans ces vaisseaux un courant de sérum artificiel jusqu'à ce que le liquide s'écoulant par la veine cave soit dépourvu de tout élément anatomique véhiculé, on les retrouve en place à l'intérieur des travées (TOLDT et ZUCKERKANDL). Ces cellules répondent à des germes vasculaires particuliers, comme je l'ai indiqué depuis longtemps. Ce sont les éléments des îlots vasculo-sanguins intra-trabéculaires du foie, première origine des capillaires radiés : je suis à ce point de vue entièrement d'accord avec O. VAN DER STRICHT (2).

Les cellules vasculaires qui ont pénétré dans le plein des travées prennent place entre les cellules épithéliales directement, sans aucun intermédiaire d'abord. Très souvent, dans l'épaisseur d'une travée, on n'en voit qu'une seule, entourée de tous côtés par les cellules hépatiques. Un peu plus loin, on en voit une série de plus petites groupées en un îlot, et dont la marge n'est séparée des cellules hépatiques par aucune ligne de contour. Ce sont là, en effet, des

(1) TOLDT et ZUCKERKANDL, Ueber die Form und Texturveränderungen der menschlichen Leber während des Wachstums (*Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. in Wien.*, Bd. II, 3 Abth., p. 241).

(2) O. VAN DER STRICHT, *Le développement du sang dans le foie embryonnaire*, Liège, p. 35, 1891.

germes vasculaires donnant avec une grande rapidité des figures de division, et qui se scindent en cellules multiples de façon hâtive. Les îlots vasculo-sanguins embryonnaires s'étendent de cette façon dans l'épaisseur des travées hépatiques. En même temps ces dernières continuent à s'étendre de leur côté, en multipliant leurs cellules

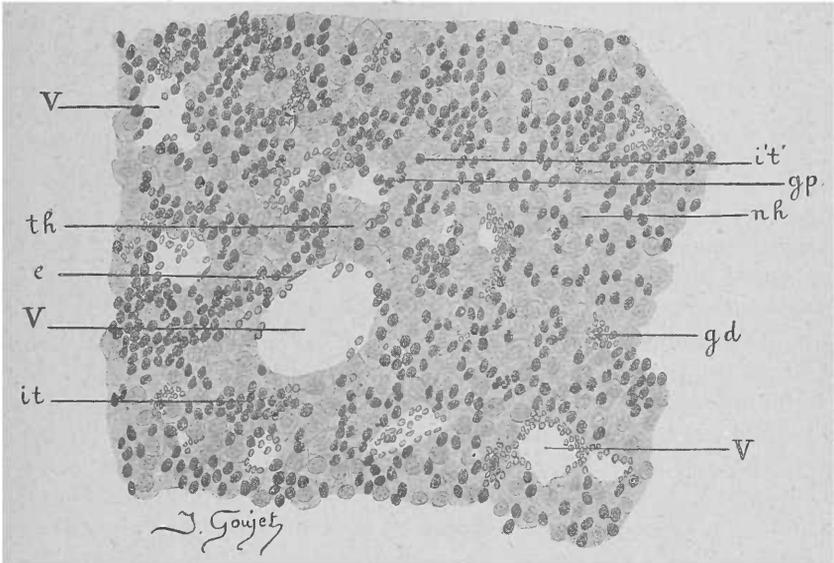


Fig. 915. — Formation du réseau capillaire sanguin intra-trabéculaire dans le foie d'un embryon de Mouton long de 55 millimètres. — Fixation du foie par les vapeurs osmiques dans la chambre humide. Coupe à main levée au sortir des vapeurs. Coloration au carmin-aluné. Conservation dans le baume au xylol après passage successif dans l'alcool fort, l'essence de giroflès et l'essence de bergamote. — (Ocul. 1, obj. 6 de Véric. Chambre claire.)

th, travées hépatiques, formées toutes par des cellules épithéliales jointives entre elles et disposées sur plusieurs rangées. Là où les îlots vasculo-sanguins n'ont pas abouti à former des cavités déjà pleines de sang fœtal, ces travées hépatiques forment une masse compacte souvent sur une grande étendue ; — *ih*, îlot vasculo-sanguin formé par des cellules vasculaires déjà nombreuses ; — *ih'*, îlot réduit à une seule cellule ou germe vasculaire ayant pénétré entre les cellules hépatiques ; — *nh*, noyaux des cellules hépatiques, très faiblement colorés ; — *gd*, globules rouges définitifs occupant un îlot sanguin, non encore canalisé ; — *gp*, globules rouges à noyau occupant un îlot sanguin dont la lumière irrégulière est déjà formée dans l'écart des cellules hépatiques ; — *V, V, V*, vaisseaux où le sang circule déjà. L'un d'eux, limité aussi déjà par l'endothélium *e*, répond à une veine sus-hépatique. Il est plus large que les autres et, sur une courte distance, les cellules hépatiques s'ordonnent en couronne et les îlots vasculo-sanguins radiairement autour de lui.

glandulaires par division indirecte. Puis les travées de nouvelle formation, à leur tour, sont abordées par les germes vasculaires. Ainsi de suite. On comprend ainsi comment, à ce stade, les deux éléments constitutifs essentiels du parenchyme hépatique du type lobulaire se conjuguent étroitement entre eux, croissent et s'étendent de concert en se modelant l'un sur l'autre. Ce sont ici les germes vasculaires,

origine des capillaires radiés, qui plient et ordonnent à leur gré, qui est celui de leur orientation propre, tous les éléments de la formation épithéliale en voie de croissance. La glande hépatique cesse de ce chef d'être une glande ordinaire. Son épithélium, abordé par les vaisseaux pénétrant dans les intervalles des cellules glandulaires, devient un *para-épithélium*.

Sur les embryons de Mouton de 35 à 55 millimètres dont le foie a été bien fixé par les vapeurs osmiques dans la chambre humide, on peut suivre aisément tous les stades du développement des capillaires définitifs aux dépens des îlots vasculo-sanguins qui ont abordé les travées épithéliales en voie de croissance. Au début, l'îlot tout entier peut n'être représenté que par une seule cellule ; plus souvent il l'est par trois ou par quatre qui s'intercalent aux cellules glandulaires. On reconnaît les cellules vasculaires du premier coup. Leur protoplasma, largement développé autour du noyau en une masse globuleuse, est clair. Leur noyau, à peu près du même diamètre que celui des cellules hépatiques, diffère de ce dernier en ce qu'il se colore intensément par l'hématoxyline, la purpurine et le carmin aluné. Il se teint diffusément avec un éclat gras, tandis que le noyau des cellules hépatiques, très faiblement coloré, montre d'emblée son réseau chromatique. Ces premières cellules vasculaires ne sont limitées par rien du côté des cellules hépatiques. Elles se multiplient rapidement par division indirecte. Les cellules filles, plus ou moins nombreuses, forment par leur ensemble l'îlot vasculo-sanguin proprement dit. Elles ressemblent absolument aux cellules mères qui ont donné naissance à l'îlot, — seulement elles sont beaucoup plus petites. Elles répondent à des « érythroblastés » de LÖWITZ, cellules « globuligènes » de MALASSEZ. Elles continuent à se multiplier par division indirecte comme l'indique VAN DER STRICHT. Puis, un grand nombre d'entre elles deviennent des globules rouges nucléés de tailles diverses, et, dans leurs intervalles, on voit apparaître des globules rouges définitifs. Enfin, sur la marge des grands îlots, on commence à voir la différenciation pariétale du germe vasculaire en une lame granuleuse de protoplasma renfermant des noyaux. L'îlot vaso-formatif diffère ici essentiellement de la cellule vaso-formative de l'épiploon : en ce sens que le germe vasculaire, au lieu de se différencier d'emblée d'une part en une lame pariétale multinucléée d'où partent des pointes d'accroissement, et d'autre part en globules rouges définitifs, se résout d'abord en cellules globuligènes aux dépens desquelles naissent plus tard des globules définitifs. Le contenu de l'îlot sanguin consiste dès lors en du sang mixte, ou fœtal. Il ne comprend, d'ailleurs, aucun globule blanc, non plus que celui des cellules vaso-formatives de l'épiploon. Les globules blancs (cellules lymphatiques) ne se rencontrent jamais autre part que dans le sang circulant des vaisseaux sanguins déjà canalisés et en

communication avec les voies vasculaires afférentes et efférentes. Ce sang circulant est d'ailleurs mixte comme celui des îlots sanguins intra-trabéculaires. Il renferme une multitude d'érythroblastes en cours de division indirecte, mais les globules définitifs y sont beaucoup plus nombreux. — Plus ou moins rapidement, les îlots vasculo-sanguins intra-trabéculaires se mettent en communication entre eux et avec les vaisseaux préexistants.

Cellules à noyau bourgeonnant et cellulés géantes. — Variation modelante. — C'est dans les culs-de-sac ou bourgeons d'expansion de ces vaisseaux déjà canalisés, végétant à l'encontre des travées hépatiques et butant contre leurs branches de bifurcation ou entre leurs bourgeons d'accroissement, qu'on rencontre des cellules à noyau bourgeonnant et les cellules géantes à noyaux multiples, analogues, — ou plutôt identiques à celles de la moelle rouge des os en voie de variation modelante. Leur présence dans le foie embryonnaire, indiquée d'abord par KÖLLIKER (1), puis par REMAK (2), est admise actuellement par tout le monde. Par contre, on a beaucoup discuté sur leur signification histologique et leur rôle fonctionnel. J'ai émis depuis longtemps l'opinion (3) que ces cellules sont d'origine mésodermique, et qu'elles attaquent les travées hépatiques pour remanier la glande et frayer la voie à la végétation des vaisseaux en voie de croissance. J'ajoutais alors aussi que les cellules à noyau bourgeonnant, devenant des cellules à noyaux multiples puis se résolvant en cellules filles distinctes, fournissaient ainsi l'origine des îlots vaso-formatifs intra-trabéculaires. Cette seconde partie de mon opinion, née d'une ancienne conception de MALASSEZ quant au rôle vaso-formatif éventuel des cellules à noyaux multiples, a été depuis moi reprise par KUBORN (4); mais je crois avec VAN DER STRICHT et KOSTANECKI (5) qu'il faut l'abandonner. En revanche, il faut absolument conserver la première partie. Les cellules à noyau bourgeonnant et à noyaux multiples sont des agents actifs du remaniement des travées hépatiques, comme elles le sont du remaniement des travées osseuses évoluant au sein de la moelle rouge des os.

Il est, en effet, facile de voir qu'en une multitude de points, ces cellules, dont le protoplasma est exactement semblable à celui des

(1) KÖLLIKER (citation de BIZZOZERO, *Arch. italiennes de biologie*, t. I, p. 463, 1882).

(2) REMAK, Ueber Vielkernige Zellen der Leber (*Müller's Arch.* p. 97, 1854).

(3) J. RENAULT, Article: TISSU ÉPITHÉLIAL, du *Dictionnaire encyclopéd. des Sciences médicales*, p. 348-349.

(4) KUBORN, Du développement des vaisseaux et du sang dans le foie de l'embryon (*Anatomisch. Anzeig.*, t. V, n° 10, 1890).

(5) KOSTANECKI, Die embryonale Leber in ihrer Beziehung zur Blutbildung (*Anat. Hefte*, Bd. I, 1892).

cellules à noyaux multiples de la moelle osseuse rouge (1), mordent sur les travées hépatiques par leur plein ou par leur bord, de façon qu'on ne peut plus distinguer de limite entre les deux (fig. 916). Il y a pénétration du protoplasma des cellules glandulaires par les prolon-

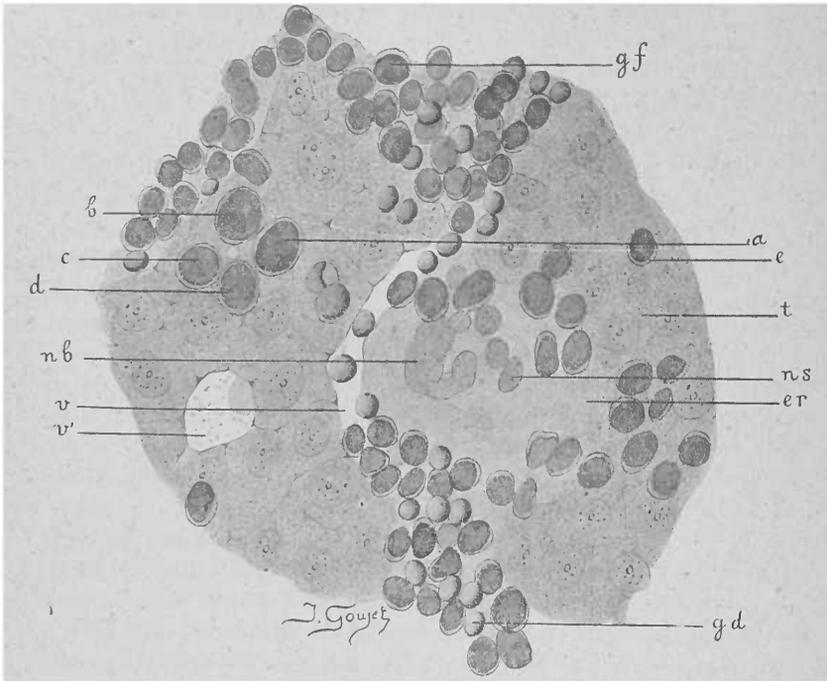


FIG. 916. — Érosion des travées hépatiques par les cellules à noyau bourgeonnant du foie de l'embryon de Mouton long de 55 millimètres. Fixation par les vapeurs osmiques dans la chambre humide. Coupes du foie immédiatement au sortir des vapeurs. Coloration au carmin aluné et à l'éosine. Conservation dans le baume au xylol. — (Ocul. 2, obj. 9 à immersion hom. de Nacet. Chambre claire.)

nb, noyau bourgeonnant; — *ns*, noyaux secondaires de la cellule à noyau bourgeonnant: cette cellule confine d'une part à un vaisseau sanguin dont une portion *v*, déjà canalisée, se continue en haut et en bas avec des îlots vasculo-sanguins dont la lumière n'existe pas encore, et d'autre part à une travée hépatique épaisse *t* sur laquelle elle mord; — *er*, protoplasma à stries concentriques de la cellule à noyau bourgeonnant: sur la majorité des points on ne voit pas de démarcation nette entre lui et les cellules glandulaires de la travée hépatique *t*, subissant l'érosion.

a, b, c, d, quatre cellules vasculaires engagées dans une travée hépatique: — *e*, érythroblastes; — *gf*, globules rouges à noyau; — *gd*, globules rouges définitifs, sans noyau; — *v*, portion déjà canalisée de l'îlot vasculo-sanguin auquel confine la cellule à noyau bourgeonnant; — *v'*, loge formée par l'empreinte d'un bourgeon vasculaire en cul-de-sac sur la travée hépatique pleine.

gements ou expansions protoplasmiques des cellules géantes, douées comme on sait de mouvements lents particuliers (2). La cellule

(1) Voy. t. I, p. 517

(2) МЕТСНИКОВ, Ueber die phagocytäre Rolle der Tuberkelriesenzellen (*Virchow's Archiv.*, t. CVI, 1886).

glandulaire est disloquée; son noyau est capté, puis détruit par le mécanisme bien connu, très nettement spécifié en particulier par O. VAN DER STRICHT. D'autres éléments du voisinage, des érythroblastes, des globules rouges définitifs, sont englobés puis détruits de la même façon. Ici donc, comme partout ailleurs, les cellules à noyaux bourgeonnants ou multiples sont des agents de destruction, de remaniement lent. Un grand nombre d'entre elles ont pénétré dans les îlots vasculo-sanguins intra-trabéculaires; certaines même s'y développent d'une façon telle, qu'elles remplissent l'îlot tout entier. Elles sont alors entourées d'une couronne d'érythroblastes, de globules rouges à noyau et de globules définitifs. On en trouve aussi d'englobés à leur intérieur. Il en résulte un élargissement considérable de l'îlot sanguin et sa mise en communication avec le vaisseau où le sang circule déjà, et dont la cellule géante occupait le cul-de-sac terminal. Toutefois, comme on ne trouve pas constamment une cellule géante, ni même une cellule à noyau bourgeonnant, dans les îlots sanguins intra-trabéculaires ouverts récemment dans les vaisseaux où le sang circule, on ne peut pas affirmer que ces éléments soient ceux qui déterminent en règle la communication entre les deux. J'inclinerais même à penser que les cellules géantes répondent dans ce cas à des îlots sanguins qui doivent être détruits, exactement comme dans les os elles répondent à des travées osseuses qui doivent disparaître. Il se passe, en effet, dans les réseaux vasculaires, des phénomènes de « variation modelante » (1) tout à fait comparables à ceux que subissent les os en voie de croissance. Certaines parties s'atrophient alors qu'elles viennent à peine de se former, et présentent tout à la fois des caractères embryonnaires et vestigiaires. C'est par ce procédé même que toute formation anatomique dont la fonction doit rester continue pendant la durée entière de l'évolution, se plie et peu à peu se modèle, pour acquérir sa forme définitive sans cesser un seul moment de fonctionner. Dans le foie, c'est le passage de l'organe du type tubulé au type lobulé qui commande cette variation modelante des travées hépatiques et des capillaires sanguins. Les cellules à noyau bourgeonnant et à noyaux multiples semblent être ici des agents actifs de la variation. On ne les trouve pas, d'ailleurs, dans les foies qui ne la subissent pas : elles manquent totalement (VAN DER STRICHT) dans ceux des vertébrés non mammifères, qui tous continuent et achèvent leur développement sur le type tubulé. — Je me range complètement à l'opinion de VAN DER STRICHT (2),

(1) Voy. t. I, p. 788, note (1).

(2) O. VAN DER STRICHT, *Sur le développement du sang dans le foie embryonnaire*, p. 80 à 84. — Comme les globules blancs, les cellules à noyau bourgeonnant et les cellules géantes sont à la fois aptes à multiplier leurs noyaux par division directe et division indirecte.

qui fait de ces éléments des différenciations particulières des leucoblastes de par les caractères, le mode de division de leurs noyaux, et leurs aptitudes phagocytaires. C'est la même manière de voir que j'ai soutenue depuis longtemps en affirmant qu'ils appartiennent à la série des éléments mésodermiques mobiles (1), c'est-à-dire qu'ils constituent des adaptations particulières des cellules lymphatiques.

Il faut donc comprendre le développement histogénétique du foie lobulé de la manière suivante : 1° Les cordons de cellules hépatiques répondent d'abord à des tubules sécréteurs anastomosés entre eux et faisant ainsi communiquer dans toute l'étendue du foie ses diverses branches de végétation glandulaire. Entre les tubules sécréteurs ainsi disposés en rets, prennent place des capillaires provisoires, qui sans changer de type, donnent naissance aux capillaires définitifs dans le foie qui doit rester tubulé. Travées hépatiques et vaisseaux sanguins croissent ensuite et se multiplient suivant ce même mode, sans que leur constitution initiale ni leur ordonnance réciproque subissent aucun changement essentiel. Tel est le foie de tous les amammaliens. — 2° Chez les mammifères, où le foie doit devenir lobulé et où l'épithélium glandulaire doit être pénétré par les vaisseaux sanguins afin d'assurer à chacune de ses cellules en particulier la vie active par le sang, les cordons glandulaires sont abordés par des germes vasculaires qui les érodent, puis développent ensuite des îlots sanguins dans leur épaisseur. Cela fait, les deux éléments de la glande remaniée — cellules glandulaires et capillaires intra-trabéculaires définitifs — croissent et s'étendent de concert de façon à former sur un type nouveau le *parenchyme lobulaire*. — 3° En même temps, la glande subit la variation modelante (fig. 917). Peu à peu, ses anciennes parties, ou bien même certaines parties récemment édifiées sur le type nouveau, subissent une résorption méthodique dont les cellules à noyau bourgeonnant et les cellules géantes sont les agents actifs. Lentement, le parenchyme lobulaire est ramené à des îlots plus ou moins complètement individualisés autour des bourgeons terminaux, collecteurs, des branches veineuses sus-hépatiques. Seuls les éléments vasculaires et glandulaires de ces îlots continuent à croître, à se développer et à s'étendre.

Dans les coupes du foie de l'embryon de Mouton de 55 millimètres, on voit, par le travers d'un lobe, un petit nombre de groupements radiés dont une veine sus-hépatique énorme occupe le centre. La radiation ne s'étend autour de la veine que sur une zone très courte, et répond à des capillaires où le sang circule déjà. Un peu au delà, sous un faible grossissement, on reconnaît que, dans une zone peu étendue encore et faisant suite à la première, les îlots sanguins intra-trabécu-

(2) Voy. t. I, p. 520.

lares tendent également à se développer radiairement par rapport à la veine centrale. Plus loin, ils s'orientent en des sens quelconques.

Dans ce parenchyme indifférent, on voit filer les espaces porto-biliaires. Les branches portes ont une paroi connective déjà reconnaissable formée de quelques assises de cellules rameuses péri-vasculaires. A ce stade, la constitution du foie rappelle celle qu'on peut observer chez le Léopard : il s'agit là d'un foie pseudo-lobulaire.

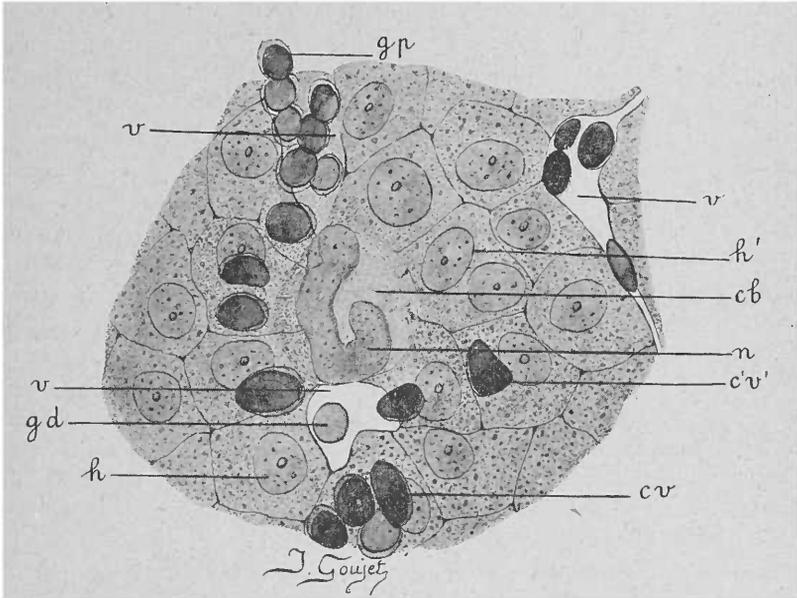


FIG. 917. — Érosion des travées hépatiques et section de vaisseaux hépatiques préexistants (variation modelante) dans le foie d'un embryon de Mouton de 55 millimètres de long. — Même préparation et même grossissement que dans la figure précédente.

v, v, vaisseau sanguin déjà formé, interrompu et sectionné sur son trajet par la cellule à noyau bourgeonnant *cb*, qui d'autre part mord sur les cellules hépatiques et les érode; — *cb*, la cellule à noyau bourgeonnant; — *n*, son noyau; — *h*, cellule hépatique à un seul noyau; — *h'*, une autre à deux noyaux; — *c'v'*, îlot vasculo-sanguin réduit à quatre cellules vasculaires; — *c'v'*, îlot vasculo-sanguin réduit à une seule cellule vasculaire, logée dans un trou découpé dans le protoplasma d'une cellule hépatique comme s'il avait été pratiqué à l'emporte-pièce; — *v'*, vaisseau sanguin dont la lumière est déjà libre; — *gp*, globules rouges provisoires, renfermant un noyau; — *gd*, globule rouge définitif, sans noyau.

La disposition pseudo-lobulaire est essentiellement transitoire. Elle indique seulement que désormais le foie continuera à se développer en orientant radiairement, par rapport aux bourgeons terminaux des veines sus-hépatiques, les éléments de son parenchyme du type lobulaire. Au fur et à mesure que l'embryon avancera en âge et que les bourgeons veineux sus-hépatiques deviendront de plus en plus nombreux, les îlots du parenchyme hépatique, issus de la crois-

sance des branches glandulaires de végétation et des branches vasculaires portes, viendront, de plus en plus nombreux aussi, s'organiser et s'ordonner radiairement par rapport aux veines centrales. *Les centres de radiation lobulaire deviennent d'autant plus nombreux, les îlots ont une aire d'autant plus réduite et de mieux en mieux circonscrite par les bandes porto-biliaires, que l'embryon du mammifère devient de plus en plus âgé.* La disposition lobulaire est d'ailleurs incessamment remaniée, tout comme le sont les systèmes de Havers d'un os en voie de croissance. De même ici, entre les lobules plus ou moins mais de mieux en mieux individualisés, subsistent des aires du parenchyme hépatique primitif. Ces aires intermédiaires sont celles qui ont échappé à l'*attraction ordonnatrice* des bourgeons veineux sus-hépatiques. A la naissance chez nombre d'animaux, constamment chez l'Homme, on en voit quelques-unes formées encore par un parenchyme du type tubulé. Ce parenchyme consiste en des cordons de Remak anastomosés formés par des cellules au nombre de trois ou quatre, cinq parfois, limitant une lumière glandulaire parfaitement semblable à celle des tubules sécréteurs d'un foie d'Ammocète, de Grenouille ou de Lézard. Ce sont là des parties de la glande primitive ayant échappé à tout remaniement, mais en revanche destinées à disparaître complètement un peu plus tard.

Îlots pseudo-folliculaires. — Jusqu'ici, je n'ai pas parlé d'une disposition particulière qu'on rencontre constamment dans le foie tubulé, celui de la Grenouille et du Lézard par exemple. Il s'agit d'îlots arrondis, formés eux mêmes d'un petit amas de cellules très délicates dans les intervalles desquelles s'engagent des vaisseaux sanguins. On les trouve en divers points du parenchyme, et leurs vaisseaux capillaires proviennent de l'artère hépatique. La plupart des auteurs se contentent de les signaler sans insister sur leur signification morphologique. Je pense qu'il s'agit ici de formations homologues à celles que P. LANGERHANS et moi-même avons décrites dans le pancréas (*îlots pancréatiques*, LANGERHANS; — *points folliculaires*, J. RENAUT).

Dans le foie de l'embryon de Mouton de 55 millimètres, on peut se rendre compte du mode de formation de ces îlots et de leur signification morphologique. Au milieu du parenchyme hépatique, formé de travées au sein desquelles se développent activement des îlots sanguins intra-trabéculaires, on trouve des branches de végétation de la glande continuant les canaux biliaires, et constituées par des tubes à large lumière, à épithélium de revêtement prismatique régulier et formant des îlots plissés par une végétation de vaisseaux sanguins embryonnaires déjà canalisés ou terminés par des pointes d'accroissement. — Cette végétation semble pousser les bourgeons vasculaires contre la paroi du canal glandulaire en divers sens, et la plisser en la refoulant comme par une sorte de chiffonnement. Il en résulte un petit corps

arrondi ou allongé, au sein duquel des rubans épithéliaux en zigzags prennent place entre des vaisseaux ou des traînées pleines de cellules conjonctives embryonnaires polyédriques. A ce moment, là ressemblance avec les points pseudo-folliculaires du petit pancréas du Poulet est presque absolue. Je reviendrai sur ce sujet en parlant du pancréas. Pour le moment, je ferai remarquer que l'existence d'îlots pseudo-folliculaires, dans le foie tubulé, constitue un argument morphologique nouveau à l'appui de la conception que j'ai formulée depuis longtemps et qu'ensuite RANVIER a, de son côté, adoptée et développée : à savoir que le foie et le pancréas sont deux modalités d'une seule et même formation glandulaire, d'origine duodénale et devenue conglobée.

Dans le foie lobulé, les îlots pseudo-folliculaires ne continuent pas à se développer. Je serais porté à considérer comme leur répondant, chez l'adulte, les petits systèmes de *vasa aberrantia* qui prennent place entre les branches de bifurcation des canaux biliaires de distribution dont j'ai parlé plus haut, et au sein desquels les tubes glandulaires sont pliés et repliés parfois très élégamment sur eux-mêmes dans l'intervalle de bouquets de capillaires, dirigés en divers sens et issus des branches de l'artère hépatique.

Continuation lente de la variation modelante dans le foie adulte. —

Dans les lobules du foie des mammifères adultes, on trouve constamment des signes histologiques d'une continuation lente de la variation modelante qui a ramené le foie du type tubulé au type lobulé. Je rappellerai d'abord que tous les vaisseaux radiés gardent indéfiniment des caractères embryonnaires ; leur lame protoplasmique pariétale ne se scinde pas en cellules endothéliales distinctes. J'ai aussi montré que presque tous présentent, sur leur trajet, des pointes d'accroissement ou des bourgeons d'extension en doigt de gant. Certaines pointes se rejoignent, entre les capillaires, par une partie non canalisée. D'autres, végétant en sens inverse l'une de l'autre, ne se rejoignent pas (voy. fig. 906). Ceci porte à penser que, dans le parenchyme lobulaire, les capillaires ne cessent pas d'éprouver un mouvement lent de croissance. D'autre part, un grand nombre de cellules glandulaires des travées hépatiques possèdent deux noyaux ou même trois et parfois un plus grand nombre dans le foie normal du Chien. Il y a donc là aussi un mouvement lent de croissance continue qu'on peut rapprocher de celui des capillaires radiés. Enfin le foie adulte, normal absolument, renferme, comme le foie fœtal, un certain nombre de cellules à noyau bourgeonnant et à noyaux multiples. Ces cellules, peu nombreuses, occupent des culs-de-sac des capillaires radiés et sont appliquées contre les travées hépatiques. Certaines les dépriment au point de contact, de façon à éroder la travée correspondante. La travée, coupée tangentiellement, montre une cellule géante au milieu des cellules glandulaires qui se tassent autour d'elle. C'est là, en réalité, la coupe transversale

d'un godet imprimé sur la travée, et occupé par la cellule à noyau bourgeonnant ou à noyaux multiples. Il y a donc, chez l'adulte encore, des actions de remaniement et de croissance simultanées qu'on peut considérer à bon droit comme une survivance de la variation modelante si active à la période fœtale.

Le fait capital de cette variation modelante avait été, chez les embryons de mammifères, l'apparition au sein des travées hépatiques des îlots vasculo-sanguins (ou vaso-formatifs) répondant aux capillaires fonctionnels définitifs du lobule. Comme ces îlots se développent simultanément et en nombre infini avec leurs érythroblastes (globules rouges primordiaux) et des globules rouges sanguins définitifs, le passage de la glande hépatique du type tubulé au type lobulé correspond à une poussée sanguiformative considérable. A ce point de vue, O. VAN DER STRICHT est autorisé à faire jouer un grand rôle aux capillaires radiés néoformés dans la poussée formative du sang survenant à ce moment dans l'organisme; mais il ne l'est pas, je crois, à désigner le réseau intra-trabéculaire dans son ensemble sous le nom de *réseau capillaire hématopoétique* (1).

Ce réseau n'est pas plus spécialement hématopoétique qu'aucun autre développé au même stade de l'évolution chez l'embryon. Seulement, son importance est très grande et son apparition coïncide avec un augment réel de la masse des globules sanguins. Une question difficile à résoudre, c'est de savoir comment les germes vasculaires qui le constituent pénètrent dans les travées de cellules glandulaires, pour s'y développer ensuite à l'état d'îlots vaso-formatifs d'abord discontinus et évoluant en plein épithélium. Comme chaque îlot vaso-formatif intra-trabéculaire n'est pas précédé, comme je l'avais cru d'abord et comme l'a ensuite soutenu KUBORN, par une érosion de la travée s'opérant de par l'action propre d'une cellule à noyau bourgeonnant ou à noyaux multiples, il faut admettre, avec KOSTANECKI (2) que ce sont les vaisseaux préexistants, ceux du foie tubulé, qui pénètrent les travées épithéliales en les trouant de leurs pointes d'accroissement. Ou bien, comme VAN DER STRICHT l'a supposé (3), les germes vasculaires sont chacun représentés par une cellule vaso-formative ronde, de grande taille, telles que celles qu'on rencontre dans les taches laiteuses primaires à côté des cellules vaso-formatives rameuses. On sait que ces cellules jouissent de l'activité amiboïde; elles peuvent donc être amenées par les vaisseaux où le sang coule déjà, puis

(1) O. VAN DER STRICHT, *Le développement du sang dans le foie embryonnaire*, p. 35, 1891.

(2) KOSTANECKI, *Die embryonale Leber in ihrer Beziehung zur Blutbildung* (*Anat. Hefte*, Bd. I, 1892).

(3) *Voy. t. I*, p. 867.

émigrer de là dans les travées pour s'y développer ensuite en donnant chacune naissance à un flot vasculo-sanguin.

En terminant, il convient de faire remarquer qu'une fois formé, le parenchyme lobulaire, résultant du concours des capillaires développés au sein des travées primitives et des cellules épithéliales de ces mêmes travées réduites à un réseau entièrement dépendant de la direction de ces mêmes capillaires, ne permet plus l'accès du lobule à de nouvelles branches de végétation de la glande tubuleuse, c'est-à-dire à des branches biliaires, canaliformes et à lumière large. Ces dernières ne peuvent vivre et se développer qu'au sein du tissu conjonctif, étranger à la constitution du lobule. Aussi quand — et c'est le cas dans les hépatites biliaires — la végétation du foie épithélial sous forme de branches tubuleuses reprend avec activité, on voit d'abord des canaux biliaires néoformés distribuer leurs réseaux et leurs bourgeons dans l'espace porto-biliaire tout autour des lobules. Puis, quand le lobule est envahi, le parenchyme lobulaire s'atrophie par secteurs, et est remplacé par une poussée de canaux biliaires enfermés dans les coins pénétrants du tissu conjonctif. *Les travées hépatiques définitives ne reviennent jamais à la forme tubuleuse.* Elles disparaissent, et sont remplacées par des éléments néoformés.

D'autre part, la variation modelante peut, dans le foie adulte, reprendre une grande activité sans que pour cela le type du parenchyme lobulaire soit modifié. On voit alors de nombreuses cellules à noyau bourgeonnant s'appliquer contre les travées hépatiques et s'y creuser des godets. Les cellules glandulaires donnent des figures de division et se multiplient. Les capillaires radiés émettent des pointes d'accroissement nombreuses. Bref, le parenchyme du lobule se remet par toutes ses parties essentielles en état d'activité formative, et le foie augmente de volume par ses lobules. J'ai observé, avec ALBERT ROBIN, un cas très net d'hypertrophie hépatique de ce genre, survenu concurremment avec une pseudo-leucémie chez un individu tuberculeux. J'en parle ici, parce que la connaissance de ce mouvement me paraît jeter un certain jour sur le mécanisme de certaines hypertrophies hépatiques parenchymateuses, jusqu'à présent à peu près ignoré ou plutôt obscurci par la préoccupation exclusive, que chacun affecte actuellement, de rapporter tout mouvement réactionnel et formatif des organes uniquement à des scléroses.

SECTION II

LE PANCRÉAS

Il y a moins de trente ans, le pancréas était considéré par tous les histologistes comme une glande en grappe type, de constitution identique avec celle des glandes salivaires. On l'appelait « glande salivaire intestinale » (*Bauchspeicheldrüse*), et c'est encore ainsi que la désigne P. LANGERHANS (1) dans le travail qui a été le point de départ de la conception actuelle du pancréas. Il y fit connaître l'existence de « cellules centro-acineuses », occupant la lumière des culs-de-sac sécréteurs. Il décrivit aussi des prolongements de cette lumière sur les plans côtés des cellules : des « canalicules pancréatiques », tout à fait semblables aux canalicules biliaires capillaires d'un foie tubulé. Enfin, il signala en passant, dans le pancréas, des « amas » ou « groupes cellulaires » (*Zellbäufchen*), sur la nature desquels il ne se prononçait pas. Aussi, personne n'y fit grande attention ; tandis qu'on recherchait — vainement d'ailleurs — des canalicules de Langerhans et des cellules centro-acineuses dans les glandes en grappe ordinaires. Ces îlots furent de la sorte réellement « retrouvés » par moi en 1879, comme l'écrivit LAGUESSE (2). J'ai déjà dit plus haut qu'ils ont pour homologues des formations particulières du foie tubulé : les îlots pseudo-folliculaires de cellules rondes signalés par nombre d'auteurs. J'ai décrit à nouveau (3) les îlots de Langerhans, dans le pancréas, sous le nom de « points folliculaires » (fig. 918, f). Peu après (1881), je comparai, le premier, je crois, le pancréas des vertébrés à un foie simplifié (4), moins remanié par les vaisseaux sanguins et différant surtout du foie par ce fait, qu'il n'a pas été pénétré par les bourgeon-

(1) P. LANGERHANS, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Bauchspeicheldrüse (*Dissert. inaug.*, Berlin, 1869).

(2) LAGUESSE, Structure et développement du pancréas d'après les travaux récents (*Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, n° 6, p. 762, 1894).

(3) J. RENAUT, Sur les organes lympho-glandulaires et le pancréas des vertébrés (*C. R. de l'Acad. des Sciences*, p. 247, 1879).

(4) J. RENAUT, Essai d'une nomenclature méthodique des glandes (*Arch. de Physiologie*, 1881).

nements vasculaires dérivés du système des veines vitellines. Cette conception nouvelle suscita quelque étonnement. Aujourd'hui, grâce surtout aux notions fournies par l'embryologie du foie et du pancréas, tout le monde est de mon avis à des détails près.

Chacun connaît la forme générale et les rapports du pancréas chez l'Homme. Chez nombre d'animaux, il est enfermé dans l'épaisseur du

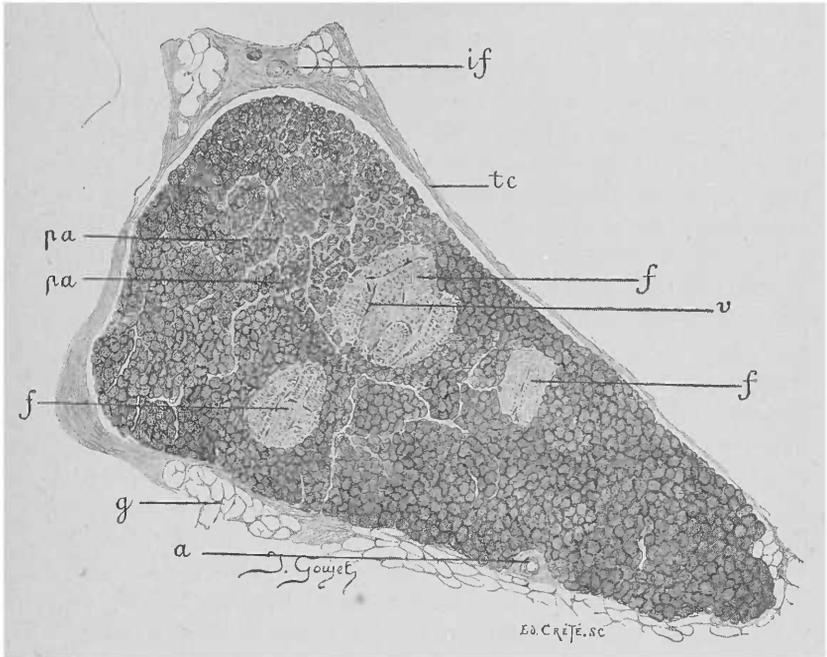


FIG. 918. — Coupe du petit pancréas du Poulet, faite après fixation par l'alcool absolu. Coloration à la purpurine et l'éosine. Conservation dans le baume du Canada. — (Ocul. 1, obj. 4, de Leitz, chambre claire.)

pa, pa, lobules cunéiformes du parenchyme pancréatique sectionnés en divers sens; — *f, f, f* points folliculaires ou pseudo-follicules; — *v*, travées vasculaires individualisant les cordons des pseudo-follicules; — *tc*, tissu conjonctif du mésentère duodénal *if*, renfermant le petit pancréas dans son dédoublement; — *g*, pelotons adipeux de ce tissu conjonctif; — *a*, l'un des artères pancréatiques coupée en travers.

mésentère duodénal qui a subsisté; et alors il se présente comme une glande plate. Chez le Lapin, cette glande affecte une configuration bien connue en feuilles de fougère, rappelant celle des glandes des bronches de distribution du Mouton. Cela est dû à ce que le canal excréteur principal occupe l'axe de la glande dans toute sa longueur, comme la nervure d'une feuille composée pennée. Ce canal, ainsi que les conduits de second, de troisième ordre, etc., qu'il émet, est donc comparable au tronc d'un sapin muni de ses rameaux, comme l'indique HENLE. Il porte des lobes et des lobules, commandés par ses branches et ses ra-

meaux naissant à toutes les hauteurs sur son parcours, comme un arbre porte ses fruits. Quand, sous la loupe, on dissèque la glande après l'avoir fait bouillir ou avoir fait gonfler son tissu conjonctif inter-lobulaire par macération dans une solution concentrée d'acide tartrique, on arrive à dégager des grains répondant non plus à des culs-de-sac élémentaires comme dans la parotide, mais à des îlots de parenchyme glandulaire comprenant un grand nombre de culs-de-sac sécréteurs étroitement liés ensemble. Ces îlots sont de forme générale pyramidale, recevant par leur pointe un rameau du canal excréteur et des vaisseaux sanguins qui forment leur pédicule. Ils sont limités par une mince enveloppe fibreuse, et séparés les uns des autres, au contraire, par du tissu conjonctif extrêmement lâche parcouru par quelques vaisseaux sanguins et de grands capillaires lymphatiques. C'est là ce que j'ai appelé les *lobules cunéiformes* du pancréas.

Un lobule cunéiforme se sépare aisément, avec le scalpel, les aiguilles et les ciseaux, des autres lobules cunéiformes réunis avec lui pour former un petit lobe pancréatique. Mais on ne peut le dissocier lui-même en acini sécréteurs ou en tubules. On voit, *sur les coupes* (1), qu'il est composé de tubules embrouillés dans tous les sens, mais qui se tiennent tous. Sur les préparations injectées, on reconnaît que ce qui unit étroitement les tubules, ce sont les vaisseaux. Chez tous les vertébrés que j'ai étudiés à ce point de vue, dans l'aire de section d'un lobule cunéiforme faite en n'importe quel sens, on distingue, sous un faible grossissement, au moins un, souvent plusieurs « points pseudo-folliculaires » engagés dans l'intrication des culs-de-sac sécréteurs. Si l'on cherche à dissocier le lobule cunéiforme, avec des aiguilles, sur une coupe épaisse et dont les vaisseaux sanguins ont été injectés, on ne parvient pas à dégager des acini proprement dits. On rompt irrégulièrement les vaisseaux, et l'on met en liberté des *fragments*, non des *îlots figurés* du parenchyme pancréatique.

C'est pour cela que j'ai dit et que je répète que, dans le pancréas, les formations épithéliales, glandulaires proprement dites, sont devenues solidaires des vaisseaux sanguins, bien qu'à un degré moindre que dans le foie, même tubulé. De là, la formation d'îlots cunéiformes in-

(1) LAGUESSE, dans son excellente revue générale sur le pancréas (*Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, p. 595, septembre-octobre 1894), dit à propos des derniers lobules séparables par le scalpel : « Ces derniers, de forme polyédrique irrégulière, généralement aplatis, mesurent de 2 à 5 millimètres dans leur plus grand diamètre. Chacun de ces lobules isolables, séparé de ses voisins par du tissu conjonctif en minces cloisons, *paraît encore, sur les coupes, susceptible de se diviser en parties plus petites* ». L'auteur ne dit pas avoir essayé de résoudre en acini ces petits lobules, qui sont précisément mes lobules cunéiformes. Je l'ai tenté et n'y suis jamais parvenu. Mais, bien entendu, on peut toujours séparer *par la pensée*, dans un lobule cunéiforme, les diverses branches de végétation de la glande qui forment son parenchyme sécréteur.

divisibles, répondant à un département particulier de la distribution vasculaire. C'est cette condition morphologique qui *conglombe* les éléments de la glande, et subdivise celle-ci en individualités répondant chacune à une unité circulatoire. On va voir comment :

§ 1. — LE LOBULE CUNÉIFORME DU PANCRÉAS

Les glandes pancréatiques qu'on étudie le plus ordinairement de façon analytique étant celles des mammifères et des oiseaux, c'est à elles surtout que se rapportera ma description. — Le pancréas étant divisible en lobes, et ceux-ci en lobules que portent les subdivisions du canal excréteur répondant à chaque lobe comme les rameaux d'un arbre portent leurs fruits, il suffit de connaître la constitution histologique d'un lobule cunéiforme pour comprendre la structure et l'organisation du pancréas tout entier. C'est exactement ici comme pour le poumon.

Un lobule cunéiforme du pancréas peut être également comparé à un lobule secondaire du poumon du Bœuf, par exemple. Comme ce dernier, il constitue un tout indissociable par les méthodes de dissection. Il comprend aussi, comme le lobule pulmonaire, un certain nombre d'unités glandulaires, répondant chacune à une branche de végétation de la glande à l'intérieur du lobule cunéiforme. Ces unités glandulaires forment, dans le lobule cunéiforme, des îlots particuliers limités par des vaisseaux de distribution : je les appellerai *îlots pancréatiques*. Comme dans le poumon, c'est sur la périphérie seule du lobule cunéiforme qu'on peut bien voir les limites des îlots pancréatiques. Quand on imprègne de nitrate d'argent la surface du pancréas du Poulet après avoir chassé l'endothélium péritonéal, on voit aisément se dessiner ces îlots (fig. 619). Ils sont circonscrits par des vaisseaux sanguins dans l'aire du lobule cunéiforme qui se présente par sa base. La préparation montre du même coup combien les vaisseaux pancréatiques diffèrent de ceux du foie. Ce sont là, en effet, tous des vaisseaux adultes : car leur endothélium est délicatement imprégné partout. Chaque îlot pancréatique répond en outre toujours au moins à un point pseudo-folliculaire. Les plus étendus en renferment souvent deux, ou même trois, toujours compris à leur intérieur.

Au sein des lobules cunéiformes, on voit d'abord s'engager la branche correspondante des *canaux excréteurs inter-lobulaires*, répondant au pédicule du lobule. Elle est formée par une mince membrane connective revêtue d'un épithélium cylindrique bas, limitant une lumière étroite. Elle ne tarde pas à se brancher en une série de canaux de très petit calibre et à mince paroi, revêtus d'un épithélium d'abord prisma-

tique bas, puis endothéliiforme. Ces *canaux excréteurs intra-lobulaires* ressemblent de la sorte absolument à des veines; et à un moment donné, je les ai pris pour des veines. Ce sont eux qui abordent les îlots pancréatiques comparables, dans le lobule cunéiforme, aux lobules pri-

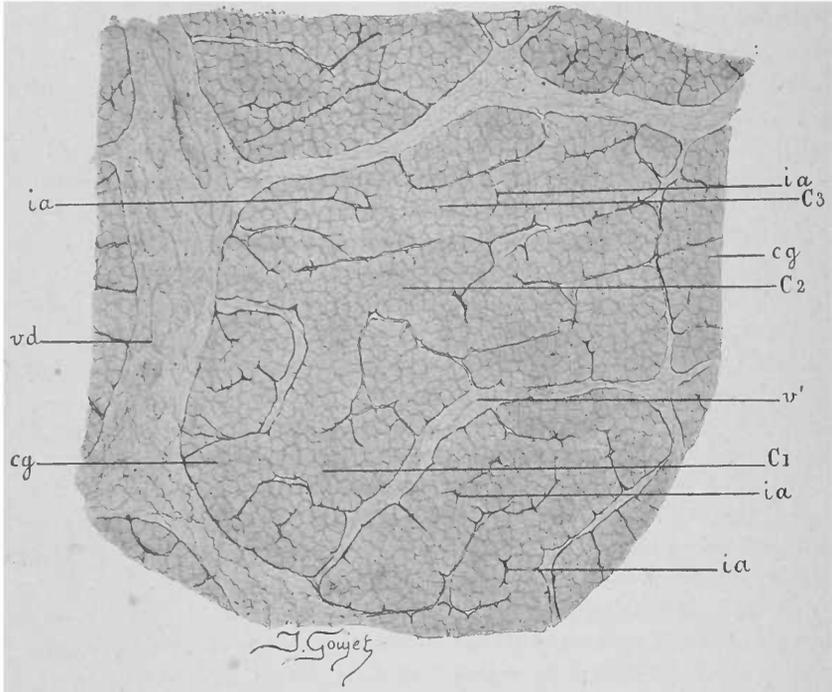


FIG. 919. — Grand pancréas du Poulet; imprégnation de sa surface par le nitrate d'argent vue sur une coupe tangentielle de celle-ci, l'endothélium péritonéal ayant été chassé par le pinceau. Conservation dans le baume du Canada. — (Ocul. 1, obj. 6 de Véricq, chambre claire.)

c1, c2, c3, trois branches de végétation de tubulés glandulaires contractant des anastomoses entre elles à la périphérie du lobule cunéiforme pour former les cordons pseudo-aciniques. Elles appartiennent à un îlot pancréatique circonscrit par les vaisseaux sanguins; — *vd*, grand capillaire veineux dont l'endothélium est imprégné d'argent régulièrement ainsi que les branches qu'il reçoit et qui circonscrivent l'îlot; — *cg*, cellules glandulaires, dont le ciment intercellulaire est imprégné régulièrement sur leurs pôles d'implantation; — *ia*, tiges intra-acineuses; les unes semblent isolées dans le plein des cordons glandulaires, d'autres portent, comme des pointes, des capillaires tels que *v'*, engagés dans l'îlot; d'autres enfin traversent les cordons pancréatiques bord pour bord. On voit que beaucoup d'entre elles continuent des capillaires sanguins très fins finissant par des pointes pleines.

mitifs dans le lobule pulmonaire composé. Ils sont, à ce point de vue, les homologues des bronchioles terminales. A leur extrémité, prennent naissance les *tubules sécréteurs*, dont les branches de végétation et les bourgeons latéraux s'intriquent, se plient et se replient au sein de l'îlot pancréatique, pour ainsi dire au gré des vaisseaux sanguins. Ceux-ci les ordonnent, en effet, par rapport à eux-mêmes systématiquement.

quement : de façon à dessiner en fin de compte ce que j'ai appelé des *cordons pseudo-aciniques*.

Tubules sécréteurs. — Quand on fait une coupe d'un lobule cunéiforme du pancréas du Chien, du Cheval ou du Poulet convenablement fixé et durci, puis qu'on la colore par les procédés ordinaires (picrocarminate ou éosine hématoxylique), il semble bien qu'on ait sous les yeux une préparation de glande en grappe telle que la parotide; mais il n'en est rien. Comme je l'ai fait remarquer après JEAN MÜLLER et LATSCHENBERGER (1), on a alors affaire à des tubules allongés qui, étant embrouillés dans tous les sens et dans tous les plans, sont pour la plupart sectionnés en travers ou un peu obliquement. Ils simulent donc de prime abord des grains glandulaires arrondis. C'est, à ce point de vue, l'étude des glandes de Brunner qui m'a ouvert les yeux. Il s'agit ici, comme dans les glandes duodénales, d'une glande tubuleuse ramifiée, tout à fait comparable au foie tubulé de l'Ammocète. Chez le Chien, les tubules se divisent et se subdivisent sept ou huit fois, s'allongeant entre les bifurcations en de longs boyaux cylindriques. Chez le Cheval, le nombre des subdivisions est encore plus grand; mais c'est dans le pancréas du Poulet que la constitution tubuleuse ramifiée de la glande entière saute aux yeux. Comme dans la glande de Brunner et dans le foie tubulé, les branches de bifurcation ne diminuent pas de calibre en se succédant. Entre elles, on voit les éperons caractéristiques. Sur le trajet des tubules, on trouve aussi des diverticules courts en doigt de gant, pseudo-aciniques. La comparaison avec le foie tubulé (si l'on met à part le réseau vasculaire fonctionnel) est absolue. Branches cylindriques larges, dichotomisées un grand nombre de fois, très nombreuses, commandées par un petit nombre de canaux excréteurs à mince paroi, à épithélium plat comme dans le foie de la Grenouille ou du Lézard : — telle est la constitution du parenchyme sécréteur pancréatique dans l'îlot.

On peut pousser plus loin la comparaison, du moins dans le « grand pancréas » des oiseaux. Chez le Poulet, il est facile de voir qu'à la surface des lobules cunéiformes imprégnée d'argent, au sein d'un même îlot pancréatique et plus rarement d'îlot à îlot, des tubules sécréteurs, issus de branches de végétation différentes, s'anastomosent entre eux comme dans un foie tubulé (fig. 919, c_1 , c_2 , c_3). A l'intérieur du lobule, cette disposition est plus difficile à mettre en évidence de façon certaine, à cause de la multiplicité des bifurcations des tubules et de leur embrouillement dans tous les plans. Elle est du reste essentiellement contingente. Quand les tubes sécréteurs pancréatiques n'ont pas grande tendance à se dichotomiser ni à s'allonger, comme

(1) LATSCHENBERGER, Ueber den Bau des Pankreas (*Sitzungsberichte der Wiener Akad.*, t. LXV, p. 192, 1872).

c'est le cas chez le Lapin, tous les tubules se terminent en doigt de gant. Les anastomoses de tubule à tubule ont donc une valeur surtout morphologique. Elles sont la marque d'une aptitude particulière des formations glandulaires de l'intestin gastro-duodéal à végéter sous forme de tubules ramifiés un grand nombre de fois, puis pouvant devenir anastomotiques dans certaines circonstances favorisant cette tendance. Celle-ci, développée au maximum dans le foie tubulé et en présence du réseau vasculaire fonctionnel, devient vestigiaire dans le pancréas et n'y apparaît que lorsque ce dernier est très longuement et richement tubulé, comme chez le Poulet par exemple. Elle ne s'accuse, en outre, qu'à l'extrémité des branches de végétation glandulaire.

Je laisse de côté, pour le moment, l'étude de la constitution histologique de la paroi propre des tubules; elle est, en effet, intimement liée à celle des vaisseaux sanguins. J'indiquerai tout d'abord comment est disposé, dans le tubule pancréatique, son revêtement épithélial sécréteur.

Cellules glandulaires pancréatiques. — Les tubules sécréteurs, leurs diverticules en doigt de gant et leurs extrémités closes, présentent à considérer un revêtement continu de cellules glandulaires disposées sur une seule assise. Ce sont les *cellules pancréatiques*. Les cellules pancréatiques, de même que les cellules hépatiques, ont une grande fixité contrastant avec la variabilité de forme et d'allongement des tubules sécréteurs. On les trouve chez tous les vertébrés avec des caractères identiques. Ce sont des cellules cylindriques ou plutôt prismatiques, dont la forme rappelle celle des cellules hépatiques du foie tubulé de l'Ammocète. Elles limitent une lumière étroite, légèrement festonnée sur les coupes longitudinales du tubule comme celle d'un acinus de sous-maxillaire. Elles ne s'insèrent pas sur la paroi du tube par un pied replié. Elles sont, comme les cellules du foie et davantage encore, très délicates et très vulnérables. Pour les bien observer, il faut les étudier sur de petits fragments de pancréas du Chien, du Cheval ou du Poulet, fixés dans la chambre humide par les vapeurs osmiques. On fait ensuite des coupes minces des tubules, ou bien on dissocie ceux-ci avec des aiguilles.

Chaque cellule pancréatique renferme un gros noyau, vésiculeux et nucléolé, situé vers le milieu de sa hauteur. Par sa position, le noyau départit la cellule en deux zones, l'une supra-nucléaire, répondant au pôle libre, et l'autre infra-nucléaire répondant au pôle d'insertion.

La zone supra-nucléaire, confinant à la lumière glandulaire, renferme les *granules de Cl. Bernard* ou granulations du zymogène pancréatique (1), comme celle des cellules du foie tubulé de l'Ammocète et

(1) CL. BERNARD, Mémoire sur le pancréas, etc. (Suppl. aux *C. R. hebdom. de l'Acad. des Sciences*, t. I, 1856).

de la Grenouille renferment les grains du zymogène hépatique. Les grains brillants, volumineux, sensiblement égaux, forment au-dessus du noyau des séries parallèles entre elles et à la hauteur de l'élément, telles que des files de perles. L'acide osmique les teint en brun foncé lumineux. Fixés par le sublimé, ils deviennent d'un jaune d'or par le picrocarminate d'ammoniaque, tandis que la zone infra-nucléaire se colore en rouge. Ils sont teints en pourpre par l'éosine hématoxylique; la zone infra-nucléaire se colore dans ce cas, en bleu violet. Entre leurs séries, montent des lames de protoplasma homogène d'où partent des cloisons séparant transversalement les grains superposés. Les grains de zymogène se sont donc, comme les boules du mucigène, développés au sein du protoplasma. Après fixation par l'acide osmique, l'éosine hématoxylique met cette disposition en évidence aussi bien que dans une cellule mucipare: le réseau protoplasmique inter-granulaire est coloré en rose magnifique. Le zymogène est soluble dans l'eau, l'acide acétique, les plus faibles solutions alcalines.

La zone infra-nucléaire, après fixation par l'acide osmique, est réfringente avec un éclat gras caractéristique. Elle se teint énergiquement par le carmin, faiblement par l'hématoxyline. Elle est constituée par un protoplasma très vulnérable, de consistance vitreuse, parcouru dans le sens de la hauteur par une striation délicate, comparable à celle des cellules des tubes contournés du rein, et également indiquée par R. HEIDENHAIN (1). Les colonnettes interceptées par cette striation (isolables même, dit HEIDENHAIN, chez le Chien et le Lapin par macération de 2, 3 jours dans une solution à 50 pour 100 de chromate neutre d'ammoniaque), se résolvent à leur extrémité supérieure en des rangées de fins granules protéiques que continuent plus haut ceux du zymogène. Dans nombre de cas, cette striation manque (EBERTH, LAGUESSE), en particulier dans le pancréas des poissons; elle est, par contre, très nettement accusée chez la Salamandre terrestre. Mais j'avoue que par aucune méthode, je n'ai pu obtenir l'isolement des bâtonnets comme l'a fait HEIDENHAIN.

Les limites des deux zones, infra-nucléaire et supra-nucléaire, ne sont pas fixes. Leur étendue varie avec les stades de l'activité sécrétoire de la cellule pancréatique. Pendant le repos fonctionnel, la cellule pancréatique se met en charge; elle élabore lentement les grains de zymogène. Ceux-ci se forment tout d'abord dans la zone supra-nucléaire, au sein du protoplasma avoisinant la lumière. Puis le mouvement de différenciation sécrétoire gagne vers la base.

Les grains de zymogène augmentent alors de nombre dans les files parallèles. La zone granuleuse atteint le noyau, puis le dépasse

(1) R. HEIDENHAIN, Beiträge zur Kenntniss der Pankreas (*Arch. für gesammte Physiologie*, t. X, p. 557, 1875).

sur les côtés, le déforme par pression, empiète sur la zone infra-nucléaire. Dans certaines cellules elle envahit cette zone jusqu'au voisinage du pôle d'insertion. HEIDENHAIN (1) a nettement suivi ce processus de mise en charge, chez le Chien, dans la période qui fait suite à une digestion très active. Dans la période d'activité, il a vu au contraire décroître peu à peu l'étendue de la zone granuleuse supra-nucléaire qui, au bout d'un certain temps, disparaît même dans certaines cellules. Le protoplasma tout entier de celles-ci reprend alors les caractères de celui de la zone basale, infra-nucléaire. Il redevient homogène et montre derechef l'éclat gras caractéristique.

Il faut conclure de là que, dans toute son étendue, le protoplasma de la cellule pancréatique est capable de différencier, en vertu de son activité sécrétoire propre, des grains de zymogène et de les accumuler dans son sein sous un ordre régulier : d'abord dans la zone supra-nucléaire, ensuite et au besoin dans la zone profonde. HEIDENHAIN pensait que la striation de celle-ci tient à ce qu'elle est parcourue par de fins canaux juxtaposés; mais il n'en est rien. La striation vague me paraît au contraire répondre au sens déterminé, qui est celui de la hauteur de la cellule, suivant lequel les grains du zymogène sont élaborés les uns après les autres. Des travées de protoplasma indifférent, ou plus vraisemblablement occupées par des vacuoles, séparent en ce cas forcément les séries, et il en résulte une sorte de striation fibroïde, mal déterminée. Chez les amphibiens, où les grains de zymogène ne sont pas disposés en un ordre aussi régulier que chez le Chien ou le Poulet dans les cellules pancréatiques, l'apparence de striation manque parfois absolument.

Variations accompagnant le phénomène de l'excrétion exocellulaire.

— La substance, élaborée par les cellules pancréatiques sous forme de grains brillants, est un *proferment*, et non pas le ferment pancréatique lui-même. En effet, l'extrait glycéринé de la glande prélevée sur le vivant n'agit pas sur les albuminoïdes; il ne renferme pas de trypsine, mais seulement une substance capable de la développer, par exemple en présence d'un acide (HEIDENHAIN). Seul, le suc pancréatique tout formé, tel qu'il est amené dans la lumière des tubules par le phénomène de l'excrétion exocellulaire, est actif. KÜHNE et LEA (2) ont pu suivre l'excrétion exocellulaire sur le pancréas du Lapin vivant. La glande s'étend en effet comme une feuille de fougère entre

(1) R. HEIDENHAIN, Die Bauchspeicheldrüse (*Hermann's Handbuch d. Physiol. Absonderung*, p. 173, 1883). — Beiträge zur Kenntniss der Pankreas (*Arch. f. gesammte Physiologie*, t. X, p. 551, 1875).

(2) KÜHNE et LEA, Ueber die Absonderung der Pankreas (*Verhandlungen des Naturhist. med. Vereins zu Heidelberg*, Bd. I, 1876). — Beobachtungen über die Absonderung der Pankreas (*Untersuchungen aus d. Physiol. Institut d. Universität. Heidelberg*, Bd. II, Heft IV, 1882).

les deux feuillets du mésentère. Sur ses bords, on voit les tubules isolés former des festons qu'on peut étudier pendant longtemps au microscope, si l'animal est immobilisé, et si la dessiccation du mésentère attiré hors de l'abdomen et étalé sur la platine est évitée par une irrigation continue de sérum artificiel chaud. On sait d'autre part que, chez le Lapin dont l'estomac n'est jamais vide, la digestion est pour ainsi dire continue. Certaines parties des glandes digestives se reposent ou se mettent en charge tandis que d'autres fonctionnent : ceci alternativement. Cela posé, voilà ce qu'on voit : Il y a toujours, dans une même série de festons marginaux de la glande, deux sortes de tubules ou de culs-de-sac. Les uns sont à surface lisse, régulière, ils sont gonflés et turgides. Tout le long de leur lumière, on voit se dessiner une large bande granuleuse répondant à la série des zones supra-nucléaires des cellules pancréatiques consécutives, pleines de zymogène. Ce sont là des culs-de-sac en pleine charge, prêts à excréter. Les cellules glandulaires s'y touchent toutes, on ne voit point leurs lignes de démarcation sur la coupe optique longitudinale du tubule. Dans la seconde sorte de tubules, l'apparence est très différente. Leur surface externe est festonnée comme par un plissement, lequel dessine à l'extérieur le relief de chacune des cellules. La base de celles-ci est également plissée, leur pôle libre atténué en cône. Elles sont devenues de pyramidales piriformes, et la lumière glandulaire envoie entre elles de petites expansions. La zone supra-nucléaire ne renferme plus qu'un petit nombre de grains de zymogène, parfois même plus du tout. De tels tubules viennent d'effectuer leur excrétion exocellulaire. Entre les tubules des deux sortes, on trouve des intermédiaires. Si l'on poursuit l'observation, on voit des tubules turgides et à surface lisse passer lentement à la forme festonnée. La striation basale, le relief externe de leurs cellules glandulaires s'accroissent. Dans la zone supra-nucléaire, les granulations zymogènes pâlisent, perdent leurs contours nets, deviennent transparentes et font place à des sortes de vacuoles claires. Ce sont là des grains de proferment qui s'hydratent, probablement sous l'action du liquide vacuolaire formé par le protoplasma inter-granulaire. C'est de ce dernier mouvement que résulte le suc pancréatique actif, qui diffuse immédiatement ensuite dans la lumière glandulaire.

En effet si, comme l'ont fait KÜHNE et LEA, on pousse dans le canal collecteur du pancréas observé vivant une injection de sang de Poulet défibriné, on voit arriver les globules rouges dans la lumière des tubules. Ils y jouent rapidement le rôle d'un excitant de l'excrétion exoglandulaire. Au bout de quelques minutes, un courant de reflux, dû au suc pancréatique excrété en masse, chasse les globules rouges vers les canaux collecteurs. Ceux qui, parmi ces globules, n'ont pas été balayés ou qui se sont engagés entre les têtes des cellules glandulaires

dulaires devenues piriformes, sont rapidement digérés par la trypsine. Ils sont souvent aussi pris par groupes et digérés en bloc. On les voit dans la lumière des tubules former une masse informe d'un rouge sombre, renfermant des noyaux. En revanche, quelques globules sanguins peuvent s'engager entre les cellules jusqu'au voisinage de leur base. Ils y restent alors emprisonnés; et KÜHNE et LEA ont constaté qu'au bout d'un jour tout entier, ils n'ont pas encore été digérés. Le travail clôtural de la cellule glandulaire, celui qui se passe sur son pôle libre au moment de l'excrétion exo-glandulaire et qui consiste dans la solubilisation des granulations zymogènes, donne donc seul naissance au suc pancréatique actif, ici comme dans l'estomac pour le suc gastrique, comme dans le foie pour la bile.

Dans l'exécution du mouvement d'excrétion exoglandulaire, les cellules pancréatiques prennent une part active. Elles élaborent le liquide qui gonfle, mobilise, puis dissout et rend diffusible vers la lumière le proferment élaboré, durant les périodes de repos, par le jeu de l'activité sécrétoire du mode zymogène. En se vidant, elles reviennent sur elles-mêmes, changent de forme et se plissent comme des outres à demi désempies. Je n'ai pas trouvé jusqu'ici le moyen de mettre en évidence, d'une façon certaine, leurs vacuoles et conséquemment d'étudier dans ses détails leur mouvement vacuolaire. Sur le vivant, leur protoplasma est trop réfringent. Il en est de même après fixation par l'acide osmique. En revanche, la fixation brusque par une solution concentrée de sublimé fait apparaître des vacuoles en dehors des grains de zymogène et dans la zone infra-nucléaire; mais je ne puis assurer que celles-ci ne soient pas des productions artificielles.

D'autre part, pour amener le festonnement si accusé des tubules sécréteurs, il n'y a plus ici de paniers de fibres musculaires lisses comme dans les glandes tubuleuses de l'estomac. Je discuterai plus loin la question de savoir s'il ne faut pas invoquer un autre mécanisme de cette expression méthodique, énergique, observée par KÜHNE et LEA et retrouvée depuis par tous les histologistes expérimentateurs qui ont repris la question.

Ciment inter-cellulaire des cellules glandulaires du pancréas. — On vient de voir qu'en opérant leur excrétion exocellulaire, les cellules pancréatiques changent de forme. Leurs pôles libres se dégagent, chacun comme une petite tête faisant saillie dans la lumière glandulaire : tête entourée d'une sorte de prolongement de la lumière s'avancant presque jusqu'à hauteur du noyau. Le dégagement a donc lieu dans les limites de la zone supra-nucléaire, zymogène. On verra plus loin que c'est aussi dans ces limites que s'étendent les canalicules de LANGERHANS, prolongements de la lumière. Les zones infra-nucléaires, par contre, ne se dégagent jamais. Entre les cellules con-

sécutives, on voit seulement alors un espace clair à double contour; tandis que sur les tubules turgides, en charge, on ne voit point de limites précises : si bien que l'épithélium forme en apparence un tout « optiquement continu » (HEIDENHAIN). Certains histologistes ont conclu de là qu'entre les plans-côtés des cellules pancréatiques il n'y a point de ciment, mais de la lymphe (KÜHNE et LEA). ZELLER (1) a, d'autre part, constaté qu'entre ces plans-côtés passe le carmin d'indigo injecté dans le sang sur le vivant. C'est ici, comme dans le foie, la méthode de l'argent qui résoudra la question. Si l'on imprègne de nitrate d'argent la surface du pancréas du Poulet, le plus grand nombre de tubules se présente en vue longitudinale. On peut donc voir sur le plein du tubule la ligne d'insertion basale des cellules glandulaires, et, sur leurs bords, la coupe optique du revêtement épithélial suivant toute son épaisseur. On reconnaît dès lors facilement que, sur leurs pôles d'insertion, toutes les cellules pancréatiques sont unies par un ciment continu (fig. 919) à traits polygonaux réguliers dessinés par l'argent (sauf sur les points de pénétration des tiges centro-acineuses dont je parlerai plus loin). Mais les traits de ciment qui s'élèvent de là entre les plans-côtés sont courts. Pour la plupart, ils n'atteignent pas la hauteur du noyau. Quand l'imprégnation est forte, on ne voit pas de dessin épithélial répondant à l'union des cellules sur la ligne de leurs pôles libres. Il en faut conclure, à mon sens, non pas qu'il n'y a point de ciment entre les plans côtés, mais bien qu'il s'agit ici encore d'un ciment interstitiel mou, extensible, dans lequel le carmin d'indigo peut diffuser et des globules rouges du sang injecté sous pression s'engager. Le ciment polaire, de charpente et véritablement unitif, n'existe que sur la ligne d'insertion basale, avec des relèvements de petite étendue entre les pieds des cellules consécutives.

Les cellules centro-acineuses et les cellules basales. — Le pancréas diffère de toutes les autres glandes que nous connaissons par l'existence, non plus exceptionnelle et douteuse mais bien ici régulière et systématique, d'une formation spéciale occupant l'axe des tubules, des diverticules et des culs-de-sac sécréteurs : les *cellules centro-acineuses de Langerhans*.

Ce sont des cellules d'une délicatesse extrême, rameuses, présentant un noyau plat comme celui des endothéliums et prenant, comme ce dernier et le noyau des cellules fixes du tissu conjonctif, énergiquement les matières colorantes : carmin, hématoxyline, purpurine. On voit ces noyaux minces, de profil, étalés sur la ligne des pôles libres des cellules glandulaires dans les tubules pancréatiques sectionnés en long. Ils se succèdent de distance en distance, faisant relief sur l'un ou l'autre bord de l'étroite lumière, reliés par des sortes de

(1) ZELLER, *Arch. de Virchow*, Bd. LXXIII.

pellicules protoplasmiques fenêtrées qui se poursuivent, sur les coupes, entre eux comme des lignes. Ce système de cellules centro-acineuses s'étend partout, le long des bifurcations successives des tubes sécréteurs, de leur origine à leurs culs-de-sac terminaux et latéraux. Si, comme l'ont fait LANGERHANS puis SAVIOTTI, l'on dégage ces cellules par une dissociation ménagée, on met en liberté des corps cellulaires lamelliformes, à prolongements lamelleux aussi, hyalins, pelliculaires, fenêtrés, arborisés et anastomotiques entre eux comme ceux des cellules fixes du tissu conjonctif lâche. Les cellules centro-acineuses répondant aux points de bifurcation envoient leurs expansions dans les trois sens. Enfin, elles émettent des prolongements s'engageant dans l'épaisseur de l'épithélium glandulaire, entre les plans-côtés des cellules pancréatiques, comme l'a figuré le premier SAVIOTTI. J'ai observé de mon côté un autre fait tout aussi intéressant : c'est que certaines cellules centro-acineuses sont elles-mêmes engagées dans le rang des cellules glandulaires. Elles envoient alors des prolongements en deux sens. Les uns rejoignent ceux de leurs similaires bordant la lumière glandulaire ; les autres rejoignent, au pourtour du tube, la ligne des *cellules basales* (fig. 920).

Ces cellules basales occupent sensiblement, sous la ligne des pieds d'insertion des cellules pancréatiques, la position bien connue des « cellules en panier » de BOLL des glandes salivaires. Toutefois BOLL, en les décrivant pour la première fois (1), reconnut d'emblée qu'elles ne sont pas identiques aux cellules en panier tout à fait typiques, telles que celles de la sous-maxillaire ou de la lacrymale. Je n'ai moi-même jamais réussi à dégager des cellules en panier au pourtour des tubules pancréatiques. Ceux-ci sont comparables, à ce point de vue comme à beaucoup d'autres, aux cordons de Remak d'un foie tubulé. A leur périphérie, ils se limitent simplement par une ligne basale. En revanche, les cellules basales, qui doublent cette ligne, sont en relations avec les cellules rameuses du tissu conjonctif rétiforme qui, parti de la paroi des vaisseaux, constitue le stroma général du lobule cunéiforme. A ce point de vue, PODWYSSOTSKI (2) a entièrement confirmé mes premières observations. Certaines cellules basales ont leur corps protoplasmique disposé en une sorte de coin (*Keilzellen*) rentrant dans la ligne des cellules glandulaires. Du sommet de ce coin engagé dans l'épithélium, partent des prolongements membraniformes ou filiformes qui rejoignent ceux des cellules centro-acineuses, soit elles-mêmes engagées dans l'épaisseur de

(1) F. BOLL, Die Binde substanz der Drüsen (*Archiv. für mikroskopische Anatomie*, p. 335, 1869).

(2) W. PODWYSSOTSKI, Beiträge zur Kenntniss des feineren Baues der Bauchspeicheldrüse (*Arch. für mikroskopische Anatomie*, t. XXI, p. 765, 1882).

l'épithélium sécréteur, soit tendues dans son axe, doublant sa lumière et y formant une fine tige centro-acineuse. De la base du coin partent d'autres prolongements anastomotiques de ceux des cellules basales formant un filet autour du tubule : cellules basales qui elles-mêmes sont anastomotiques des cellules rameuses du stroma conjonctif lié aux vaisseaux sanguins qui occupent l'axe de ses mailles réti-

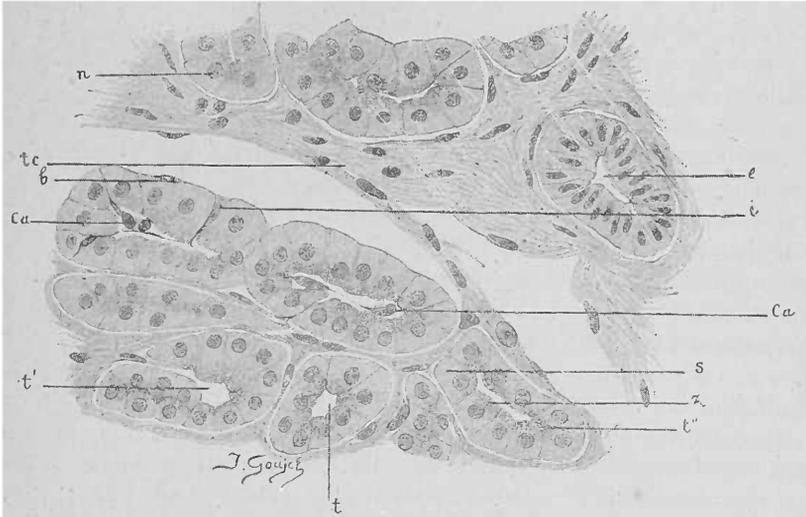


FIG. 920. — Coupe du pancréas du Chien sur les limites de deux lobules cunéiformes adjacents entre eux. Fixation par l'alcool absolu. Coloration au picrocarminate. Conservation dans la glycérine. — (Ocul. 1, obj. 7 de Véricq, chambre claire.)

n, noyau des cellules glandulaires des tubes sécréteurs pancréatiques ; — *z*, zone supra-nucléaire, remplie de grains de zymogène, des cellules glandulaires ; — *s*, zone infra-nucléaire, striée, de ces mêmes cellules ; — *n*, cellules basales ; — *ca*, *ca*, cellules centro-acineuses ; — *t*, lumière glandulaire d'un tube coupé en travers ; — *t'* lumière glandulaire d'un tube coupé obliquement ; — *t'*, lumière glandulaire d'un tube qui s'est fendu sur le point où il était abordé et pénétré par une cellule interstitielle partie du tissu conjonctif, et telle que celle qu'on voit se continuer dans l'un des tubes avec les cellules centro-acineuses *ca* ; — *e*, canal excréteur coupé en travers ; — *tc*, tissu conjonctif péri-lobulaire et inter-lobulaire.

formes. Les cellules centro-acineuses et les cellules basales font donc partie d'une seule et même formation, qui à la fois enveloppe, pénètre le tubule, se relie aux parois vasculaires, et constitue de la sorte un vaste système enveloppant et cloisonnant. Avant moi VON EBNER(1), dès 1872, avait d'ailleurs fait voir que les prolongements des cellules centro-acineuses s'engagent entre les plans-côtés des cellules pancréatiques, pour se continuer avec un réseau les entourant à leur périphérie, et qu'il considéra le premier comme formé par du tissu conjonctif.

(1) V. VON EBNER, Ueber die Anfänge der Speichelgänge in den Alveolen der Speicheldrüsen (*Arch. f. mikr. Anatomie*, t. VIII, p. 481, 1872).

En regard de l'opinion d'EBNER, qui est aussi la mienne, et celle de PODWYSSOTSKI, il y en a une autre bien différente et qui est en même temps la plus ancienne, puisque c'est celle de P LANGERHANS et de son élève SAVIOTTI. Les cellules centro-acineuses ne seraient autre chose que des cellules épithéliales continuant, dans chaque tube sécréteur, le revêtement des fins canaux excréteurs tout le long de sa lumière, et amenées là comme par une sorte de refoulement. LANGERHANS pensait d'abord que la lumière du tubule sécréteur est entourée entièrement par ces cellules devenues très minces et fondues en une lame pelliculaire, doublant les pôles libres des cellules glandulaires. SAVIOTTI conclut, au contraire, qu'il s'agit d'une assise fenêtrée; LAGUESSE, de son côté, admet la nature épithéliale des cellules centro-acineuses en s'appuyant sur une donnée embryologique intéressante. Il a vu, chez les embryons de Truite, une double assise épithéliale entre la périphérie et la lumière des tubes sécréteurs du pancréas, et la plus interne évoluer sous forme d'une rangée centro-acineuse de cellules fusiformes. Il y aurait, dans cette conception, un dédoublement de l'épithélium primitif en deux formations, l'une de sécrétion à la périphérie du tubule, l'autre de simple revêtement et de limitation des voies d'excrétion à son centre.

Cette conception de la nature épithéliale des cellules centro-acineuse, doit être discutée sérieusement; car elle a été formulée, puis adoptée par des histologistes nombreux et de grande valeur. A son appui, l'on peut même invoquer une disposition très remarquable, facile à observer dans le foie de l'Helix (*H. pomatia*), glande qui joue probablement, chez les gastéropodes pulmonés, le double rôle du foie et du pancréas. Il s'agit d'une glande tubuleuse admirablement ramifiée (ou plutôt tubulo-acineuse), dont les branches de végétation sont commandées par des canaux excréteurs très nettement différenciés, revêtus d'un simple rang de belles cellules épithéliales cylindriques à cils vibratiles. C'est le mouvement ciliaire qui, ici, détermine le transfert au dehors du produit sécrété. A l'union du canal excréteur avec les tubes sécréteurs qui se divisent et se subdivisent ensuite, cet épithélium cesse net d'exister. Mais c'est pour reparaître, au niveau des éperons de bifurcation des tubules, sous forme d'une rangée de cellules ciliées basses, que semblent souvent doubler des groupes de cellules glandulaires. C'est donc là encore, on le voit, un prolongement de l'épithélium des canaux excréteurs dans certaines régions des cavités glandulaires. La raison physiologique de ce prolongement est d'ailleurs évidente ici, et en rapport direct avec la continuation du mouvement d'excrétion aux confluent des tubes sécréteurs. Partant de là, et aussi de la conception des « paniers de Boll », telle que je l'ai indiquée plus haut (voy. t. II, p. 145), c'est-à-dire en les supposant doués très probablement de la contractilité du mode myo-

épithélial, je me suis demandé si l'ensemble des cellules centro-acineuses et des cellules basales — ensemble constituant un rets cloisonnant l'épithélium sécréteur — ne pourrait pas être ramené, lui aussi, à la signification myo-épithéliale et constituer l'instrument actif de l'expression des cellules glandulaires et du festonnement des tubules, observés par KÜHNE et LEA dans la période de fonctionnement du pancréas ?

Mais cela posé, il faut remarquer que le système des cellules basales n'a, comme l'a fait remarquer BOLL, de commun avec celui des paniers que sa constitution rameuse. D'autre part (ce qui est beaucoup plus important), il est à la fois continu avec les cellules centro-acineuses et avec le réseau des cellules fixes du tissu conjonctif. Il en faut forcément conclure que les deux font partie d'une seule et même formation, et que celle-ci est de signification conjonctive. Il faut aussi admettre que la glande a été remaniée et son épithélium pénétré, non plus ici par les vaisseaux sanguins comme dans le foie, mais par une formation connective amenée par ceux-ci et, comme nous l'allons voir, dirigée également par eux quant à son sens de pénétration dans les parties épithéliales de la glande.

Rapports des tubes sécréteurs avec les vaisseaux sanguins. — Cordons pseudo-aciniques. — Comme dans le parenchyme d'un foie tubulé, tous les espaces inter-tubulaires du pancréas sont occupés par des vaisseaux sanguins. Seulement, ceux-ci sont bipolaires artérioveineux et non plus bipolaires veineux. Le pancréas, demeuré en dehors de la sphère de végétation vasculaire dérivée des veines vitel-lines, reste aussi vascularisé sur le type ordinaire.

Quand on pratique une coupe un peu épaisse d'un pancréas, de Poulet par exemple, dont les vaisseaux sanguins ont été bien injectés par une masse à la gélatine et au carmin, on peut reconnaître d'emblée qu'ils ont exercé sur les tubes sécréteurs une *action ordonnatrice* remarquable. Le réseau des capillaires issu des artères de distribution, puis des petites artères, ne suit pas servilement ces tubes comme dans les glandes de Brunner en les enveloppant d'un rets individuel. Les capillaires filent par séries qui restent parallèles, bien qu'elles changent souvent de direction et de plan. Les traits parallèles sont reliés par des capillaires transversaux qui les font communiquer entre eux dans une même série et de série à série; de façon que tous, en fin de compte, communiquent entre eux dans un même lobule. Chemin faisant, ces séries de capillaires adoptent au passage, pour les vasculariser, des tubules pancréatiques issus de branches de végétation glandulaires très diverses et se présentant à l'embrassement des vaisseaux suivant des sens très différents. Dans toute l'étendue du trajet du tubule où cet embrassement a lieu, ce tubule est lié étroitement aux vaisseaux parallèles : il fait corps avec

eux et ne peut en être séparé. L'ensemble des portions de tubules ainsi associées et des vaisseaux sanguins à marche individuelle et parallèle, dessine au sein du lobule ce que j'ai appelé autrefois les *cordons pseudo-aciniques*.

Dans le cordon pseudo-acinique, les éléments glandulaires sont ordonnés par rapport à la marche des vaisseaux et se sont pliés à la loi de végétation propre qui régit ceux-ci. Il représente dans le lobule une unité particulière, dans laquelle l'élément vasculaire règle l'agmination des éléments glandulaires par rapport à lui. Tel, dans le foie lobulé, un capillaire radié desservi sur son parcours par des cellules hépatiques empruntées à une série de travées différentes, dont les lumières glandulaires (canalicules biliaires) n'ont pas pour cela perdu leur direction propre, qui est celle de la branche de végétation glandulaire que termine la travée. Le cordon pseudo-acinique représente donc l'unité ou formation première du pancréas sanguin, répondant à sa sécrétion interne. Les tubules sécréteurs pancréatiques, considérés en dehors des cordons pseudo-aciniques, répondent de leur côté aux unités glandulaires prises au point de vue de la sécrétion externe, à débit intestinal, du pancréas : c'est-à-dire à la sécrétion du suc pancréatique. Pas plus, d'ailleurs, que dans le foie lobulé, on ne peut ici séparer l'unité vasculaire, pancréatique sanguine, de l'unité glandulaire, pancréatique intestinale. Elles sont liées ensemble : et c'est là ce qui fait du lobule cunéiforme un îlot individualisé d'une glande conglobée.

Il est facile de voir, sur une coupe tangentielle de la surface du pancréas du Poulet imprégnée de nitrate d'argent, que, pour les ordonner par rapport à eux-mêmes, les vaisseaux sanguins ont poussé contre les tubes sécréteurs et les ont ainsi pliés et repliés. Comme aussi c'est à la surface que ce mouvement s'est achevé, c'est là qu'on peut constater que nombre de vaisseaux, qui dépriment les tubules à angle vif, se terminent au fond de la plicature par une extrémité effilée, répondant à une pointe d'accroissement. C'est de ces pointes qu'on voit partir des sortes de bouquets de cellules ou de prolongements cellulaires pénétrant l'épithélium glandulaire et allant rejoindre le système des cellules centro-acineuses. C'est aussi pourquoi j'ai émis, en 1881, l'opinion que les cellules centro-acineuses du pancréas prennent leur origine dans des pointes d'accroissement et ont la signification vestigiaire d'un mouvement de pénétration de la formation épithéliale par les vaisseaux : mouvement demeuré, d'ailleurs, ici abortif, tandis qu'il se poursuit jusqu'au bout dans le foie.

Stroma conjonctif et vasculaire du lobule pancréatique. — Si l'on traite par le pinceau une coupe un peu épaisse du pancréas du Poulet, du Cheval ou du Chien, dont les vaisseaux sanguins ont été complé-

tement injectés par une masse à la gélatine et au carmin, puis qu'on la colore par l'éosine hématoxylique ou l'hématéine et l'éosine, on dégage un stroma rétifforme continu dans toute l'étendue d'un même lobule. Les vaisseaux sanguins occupent l'axe des travées et font absolument corps avec celles-ci, exactement comme dans le tissu réticulé d'un ganglion. Les mailles, arrondies, sont occupées par les tubes sécréteurs. C'est pour cette raison que j'ai autrefois comparé le stroma du lobule cunéiforme à celui des ganglions lymphatiques.

Mais il ne s'agit pas du tout ici de tissu réticulé vrai, ni même d'une forme quelconque du tissu adénoïde. Le stroma est rétifforme, simplement parce que les tubes sécréteurs, un grand nombre de fois branchés en toutes sortes de sens et de plans dans les intervalles des vaisseaux sanguins, sont entourés par ces derniers d'une *paroi fenêtrée*, sur laquelle repose leur épithélium sécréteur et qui les relie aux vaisseaux avec lesquels cette paroi fait corps. Quand on a chassé l'épithélium sans ménagement, on dégage un stroma alvéolaire à travées épaisses, circonscrivant des espaces arrondis occupés par les tubules. Ces espaces ne répondent pas chacun à la section d'un boyau continu limité par une membrane propre, comme dans les sections épaisses d'une glande de Brunner. Ce sont des mailles comparables à celles d'une éponge, à la surface desquelles sont disposées des cellules rameuses du tissu conjonctif reposant sur des travées lamelliformes, transparentes. Par une injection interstitielle du mélange de liquide osmio-picrique et de nitrate d'argent, on se convainc que ces cellules ne dessinent pas un endothélium à la surface des travées. Par un traitement au pinceau très ménagé, ou mieux par l'agitation des coupes sur le diapason, on peut, en outre, aisément reconnaître que les cellules fixes de la surface des travées, répondant pour la plupart aux cellules basales de la périphérie des tubes sécréteurs, se continuent dans l'épaisseur de ceux-ci, puis dans leur axe, avec le système des cellules centro-acineuses. A ce point de vue, je suis entièrement d'accord avec VON EBNER et PODWISSOTSKI. Par contre, je n'ai pu par aucune méthode mettre en évidence la membrane vitrée, anhiste et continue, décrite par SAVIOTTI au pourtour des tubes sécréteurs.

Chaque lobule cunéiforme est, comme le lobule pulmonaire composé, limité par une mince membrane fibreuse, inséparable du parenchyme du lobule. Le tissu conjonctif inter-lobulaire est en revanche d'une extrême laxité ; il est formé par du tissu connectif diffus délicat, parcouru par un petit nombre de vaisseaux sanguins et par les capillaires lymphatiques. Ce tissu connectif inter-lobulaire subit souvent la transformation adipeuse. On voit aussi, chez l'Homme, un certain nombre de vésicules adipeuses à l'intérieur des lobules, comme dans la parotide.

Points folliculaires ou pseudo-follicules : îlots de Langerhans. —

Les îlots particuliers signalés par LANGERHANS au sein du parenchyme pancréatique, puis décrits par moi sous le nom de « points folliculaires (1), ont reçu de PODWISSOTSKI le nom de « pseudo-follicules ». Ils sont, dans le pancréas, des homologues des amas de cellules rondes que j'ai désignées sous ce même nom dans le foie tubulé (voy. p. 1502). Chaque lobule cunéiforme du pancréas de l'Homme, des mammifères et des oiseaux, en contient au moins un. S'il en renferme plusieurs (ce qui est le cas général), chaque point folliculaire répond à un îlot pancréatique et il y en a un parmi eux, ordinairement de plus grande taille, répondant au lobule entier. Comme le montrera le développement histogénétique du pancréas, il s'agit ici en effet de formations particulières liées aux branches de végétation de la glande tubuleuse ramifiée initiale, se formant au niveau des points où celles-ci tendent à constituer des subdivisions glandulaires. Ils sont intimement liés au parenchyme sécréteur; en aucun cas, je ne les ai trouvés limités par une capsule conjonctive continue, telle que celle décrite par KÜHNE.

Les points folliculaires les plus volumineux, les mieux développés et les plus typiques sont ceux du moyen et du petit pancréas du Poulet (voy. fig. 918). Ce sont des pseudo-follicules géants: eux seuls donnent la clef et le type structural de ces formations. Ils tiennent, dans ces deux petites glandes, une place énorme par rapport au parenchyme tubulaire qui les entoure. Ce parenchyme s'est, en effet, pauvrement étendu, tandis que les points folliculaires ont pris leur entier développement. On les voit se succéder presque au contact entre eux dans l'axe de la glande qui, en dehors de cette série axiale, en renferme encore d'autres.

Ce sont des corps arrondis en ovoïdes, parfois même lobés ou jumeaux. Qu'ils soient grands ou petits, et qu'il s'agisse de ceux du petit pancréas du Poulet, qui sont géants, ou de ceux du pancréas du Lapin qui sont de volume réduit, leur forme est commandée par celle de leurs vaisseaux. La disposition générale de ceux-ci rappelle beaucoup celle qu'on observe dans les follicules lymphatiques: c'est de là même que vient le nom que je leur ai donné en 1879. Toutefois, elle est très différente dans le détail et absolument individuelle. — Au point de vue vasculaire, les points folliculaires sont des formations artérielles. D'une artère de distribution allant plus loin, se détache un rameau latéral volumineux et direct pour le point folliculaire. Assez souvent, toutefois, le pseudo-follicule est desservi par des rameaux artériels venant d'artères de distribution différentes. Dans l'un ou l'autre cas, au niveau de son pourtour, l'artériole ou les artérioles afférentes se résolvent en une série d'arcs curvilignes enveloppants et communicants, d'où par-

(1) J. RENAULT, Sur les organes lympho-glandulaires et le pancréas des vertébrés (*C. R. de l'Acad. des Sciences*, p. 247, 1879).

tent vers le centre des capillaires tortueux, très larges, de calibre d'ailleurs irrégulier et présentant souvent des élargissements fusiformes ou latéraux. Mais ces capillaires, au lieu de former des boucles comme au centre d'un follicule lymphatique, se terminent chacun par un petit bouquet pailliforme à anses glomérulées. J'ai constaté dès le début cette disposition sur laquelle ont ensuite insisté KÜHNE et LÉA. Chez le Lapin, le réseau du point folliculaire est typique (fig. 921). Il est en outre aisé de voir que les glomérules terminaux sont constitués, à l'extrémité des capillaires tortueux convergeant vers le centre du pseudo-follicule, par des vaisseaux très élargis, à parois bosselées en même temps que contournées sur elles-mêmes. Souvent, de cette portion glomérulée, se dégage un capillaire récurrent qui rejoint le réseau vasculaire enveloppant. Non moins souvent, la disposition est autre. Le glomérule est formé par un capillaire élargi, bosselé, contourné en crosse et en glomérule, mais *terminal*. C'est un cul-de-sac vasculaire, tel que celui des grands vaisseaux irréguliers et en cul-de-sac de la circulation fœtale. D'autres fois, ce vaisseau s'épanouit en une étoile de bourgeons en cul-de-sac : il n'y a point de capillaire efférent. Le centre du point folliculaire semble donc occupé par un petit système artériel, et *érectile artériel*, il importe de le

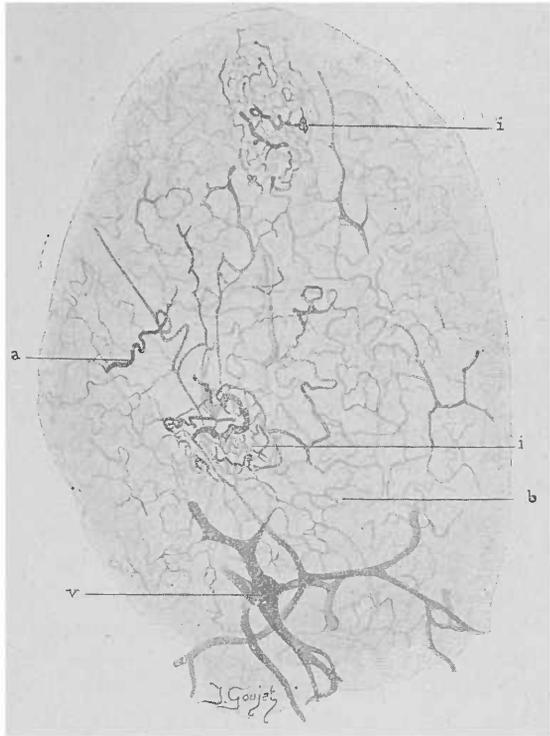


FIG. 921. — Vaisseaux des points pseudo-folliculaires et du parenchyme sécréteur du pancréas du Lapin, injectés avec une masse à la gélatine et au carmin. Conservation dans le baume du Canada. Faible grossissement.

v, vaisseaux artériels de distribution, d'où part l'une des artérioles afférentes du pseudo-follicule inférieur; elle se termine par un large capillaire festonné recevant par son extrémité opposée une autre artériole; — i, i, réseau vasculaire glomérulé de deux pseudo-follicules; — a, artériole destinée au parenchyme pancréatique; — b, capillaires sanguins inter-tubulaires de ce même parenchyme.

spécifier. — Quant aux grands espaces vides indiqués par HARRIS et Gow et répondant probablement à des capillaires géants, je ne les ai jamais retrouvés.

Les veines ne prennent aucune part à la constitution de ce dispositif vasculaire. Du cadre enveloppant de chaque point folliculaire, partent en petit nombre des capillaires qui se jettent dans le réseau vasculaire du parenchyme tubulé. De ce réseau seul naissent les veinules, puis les veines collectrices du lobule.

C'est dans les intervalles des vaisseaux que se placent les cellules claires, délicates et excessivement vulnérables des points pseudo-folliculaires (fig. 922). Quand on les étudie dans ceux du petit et moyen pancréas du Poulet, on voit qu'il s'agit bien ici de cellules épithéliales hautes, claires, que je ne puis mieux comparer qu'à celles de la zone glomérulaire (ou zone des arcs) de la capsule surrénale du Chien. Elles forment également des colonnes, des sortes de rubans ou cordons de cellules étroites s'insérant d'un capillaire radié et glomérulé à l'autre, normalement à leurs parois. Le protoplasma est parcouru, suivant la hauteur de chaque cellule, par une fibrillation délicate, granuleuse. Il ne renferme ni zymogène, ni graisse : l'acide osmique le laisse absolument incolore. De même le picrocarminate, l'hématéine après fixation par l'alcool fort ou les bichromates. Le noyau se colore faiblement. Aussi, dans toutes les préparations, les points pseudo-folliculaires apparaissent d'emblée sous forme de points blancs, opaques à cause de la fine constitution granuleuse de leurs cellules épithéliales. Bref, les points pseudo-folliculaires sont constitués par des cordons ou bandes de cellules épithéliales sinueuses inter-vasculaires, tendues entre les vaisseaux opposés. Il n'y a là ni culs-de-sac, ni lumière, non plus que dans la zone glomérulaire d'une surrénale. Les rapports du pseudo-follicule avec le parenchyme tubulé sont difficiles à saisir, incertains. Dans le grand pancréas du Poulet, les tubules sécréteurs ou plutôt les cordons pseudo-aciniques s'ordonnent en espèces de spirales tout autour des points pseudo-folliculaires. Partout ailleurs, je n'ai trouvé d'autre ordonnance que celle-ci : les tubules abordent le pourtour du point tangentiellement; et on les voit toujours séparés des rubans cellulaires par des cloisons minces du stroma pancréatique concourant à former d'un côté la charpente du tubule, de l'autre celle du pseudo-follicule.

Dans le grand pancréas du Poulet, dans le pancréas du Chien, du Cheval, du Lapin, etc, les points folliculaires tiennent beaucoup moins de place. Leur charpente vasculaire est tout aussi typique. Leurs cellules, très délicates, essentiellement vulnérables, se montrent souvent altérées, vacuolées, réduites à des amas de cellules rondes. Cette apparence a conduit K^UHNE et LÉA à en faire de véritables petits

follicules clos, lymphatiques. Il est aujourd'hui bien aisé, ne fût-ce que par les caractères des noyaux, de s'assurer qu'il ne s'agit nullement là de cellules lymphatiques. Toutefois, l'erreur pourrait être

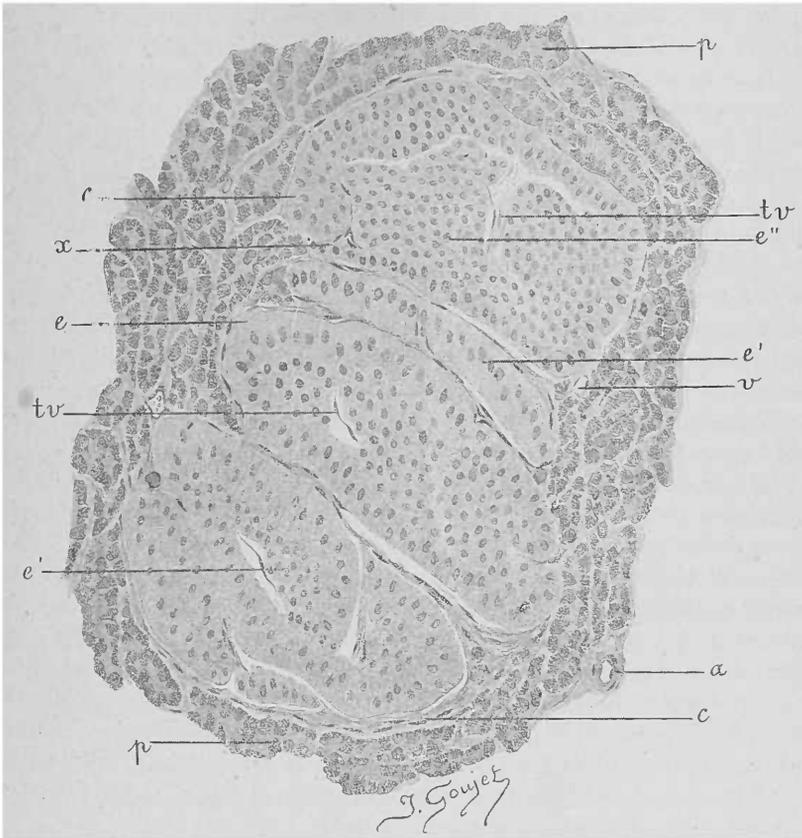


FIG. 922. — Pseudo-follicules (îlots de Langerhans) du petit pancréas du Poulet. Fixation par l'alcool absolu. Coloration des coupes au picocarminé. Conservation dans la glycérine picocarminée. — (Ocul. 1, obj. 6 de Nachet, chambre claire.)

e, e, épithélium des cordons pseudo-folliculaires dont les cellules sont vues de profil; — *e*, épithélium d'un ruban pseudo-folliculaire, dont les cellules s'insèrent d'un capillaire glomérulé à l'autre en formant sur ce point une seule assise; — *e', e''*, cellules épithéliales des cordons folliculaires vues de front; — *tv, tv*, travées vasculaires pénétrant les pseudo-follicules et les subdivisant en rubans de cellules; — *x*, coin pénétrant d'une travée; — *a*, coupe en travers d'une artériole; — *v*, coupe transversale d'une veinule; — *c*, tissu conjonctif perifolliculaire; — *p, p* cordons pseudo-aciniques formés par les tubules sécréteurs ordinaires du pancréas.

faite à l'examen superficiel de certains points pseudo-folliculaires de petite taille, situés au voisinage de la surface du petit et moyen pancréas du Poulet. Ils sont alors en voie d'atrophie et envahis par de nombreuses cellules lymphatiques.

Il résulte de la description précédente, que les points folliculaires

atteignent le maximum de leur développement dans les pancréas dont les tubules sécréteurs sont, au contraire, réduits en nombre et en étendue. Morphologiquement, ils répondent à des îlots de la glande où le remaniement par les vaisseaux sanguins a été complet : ceux-ci ayant pénétré l'épithélium et l'ayant réduit à des rangées cellulaires uniques inter-vasculaires, para-épithéliales. Ils ont acquis de ce chef l'organisation des glandes vasculaires sanguines, dont la surrénale est le type. A ce point de vue, l'opinion de LAGUESSE (1) qui fait des pseudo-follicules des points spécialement dévolus à la sécrétion interne du pancréas, a sa raison d'être. Mais il ne s'agit certainement pas ici de la sécrétion interne ayant acquis son type définitif. En effet, dans les pancréas adultes, comme dans le grand pancréas du Poulet dont le rôle fonctionnel est prépondérant, les points pseudo-folliculaires tiennent une place moins importante que dans le pancréas fœtal et les petit et moyen pancréas, et ils présentent une organisation simplifiée, bien que leur nombre ait augmenté.

Toutefois, on ne saurait admettre avec DOGIEL (2) qu'il s'agit d'îlots de la glande répondant à des points épuisés, en voie de disparition par métamorphose grasseuse. Je suis porté à considérer les pseudo-follicules comme des formations, absolument régulières et à fonctionnement constant, du pancréas des vertébrés supérieurs. Seulement, leur rôle physiologique paraît avoir été plus actif dans la période du développement qu'il ne l'est demeuré dans l'état adulte, tout comme il arrive pour la thyroïde ou la glande pituitaire par exemple. L'histogénèse du pancréas nous montrera, en effet, que les points folliculaires se développent les premiers, et avec tous leurs caractères essentiels, dans des lobules de la glande qu'on peut même considérer comme provisoires. Ceci met hors de doute tout à la fois et leur importance morphologique, et celle de leur rôle fonctionnel initial, encore que ce dernier nous demeure totalement inconnu.

§ 2. — VOIES ET CANAUX PANCRÉATIQUES.

Comme dans toutes les glandes vraies, l'épithélium sécréteur limite, dans l'axe de chaque tubule pancréatique, une lumière glandulaire centrale. La seule différence est qu'ici cette lumière est tapissée, d'une façon discontinue, par le rets des expansions membraniformes des cellules centro-acineuses qui la doublent, ou bien qu'elle est partiellement occupée par les tiges centro-acineuses d'où

(1) LAGUESSE, *C. R. de la Société de biologie*, 26 oct. 1895, p. 699.

(2) DOGIEL, zur frage über die ausführungsgänge des Pancreas des Menschen (*arch. f. anat. und Entwickl.* 1893).

rayonnent ces mêmes cellules. Il en résulte que la lumière glandulaire est très étroite, aussi réduite que dans un foie tubulé d'Ammocète, par exemple. En dehors de là, elle se continue d'une part dans tous les culs-de-sac allongés répondant à une même branche de végétation, et d'autre part avec la lumière des canaux excréteurs intra-lobulaires qui commandent cette branche. Les canaux intra-lobulaires se continuent eux mêmes avec les canaux excréteurs inter-lobulaires, ceux-ci avec les canaux collecteurs. Ainsi sont constituées les « voies pancréatiques », homologues des « voies biliaires ».

Lumière glandulaire et canalicules radiés de Langerhans. — LANGERHANS démontra en outre (1869), que l'homologie est parfaite entre les voies pancréatiques et les voies biliaires. En poussant dans le canal pancréatique du Lapin un mélange de glycérine et de bleu de Prusse soluble, il vit en effet (1) la masse remplir la lumière centrale, puis pénétrer au delà dans les intervalles des cellules glandulaires, pour y remplir des diverticules en doigt de gant, disposés radiairement et terminés par une petite dilatation ampullaire. On retrouve donc ici tout à fait la même disposition que dans le foie tubulé : il existe des canalicules pancréatiques tout comme des canalicules biliaires capillaires. LANGERHANS constata d'emblée que les diverticules radiés de la lumière, engagés entre les plans-côtés des cellules pancréatiques, s'arrêtent tous à mi-hauteur de celles-ci. SAVIOTTI, d'autre part (2), à l'aide d'injections en apparence plus complètes, développa, au delà des *canalicules radiés de Langerhans*, sur tout le pourtour des cellules glandulaires et en particulier sur leur ligne de base, des espaces nouveaux continus avec les premiers, anastomotiques entre eux de pourtour de cellule à pourtour de cellule. Ils formaient de la sorte, au sein de l'épithélium glandulaire de chaque tubule et de ses subdivisions, un réseau intra-épithélial et péri-cellulaire général. C'est le *réseau canaliculaire de Saviotti* dont l'existence a été admise par tous les classiques, mais dont en revanche la réalité objective est absolument contestable.

En effet, RAMÓN Y CAJAL et CL. SALA ont mis en lumière un fait très intéressant et nouveau : c'est à savoir que le contenu des canaux biliaires et des canaux pancréatiques capillaires se réduit avec élection par la méthode du chromate d'argent, de façon à dessiner exactement en noir, comme par une injection naturelle, la lumière glandulaire et ses expansions les plus délicates développées dans leur forme exacte. Dans ces conditions, le système des canalicules radiés de Langerhans

(1) P. LANGERHANS, *Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Bauchspeicheldrüse* (Dissert. inaug., Berlin, 1869).

(2) SAVIOTTI, *Untersuchungen über den feineren Bau des Pankreas* (*Arch. f. mikroskopische Anatomie*, t. V, 1869).

peut être mis en évidence constamment dans les culs-de-sac pancréatiques des divers vertébrés. La lumière centrale file dans l'axe de chaque tubule, portant, ainsi qu'une branche ses ramuscules et ses bourgeons, les diverticules inter-cellulaires. Ceux-ci finissent par de petits renflements, disposés à leur terminaison ou latéralement sur leur court trajet comme les grains d'une grappe. Les cellules glandulaires sont très faiblement colorées; on peut reconnaître pourtant que les diverticules ne dépassent pas la zone supra-nucléaire occupée par les grains de zymogène. Du réseau canaliculaire de Saviotti, il n'y en a pas trace au delà. Ces résultats ont été entièrement confirmés par LASERSTEIN(1) chez la Grenouille, et par DOGIEL(2) sur le pancréas de l'Homme. LAGUESSE, enfin, en fixant net par l'acide osmique en solution de 1 à 10 pour 100 de très petits fragments du pancréas en pleine activité, a vu tout le système des canalicules de Langerhans ménagé en clair, avec ses fins ramuscules et ses petites ampoules terminales(3).

Le réseau anastomotique et péricellulaire de Saviotti est en effet dû à un artifice de préparation. Si l'on suit, comme l'ont fait KÜHNE et LEA, la pénétration de l'injection de bleu de Berlin sous le microscope dans le pancréas foliacé du Lapin, on constate en effet que le liquide remplit d'abord la lumière, puis les canalicules radiés de Langerhans. Il distend ceux-ci et dessine leurs bourgeons latéraux et terminaux, répondant à leurs doigts de gant clos engagés dans l'intervalle des cellules. Puis, brusquement, un point du système se renfle, éclate, et des lames colorées se répandent entre les cellules glandulaires. La coupe optique de ces lames répond à des prismes et non plus à de fins canaux. Bref, le liquide a diffusé entre les cellules, en disloquant le ciment mou, interstitiel, dont j'ai parlé plus haut et qui occupe leurs plans-côtés à partir du pôle d'insertion jusqu'à hauteur du noyau. C'est d'ailleurs la connaissance de ce ciment qui seule peut conduire à trancher la question. Les cellules pancréatiques ne tiennent entre elles solidement que sur leur ligne de base. Là seulement, existe le ciment polaire de charpente et réduisant régulièrement le nitrate d'argent. Plus haut, jusqu'au noyau et un peu au-dessus, règne le ciment mou, interstitiel. Les sommets des cellules glandulaires et toute leur région supra-nucléaire zymogène, destinée à un développement variable, sont libres à la façon de petites têtes, probablement entre les mailles du rets des minces cellules centro-acineuses. Telle la cellule glandulaire si intéressante, pédiculée et piriforme, d'une glande de Harder du Lapin. C'est entre les parties libres, dévelop-

(1) LASERSTEIN, Ueber die Anfänge der Absonderungswege in den Speichel drüsen und im Pankreas (*Arch. f. die gesammte Physiologie*, 1893).

(2) DOGIEL, *Loco citato*.

(3) LAGUESSE, *Loco citato*.

pables, turgides variablement des cellules pancréatiques, que se trouvent engagés ou plutôt sont interceptés les prolongements de la lumière centrale répondant aux canalicules radiés de Langerhans. Ces doigts de gant, confluant au ciment mou et très élastique unissant à partir du noyau les plans-côtés des cellules jusqu'au voisinage de leur base, peuvent aisément développer leur lumière et leurs ampoules quand la sécrétion pancréatique acquiert son maximum d'activité. Ceci explique très bien les observations de LAGUESSE rappelées un peu plus haut, et d'autre part celles de KÜHNE et LEA, de PODWYSSOTSKI, qui pensaient qu'entre les plans-côtés des cellules, dans toute la hauteur de la zone supra-nucléaire, il n'existe qu'un plasma liquide qu'ils considéraient comme de la lymphe en voie d'issue par ce chemin vers la lumière centrale. Tout ce dispositif mouvant de l'épithélium sécréteur est, d'autre part, cloisonné par le système des cellules centro-acineuses interstitielles qui, à ce point de vue, apparaît comme jouant ici un rôle important : celui d'une véritable formation de soutien.

Canaux pancréatiques intra-lobulaires. — J'ai déjà dit qu'ils sont de deux ordres. Les uns, ressemblant absolument à des veines, sont tapissés par un épithélium plat, à cellules légèrement imbriquées les unes sur les autres, et reposant sur une mince paroi propre. Ils reçoivent le produit de sécrétion et continuent la lumière chacun d'une branche terminale de végétation de la glande, formée de tubules ou de culs-de-sac plus ou moins allongés (ex. Lapin, Rat, Hérisson), branchés les uns sur les autres. Au sein du lobule cunéiforme, et le plus ordinairement non loin d'un point folliculaire, ces canaux, réunis par séries sans avoir changé de type, abordent d'autres canaux qui les résument et répondent chacun à un îlot pancréatique. Ce sont des conduits à lumière large déjà, de section régulièrement arrondie, limités par une mince paroi conjonctive. Leur épithélium est formé de cellules prismatiques ou cylindriques basses, à protoplasma granuleux, mais ne renfermant point de granulations zymogènes. Ils se continuent eux-mêmes avec le canal excréteur inter-lobulaire qui pédiculise le lobule cunéiforme.

Canaux pancréatiques inter-lobulaires et canaux collecteurs. — Tout jusqu'ici dans le pancréas des vertébrés a eu une grande fixité, si l'on met à part la façon variable dont s'allongent en tubules les canaux sécréteurs branchés les uns sur les autres. Avec les canaux excréteurs inter-lobulaires et collecteurs, la variabilité commence.

Chez le Chien (fig. 924), le Cheval, et aussi chez l'Homme, les canaux pancréatiques inter-lobulaires occupent, avec les vaisseaux sanguins de distribution (artères et veines), des bandes de tissu conjonctif modelé qu'on rencontre de distance en distance et sectionnées sur les coupes de diverses manières dans les intervalles des lobules cunéiformes. Au sein de ces bandes, les canaux excréteurs sont consti-

tués par une paroi connective propre tapissée par un épithélium cylindrique, dont les cellules sont disposées sur une seule rangée et présentent sur leur pôle libre un mince plateau. Entre les cellules cylindriques complètement développées, on trouve un grand nombre de cellules jeunes. Il en résulte que tous les noyaux ne sont pas à la même hauteur dans la rangée épithéliale. Celle-ci ne renferme pas de cellules caliciformes. Les cellules cylindriques ne ressemblent

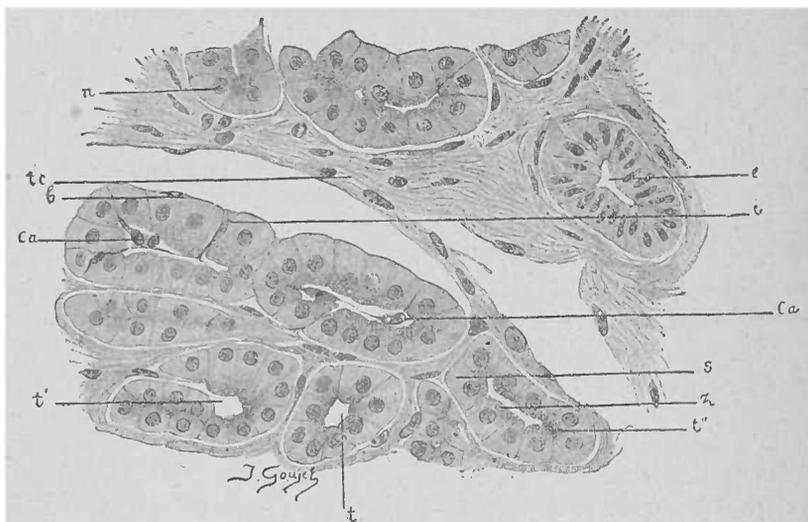


FIG. 923. — Coupe du pancréas du Chien sur les limites de deux lobules cunéiformes adjacents entre eux. Fixation par l'alcool absolu. Coloration au picrocarminate. Conservation dans la glycérine. — (Ocul. 1, obj. 7 de Véricq, chambre claire.)

n, noyau des cellules glandulaires des tubes sécréteurs pancréatiques; — *z*, zone supra-nucléaire, remplie de grains de zymogène, des cellules glandulaires; — *s*, zone infra-nucléaire, striée, de ces mêmes cellules; — *b*, cellules basales; — *ca, ca*, cellules centro-acineuses; — *t*, lumière glandulaire d'un tube coupé en travers; — *t'* lumière glandulaire d'un tube coupé obliquement; — *t''*, lumière glandulaire d'un tube qui s'est fendu sur le point où il était abordé et pénétré par une cellule interstitielle partie du tissu conjonctif, et telle que celle qu'on voit se continuer dans l'un des tubes avec les cellules centro-acineuses *ca*; — *e*, canal excréteur coupé en travers; — *tc*, tissu conjonctif péri-lobulaire et inter-lobulaire.

pas à celles des canaux inter-lobulaires des glandes salivaires. Elles sont granuleuses, et leur zone infra-nucléaire est dépourvue de striation chez le Chien, contrairement à l'assertion de SAVIOTTI et de TERASKIEWICZ (1). — En se réunissant les uns aux autres, de façon à résumer un nombre variable de lobules cunéiformes, les canaux inter-lobulaires forment les branches latérales du canal pancréatique

(1) TERASKIEWICZ, *Sur l'histologie des glandes muqueuses, séreuses, salivaires et du pancréas* (Travaux des laboratoires de la Faculté de médecine de Varsovie [en russe], 1875).

collecteur ou de l'azygos, quand ce dernier existe comme chez l'Homme. Leur paroi ne renferme pas de muscles lisses.

Le canal pancréatique collecteur présente, chez l'Homme, le Cheval et le Chien, une structure tout à fait comparable à celle des canaux inter-lobulaires. Sur son parcours, on trouve des cryptes renfermés dans l'épaisseur de la paroi et qui ont été découverts par KÖLLIKER. L'épithélium de ces cryptes est considéré par KÖLLIKER comme identique à celui des culs-de-sac pancréatiques. LATSCHENBERGER (1), qui les a retrouvés chez le Bœuf, est du même avis. GIBBES (2), qui les a étudiés chez le Cochon d'Inde, où ils forment un cercle complet autour du pied du canal de Wirsung, les décrit comme des glandes muqueuses. En somme, ce sont là des formations variables, tout comme est aussi variable la nature de l'épithélium qui revêt le canal pancréatique à son origine sur l'intestin. On sait, par exemple, que, tandis que chez le Chien ce canal est tapissé exclusivement de cellules cylindriques jusqu'à son point d'ouverture dans le duodénum, chez le Lapin il est tapissé par des cellules toutes caliciformes. De même, chez le Rat, le canal excréteur est commun sur un long trajet au foie et au pancréas; et il porte comme des fruits de petits lobules pancréatiques tout le long de ce même trajet commun (3).

C'est chez les oiseaux, notamment chez le Poulet, que les canaux pancréatiques collecteurs et leurs branches pédiculisant les lobules cunéiformes prennent le plus d'importance et de complication histologique. Leur paroi, extrêmement épaisse, forme une série de hauts relèvements répondant à des plis longitudinaux. La coupe transversale du canal ressemble à celle d'une bronche inter-lobulaire. La lumière est limitée par un seul rang de cellules cylindriques portant sur leur pôle libre un mince plateau. Dans l'épaisseur des plis, on voit de nombreux vaisseaux sanguins et, en outre, de distance en distance, des amas de cellules lymphatiques répondant à des îlots de tissu réticulé ou même à de petits follicules. Parfois, le sommet d'un pli fait saillie dans la lumière comme un vrai bourgeon lymphatique, revêtu d'épithélium cylindrique. Extérieurement au relief des plis, la paroi renferme une double assise de fibres musculaires lisses, à disposition plexiforme comme dans le cholédoque de l'Homme. Je n'ai pas trouvé les homologues de ces fibres dans le canal de Wirsung, même chez les grands mammifères tels que le Cheval. Chez la plupart des animaux, le débit du suc pancréatique n'est, en réalité, actionné par

(1) LATSCHENBERGER, Ueber den Bau des Pankreas (*C. R. de l'Acad. de Vienne*, t. LXV, p. 192, 1872).

(2) GIBBES, On some points of the minute structure of the pancreas (*Quarterly Journ. of microscopical Science*, p. 183, 1884).

(3) RANVIER, *Journal de micrographie*, t. IX, p. 442, 1885.

aucun appareil musculaire de secours. Il s'opère, par suite, sous forme d'un écoulement lent, commandé simplement par le phénomène de l'excrétion exo-cellulaire, alternatif dans les différents tubules répondant à une même branche glandulaire, et rendu de ce chef continu dans les canaux collecteurs.

§ 3. — VAISSEAUX ET NERFS DU PANCRÉAS

Vaisseaux sanguins pancréatiques. — On sait que le pancréas ne possède pas une artère spéciale, mais emprunte des rameaux artériels à divers vaisseaux : artère splénique, artère hépatique, grande mésentérique. Sa circulation artérielle est donc liée en certaine mesure à celles des organes voisins. La véritable autonomie circulatoire du pancréas provient à la fois de la disposition anastomotique décrite par TESTUT (1) sous le nom de « cercle artériel péri-pancréatique ». C'est de ce cercle, intercepté par le concours de diverses branches artérielles afférentes, que partent les artères de distribution pénétrant dans le pancréas. A l'intérieur de la glande, elles ont entre elles de fréquentes anastomoses et donnent les petites artères destinées à chaque lobule cunéiforme.

Comme l'a bien indiqué KÖLLIKER (2) chez le Lapin, et comme on peut mieux encore le voir sur le pancréas du Poulet bien injecté par une masse à la gélatine et au carmin, la petite artère afférente de chaque lobule se divise en un bouquet d'artérioles qui, elles-mêmes, se résolvent en longs capillaires dans les intervalles des culs-de-sac sécréteurs. Chaque artériole donne, en outre, un rameau direct au point pseudo-folliculaire correspondant. On voit également certains points pseudo-folliculaires recevoir un rameau direct de plusieurs artérioles. Ce sont les plus volumineux et, en général, ceux qui répondent au centre du lobule cunéiforme. Les capillaires sanguins marchent dans le sens de leur végétation propre, sans se lier à la marche d'un tubule sécréteur. Ils se rattachent étroitement les tubules, culs-de-sac, bourgeons latéraux du parenchyme sécréteur, qu'ils rencontrent chemin faisant. Dans leur marche parallèle, ils communiquent entre eux par des anastomoses curvilignes, obliques ou transversales. Leurs séries s'infléchissent dans tous les sens. En somme, le réseau capillaire est continu dans chaque lobule cunéiforme. A l'intérieur du lobule, naissent les capillaires veineux, puis les veinules et les veines, ordinairement

(1) TESTUT, *Traité d'Anatomie humaine*, art. PANCRÉAS.

(2) KÖLLIKER, *Handbuch der Gewebelehre der Menschen* (C. Auflage, Leipzig, 1889, art. PANCREAS).

rement uniques pour chaque rameau artériel et satellites de ce dernier. Le petit réseau capillaire individuel de chaque point pseudo-folliculaire n'a pas de rameau veineux répondant à son rameau artériel direct. Il se distingue de prime abord au milieu du reste, dans les préparations bien injectées, par les caractères très nets et tranchés que j'ai décrits plus haut. On peut aussi voir dans ces préparations que, dans l'aire des lobules, à côté des points pseudo-folliculaires dont le réseau vasculaire est typique et complet, il y en a d'autres qu'on pourrait appeler incomplets. Un rameau direct part d'une artériole, se résout en un demi-cercle, en un quart de cercle ou en des festons irréguliers, ne formant pas de système péri-folliculaire fermé, mais donnant naissance à de courts et larges capillaires hélicins, à culs-de-sac latéraux ou terminaux plus ou moins nombreux. Ces dispositions vasculaires répondent, vérification faite, à des points pseudo-folliculaires abortifs, qui ne sont pas développés ou ont rétrogradé. D'autre part, leur nombre, souvent assez considérable, indique l'importance prise, à un moment donné, par les formations pseudo-folliculaires au sein des lobules pancréatiques (1).

Lymphatiques. — Je ne referai pas ici l'historique de la question. Je rappellerai seulement qu'à l'époque où l'on considérait comme synonymes ces deux termes différents : l'*espace conjonctif* et les *cavités lymphatiques*, GIANNUZZI avait admis qu'entre les culs-de-sac sécréteurs de toute glande et les vaisseaux sanguins, il y avait un espace lymphatique. Cette conception fut naturellement appliquée au pancréas. Or, on sait actuellement que si les espaces conjonctifs sont les chemins des cellules lymphatiques en migration ou réunies sous forme de colonies interstitielles, ils ne sont, en revanche, jamais en conti-

(1) Chaque lobule pancréatique forme, on le voit, une *unité circulatoire* liée à la distribution de l'artère pédiculisant chaque lobule. Cette unité réunit, au point de vue artériel, deux éléments desservis chacun à part, le parenchyme tubulaire et les points pseudo-folliculaires, mais dont le sang en retour s'écoule par des voies veineuses communes. La glande en repos reçoit peu de sang artériel : elle est jaunâtre. Elle se congestionne et devient rosée dans les périodes d'activité, comme l'a démontré CL. BERNARD (*Mémoire sur le Pancréas*, etc.; Supplément aux *C. R. hebdomadaires de l'Académie des Sciences*, t. I, 1856). Dans le pancréas du Lapin dont les îlots pancréatiques fonctionnent alternativement, KÜHNE et LEA ont constaté sur le vivant une foule de petites anémies et d'hyperémies localisées, répondant aux groupes de tubules, les uns turgides, au repos ou achevant de reconstituer leur mise en charge : — leurs vaisseaux forment des aires de circulation minima. Les autres sont festonnés et en voie d'excrétion exoglandulaire : — leurs vaisseaux forment des aires de pleine circulation. Il s'agit, dans ce dernier cas, d'une vaso-dilatation. Les capillaires sont élargis, laissent passer parfois trois globules de front; le sang est rutilant dans les veines comme dans les artères. Cette observation de KÜHNE et LEA est tout à fait en faveur de la manière de voir de RAMÓN Y CAJAL et CL. SALA, qui admettent à l'intérieur du pancréas des petits centres ganglionnaires autonomes.

nuité avec les capillaires lymphatiques. Il faut donc rejeter l'opinion de KLEIN (1) qui décrit dans le pancréas des espaces lymphatiques péri-alvéolaires. D'autant plus que les tubules étant, comme je l'ai montré, liés étroitement et directement aux vaisseaux par le stroma rétifforme, il n'y a, en réalité, autour d'eux aucun espace développable, non plus qu'entre les tubes contournés du rein dans le labyrinthe.

Par la méthode des injections interstitielles d'un mélange de liquide osmio-picrique et de nitrate d'argent, il est facile de voir qu'il n'y a aucun capillaire lymphatique à l'intérieur des lobules cunéiformes du pancréas du Lapin ou du Chien. Les lymphatiques se déploient dans les espaces inter-lobulaires sous forme de grands trajets à paroi purement endothéliale, non valvulés. Ce sont de grands capillaires lymphatiques tout à fait comparables à ceux décrits par CL. REGAUD (2) dans la glande mammaire, et ayant avec les lobules pancréatiques des relations à peu près semblables. A ces capillaires, font suite des troncs collecteurs satellites des vaisseaux sanguins, bien décrits par SAPPEY, et aboutissant respectivement aux quatre groupes de petits ganglions situés, chez l'Homme, au bord supérieur du pancréas, le long de l'artère splénique, vers l'origine de la mésentérique supérieure, au-devant de la tête et de la seconde portion du duodénum, et enfin dans l'épaisseur du repli pancréatico-splénique.

Nerfs du pancréas. — Les nerfs du pancréas émanent surtout du plexus solaire (SAPPEY). Les uns, en petit nombre, viennent directement de ce plexus; les autres viennent de divers plexus satellites des artères qui se distribuent à la glande. La méthode de l'or les met aisément en évidence. Ils pénètrent dans le pancréas en suivant ses vaisseaux et en les entourant de plexus de fibres nerveuses amyéliniques, dont nombre sont motrices vasculaires et se terminent dans la tunique musculuse des artères et des artérioles. A l'aide de l'imprégnation par le bleu de méthylène direct (méthode de DOGIEL), on voit partir de ces nerfs gris, formés de fibres de Remak, des rubans nerveux s'épanouissant en un filet de fibres tout autour de chaque lobule cunéiforme, au sein du tissu conjonctif inter-lobulaire. On peut alors reconnaître que sur les points nodaux de ce plexus, il y a un certain nombre de corps cellulaires différant essentiellement des noyaux satellites des fibres de Remak. Ce sont des cellules nerveuses telles que celles occupant les nœuds d'un plexus fondamental de centre périphérique plexiforme. — LANGERHANS a, en outre, montré qu'il existe, le long

(1) KLEIN, On the lymphatic system and the minute structure of the salivary glands and pancreas (*Quarterly Journal of microscopical Science*, vol. XXII, p. 154, 1882).

(2) CL. REGAUD, Etude histologique sur les vaisseaux lymphatiques de la glande mammaire (*Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, t. XXX, p. 716, 1894).

de ce plexus, une série de petits ganglions dont quelques-uns renferment un nombre considérable de cellules ganglionnaires (de deux à cinquante).

Un autre fait, très intéressant, mis en évidence par LANGERHANS, c'est que le pancréas renferme aussi des fibres nerveuses à myéline. Ce sont de petites troncules composés soit de deux ou trois tubes nerveux, soit d'un seul qui se divise et se subdivise, marchant dans les espaces inter-lobulaires, entourés d'une gaine de Henle et atteignant la surface des lobules pour y pénétrer ensuite. L'injection interstitielle de mélange osmio-picro-argentique permet de mettre en évidence cette disposition très aisément chez le Lapin. Chez le Chat, les nerfs à myéline sont beaucoup plus nombreux et répondent à des terminaisons *sensitives* dans des corpuscules de Pacini (1). Les corpuscules de Pacini manquent chez la plupart des mammifères, mais non pas les fibres à myéline. On peut supposer qu'elles y sont également d'ordre sensitif, si du moins on en juge par leur mode de répartition et de distribution, qui sont tout à fait semblables.

En second lieu, il y a dans les plexus pancréatiques nombre de fibres nerveuses *motrices vasculaires*. CAJAL et CL. SALA (2), en leur appliquant la méthode du chromate d'argent, ont reconnu que la plupart d'entre elles proviennent des cellules ganglionnaires échelonnées le long des plexus artériels. Ils les ont vues se terminer soit à la surface des cellules musculaires, soit dans leurs intervalles, par des « nodosités terminales ». Il s'agit de taches motrices de RANVIER, et le dispositif ne diffère pas de celui observé dans les glandes ordinaires et le long des vaisseaux musclés quelconques. Le fait intéressant, c'est qu'il y a ici une série de petits centres moteurs vasculaires distincts, expliquant la production d'aires de circulation successivement pleine ou réduite au sein d'un seul et même lobule de la glande.

Quant aux terminaisons motrices glandulaires ou « excito-sécrétoires », elles ont été recherchées dans le pancréas comme dans toutes les glandes. On sait que PFLUEGER (3) avait décrit dans les glandes salivaires des cellules multipolaires inter-acineuses, d'où partaient des fibres nerveuses fines se terminant dans les cellules

(1) KRAUSE, *Allgemeine und mikroskopische Anatomie* (Hannover, 1876). — Les recherches de KRAUSE ont été successivement confirmées par SOKOLOFF (*Sur le pancréas aux différentes phases de son activité*. Dissert. inaugurale, Pétersbourg); puis par R. HEIDENHAIN et par PETRINI (Note sur la présence de corpuscules de Pacini et de ganglions nerveux dans le pancréas du Chat, *Comptes rendus de la Société de Biologie*, p. 275, 1872).

(2) RAMÓN Y CAJAL et CL. SALA, *Terminacion de los nervios y tubos glandulares del pancreas de los vertebrados* (Barcelone, 1891).

(3) PFLUEGER, Die Endigungen d. Absonderungsnerven in den Speicheldrüsen, etc. (*Arch. f. mikroskopische Anat.*, 1869).

épithéliales des canaux excréteurs en y dessinant, par un pinceau de fibrilles, la striation longitudinale de la zone infra-nucléaire des corps cellulaires. Dans le pancréas, cette striation n'existe pas ; et dans les autres glandes, aucun histologiste n'a retrouvé les dispositions décrites par PFLUEGER. En revanche, RAMÓN Y CAJAL et CL. SALA ont fait voir qu'outre les nerfs formant le plexus péri-lobulaire décrit par LANGERHANS, il y en a une multitude d'autres se distribuant à l'intérieur du lobule. Avec la méthode lente de Golgi-Cajal, rien n'est plus facile que de mettre ces nerfs en évidence. Ils sont innombrables et occupent les intervalles des tubes sécréteurs, autour desquels ils dessinent, en s'entre-croisant les uns avec les autres, un plexus très élégant : le *plexus péri-acineux* de CL. SALA et CAJAL (1). Les mailles de ce plexus doublent, tangentiellement, la ligne d'implantation basale des cellules glandulaires. Il en part des fibres nerveuses qui, pour RAMÓN Y CAJAL et CL. SALA, pénètrent entre les plans-côtés des cellules pancréatiques et se terminent par un petit renflement en forme de bouton, sans jamais s'engager dans l'interligne des cellules au delà du noyau. Ces terminaisons sont donc contenues dans le ciment interstitiel. De son côté, ERICK MUELLER (2) admet seulement que les terminaisons se font toutes dans le plan du plexus, au-dessous des cellules glandulaires et sur leur ligne de base.

C'est dans les mailles du « plexus périacineux » que CAJAL et SALA (3) ont décrit des cellules nerveuses particulières, dont j'ai déjà parlé à propos des centres nerveux périphériques, et qu'ils nomment *cellules ganglionnaires viscérales*. La méthode du chromate d'argent les met en évidence sous forme de petites masses triangulaires, fusiformes ou encore étoilées, d'où partent des prolongements nerveux plus ou moins arborisés, infléchis ou coudés en divers sens, et dont la plupart fourniraient les terminaisons inter-épithéliales. Elles sont semées entre les tubules sécréteurs du pancréas des mammifères et des oiseaux et constituent, pour RAMÓN Y CAJAL, chacune un petit neurone excito-sécréteur à prolongements fonctionnels multiples se terminant dans l'épithélium, tandis que les prolongements récepteurs, multiples aussi, se mettraient en relation avec les terminaisons cylindraxiles des cellules nerveuses d'origine sympathique. La question de savoir s'il ne s'agit pas, en ce cas, simplement de cellules nodales du plexus, ou même de nœuds fibrillaires de celui-ci imprégnés massivement par le chromate d'argent, se pose ici d'ailleurs

(1) RAMÓN Y CAJAL et CL. SALA, *Terminacion de los nervios y tubos glandulares del pancreas de los vertebrados* (Barcelona, 1891).

(2) ERICK MUELLER, Zur Kenntniss der Ausbreitung und Endigungsweise der Magen, Darm, und Pankreasnerven (*Arch. f. mikroskopische Anatomie*, t. XL, p. 390, 1892).

(3) RAMÓN Y CAJAL et CL. SALA, *loco citat.*

commé dans les autres cas de terminaisons nerveuses inter-glandulaires. ERICK MUELLER a, du reste, montré que certaines « cellules ganglionnaires de Cajal » répondent à des intrications serrées de fibrilles nerveuses ; d'autres possèdent un noyau. Quant à leurs relations exactes avec les filaments de Deiters des cellules nerveuses d'origine sympathique, elles n'ont pu jusqu'à présent être exactement déterminées.

§ 4. — HISTOGÉNÈSE DU PANCRÉAS — PANCRÉAS FŒTAL

Pancréas embryonnaire. — Bourgeons glandulaires et pseudo-folliculaires primordiaux. — Les bourgeons pancréatiques primitifs, dorsaux ou ventraux, commencent par se développer à la façon d'une glande intestinale tubuleuse ramifiée. Ils émettent une série de branches de végétation qui s'arborisent au sein du mésentère dorsal du duodénum, comme l'a montré KÖLLIKER (1). De plus, comme l'a vérifié LAGUESSE (2), ces branches, qui d'abord paraissent pleines et portent elles-mêmes un grand nombre de bourgeons secondaires sur leur parcours, s'anastomosent plus ou moins régulièrement entre elles à la façon des cordons de Remak d'un foie tubulé. Cette disposition ne subsiste pas dans les portions centrales de chaque îlot de la glande définitive ; mais, chez les Oiseaux, elle reste permanente à leur périphérie, ainsi que je l'ai annoncé depuis longtemps. La communication entre eux des « cordons pancréatiques primitifs » derniers formés, est dans ce cas un rappel de la tendance primitive à l'anastomose. C'est une disposition vestigiaire ; mais son importance morphologique est grande, parcequ'elle accuse l'initiale homologie entre le foie et les pancréas primordiaux.

Les cordons pancréatiques primitifs se creusent rapidement d'une lumière, et il en part des branches de végétation nombreuses qui se comportent comme celles d'une glande ordinaire : c'est le *pancréas épithélial*. Les cellules épithéliales sont disposées autour de la lumière sur une seule rangée. De distance en distance, le long des branches de végétation et le plus souvent au voisinage des points où elles se divisent, on voit s'opérer le mouvement suivant : Les cellules épithéliales donnent des figures mitosiques de superposition, aboutissant à des cellules filles qui forment par leur ensemble un petit bourgeon, saillant

(1) Sur l'embryon du Lapin (voy. KÖLLIKER, *Embryologie*, trad. française de P. SCHNEIDER, 1882).

(2) E. LAGUESSE, Premiers stades du développement histogénique dans le pancréas du Mouton : îlots primaires (*Comptes rendus hebdomadaires de la Soc. de Biologie*, p. 699, 26 oct 1895).

en dehors et plein. Les éléments constituant ce bourgeon sont des cellules globuleuses, à noyau volumineux, peu colorable par l'hématoxyline. Le protoplasma est spongieux, délicat, rempli de granulations brillantes et éosinophiles. Ce sont là les premières ébauches des pseudo-follicules (embryons de Mouton de 16 à 60 millimètres : LAGUESSE). Les pseudo-follicules ont, dans le pancréas épithélial embryonnaire, une importance tout aussi grande que les bourgeons glandulaires. Ils confluent même entre eux pour former, au centre de la glande, des îlots composés et très étendus.

En regard du développement du pancréas épithélial, il convient de signaler l'épaississement particulier du mésoderme splanchnopleural découvert par SCHENK (1), mais considéré à tort par lui comme l'origine du pancréas tout entier. Cet épaississement double d'une formation connectivo-vasculaire, différenciée au sein du mésoderme, la formation pancréatique épithéliale. C'est le *pancréas sanguin*. Il entoure les branches de végétation glandulaires de calottes mésodermiques, comparables à celles du poumon épithélial en voie de croissance. Et il dessine et circonscrit, dans le pancréas fœtal du troisième mois chez l'embryon humain, les lobes et les lobules provisoires de la glande.

Pancréas fœtal. — Lobules pancréatiques provisoires. — Au troisième mois chez l'embryon humain (10 à 11 centimètres), le pancréas forme déjà une masse glandulaire très importante (2). A la périphérie de la glande, les branches de végétation (fig. 924) se divisent et se subdivisent comme celles d'une glande en tube. Elles portent sur leurs côtés, entre leurs points de bifurcation successifs, des bourgeons courts terminés ou non par des doigts de gant rassemblés en rosettes, exactement comme le canal cholédoque et les canaux hépatiques à un stade moins avancé. L'épanouissement terminal de chaque branche importante de végétation est individualisé sur son pourtour par une disposition enveloppante du tissu conjonctif. C'est un *lobule provisoire* (fig. 925). La branche maîtresse commandant chaque groupe de lobules est à lumière large, limitée par un seul rang de cellules épithéliales cylindriques. Elle se divise en un nombre variable

(1) SCHENK, Die Brauchspeicheldrüse des Embryo (*Anatomisch. Physiologische Untersuchungen*, Wien., 1872).

(2) *Préparation.* — Durcissement du fœtus (le ventre ouvert), dans le liquide de Müller pendant plusieurs mois. Coupes à main levée; lavage à l'eau distillée. Coloration sur la lame de verre avec l'éosine hématoxylique, ou le carmin aluné et l'éosine, ou l'hématéine et l'éosine. Alcool éosiné, essence de girofles, puis de bergamote. Conservation dans la résine Dammar. — Pour l'étude des détails analytiques chez les embryons de cet âge, l'inclusion dans la paraffine et les coupes en série ne conviennent que pour établir la topographie des diverses formations. La dissolution de la paraffine et le lavage au xylol altèrent les détails de structure.

de rameaux secondaires portant ou non des bourgeons latéraux sur leur trajet, mais se terminant tous par une grappe de diverticules courts disposés en rosette.

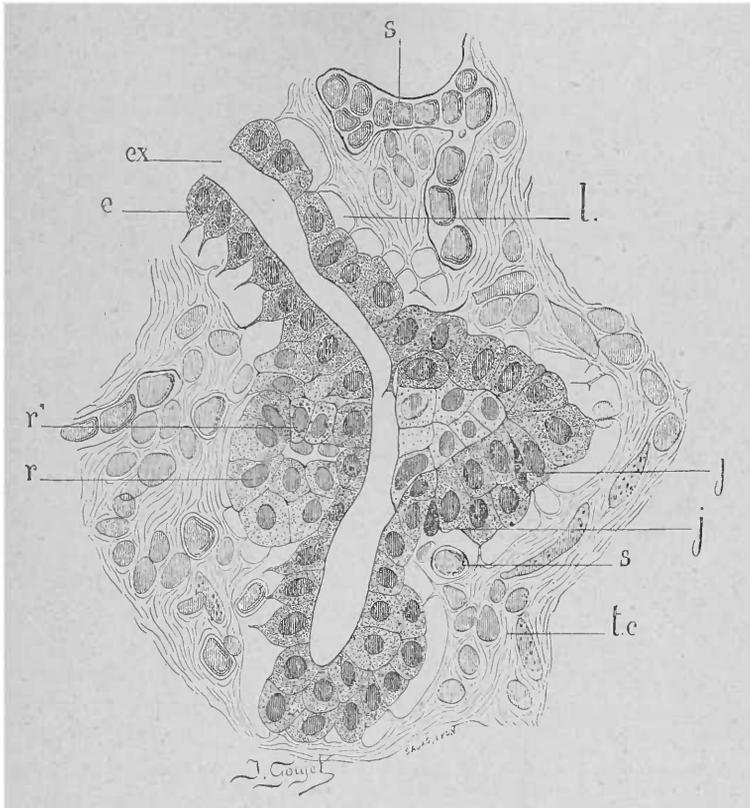


FIG. 924. — Une branche glandulaire de végétation du pancréas du fœtus humain de 11 centimètres, prise à la périphérie de la glande dans la zone d'extension de celle-ci. Fixation par le liquide de Müller. Coloration à l'éosine hématoxylique. Conservation dans la glycérine faiblement chargée du même réactif.

ex, lumière large de la branche glandulaire d'extension; — *e*, son épithélium légèrement soulevé: entre les pieds des cellules, la paroi connective pousse déjà une série de pointes cloisonnantes; — *l*, lacunes interceptées entre les pointes connectives et mises en évidence par le soulèvement de l'épithélium de revêtement; — *r*, épithélium des bourgeons latéraux de la branche de végétation: ceux-ci forment avec l'extrémité de la branche une rosette terminale; — *r*, deux cellules granuleuses du bourgeon latéral, répondant au germe du point pseudo-folliculaire correspondant; — *j, j*, cellules jeunes, engagées dans l'épithélium d'un bourgeon, et répondant à la pénétration de cellules connectives dans celui-ci; — *tc*, tissu conjonctif de la calotte mésodermique; — *s, s*, vaisseaux sanguins embryonnaires.

C'est autour de ces tubules terminaux, groupés en rosette comme des bourgeons développables à l'extrémité des rameaux d'un arbre qui pousse, que le tissu conjonctif se dispose en une série de calottes mésodermiques enveloppantes très épaisses, très régulières et au sein

desquelles on voit des vaisseaux embryonnaires plus ou moins nombreux. L'épithélium des bourgeons est très délicat. Il se gonfle, et le noyau, ainsi que la portion granuleuse du protoplasma, se transporte au voisinage de la lumière exactement comme dans les bourgeons terminaux d'un germe épithélial du poumon. Dans la lumière elle-même, on voit souvent un petit amas de cellules rondes. Ce sont ces

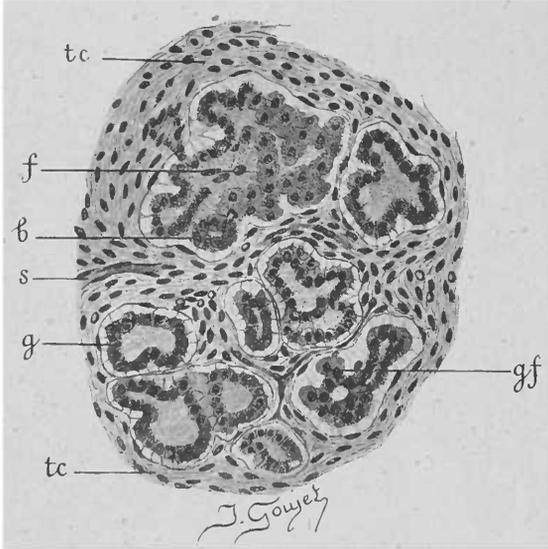


FIG. 925. — Un lobule provisoire du pancréas fœtal d'un embryon du troisième mois. Fixation par l'alcool fort; coloration au picro-carminé; conservation dans la glycérine picrocarminée. — (Ocul. 1, obj. 6 de Leitz; chambre claire).

tc, tc, disposition du tissu conjonctif formant le système de la calotte mésodermique individualisant le lobule provisoire; — *g*, branches glandulaires tubuleuses; — *b*, branche glandulaire à lumière étroite, portant latéralement une masse cellulaire *f* plissée en divers sens qui formera le point pseudo-folliculaire majeur du lobule pancréatique provisoire; — *gf*, bourgeon glandulaire émettant latéralement des ébauches de bourgeons pancréatiques de subdivision, dont l'une, formée de cellules granuleuses, répond à un germe pseudo-folliculaire secondaire; — *s*, vaisseau sanguin embryonnaire dans la calotte mésodermique.

cellules qui ont été récemment considérées par LAGUESSE comme appartenant à une assise interne de l'épithélium pancréatique, et comme destinées à fournir les cellules centro-acineuses. Dans cette hypothèse, le refoulement de l'épithélium des canaux excréteurs serait donc tout à fait étranger à la formation de ces dernières cellules. Il ne s'agit pas ici, certainement, de cellules migratrices. Le noyau est tout petit, arrondi, jamais multiforme. On n'a pas davantage affaire à des cellules du tissu conjonctif.

Quand on chasse l'épithélium des bourgeons sur une coupe un peu épaisse,

on peut reconnaître qu'autour d'eux le tissu conjonctif ne se termine pas par une surface continue comme autour des bourgeons épithéliaux d'un poumon fœtal. On met en évidence un stroma caverneux à mailles larges, membraniformes. C'est le type définitif d'enveloppement des tubules qui apparaît ici dès le début de leur végétation individuelle. Les travées de ce stroma, tapissées par des cellules plates et rameuses qui deviendront les cellules basales, sont sur certains points très délicates et s'engagent dans des plis des bourgeons

comparables aux replis des tubules adultes, comme si elles tendaient déjà à cloisonner les branches de végétation.

Ebauche et signification histologique du système de cloisonnement intra-acineux. — Sur une section un peu épaisse du centre de la glande, colorée à l'éosine hématoxylique puis traitée avec beaucoup de ménagement par l'agitation dans l'eau, on peut voir que certains des tubules, formant par leur réunion les rosettes terminales ou latérales des branches glandulaires de végétation, sont occupés par un système de cloisonnement intra-acineux ressemblant absolument à celui des tubules sécréteurs adultes. Quand l'épithélium a été chassé sur une coupe, soit transversale, soit oblique, complètement ou seulement en partie, on dégage de minces travées rétifformes convergeant vers la lumière et la suivant, en la doublant d'une sorte de membrane fenêtrée. Cette formation cloisonnante résulte du relèvement des prolongements membraniformes ou filiformes des cellules basales disposées extérieurement à l'épithélium du tube glandulaire, et reposant elles-mêmes soit sur les vaisseaux sanguins avec lesquels elles font corps, soit dans leurs intervalles sur le stroma caverneux inter-tubulaire. Très souvent, au point où ils se rejoignent dans l'axe du tube glandulaire, ces prolongements s'étalent en un corps cellulaire mince et renfermant un noyau plat. Le système entier ressemble beaucoup à un rets de cellules en panier qui auraient envoyé, à l'intérieur du cul-de-sac glandulaire, des expansions présentant de distance en distance des noyaux sur leurs points nodaux. Comme dans les paniers de Boll, il s'agit de lames de protoplasma hyalines, très délicates, réfringentes et raides. Ces lames sont trouées, et leurs trous sont arrondis. Elles prennent les cellules épithéliales par groupes comme pour les cloisonner. Sur les limites de deux tubules voisins, les mêmes cellules basales envoient deux séries d'expansions : les unes cloisonnantes du premier, les autres cloisonnantes du second et se reliant aux cellules centro-acineuses des deux. Comme les noyaux de celles-ci ne sont pas semblables à ceux des cellules formant la rangée interne signalée par LAGUESSE, j'hésite à considérer ces dernières comme l'origine réelle des cellules centro-acineuses. Par contre, je n'hésite pas à admettre que les cellules centro-acineuses forment avec les cellules basales un seul et même système, quelles que soient d'ailleurs les relations histogénétiques de celles-ci avec le tissu conjonctif, l'épithélium glandulaire et les vaisseaux sanguins.

Points folliculaires, embryonnaires et fœtaux. — Chaque lobule pancréatique provisoire renferme dans le plein de la glande au moins un « point folliculaire fœtal », c'est-à-dire déjà formé dans ses parties essentielles et reconnaissable au premier coup d'œil. On en compte souvent deux ou plus. Ce sont là des formations de dimensions colossales par rapport à la portion tubuleuse du pancréas fœtal. Le point

folliculaire (fig. 926) occupe constamment le voisinage de la branche de végétation principale, souvent aussi l'écart des rameaux de subdivision de celle-ci. Il leur est adjacent, mais n'est pas continu avec eux. Le mésoderme forme autour de lui un enveloppement particu-

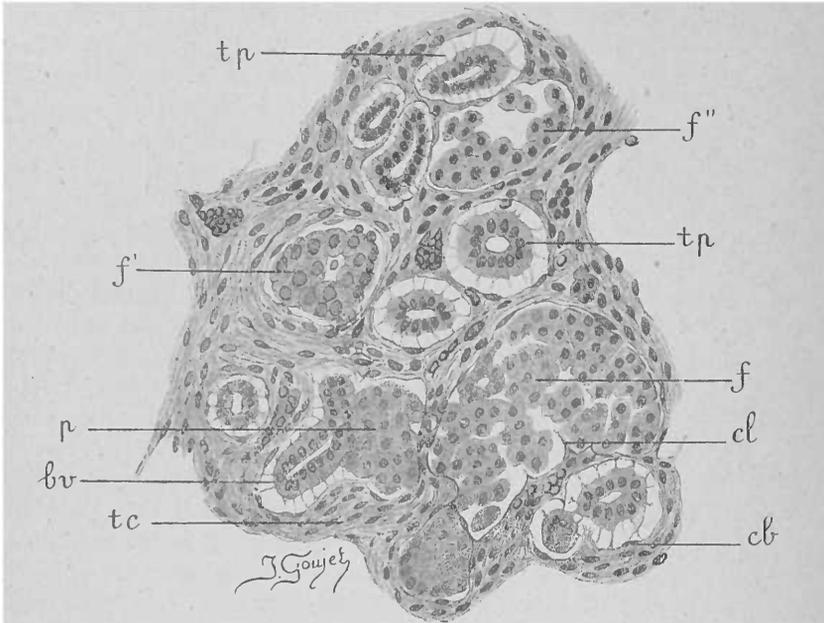


FIG. 926. — Un lobule pancréatique provisoire, pris dans la région moyenne du pancréas du fœtus humain de 11 centimètres. Fixation par le liquide de Müller. Coloration par l'éosine hématoxylique. — (Ocul. 1, obj. 6, de Leitz; chambre claire.)

bv, branche glandulaire de végétation, continue latéralement avec le pied du pseudo-follicule majeur *f* du lobule : ce pied passe sous un cloison de tissu connectif renfermant des vaisseaux ; — *cl*, cloisons connectives en voie de croissance du pseudo-follicule ; — *tp*, *tp*, tubules pancréatiques provenant des subdivisions de la branche maîtresse de végétation du lobule provisoire ; — *cb*, cellules basales ; — *f'*, tubule à cellules granuleuses stratifiées en certains points, mais conservant une lumière et non plissé par la végétation des pointes cloisonnantes ; — *f''*, un autre tubule qui donnera naissance à un point pseudo-folliculaire accessoire ; — *tc*, tissu conjonctif de la calotte mésodermique et de ses subdivisions.

lier, lâche et non plus à plusieurs assises comme autour des bourgeons terminaux.

La disposition vasculaire est essentiellement la même que dans un pseudo-follicule adulte, seulement les vaisseaux sont ici embryonnaires. Entre eux, on voit des rangées de cellules bien différentes, de prime abord des cellules épithéliales de l'ébauche glandulaire. Ce sont de grosses cellules rondes que je ne saurais mieux comparer qu'aux cellules de revêtement (déformées ou bordantes) des glandes gastriques. Le noyau est central, le protoplasma est

rempli d'une multitude de granulations brillantes qui se touchent toutes. Ces cellules sont aussi éosinophiles : on les reconnaît du premier coup. Dans les pseudo-follicules fœtaux bien développés, elles se tassent dans l'écart des vaisseaux au contact les unes des autres, mais sans perdre totalement leur configuration sphéroïdale.

Le long des branches secondes de végétation, sur le pied ou au centre des rosettes de bourgeons glandulaires qui terminent chacune de celles-ci, on peut voir des pseudo-follicules en voie de formation et tout à fait embryonnaires, identiques à ceux des cordons pancréatiques primitifs. Les uns sont déjà séparés des branches glandulaires et pénétrés par les vaisseaux, les autres sont seulement reconnaissables à ceci : dans un et souvent dans plusieurs bourgeons appartenant au système de la rosette, mais occupant toujours le voisinage de son pied, on voit apparaître un nombre variable de grosses cellules rondes, granuleuses, éosinophiles, parmi les cellules ordinaires. Certains de ces bourgeons ne renferment que quelques-unes de ces cellules (voy. fig. 924); d'autres, plus développés, en sont entièrement formés. Tout autour d'eux, un rameau issu directement d'une fusée vasculaire afférente vient dessiner un petit système particulier, d'où partent des diverticules ou des pointes d'accroissement poussant contre le bourgeon épithélial. Dans un même lobule provisoire, on voit ainsi un certain nombre de bourgeons qui sont soit à demi, soit entièrement pénétrés. Des globules sanguins et des pointes d'accroissement occupent leur lumière déjà plissée, comme chiffonnée. Ces bourgeons épithéliaux sont, à ce stade, séparés ou non de l'ensemble de ceux formant le reste de la rosette terminale correspondante. Ils répondent chacun de cette façon à un *îlot pancréatique provisoire*.

Ces faits sont très instructifs. Ils montrent tout d'abord que le pancréas épithélial croît, s'arborise et se développe initialement comme les autres glandes, par des branches de végétation se subdivisant ensuite en rameaux de seconde, de troisième venue, etc. Mais le pancréas en cours de développement diffère des glandes ordinaires en ce que, dans chaque poussée donnant naissance à un groupe de culs-de-sac glandulaires fœtaux, il y a au moins un bourgeon épithélial qui ne se développe pas comme les autres. Il est entouré, pénétré par les vaisseaux sanguins. Ses cellules épithéliales, qui ont changé de type et sont devenues globuleuses et granuleuses, perdent leur ordonnance initiale autour d'une lumière glandulaire pour former des rangées simples entre les vaisseaux, exactement ici comme dans la zone glomérulaire d'une surrénale. Chaque pseudo-follicule ainsi formé comme un bourgeon spécial de la glande en voie de croissance, puis achevé (fig. 927), constitue donc une petite glande conglobée, « vasculaire sanguine » comme on disait autrefois. Et la glande continue de croître, semant à chaque étape de sa croissance un et souvent

plusieurs points pseudo-folliculaires nouveaux. La différenciation de ceux-ci à ses dépens semble une loi de sa végétation même.

Il y a plus. Dans un même groupe de tubules en rosette formant l'épanouissement d'une branche de végétation, il n'y en a qu'un ou

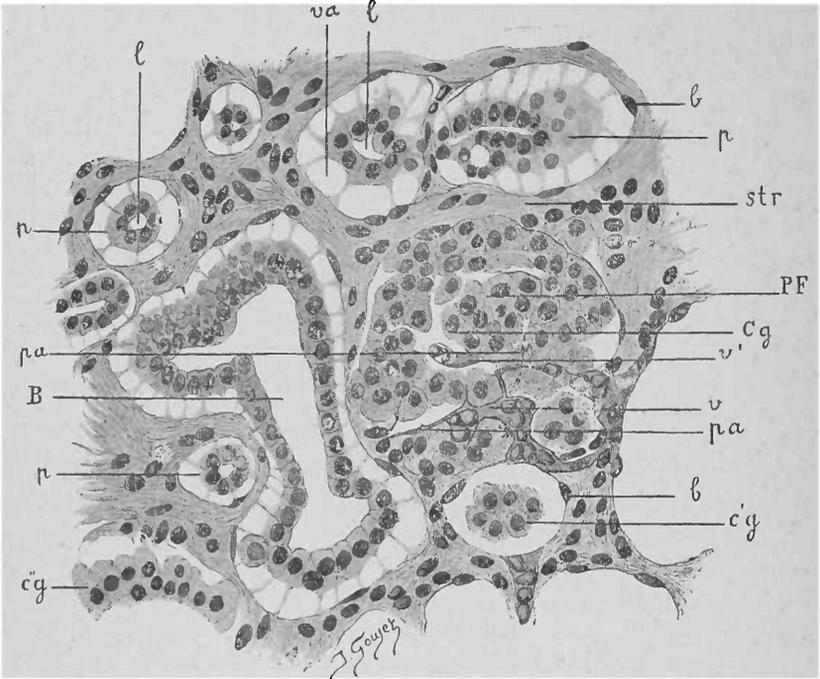


FIG. 927. — Voisinage d'un point pseudo-folliculaire entièrement développé dans le pancréas fœtal d'un embryon humain de 11 centimètres. Fixation par le liquide de Müller; coloration par l'éosine hématoxylique. — (Ocul. 1, obj. 8 de Reichert. Chambre claire : figure un peu réduite.)

B, tranche principale de végétation coupée obliquement au voisinage du point où elle émet les tubules pancréatiques *p, p*; — *p'*, un tubule sectionné obliquement au voisinage du point où il donne naissance à un tubule secondaire, dont on voit la section en travers dans le plein de la rangée épithéliale d'où il part; — *l, l*, lumière glandulaire des tubules; — *b, b*, cellules basales; — PF, pseudo-follicule principal du lobule pancréatique provisoire; — Cg, cellules granuleuses de ce pseudo-follicule; — *v*, vaisseaux du pseudo-follicule, subdivisant ses cellules granuleuses en rangées intervasculaires; — *v'*, bourgeon vasculaire terminé en cul-de-sac renflé; — *pa*, pointe d'accroissement terminant un vaisseau du pseudo-follicule; — *c'g'*, cellules granuleuses dans un tubule non encore plissé; — *c'g'*, cellules granuleuses en voie de prolifération et de stratification dans un tubule qui deviendra un pseudo-follicule accessoire; — *va*, vacuoles formées par le départ des gouttes sarcodiques de la zone infra-nucléaire des cellules glandulaires; — *str*, stroma conjonctif.

deux qui se transforment en points pseudo-folliculaires. Mais, en revanche, beaucoup d'entre eux renferment des cellules globuleuses et granuleuses, éosinophiles et identiques à celles des rangées épithéliales des pseudo-follicules fœtaux. Certains tubes en sont complètement remplis que les vaisseaux transformateurs n'abordent pas. Dans

d'autres, les cellules granuleuses prennent, au sein de l'épithélium ordinaire, la position des cellules de revêtement des glandes gastriques par rapport aux cellules principales. Ailleurs, tout un côté du tube est tapissé de cellules cylindriques ; l'autre côté l'est par des cellules granuleuses. Tout ceci semble bien indiquer qu'il y a dans le pancréas fœtal une fonction particulière dont les pseudo-follicules sont les agents majeurs, mais qui est aussi répandue dans d'autres portions de la glande, demeurées tubuleuses. La constitution du pseudo-follicule et sa séparation d'avec la portion tubuleuse de la glande porte à croire, comme le suppose LAGUESSE, qu'il s'agit bien ici d'une sécrétion interne. La présence des cellules granuleuses dans des tubules pancréatiques non transformés, indiquerait dans ce cas que cette fonction n'est toutefois pas exclusivement exercée par les seuls points pseudo-folliculaires.

En tout cas, ces derniers ne peuvent plus être considérés comme des formations abortives ou des foyers de destruction histolytique. Chaque poussée de végétation du pancréas créant des lobules pancréatiques provisoires, édifie des pseudo-follicules. Ils ont donc une *fonction fœtale*. Après l'avoir exercée dans le lobule provisoire, ils disparaissent avec lui. Car dans ce lobule, chaque rosette terminant les branches principales de végétation et y représentant un îlot pancréatique provisoire, devient bientôt à son tour le centre d'un lobule pancréatique provisoire de seconde venue. Ainsi de suite. De même, la branche de végétation qui pédiculisait le lobule provisoire devient une branche des canaux excréteurs. Son point folliculaire principal disparaît alors par atrophie, tandis qu'il s'en forme un autre individualisant chaque lobule provisoire secondairement formé. Ainsi de suite encore ici jusqu'au terme du développement.

Le dernier venu des lobules du pancréas en voie de croissance se développe en fin de compte en un lobule cunéiforme définitif. Les rosettes, terminales ou latérales, de chacune de ses branches de subdivision fournissent chacune aussi un îlot pancréatique définitif, avec son ou ses pseudo-follicules petits, rudimentaires, quelquefois même incomplètement développés, et à peine indiqués par un mouvement hélicin partiel des vaisseaux sanguins au milieu d'un petit amas de cellules granuleuses, non glandulaires, faisant partie encore d'un tube resté sécréteur plus haut et plus bas, et dont la paroi a été simplement chiffonnée sur un point de son trajet par la poussée du groupe des capillaires artériels. Ces points folliculaires, incomplets et en communication avec les tubes sécréteurs, ont leur origine dans certains tubules dont l'épithélium a évolué en cellules granuleuses, pseudo-folliculaires, à la phase fœtale, sans se transformer plus tard en pseudo-follicules complètement individualisés.

LIVRE HUITIÈME

ORGANES EXCRÉTEURS ET GLANDES GÉNITALES

CHAPITRE PREMIER

LES REINS PRIMITIFS

Les résidus des ingesta sont expulsés par l'anus ; ceux de la nutrition interstitielle doivent être également rejetés. Les éléments cellulaires de l'organisme se comportent, en fin de compte, individuellement, comme des ferments animés. Pour vivre, ils développent des actions chimiques aboutissant d'une part à l'assimilation de certains produits de ces actions mêmes, d'autre part à la formation de substances qui, retenues, les feraient périr ou seraient nocives pour d'autres cellules. Telle la levure de vin meurt au bout d'un certain temps dans la cuve, tuée par l'acide carbonique, l'alcool, etc., qu'elle a développés en vivant.

De pareils produits de l'activité cellulaire doivent être éliminés. L'acide carbonique, sorte de fumée des combustions interstitielles, l'est par la surface respiratoire. La cendre de ces mêmes combustions, l'urée, et les substances issues des combustions incomplètes (acide urique, créatine, créatinine, etc.), les sels minéraux en excès : tout ce qui peut traverser l'organisme sans devoir ou pouvoir s'y fixer est expulsé par des organes excréteurs spéciaux dont l'ensemble constitue l'*appareil émulgent*.

D'autre part, les « cellules sexuelles » qui, dans un tout autre but fonctionnel, doivent être amenées hors de l'organisme après y avoir germé, puis mûri, empruntent pour en sortir (chez les vertébrés) la voie des organes excréteurs. De là, malgré une apparente diversité, l'unité du système fondamental appelé par les anciens anatomistes —

et avec juste raison, — *l'appareil génito-urinaire*. Pour les produits extraits du sang par les glandes émulgentes et pour les spermatozoïdes et les ovules mûrs des glandes sexuelles, la voie d'excrétion ou de transfert est en effet fournie par un segment, un dédoublement ou un bourgeon d'un seul et même organe primordial : le *canal segmentaire*.

Organes segmentaires. — Chez les invertébrés, les organes excréteurs consistent essentiellement en des tubes, contournés ou branchés et souvent revêtus de cellules ciliées, munis d'un *pore* ouvert à la surface extérieure du corps, et en règle d'un orifice interne ou *entonnoir* cilié s'ouvrant dans la cavité viscérale, ou cœlome. L'ensemble de ces tubes constitue l'appareil segmentaire. Chez les vertébrés, la vie par le sang exige une modification de cet appareil. Il n'est plus qu'accessoirement mis en rapport avec la grande cavité primordiale. Un organe sanguin dépurateur, le *filtre glomérulaire*, lui est annexé, et il prend le pas ensuite et très rapidement comme agent essentiel de la fonction.

Glomérule. — Le glomérule consiste en un réseau de capillaires qui diffère de tous ceux de l'organisme en ce qu'il est *bipolaire artériel*. Sur le trajet d'une branche artérielle née de l'aorte, il se développe des capillaires dont le vaisseau efférent est artériel tout comme l'afférent. Le réseau glomérulaire, toujours disposé en forme de houppe ou de bouquet, filtre le produit excrémentiel, *l'urine* extraite du sang artériel. L'urine est reprise ensuite par un système de canaux constituant, soit des prolongements de la cavité pleuro-péritonéale, soit des bourgeonnements du canal segmentaire primordial. C'est toujours ce canal ou l'une de ses formations secondaires, qui constitue la voie d'excrétion vers le dehors des produits à expulser.

Dès que l'embryon de vertébré commence à vivre par son sang propre, circulant, la fonction urinaire s'établit chez lui. Elle doit demeurer continue jusqu'à la mort. Cette nécessité est satisfaite dès le début par la continuité du développement même. Il y a toujours dans l'organisme un rein qui fonctionne. Tel, chez les larves d'urodèles le rein primordial ou « pronéphros », constant d'ailleurs chez les vertébrés, apparaissant chez tous le premier, mais ne fonctionnant pas chez tous. Au rein primordial succède le « rein primitif » ou « mésonéphros ». — C'est le *corps de Wolff* bien connu, jouant le rôle de rein définitif chez les anamniotes, développé et actif transitoirement au contraire chez les amniotes, munis d'un rein définitif ou « métanéphros ». Tous ces organes émulgents consécutifs sont entés sur le *canal segmentaire*, qui représente morphologiquement, on va le voir, un organe segmentaire d'invertébré.

§ 1. — LE CANAL SEGMENTAIRE ET LE REIN PRIMORDIAL :
(PRONÉPHROS, REIN CÉPHALIQUE)

Origine et « primum movens » du pronéphros, du mésonéphros et du métanéphros comme le pensent HENSEN (1), FLEMMING (2) et SPEE (3), en tout cas axe continu du développement et conduit émissaire constant de ces trois reins successifs, le canal segmentaire peut être à bon droit considéré comme un organe primordial. L'ensemble formé par lui, les tubes et les glomérules du pronéphros, répond incontestablement au *rein primordial*, prédécesseur chez l'embryon de tous les vertébrés du *rein primitif* ou wolffien, et chez les amniotes de ce rein wolffien et du *rein définitif*. Une fois constitué il peut se modifier, se dédoubler en un conduit émulent et en un conduit sexuel, pousser le diverticule origine du rein définitif. En tant que formation anatomique, il ne disparaît jamais.

Comme je l'ai soutenu de tout temps et comme l'ont démontré les recherches récentes de VAN WIJE (4), RABL (5), BEARD (6) sur les sélaciens, celles de PERENYI (7) sur les amphibiens, de MITSUKURI (8) sur les chéloniens, de HENSEN, FLEMING et de SPEE sur les mammifères, le canal segmentaire est une formation ectodermique. Il répond à une invagination de l'ectoderme, qui s'opère immédiatement en arrière d'une évagination de l'épithélium du coelome marchant en sens inverse, et qui s'unit à cette dernière. La cavité viscérale est ainsi mise en communication avec l'extérieur, exactement comme dans un organe segmentaire d'invertébré. Quand l'organe émulent ainsi morphologiquement dessiné doit fonctionner un certain temps, comme c'est le cas par exemple chez les larves de Triton (voy. fig. 929), en regard de l'ouverture péritonéale, une branche de l'aorte s'organise en glomérule. L'urine est jetée à distance dans l'entonnoir péritonéal. Ou plutôt, avant d'être élimi-

(1) HENSEN, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung d. Meerschweinchens u. Kaninchens (*Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1875).

(2) FLEMMING, Die ectoblastische Anlage des Urogenitalsystems beim Kaninchen (*Arch. f. Anat. u. Physiol.* Anat. Abth. 1886).

(3) SPEE, Ueber directe Betheiligung des Ektoderms an d. Bildung d. Urnierenanlage der Meerschweinchens (*ibid.*, 1884).

(4) VAN WIJE, Die Betheiligung des Ektoderms an der Entwicklung des Vornierenganges (*Zoologischer Anzeiger*, n° 236, 1886).

(5) RABL, *loco citato*.

(6) BEARD, The origia of the segmental duct in elasmobranchs (*Anatomischer Anzeiger*, année II, n° 21, 1887).

(7) PERENYI, Die ektoblastische Anlage des Urogenitalsystems bei Rana esculenta u. Lacerta viridis (*Zoolog. Anzeiger*, n° 243, 1887).

(8) MITSUKURI, The ectoblastie origin of the Wolffian duct in Chelonia (*Zoolog. Anzeiger*, ann. XI, 1888).

née par le conduit mi-mésodermique, mi-ectodermique, elle passe par la cavité viscérale, et s'écoule au dehors probablement par regorgement.

Chez les amphibiens, l'évagination mésodermique apparaît sous forme d'un diverticule creux du feuillet pariétal du péritoine, dans la partie tout à fait antérieure du tronc de la larve. Au-dessous des plaques musculaires déjà différenciées, on voit se dessiner, de chaque côté du corps, une évagination en forme de gouttière de l'épithélium de la somatopleure. Cette gouttière s'étend d'avant en arrière sur la longueur de plusieurs segments primordiaux ; puis elle tend à se fermer, sauf sur deux points chez le Triton et la Salamandre, sur trois chez

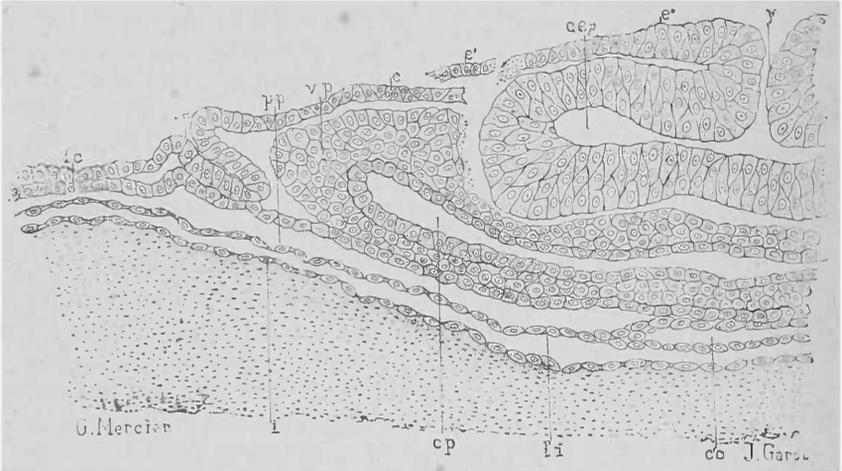


FIG. 928. — Embryon de Poulet (fin du 2^e jour de l'incubation). — Coupe transversale de la région du cœur.

ce', ectoderme tégumentaire; — *ie*, invagination ectodermique répondant au voisinage du canal segmentaire; — *e''*, ectoderme du genou de la gouttière médullaire, dont la cavité (cavité du névraxe épithélial) *cep* communique encore avec l'extérieur en *y*; — *vp*, vertèbre primitive; — *cp*, cavité pharyngienne; — *cc*, cavité cardiaque; — *i*, entoderme; — *fc*, lamelle fibro-cutanée; — *fi*, lamelle fibro-intestinale; — *pp*, cavité pleuro-péritonéale.

es Grenouilles et les Crapauds. Il en résulte donc un tube longitudinal ouvert dans le péritoine par un nombre variable d'entonnoirs. En même temps que la larve se développe, chacun de ces entonnoirs s'étire en un long tube ondulé qui constitue un *canalicule contourné du rein primordial*. Les canalicules contournés du pronéphros sont donc des expansions tubuliformes de la cavité viscérale. Dans leur ensemble, ils répondent au *pronéphros épithélial mésodermique*.

Ainsi constitué, le pronéphros épithélial mésodermique s'ouvre à l'extérieur, non pas directement, mais par l'intermédiaire du canal segmentaire, qui s'est développé en arrière de lui, aux dépens de l'ectoderme comme l'a montré F. SPEE pour la première fois chez le Cobaye (1)

(1) Graaf F. VON SPEE, *loco citato*.

Ce développement se fait d'avant en arrière par un bourgeon plein, né d'un épaissement de l'ectoderme sus-jacent comme il arrive pour toutes les formations de l'ectoderme modelé. A tous les stades du premier développement, l'union de la partie terminale du canal segmentaire avec l'ectoderme persiste. En avant de ce point, l'ébauche du canal segmentaire se sépare progressivement de l'ectoderme et se met en communication avec les canalicules contournés d'origine mésodermique. J'ai vu et figuré depuis longtemps, chez l'embryon de Poulet, le point de départ précis du canal segmentaire sur l'ectoderme (fig. 928). Chez les cyclostomes, l'union de ce canal (devenu le canal de Wolff) se maintient indéfiniment avec la peau. Le canal excréteur du rein s'ouvre à l'extérieur au niveau du pore abdominal. Chez les autres vertébrés, il s'allonge aux dépens de l'ectoderme pendant toute la durée de sa croissance; il se creuse d'une lumière, puis il finit par s'ouvrir dans le cloaque avant la fin de la vie fœtale.

Constitution histologique du rein primordial. — Chez la larve du Triton, où le rein primordial (rein céphalique, pronéphros), fonctionne un certain temps comme organe émulgent actif, il est facile d'étudier sa constitution histologique (fig. 929). Il forme un petit renflement de la paroi du corps au niveau de l'union de celle-ci avec la lamelle fibro-intestinale, déjà allongée sous forme de mésentère dorsal. Les canalicules contournés dessinent, sur les coupes transversales de la larve, une série d'anses lâches sectionnées en long, obliquement ou en travers, et s'emmêlant au sein d'une masse de tissu conjonctif embryonnaire. Les canalicules primordiaux ont une lumière large, limitée par une seule rangée de cellules prismatiques hautes, à gros noyau situé à mi-hauteur de l'élément, à protoplasma délicat, semé de granulations dessinant vaguement une striation ascendante. Les entonnoirs, au nombre de deux et très rapprochées l'un de l'autre, s'ouvrent dans le cœlome. Leur épithélium, formé de cellules hautes et ciliées, se continue brusquement avec l'endothélium péritonéal déjà formé d'une seule rangée de cellules plates, endothéliiformes. En regard des entonnoirs, mais non engagé dans leur évasement, — à distance d'eux et occupant le point exact d'union entre la lamelle fibro-intestinale et la lamelle fibro-cutanée — on voit le glomérule appendu de chaque côté à l'aorte comme une petite grappe sessile. Dans toutes mes préparations, je l'ai vu nu : l'endothélium pleuro-péritonéal ne se réfléchit pas, semble-t-il, à sa surface.

Le canal segmentaire est longitudinal, c'est-à-dire parallèle à l'axe du corps. Il occupe une position externe par rapport à la masse des tubes contournés primordiaux. Par la méthode des coupes en série, on reconnaît aisément qu'il reçoit ces derniers. Son épithélium est formé d'une seule rangée de cellules cylindriques, qui n'ont pas l'aspect trouble des cellules épithéliales des tubes contournés. Sur leur ligne

de base, ces cellules sont séparées du tissu conjonctif embryonnaire par un trait net circulaire et continu, analogue à la vitrée de l'ectoderme à la phase blastodermique.

Pendant un certain temps, le petit organe émulent très simple constitué par le pronéphros continue à fonctionner et satisfait à la dépuration de la larve. Le glomérule filtre les produits excrémentiels éliminés du sang. Ceux-ci doivent d'abord passer par la cavité pleuro-péritonéale avant de s'engager dans les infundibula. Le mou-

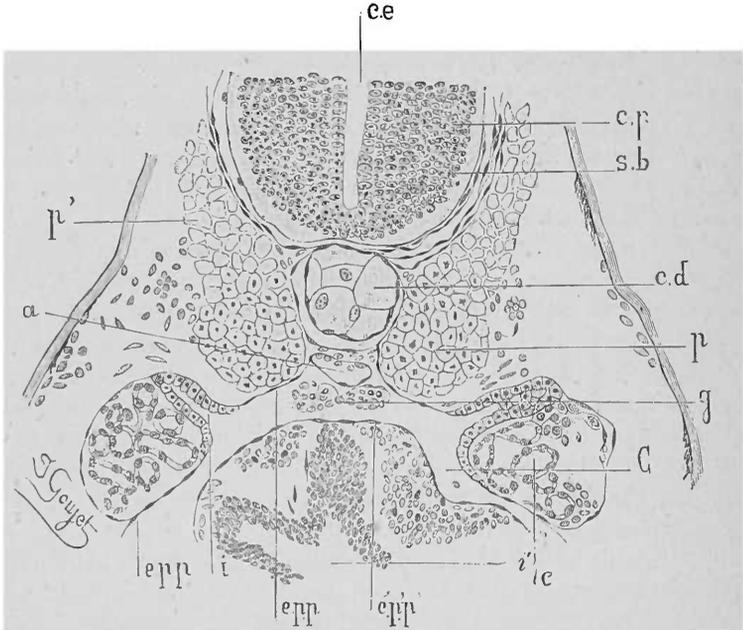


FIG. 929. — (Coupe transversale d'une larve de Triton, passant par l'organe émulent qui a conservé à ce niveau le type du rein primordial. Fixation par le liquide de Müller. Coloration par le carmin aluné. Conservation dans le baume au xylol. — Faible grossissement; chambre claire).

cd, corde dorsale; — *p, p'*, protovertèbres; — *a*, aorte; — *g*, glomérule, se projetant dans la cavité du cœlome *C*; — *i*, entonnoir; — *c*, tubes contournés du rein primordial; — *epp*, épithélium plat pleuro-péritonéal pariétal, se continuant avec l'épithélium cylindrique des entonnoirs; — *e'p'p'*, épithélium plat pleuro-péritonéal viscéral réfléchi à la surface de l'intestin *i*.
ce, canal épendymaire; — *cp*, couche de prolifération; — *sb*, *velum*, répondant à la substance blanche du névraxe.

vement ciliaire, à battements dirigés de dedans en dehors, dont les entonnoirs sont le siège, amorce d'ailleurs le courant urinaire dont les matériaux sont semi-fluides. Je n'ai pas pu savoir si, dans la région voisine du glomérule et des entonnoirs, l'endothélium péritonéal porte ou non des cils comme au voisinage de la trompe ovarienne des mammifères adultes. On sait que ce pavillon de la trompe représente morphologiquement le seul entonnoir du pronéphros qui ait subsisté. Le

mouvement ciliaire de l'endothélium péritonéal voisin concourt puissamment, en tout cas, à diriger vers lui l'ovule mûr par la voie de la surface péritonéale.

A un moment donné, le pronéphros commence à subir l'atrophie tandis que se développe et commence à fonctionner le rein de seconde venue, ou corps de Wolff. Chez tous les vertébrés, cette atrophie commence par la partie antérieure, réellement céphalique, du rein primordial. Sauf chez les Myxines et les Pristiurus où il persiste toute la vie, il n'en subsiste plus qu'un entonnoir unique, répondant à un canalicule primordial qui, dès lors, termine en avant le canal segmentaire. La formation glomérulaire primordiale placée en regard de cet entonnoir cesse de se développer, puis finit par se flétrir. Le rôle épisodique du pronéphros est terminé. Derechef, il se réduit à un tube segmentaire unique, mettant en communication le cœlome avec l'extérieur, et sur lequel va s'insérer le rein wolffien épithélial en l'adoptant comme canal excréteur. C'est le *canal de Wolff* (1).

(1) J'ai choisi pour type de ma description du pronéphros celui des urodèles et en particulier des Tritons, parce que son développement embryologique est très clair (eu particulier au point de vue de l'évagination pleuro-péritonéale, origine de ce que j'ai appelé le « pronéphros épithélial mésodermique). En outre, ce pronéphros fonctionne comme rein pendant un laps de la phase larvaire suffisamment étendu, pour qu'on puisse l'étudier analytiquement alors qu'il est définitivement constitué en tant que rein primordial. Cela posé, je dois rappeler quelques données embryologiques permettant de compléter la conception morphologique du rein céphalique.

Il n'y a que chez les amphibiens et les poissons osseux que le pronéphros développe ses canalicules contournés et ses entonnoirs, d'emblée par des diverticules creux de la cavité du cœlome. Chez les Sélaciens, les Oiseaux et les Mammifères, le rein primordial, qui reste toujours rudimentaire et ne paraît pas fonctionner comme organe émulgent, semble provenir de la différenciation, sous forme d'une série de cordons cellulaires *pleins* disposée métamériquement, du point de la somatopleure répondant au pied de la lamelle fibro-cutanée. Ces cordons s'unissent ensuite avec un cordon cellulaire longitudinal, plein aussi lui, qui, se développant d'avant en arrière et tangentiellement à l'ectoderme, s'unit et se fusionne avec celui-ci et demeure tel à son point terminal à quelque période que ce soit de sa croissance, chez les sélaciens par exemple. Les cordons primordiaux se creusent ensuite; et un infundibulum répond au point d'origine de chacun d'eux sur l'endothélium somatopleural. Il y en a six chez les Torpilles, quatre chez les Pristiurus. Le pied du canal segmentaire ne se canalise jamais pendant la phase répondant à l'existence du pronéphros. Ici, et il en est de même chez les oiseaux, le rein primordial n'a plus qu'une signification représentative. Il constitue le rappel d'un organe émulgent qui s'ouvrirait, chez les premiers vertébrés, à la surface du corps un peu en arrière de la tête (VAN WIJHE, Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes u. die Entwickl. des Excretionssysteme bei Sela-chiern; *Arch. f. mikrosk. Anat.*, t. XXXIII).

O. HERTWIG (*Embryologie*, trad. franç. de 1891, p. 324), tout en admettant que le canal segmentaire est une formation, un bourgeon de l'ectoderme au niveau de la plaque intermédiaire, n'accepte pas l'opinion de HENSEN, de F. SPEE et de FLEMMING, qui sont d'avis que le rein épithélial définitif tout entier, issu d'un bourgeon, d'un rejeton pour ainsi dire du pied du canal segmentaire devenu le canal

§ 2. — LE CANAL DE WOLFF ET LE REIN PRIMITIF D'OKEN
(CORPS DE WOLFF, MÉSONÉPHROS).

Le rein primitif d'OKEN, corps de WOLFF ou mésonéphros de RAY LANKESTER, est l'organe émulent de seconde venue. Il fait suite au pronéphros, rein primordial dont il garde le type en partie, et constitue le rein permanent de tous les vertébrés anamniotes. Chez les vertébrés dont le rein primordial ne fonctionne pas, il se développe de bonne heure. Il apparaît au contraire tardivement chez les amphibiens et les poissons osseux, où le rein céphalique constitue un organe excréteur réel et actif.

de Wolff, est d'origine ectodermique. Pour lui, l'évagination de l'épithélium du coelome, qui forme le pronéphros épithélial tout entier, s'unit secondairement à l'ectoderme. Puis, au point d'union et *aux dépens du bourgeon ectodermique de raccord*, le canal segmentaire continue à se développer en arrière. C'est dire, en d'autres termes, que le canal de Wolff est, comme je l'ai indiqué, formé de deux parties. L'une, antérieure, répond au canalicule primordial qui a subsisté après l'atrophie du pronéphros et à son entonnoir; c'est une évagination du coelome. L'autre, postérieure, répondant à une étenlue bien plus considérable du canal de Wolff, provient de la croissance pure et simple du bourgeon émis par l'ectoderme au point de son raccordement avec le pronéphros mésodermique. Or, c'est bien de cette partie postérieure que provient le rein définitif.

Toutefois, me plaçant maintenant au point de vue non plus exclusivement embryologique, mais à celui de l'anatomie générale, j'envisagerai la question exactement comme je l'ai fait à propos de l'œsophage. L'embryologie nous apprend que l'intestin antérieur, respiratoire, est dès l'origine une formation entodermique. L'analyse histologique nous y fait retrouver, au bout du développement, les deux types majeurs de l'épithélium ectodermique : le type malpighien identique à celui du revêtement épithélial de la bouche primitive, le type cylindrique stratifié et cilié, identique à celui des fosses nasales en avant de l'hypophyse. Nous en concluons à l'envahissement de l'intestin antérieur par l'ectoderme, quel que soit le mécanisme encore mal connu de cet envahissement. Il faut envisager de la même façon le rein définitif et son canal excréteur. Nous allons voir que le type tant du glomérule wolffien que des canalicules wolffiens contournés, est au point de vue des formations épithéliales tout à fait semblable à celui des formations homologues du rein définitif. Il faut donc admettre qu'ici l'épithélium d'origine mésodermique a pris le pas et règne secondairement dans presque toute l'étendue du canal segmentaire définitif : puisque, bien que ce dernier soit originairement issu de l'ectoderme tégumentaire, les épithéliums de son dernier bourgeon, le rein définitif des amniotes, reproduisent les épithéliums du rein épithélial mésodermique wolffien, et même jusqu'à un certain point ceux du rein épithélial mésodermique primordial.

Cela posé, je suis tout à fait d'accord avec VAN WIJHE, RÜCKERT, O. HERTWIG. J'admets qu'originellement le rein céphalique avait primitivement un canal très court qui ne faisait que traverser la paroi du corps, et dont la partie ectodermique consistait dans un simple bourgeon de raccord. C'est ce bourgeon qui, chez les vertébrés de venue ultérieure, s'est allongé et a fourni le canal de Wolff, ou canal segmentaire définitif.

Le mésonéphros est, à l'origine, un organe pectiné formé d'une

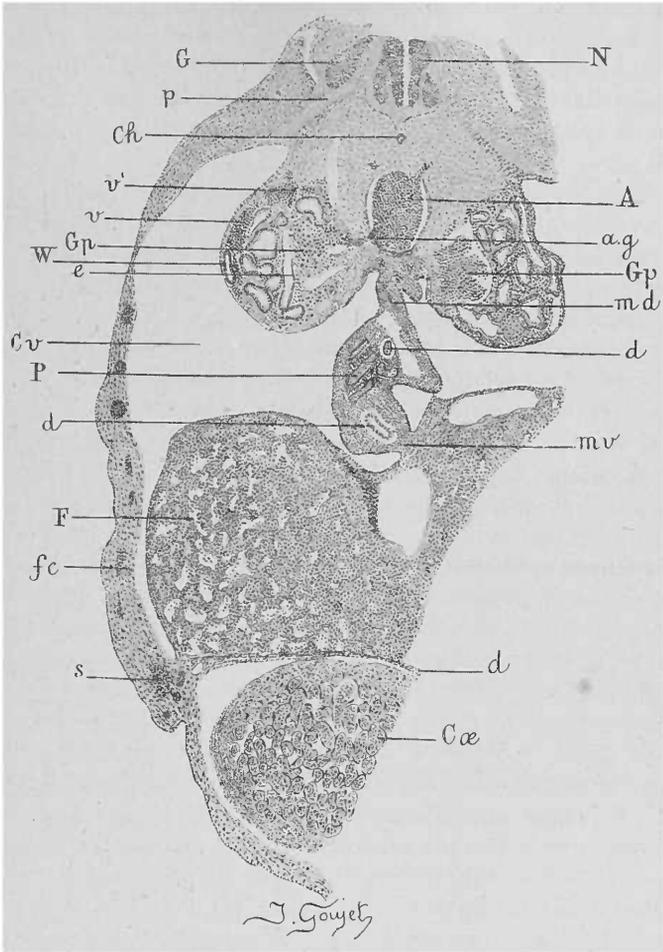


FIG. 930. — Coupe transversale d'un embryon de Mouton long de 17 millim., passant par le corps de Wolff et le duodénum. (A cause de la courbure de l'embryon, le diaphragme *d* et le cœur *Cæ*, apparaissent sectionnés en travers au bas de la figure). — Fixation par le liquide de Müller, coloration en masse par le carmin aluné. Coupes en série. Conservation dans la résine Dammar. — (Ocul. 1, obj. O de Véricq ; chambre claire.)

N, névraxe; — *G*, ganglions des paires rachidiennes; — *p*, nerfs rachidiens; — *Ch*, corde dorsale; — *A*, aorte; — *ag*, artère glomérulaire née directement de l'aorte et fournissant au glomérule *Gp* du corps de Wolff; — *W*, canal de Wolff; — *e*, embouchure d'un tube du corps de Wolff dans la cavité du glomérule; — *v*, veine collectrice et *v'* veine efférente du corps de Wolff; — *Cv*, cavité péritonéale.

md, mésentère dorsal de l'anse duodénale *d, d* sectionnée en deux points parce qu'elle est déjà courbée en fer à cheval; — *P*, ébauches des trois pancréas en cours de développement dans le mésentère dorsal; — *mv*, mésentère ventral, au sein duquel on voit déjà le foie *F* très développé autour des veines omphalo-mésentériques.

fc, lamelle fibro-cutanée; — *s*, vaisseaux sanguins embryonnaires au sein de cette lamelle; — *d*, diaphragme; — *Cæ*, cœur.

série de canaux s'ouvrant primitivement à l'une de leurs extrémités par un entonnoir dans la cavité viscérale (disposition permanente chez le Triton), et à l'autre extrémité dans le canal segmentaire, qui survit seul au pronéphros. Sur un point de leur trajet, les tubes wolffiens se mettent en rapport avec un glomérule, qui envoie l'urine séparée du sang dans leur cavité. De là, cette urine est chassée dans le canal segmentaire devenu le *canal de Wolff*.

Les deux corps de Wolff (fig. 930) occupent, de chaque côté de la colonne vertébrale et de l'aorte, une place importante dans la cavité pleuro-péritonéale. Ils s'étendent d'abord d'un bout à l'autre de celle-ci, de la région du foie au voisinage de l'extrémité postérieure. Chaque organe, pour sa forme générale, peut être comparé à une gousse dont la nervure représenterait le canal segmentaire, placé sur le côté externe. Le côté interne est occupé par la suite des glomérules. Entre les deux, s'étendent et se contournent les tubes wolffiens, qui tous atteignent le canal segmentaire (excréteur), en l'abordant transversalement. Cela posé, comme dans le pronéphros, on peut envisager un corps de Wolff épithélial et un corps de Wolff sanguin. Voici comment ils prennent naissance :

Mésonephros épithélial. — Le mésonephros épithélial, tout comme le pronéphros épithélial, est d'origine mésodermique. Il consiste en une série de courts tubes transversaux qui se forment les uns à la suite des autres, et dont chacun est en continuité avec l'épithélium pleuro-péritonéal par son extrémité interne; tandis que l'autre extrémité, l'externe, après être restée longtemps fermée en doigt de gant, se soude au canal de Wolff et s'y ouvre ensuite. Ces tubes wolffiens, homologues parfaits de ceux du pronéphros, semblent se développer dans la « plaque intermédiaire », c'est-à-dire dans la bandelette mésodermique indivise qui unit le bord externe des protovertèbres aux lames latérales, subdivisées en lamelle fibro-cutanée et en lamelle fibro-intestinale pour former le cœlome. C'est pourquoi on donne à la plaque intermédiaire, pleine chez les amniotes et reliant la protovertèbre au cœlome comme par une sorte de pédicule ou de mince feuillet, le nom de « blastème du corps de Wolff ». Mais chez les sélaciens ce pédicule, — appelé « pièce intermédiaire » — est en réalité formé de deux feuillets rapprochés, prolongeant l'un la splanchnopleure, l'autre la somatopleure, et limitant une mince fente, qui fait au début communiquer la cavité du cœlome avec celle de la protovertèbre. Bientôt, la cavité de la protovertèbre est effacée par la croissance de son feuillet interne, musculaire. Le segment primordial fermé se détache alors de son pédicule, la « pièce intermédiaire », qui le liait au cœlome. La fente occupant celle-ci se ferme elle aussi au point précis où elle s'isole du segment primordial, et devient par suite un petit cul-de-sac. Ce cul-de-sac est l'ébauche d'un canalicule

wolffien. C'est un segment rénal, un *néphrotome* comme l'appelle RÜCKERT, correspondant au segment musculaire ou *myotome* de la protovertèbre détachée. Pendant que s'opère ce mouvement, le canal de Wolff, s'éloignant de plus en plus de l'ectoderme, est venu prendre position au-dessus et en dehors de la plaque intermédiaire. Le cul-de-sac de chaque néphrotome vient par suite à son contact. Il se soude avec lui et s'ouvre enfin transversalement à son intérieur, mettant de la sorte en communication la cavité viscérale avec l'extérieur par l'intermédiaire du canal de Wolff.

Un dispositif tout à fait semblable à celui du pronéphros épithélial est de la sorte acquis. Chaque néphrotome répondant à un segment primordial, au début la glande entière prend une disposition métamérique sur laquelle avait autrefois insisté BALFOUR (1). Chaque néphrotome aussi s'étend, s'organise en un tubule tapissé par un épithélium prolongeant celui du coelome jusqu'au canal de Wolff. — Chez les amniotes, l'apparence pleine de la plaque intermédiaire tient purement et simplement à ce qu'elle est formée de bourgeons cellulaires tassés d'avant en arrière (SEGSDWICK, VAN WIJHE, RÜCKERT), et répondant chacun à un tube wolffien.

Mésonephros sanguin.

— Dès que l'union des tubes wolffiens avec le canal de Wolff s'est opérée, ces tubes commencent à s'allonger au sein d'un tissu mésodermique constituant maintenant la « masse intermédiaire », qui a succédé à la plaque intermédiaire entre le segment primordial correspondant et le coelome. Ce mouvement (fig. 931)

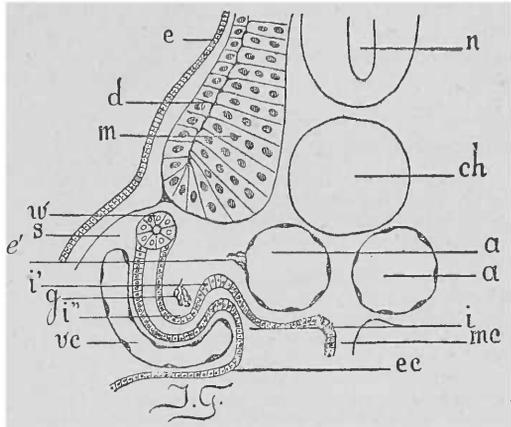


FIG. 931. — Schéma du développement du mésonephros ou rein wolffien. Coupe en travers. — STADE I.

n, névraxe; — *ch*, corde dorsale; — *aa*, les deux aortes; — *d*, couche dermique, et *m*, couche musculaire des protovertèbres; — *me*, mésentère dorsal; — *e*, ectoderme tégumentaire; — *s*, masse intermédiaire renfermant le corps de Wolff.

i, infundibulum; — *i'*, premier coude du canalicule wolffien prolongement de l'infundibulum; — *i''*, second coude du canalicule wolffien; — *w*, canal de Wolff (ou segmentaire), dans lequel s'ouvre secondairement le canalicule wolffien contourné en S; — *g*, glomérule, terminant le rameau artériel *e* issu de l'aorte, et engagé dans l'espace en forme de faucille compris entre *i'* et *i''*; — *vc*, veine cardinale; — *ec*, épithélium du coelome, réfléchi dans l'infundibulum *i*.

a été bien suivi par KÖLLIKER chez le Poulet. Le canalicule wolffien

(1) BALFOUR, *Elements of comparative embryology*, t. II, p. 588.

répondant au néphrotome primitif, pour gagner le canal de Wolff situé d'abord au milieu de la masse intermédiaire, s'insinue entre l'aorte primitive correspondante qu'il longe en dehors, et la veine cardinale disposée en une sorte de gouttière dans la concavité de laquelle est placé à distance le canal de Wolff. Il en résulte que ce canalicule se recourbe en S entre son entonnoir péritonéal et sa terminaison, L'S ainsi dessiné est presque horizontal (σ). Au niveau de son premier coude adossé à l'aorte, le canalicule forme bientôt une sorte de crosse, comme s'il était repoussé et tourné en volute par la croissance d'un

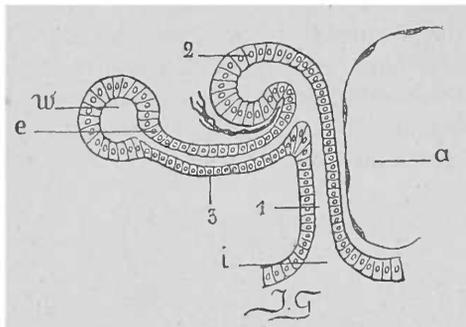


FIG. 932. — Schéma du développement du méso-néphros ou rein wolffien. — STADE II, formation de la crosse épithéliale et du croissant conjonctivo-vasculaire d'où provient le glomérule primitif.

a , aorte; — i , infundibulum du canalicule wolffien primitif; — w , canal de Wolff; — e , raccord de l'épithélium du canal de Wolff avec celui du canalicule primitif; — 1, première portion du canalicule wolffien, faisant suite à l'infundibulum ouvert dans le cœlome; — 2, crosse du canalicule wolffien, dessinée par la poussée des vaisseaux glomérulaires; — 3, portion terminale du canalicule wolffien, ouverte en e dans le canal de Wolff w .

bourgeon vaso-conjonctif issu de l'aorte. Ce bourgeon est l'origine de la *glomérule primitif*

Le bourgeon glomérulaire occupe d'abord un espace en forme de faucille (fig. 932), intercepté entre la branche terminale de l'S et sa volute. Il consiste en un bourgeon vasculaire transversal, parti de l'aorte primitive et terminé par une extrémité effilée, qui s'engage sous la crosse épithéliale dessinée par l'enroulement incomplet du canalicule wolffien. Tous les glomérules, même ceux du rein définitif, commenceront par un tel mouvement vasculaire par

rapport à un canalicule contourné en crosse. Peu après; le bourgeon aortique se subdivise par cloisonnement au niveau de son extrémité engagée sous la crosse épithéliale. Il en résulte un bouquet glomérulaire de capillaires embryonnaires dont le pédicule, afférent et efférent, est de signification purement artérielle. En prenant son développement, ce bouquet de capillaires développe aussi l'espace semi-lunaire dans lequel le bourgeon primitif de l'aorte s'était engagé. Il le transforme en une ampoule sphérique, dont le col, rétréci et répondant au pédicule artériel, est compris entre la paroi interne du canal de Wolff et la pointe de la crosse épithéliale. Dans cette ampoule, le bouquet glomérulaire est contenu comme une tête dans un bonnet double (fig. 933). L'épithélium du canalicule wolffien se réfléchit à sa surface, tapisse d'autre part la paroi de l'ampoule et se

continue plus loin. Le *corpuscule de Malpighi* primitif et fœtal est de la sorte dessiné dans ses parties essentielles.

C'est ce « corpuscule de Malpighi », formé par l'union des capillaires artériels et du tube épithélial élargi et tourné en séreuse pour recevoir le liquide excrémentiel issu du sang, qui fait du corps de Wolff un véritable rein, bien différent du pronéphros. L'urine ne passe plus désormais par la cavité viscérale; elle tombe immédiatement dans le canalicule wolffien pour gagner de là le canal excréteur.

Il est vrai que le canalicule wolffien n'est initialement autre chose qu'un prolongement tubuleux du cœlome; mais ce dernier ne joue plus désormais dans la fonction rénale qu'un rôle purement morphologique. A cet effacement fonctionnel de la cavité viscérale, répond aussi, chez la majorité des vertébrés, la disparition rapide des entonnoirs péritonéaux désormais inutiles des canalicules wolffiens. La séparation du canalicule

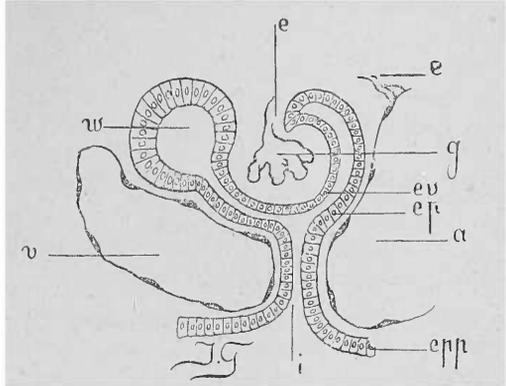


FIG. 933. — Schéma du développement du rein wolffien. — STADE III. formation du corpuscule de Malpighi primitif et fœtal.

a, aorte; — *e*, pied de la branche artérielle glomérulaire issue de l'aorte; — *é*, expansion de l'extrémité de cette branche sous forme de glomérule prenant place entre la crosse et le canal de Wolff *w*; — *ev*, épithélium viscéral, prolongement de celui du canalicule wolffien, à la surface du glomérule; — *ep*, épithélium pariétal de la capsule glomérulaire fœtale; — *i*, infundibulum déjà rétréci; — *epp*, épithélium du cœlome auquel fait suite celui de l'infundibulum; — *v*, veine cardinale.

avec le cœlome proprement dit devient ainsi complète. Toutefois, chez la plupart des sélaciens, l'union subsiste et les entonnoirs sont persistants chez l'adulte. Revêtus sur leur point d'union avec le péritoine d'un épithélium à cils vibratiles, et faisant communiquer les tubes du rein wolffien avec la cavité viscérale, ils constituent chez ces animaux ce que SEMPER a appelé l'« entonnoir segmentaire » ou « néphros-tome » : organe représentatif et vestigiaire.

Émigration du canal de Wolff et canalicules contournés primaires.

— Initialement (voy. fig. 933), chaque corpuscule de Malpighi fœtal est immédiatement adjacent au canal de Wolff par son côté externe. Bientôt, le canal de Wolff change de position au sein de la masse intermédiaire. De central qu'il était, il devient de plus en plus externe et finit par se transporter sous l'épithélium pleuro-péritonéal. Au contraire, le corpuscule de Malpighi primitif ne change pas de position; il reste voisin de l'aorte. Entre les deux, le canalicule wolffien primitif croît, s'allonge considérablement et commence à se

contourner (fig. 934). Il comprend, en fin de compte, deux parties bien distinctes, répondant, l'une au bourgeonnement élongatoire de l'épithélium de l'ampoule, l'autre à la croissance moindre du point d'union entre le canalicule wolffien primitif et le canal de Wolff. Cette dernière partie est donc plus courte que la première, mais toutefois elle devient rapidement contournée comme elle. On la reconnaît d'emblée, parce que l'épithélium y a pris tous les caractères de celui

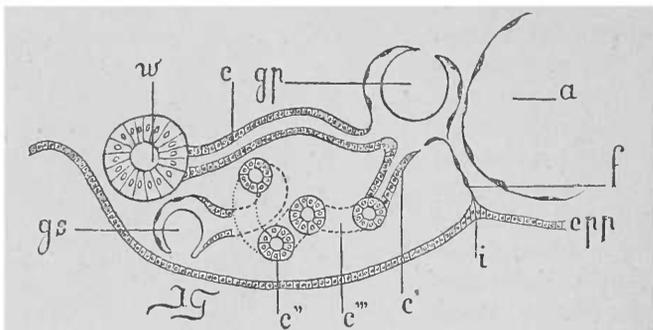


FIG. 934. — Schéma de l'évolution du rein wolffien vers son type définitif. — STADE IV, émigration du canal segmentaire au côté externe de la masse intermédiaire, et STADE V, formation des canalicules contournés primaires et secondaires et des glomérules secondaires.

a, aorte; — *ep*, épithélium pleuro-péritonéal; — *i*, vestige de l'abouchement de l'infundibulum, maintenant fermé, dans le cœlome; — *f*, cordon répondant à la première portion du canalicule wolffien primitif dont la lumière s'est effacée; — *gp*, place du glomérule primitif, non dessiné, avec le canalicule wolffien primitif tourné en séreuse à son entour (corpuscule de Malpighi primitif); — *c*, canalicule intermédiaire issu de la portion du canalicule wolffien primitif ouverte dans le canal de Wolff (segmentaire) *w*; — *c'*, *c''*, *c'''*, canalicule wolffien secondaire contourné, terminé par un corpuscule de Malpighi renfermant un glomérule secondaire *gs*.

du canal de Wolff. J'appellerai cette portion terminale le *canalicule intermédiaire*. La partie qui fait suite au corpuscule de Malpighi est d'emblée revêtue d'un épithélium particulier, délicat, formé de cellules prismatiques dont la zone infra-nucléaire est striée selon la hauteur. C'est le *canalicule sécréteur* primaire du rein wolffien.

Rein wolffien primitif. — Dans le rein wolffien primitif, la ligne des corpuscules de Malpighi renfermant les glomérules s'échelonne donc de haut en bas (ou d'avant en arrière) tout le long de l'aorte primitive correspondante, sur le côté interne de l'organe. Sur le côté externe, immédiatement sous l'épithélium péritonéal, est placé le canal de Wolff, rectiligne et parallèle aux aortes, les deux, est interposé le parenchyme de la glande, constitué par les canalicules primaires. Ceux-ci sont séparés les uns des autres par des capillaires embryonnaires, dont les vaisseaux efférents des glomérules sont tributaires, et dont la voie efférente commune est une grande veine située maintenant

en arrière et un peu en dedans du canal de Wolff. Le tissu conjonctif embryonnaire entoure l'organe, et il double d'une mince capsule l'épithélium pariétal du corpuscule de Malpighi primitif. Entre les tubes contournés, il ne pénètre pas. Leurs intervalles sont occupés par des capillaires sanguins dont l'endothélium double immédiatement la paroi des canalicules wolffiens, sécréteurs ou intermédiaires (embryon de Mouton de 17 millimètres, p. ex.). Le rein tout entier est formé par la succession des corpuscules de Malpighi primitifs, échelonnés d'avant en arrière, distants originellement entre eux et dont chacun répond au développement d'un néphrotome primordial, uni au canal segmentaire ou canal de Wolff par un canalicule intermédiaire résultant de la croissance du point d'union entre les deux.

Cette phase de l'évolution est tout à fait transitoire chez la plupart des vertébrés. Il n'y en a qu'un seul (genre *Bdellostoma*: cyclostomes), où l'organe émulent définitif conserve pendant toute la vie sa simplicité initiale. Le canal de Wolff court sur le bord externe de l'organe dans toute la région sous-hépatique jusqu'à son pore cutané. Sur son côté interne sont appendus, comme des fruits et à distance les uns des autres, des corpuscules de Malpighi reliés à lui par un tube transversal ou oblique très court. Entre chaque corpuscule et le canal de Wolff, ce tube court se réduit à un petit conduit à peine distinct : le col de l'ampoule répondant au *tube sécréteur* resté rudimentaire ou nul, et au *canalicule intermédiaire* brusquement élargi, parfois ampullaire. Chaque corpuscule renferme un glomérule dont le vaisseau efférent est tributaire des capillaires entourant les tubules et le canal de Wolff. Chez tous les autres vertébrés, les corpuscules de Malpighi primitifs se rapprochent au contact pour constituer ce que j'appelle la *formation glomérulaire pectinée*.

Formation glomérulaire pectinée. — Tout le long de la ligne aortique, en dehors d'elle et de chaque côté, les glomérules primitifs de tous les vertébrés développent d'une part, à l'intérieur de l'ampoule épithéliale répondant à chaque néphrotome, un nombre de plus en plus grand de bouquets de capillaires. En même temps, ils subissent un tassement d'avant en arrière, probablement de par la croissance des organes situés en avant d'eux. Par suite, ils se rapprochent et viennent tous au contact entre eux. On a alors, sur le côté interne de chaque corps de Wolff, une ligne de glomérules énormes (fig. 935), formés chacun de plusieurs bouquets vasculaires, dessinant par leur ensemble comme un peigne de vaisseaux sanguins à digitations regardant le côté externe occupé à distance par le canal de Wolff et la veine émulgente. Entre les deux, prend place le labyrinthe des canalicules contournés primaires. Chez l'immense majorité des vertébrés, le développement du corps de Wolff, après avoir réalisé cette première forme, se poursuit sur un autre type, et le dispositif des parties dernièrement formées se

rapproche considérablement de celui du rein définitif, tel qu'il est chez les amniotes. Il se forme des canalicules wolffiens et des corpuscules de Malpighi secondaires. Tel est le *rein wolffien définitif* de la Gre-

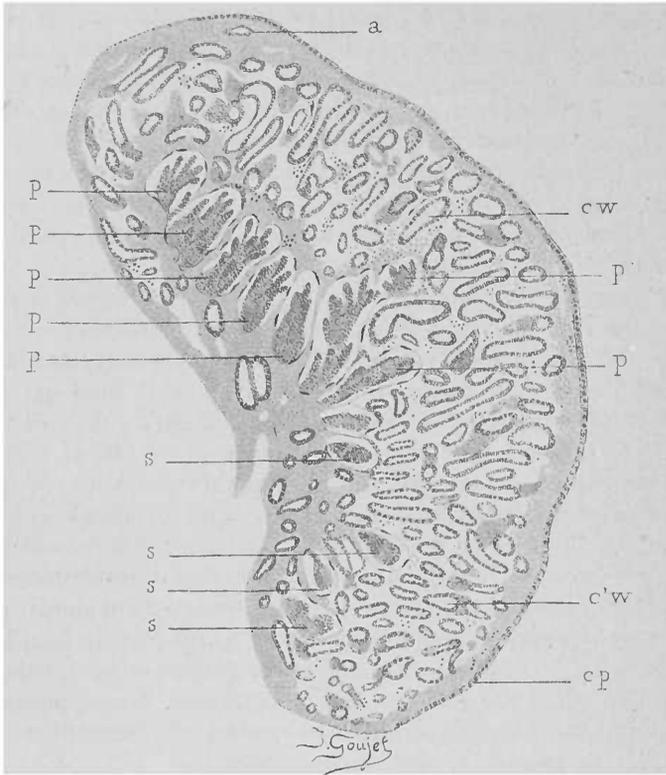


FIG 935. — Coupe longitudinale du corps de Wolff d'un embryon de Mouton long de 17 millimètres. Fixation par le liquide de Müller. Coloration par le carmin aluné. Conservation dans le baume au xylol. — Faible grossissement. Chambre claire.)

La coupe a passé en dehors du canal de Wolff.

p, p, p, p, p, cinq corpuscules de Malpighi primordiaux renfermant chacun un glomérule pectiné et constituant par leur ensemble, dans la région antérieure du rein wolffien, une sorte de formation pectinée comparable à celle du rein des cyclostomes; — *p', p'*, corpuscules de Malpighi primordiaux renfermant chacun un glomérule pectiné, mais cessant d'être adjacents et ordonnés en série longitudinale; — *a*, canalicules sécréteurs du corps de Wolff; — *cw, c'w*, canalicules collecteurs et intermédiaires; — *s, s, s, s*, corpuscules de Malpighi secondaires, renfermant chacun un glomérule non pectiné: ils sont disséminés dans la partie inféro-postérieure du rein wolffien; — *cp*, épithélium pleuro-péritonéal à cellules cubiques, disposé à la surface du corps de Wolff. — Tous les canalicules du corps de Wolff sont séparés uniquement par des vaisseaux sanguins embryonnaires, sauf au voisinage immédiat de l'épithélium pleuro-péritonéal.

nouille; tel le corps de Wolff transitoire du Mouton et de l'Homme dans sa partie inférieure, dernière venue.

Canalicules, glomérules, corpuscules de Malpighi secondaires, tertiaires. — Il est facile de voir (par ex. sur le corps de Wolff d'un

embryon de Mouton de 17 à 20 millimètres) que, tandis qu'à son extrémité antérieure le mésonéphros ne renferme que des corpuscules de Malpighi primitifs, où un seul glomérule répond à une seule ampoule s'ouvrant dans un canalicule primaire, il n'en est plus de même plus bas. Sur une même coupe transversale, on voit un seul glomérule répondre à une ampoule émettant deux, puis trois canalicules contournés. Plus bas encore, outre les corpuscules de Malpighi rapprochés en formation pectinée, on voit, dans la masse des canalicules sécréteurs contournés, loin de l'aorte, çà et là un glomérule plus petit, fœtal ou déjà encapsulé, répondant à l'un de ces canalicules. Dans la partie postéro-inférieure de l'organe, très renflée par rapport à l'antérieure, le nombre de ces petits glomérules augmente. En revanche, les corpuscules de Malpighi primitifs deviennent distants les uns des autres. Puis il n'y en a plus un seul. Je conclurai de là, avec BALFOUR (1), que de l'épithélium viscéral de l'ampoule des corpuscules de Malpighi primitifs et géants bourgeonnent des canalicules wolffiens nouveaux. Ceux-ci se comportent comme des branches de végétation d'une glande ordinaire, ou plutôt comme ceux d'un rein définitif. A leur extrémité, ils forment des crosses dans le pli desquelles s'engagent des rameaux artériels édifiant des glomérules à une grande distance de l'aorte. Ces canalicules wolffiens secondaires, tertiaires, et les glomérules correspondants, deviennent bientôt de plus en plus nombreux dans la partie inférieure (postérieure) du corps de Wolff. Les canalicules croissent, se contournent. En même temps, la portion antérieure du corps de Wolff cesse de se développer sur le type primitif; puis c'est ensuite par elle que débute l'atrophie. Elle disparaît quand le mésonéphros doit jouer le rôle de rein définitif. Les canalicules wolffiens primaires reliant au canal de Wolff le corpuscule de Malpighi primitif, dont l'ampoule a bourgeonné les canalicules secondaires, prennent dès lors les caractères de canalicules intermédiaires et servent de canaux collecteurs à chaque groupe de ces canalicules secondaires. Chacun d'eux individualise ainsi un véritable lobule du rein wolffien. Etudions analytiquement ce rein dans ses deux formes, simple et à formation glomérulaire pectinée, complexe et renfermant des canalicules et des corpuscules de Malpighi primitifs et secondaires ou tertiaires, etc. — Cette étude est, en effet, la clef même d'une bonne conception du rein définitif des mammifères et de l'Homme.

§ 3. — LE REIN WOLFFIEN PRIMITIF

Le type primitif et schématique du rein wolffien est fourni par le rein des pétromyzontes. Chez la grande Lamproie (fig. 936), la Lamproie de

(1) BALFOUR, *Eléments of comparative embryology*, t. II, p. 590.

Planer et leurs larves Ammocètes, ce rein, très allongé, fait saillie dans la cavité viscérale, appendu aux parties latérales de celle-ci par un repli du mésentère. Dans l'épaisseur du mésentère rénal s'engagent les branches artérielles émulgentes, qui, arrivées au hile de l'organe occupant son côté interne, se subdivisent en une branche ascendante et une branche descendante filant droit le long du rein et fournissant les rameaux artériels glomérulaires. Le rein ne renferme que des glomérules primordiaux, rassemblés sur le côté interne en une immense formation glomérulaire pectinée, continue d'un bout à l'autre.

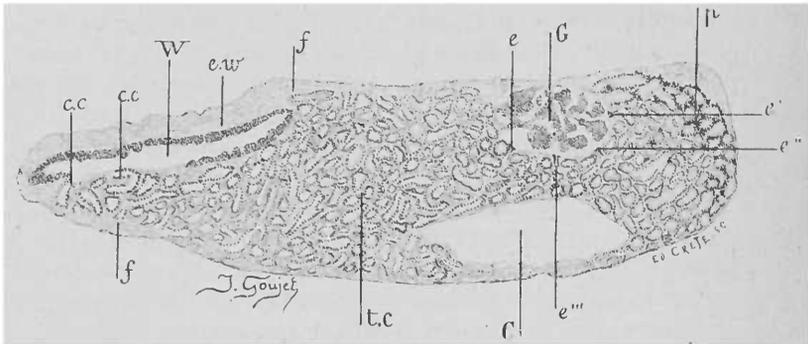


FIG. 936. — Coupe transversale du rein wolffien primitif de la grande Lamproie. Fixation par le liquide de Müller. Coloration à la purpurine. Conservation dans la glycérine. — (Ocul. 1, obj. 00 de Véricq; chambre claire.)

G, glomérule pectiné dans sa capsule cloisonnée; — *e, e', e'''*, entonnoirs ciliés ouverts dans chacune des loges de la capsule; — *tc*, tubes contournés; — *p*, région pigmentée par des chromoblastes occupant les intervalles des tubes contournés; — *W*, canal de Wolff; — *eur*, épithélium du canal de Wolff; — *cc, cc*, canalicules collecteurs s'ouvrant tous sur la paroi du canal de Wolff répondant au parenchyme du rein wolffien; — *f, f*, capsule fibreuse; — *C*, grand canal revêtu d'un épithélium plat et placé à l'opposite du glomérule.

Les glomérules secondaires figurés par MÜLLER sont absolument douteux pour moi; du moins je n'en ai jamais rencontré un seul. Sur le côté externe court le canal de Wolff, longé par la veine émulgente qui lui est interne. Le canal de Wolff et l'artère émulgente ne sont cependant pas dans une position antagoniste: le développement considérable des tubes contournés est cause qu'au lieu de se disposer tous entre le glomérule et le canal de Wolff, ils prennent place tout autour et en avant du glomérule. Il s'ensuit que, le canal de Wolff, postéro-externe, n'est pas très éloigné de l'artère émulgente qui occupe le hile. Le rein wolffien s'étend de la cavité péricardique au voisinage de l'extrémité postérieure de la cavité viscérale. Là, le canal de Wolff s'ouvre directement à la peau, au niveau du pore abdominal. Les diverses directions, constituant par leur ensemble l'organe émulgent, se disposent ici avec une netteté extraordinaire. Elles sont ordonnées entre elles avec une régularité quasi géométrique que je n'ai rencontrée nulle part ailleurs; et avec une simplicité qui fait d'un tel rein

un objet d'étude précieux, si l'on veut bien comprendre un rein plus compliqué.

A. Le glomérule pectiné. — Par suite de leur rapprochement les uns des autres à un stade peu avancé du développement, et de la végétation secondaire de leurs vaisseaux glomérulaires et pariétaux, les corpuscules de Malpighi primitifs se sont fusionnés plus ou moins complètement dans le sens longitudinal. Il s'ensuit que dans toute la hauteur du rein, règne indivise le long de son hile une formation glomérulaire pectinée qui, de prime abord, paraît répondre à un glomérule unique. Cet immense glomérule décurrent est formé par une série d'anses vasculaires flocculeuses ou en forme de bouquets, sessiles sur l'artère émulgente qui file droit sur la ligne d'insertion du mésentère, plus ou moins nettement séparées les unes des autres, dans le sens de la hauteur, par des espèces de cloisons incomplètes ou irrégulièrement fenêtrées. Également formées en majeure partie par un entrelacs de capillaires artériels, ces cloisons répondent à celles qui, primitivement sans doute, séparaient les corpuscules de Malpighi primitifs les uns des autres : puis qui sont devenues incomplètes parce qu'elles ont été pénétrées par des vaisseaux devenus anastomotiques entre eux de glomérule primordial à glomérule primordial.

Ainsi constitué de façon à présenter, sur une coupe longitudinale, une sorte d'immense éponge de réseaux et d'anses capillaires d'origine artérielle, le glomérule pectiné est entouré par une capsule fibreuse épaisse et solide qui, partie de sa ligne d'insertion sur l'artère émulgente, l'enclôt sur tout son pourtour et le sépare du parenchyme formé par l'ensemble des canaux contournés. C'est dans la cavité limitée par cette capsule que s'ouvrent, de distance en distance et par un col cilié, ces mêmes canaux contournés.

Sur une coupe transversale du glomérule et de sa capsule (fig. 937), on peut constater que la cavité de celle-ci, de section elliptique, est subdivisée à chaque étage en autant de loges qu'elle reçoit d'entonnoirs ciliés à ce niveau, c'est-à-dire trois ou quatre. Dans chacune de ces loges, les capillaires glomérulaires sont de deux ordres : 1° les *anses centrales, flocculeuses*, dessinant des bouquets plus ou moins nombreux analogues à ceux d'une papille, flottent comme des houppes dans la cavité de la loge ; 2° les *anses pariétales* occupant la surface et l'épaisseur des cloisons séparant les loges les unes des autres. C'est par l'intermédiaire des anses pariétales que les anses flocculeuses centrales communiquent entre elles, de loge en loge dans le sens transversal, et d'étage en étage dans le sens longitudinal : de façon à rendre continue la circulation du glomérule pectiné dans la totalité de son étendue, qui répond à toute la hauteur du rein.

Qu'ils soient centraux ou pariétaux, les capillaires glomérulaires se divisent et se subdivisent, forment des réseaux plus ou moins étendus

ou des franges, au sein d'un tissu conjonctif délicat qui, occupant leurs intervalles, forme un petit milieu nutritif distinct pour chaque floccule ou subdivision du glomérule. *Tous ces capillaires sont embryonnaires* : les injections vasculaires de nitrate d'argent ne résolvent pas leur endothélium en cellules distinctes. Tels seront les capillaires artériels de tous les glomérules, secondaires du corps de Wolff ou définitifs du métanéphros.

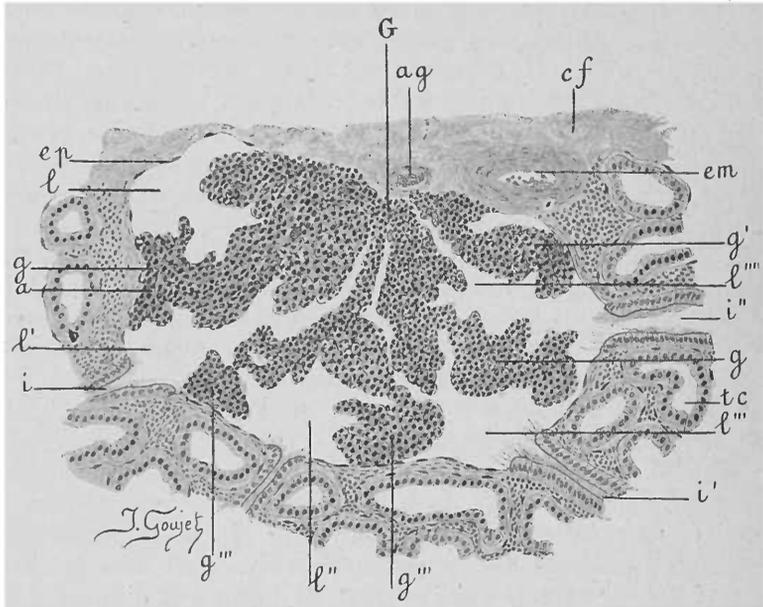


FIG. 937. — Coupe transversale d'un glomérule pectiné du rein wolffien de la grande Lamproie. Fixation par l'alcool fort. Coloration à la glycérine hématoxylique. Conservation dans le baume. — (Ocul. 1, obj. 4 de Leitz; chambre claire.)

G, pied du glomérule, fourni par la petite artère glomérulaire *ag* issue de l'artère émulgente *em*; — *g, g', g'', g'''*, anses pariétales limitant les loges *l, l', l'', l'''*, dans lesquelles s'ouvrent les quatre entonnoirs ciliés *i, i', i'', i'''*; — *a*, étalement de l'anse pariétale sur son point de suture à la paroi capsulaire; — *ep*, endothélium pariétal de la capsule; — *tc*, tubes contournés; — *cf*, tissu conjonctif du hile.

B. Le revêtement épithélial capsulaire. — Dans chaque loge, le glomérule central et les anses pariétales sont limités, du côté de la cavité capsulaire, par une rangée de cellules plates, endothéliiformes, qui sont le reflet à leur surface du revêtement épithélial de la capsule continu lui-même avec celui des canalicules wolffiens ouverts dans celle-ci (fig. 938). Le glomérule a donc ici conservé son épithélium viscéral : j'ai pu le constater positivement sur le *Petromyzon marinus* par la méthode de l'argent. Or, on sait que le revêtement épithélial de la capsule, réfléchi sur le glomérule, répond à l'épithélium viscéral de l'ampoule primitive du corpuscule de Malpighi primordial : ampoule

disposée en forme de séreuse tout autour du bourgeon glomérulaire. Ce revêtement de l'ampoule, issu du cœlome comme le canalicule wolffien primitif, a été sur ce point ramené à l'état endothélial. On voit donc que l'urine, avant d'aborder le canal segmentaire, traversera encore ici un petit département du cœlome, mais non plus comme

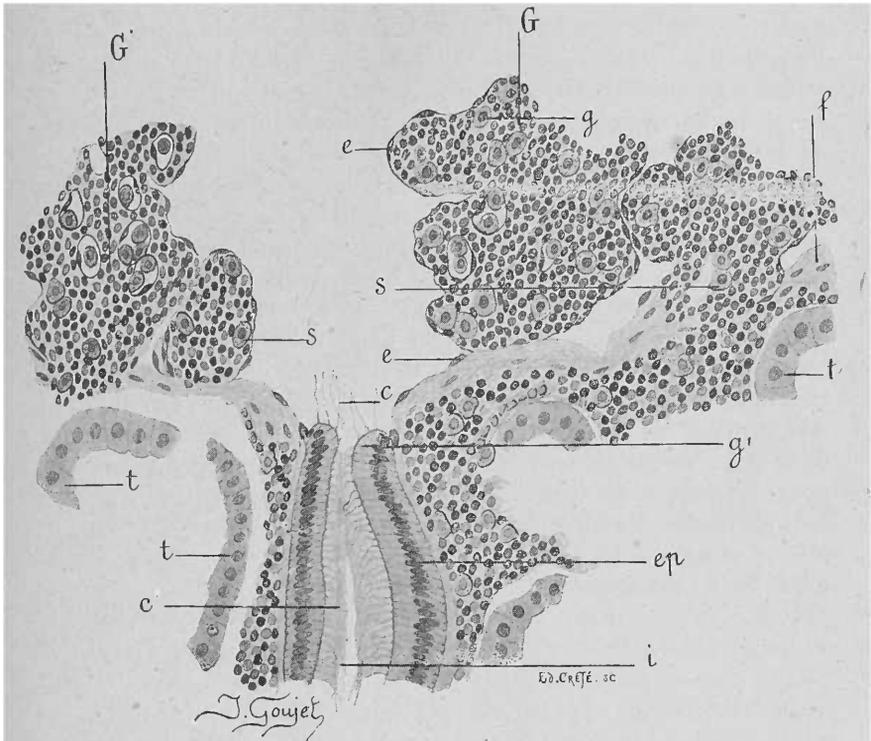


FIG. 938. — Coupe de la région répondant au point d'entrée d'un entonnoir cilié dans une loge de la capsule correspondante du corpuscule de Malpighi. Rein wolffien de la grande Lamproie. Fixation par l'alcool fort. Coloration à la glycérine hématoxylique. — (Ocul. 1, obj. 4 de Nachet; chambre claire.)

G, G', floccules de capillaires glomérulaires; — s, s, globules rouges du sang contenus dans les capillaires glomérulaires : en deux points répondant aux limites de la loge commandée par l'entonnoir, les vaisseaux glomérulaires *g* se continuent avec les vaisseaux du parenchyme rénal; — *ep*, épithélium cylindrique de l'entonnoir; — *i*, sa lumière; — *c*, cils des cellules épithéliales de l'entonnoir dirigés vers la cavité du corpuscule de Malpighi; — *c'*, cils dirigeant leur mouvement vers les canalicules contournés; — *t, t*, épithélium prismatique des canalicules contournés; — *e*, endothélium continu à la surface des floccules glomérulaires; — *e'*, endothélium pariétal de la capsule; — *f*, paroi fibreuse de la capsule; — *g'*, genou dessiné par l'épithélium de l'entonnoir au point où il se continue avec l'endothélium pariétal de la capsule.

dans le pronéphros cette cavité tout entière. Comme dans le pronéphros, en revanche, l'urine sortira de cette petite séreuse par un entonnoir cilié. A son issue des vaisseaux glomérulaires, dans la capsule, elle est coagulable par l'alcool et conséquemment elle contient de

l'albumine. Ce fait est facile à constater sur le rein du Pétromyzon fixé vivant, et il a une grande importance physiologique.

C. Entonnoirs ciliés et canalicules contournés. — Chaque loge du glomérule pectiné s'ouvre dans un entonnoir cilié qui troue la capsule fibreuse générale circonscrivant la formation pectinée. L'orifice de chaque entonnoir est sensiblement à égale distance des cloisons connectivo-vasculaires subdivisant en loges cette capsule générale. Tous les entonnoirs, sans exception, abordent la capsule horizontalement : seules les coupes transversales les montrent sectionnés dans leur axe exact. En se continuant avec les canalicules contournés, juste au point où finit leur épithélium cilié, ils cessent d'être horizontaux. L'épithélium est formé d'une seule rangée de cellules cylindriques bien étudiées par CHANDELUX. Elles sont en règle uniciliées. Leur pôle adhérent est doublé d'un plateau basal cupuliforme, homogène et réfringent, se colorant en rouge vif par le carmin après fixation par l'alcool. Leur pôle libre porte un plateau épais en forme de bourrelet conique, d'où se dégage un seul cil extrêmement long, robuste et vibrant dans le sens de la marche de l'urine, de la cavité de la capsule vers celle du canalicule wolffien. Sur les préparations fixées net par l'alcool fort, on voit souvent les cils répondant à l'ouverture de l'entonnoir engagés droit dans la cavité capsulaire et réunis en un pinceau ; tandis que ceux répondant au reste de l'infundibulum sont repliés à angle vif, leur extrémité libre dirigée vers le canalicule wolffien. De fait, ces cils se contractent à la façon de fouets. Après s'être étendus vers la capsule, ils reviennent sur eux-mêmes en se couvant un peu au-dessus du plateau. Il est facile de les voir vibrer ainsi sur une coupe transversale du rein enlevé sur le vivant, examinée soit dans son propre plasma, soit dans l'eau salée à 7 pour 1000.

La transition de l'épithélium cilié au revêtement pariétal de la capsule se fait de la façon suivante : Sur les lèvres de l'entonnoir, il se réfléchit une rangée de cellules prismatiques de plus en plus basses, au nombre de cinq ou six et dont la hauteur décroît rapidement de façon à dessiner tout autour de l'orifice une sorte de bourrelet. Ces cellules ne sont pas toutes ciliées et elles se poursuivent sur la paroi capsulaire par la rangée des cellules endothéliiformes. Elles répondent à l'évasement primitif de l'entonnoir segmentaire (fig. 939).

Canalicules sécréteurs. — D'autre part, à l'épithélium cilié de chaque infundibulum, fait suite l'épithélium prismatique du tube contourné correspondant, lequel tube change immédiatement de plan comme on peut le voir sur une coupe transversale du rein un peu épaisse. L'épithélium des canalicules wolffiens est formé d'un seul rang de cellules cylindriques ou plutôt prismatiques très délicates, dépourvues de plateau sur leur pôle libre et sur leur pôle d'insertion. Le noyau, situé à mi-hauteur, est vésiculeux et nucléolé. A son

niveau, existe une rangée transversale de granulations grasses que l'acide osmique teint en noir et qui établissent la démarcation entre la zone infra-nucléaire et la zone supra-nucléaire du protoplasma. Celui-ci est extrêmement délicat, et au-dessous du noyau il est parcouru par une striation figurant des bâtonnets réfringents. Au-dessus du noyau, il donne avec la plus grande facilité des boules sarcodiques. Quand les cellules ont été bien fixées par les vapeurs osmiques dans la chambre humide, la vacuolisation — qui accompagne le départ des boules et produit une série de franges protoplasmiques étirées sur le pôle libre — n'existe pas; et l'on peut se convaincre que la lumière du tube est limitée par une ligne de cuticulation extrêmement mince et striée, régnant sur le pôle libre des cellules épithéliales. C'est la *bordure en brosse* dont je parlerai plus loin.

Les canalicules à épithélium strié sont limités par une mince mem-

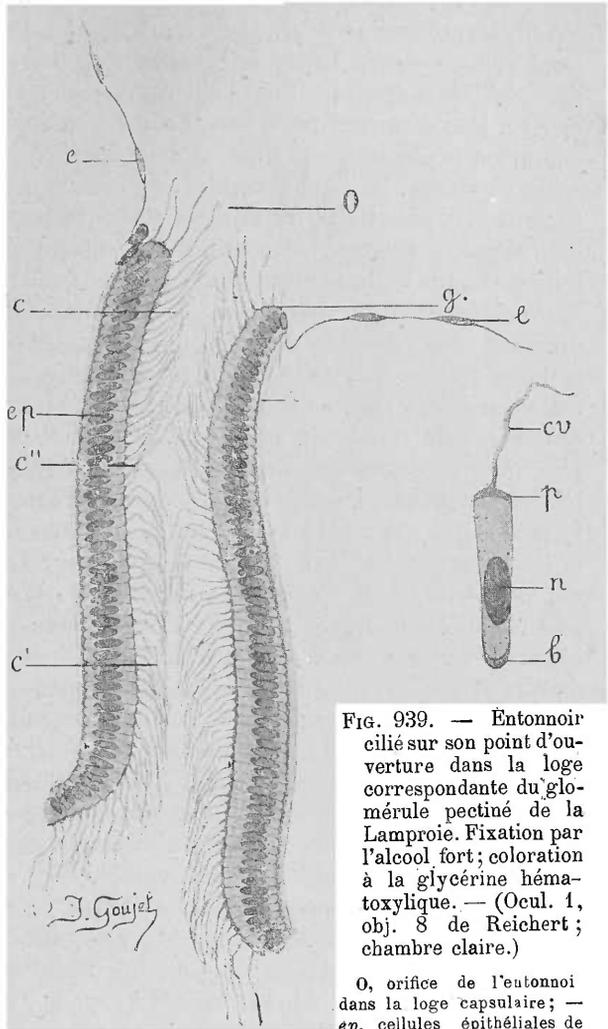


FIG. 939. — Entonnoir cilié sur son point d'ouverture dans la loge correspondante du glomérule pectiné de la Lamproie. Fixation par l'alcool fort; coloration à la glycérine hématoxylique. — (Ocul. 1, obj. 8 de Reichert; chambre claire.)

O, orifice de l'entonnoir dans la loge capsulaire; — *ep*, cellules épithéliales de l'entonnoir; — *e*, endothélium pariétal de la capsule; — *v*, membrane vitrée du tube infundibulaire; — *c*, cils vibratiles inféchis vers la capsule; — *c'*, cils inféchis vers les tubules contournés; — *c''*, point où se fait le départ entre les deux attitudes des cils.

n, noyau; — *p*, plateau; — *cv*, cil vibratile unique; — *b*, plateau basal d'une cellule épithéliale de l'infundibulum, fixée par l'alcool fort, isolée et colorée au picrocarmine.

brane propre, à la surface interne de laquelle repose l'épithélium. Leur lumière est large. Ils se contournent de mille manières entre la ligne des glomérules et celle de la veine émulgente et du canal de Wolff, excréteur général. Dans leurs écarts, le tissu conjonctif ne tient aucune place. Leurs intervalles sont exactement occupés par des capillaires sanguins dont la paroi fait corps avec leur membrane propre, tout comme dans le foie. Leur enroulement forme une masse entourant le glomérule pectiné, et dont le développement principal est antéro-externe. Ils se poursuivent, au voisinage de la région postéro-externe occupée par le canal de Wolff, avec les canalicules intermédiaires qui, d'ailleurs, se contournent comme eux et avec eux, de telle sorte que leurs sections en long ou en travers sont mêlées.

Canalicules intermédiaires. — Ces canalicules, à lumière large, diffèrent des précédents en ce que leur épithélium est formé de cellules plus basses, à noyaux se teignant plus intensément et à protoplasma moins vulnérable. Ce sont là, évidemment, des homologues des *anses de Henle* du rein définitif. De distance en distance, au sein du protoplasma granuleux des cellules épithéliales, on y voit des boules particulières que je n'ai trouvées que dans le rein wolffien des cyclostomes. Elles sont réfringentes, insolubles dans l'eau, l'alcool et les essences. Les unes sont colorées en grenat foncé, les autres ont une teinte vert d'émeraude magnifique. C'est dans la dernière portion des canalicules intermédiaires, dans le segment du rein confinant au canal de Wolff, qu'on rencontre ces boules vertes semées dans le protoplasma comme des grains de zymogène. Elles ont une grande importance à mes yeux, car on n'en voit point dans le sang; elles sont donc le produit de l'*activité sécrétoire* de l'épithélium des tubules wolffiens. Cet épithélium jouit par suite à un certain degré de propriétés glandulaires, ce qu'on a longtemps contesté. Le petit fait histologique sur lequel je viens d'insister tranche en réalité une question de physiologie très controversée.

D. Canaux collecteurs et canal de Wolff. — Le canal de Wolff, occupant le bord postéro-externe du rein, offre une large lumière, mais celle-ci n'est pas circulaire. Le canal excréteur est aplati comme un fourreau. Autour de lui (voy. fig. 936, W), la capsule fibreuse du rein wolffien forme une membrane solide doublant sa paroi externe, sous-péritonéale. Sa paroi interne est abordée vers l'extrême bord externe du rein par les canaux collecteurs, tous transversaux comme les entonnoirs ciliés (fig. 940). Entre eux, pénètre jusqu'à une certaine distance le tissu conjonctif, prolongement de l'enveloppe fibreuse et semé de grands chromoblastes. Ce tissu conjonctif s'épuise rapidement. On n'en trouve plus autour des canaux intermédiaires mêlés aux canalicules sécréteurs et contournés comme eux.

L'épithélium du canal de Wolff est beaucoup plus haut et développé

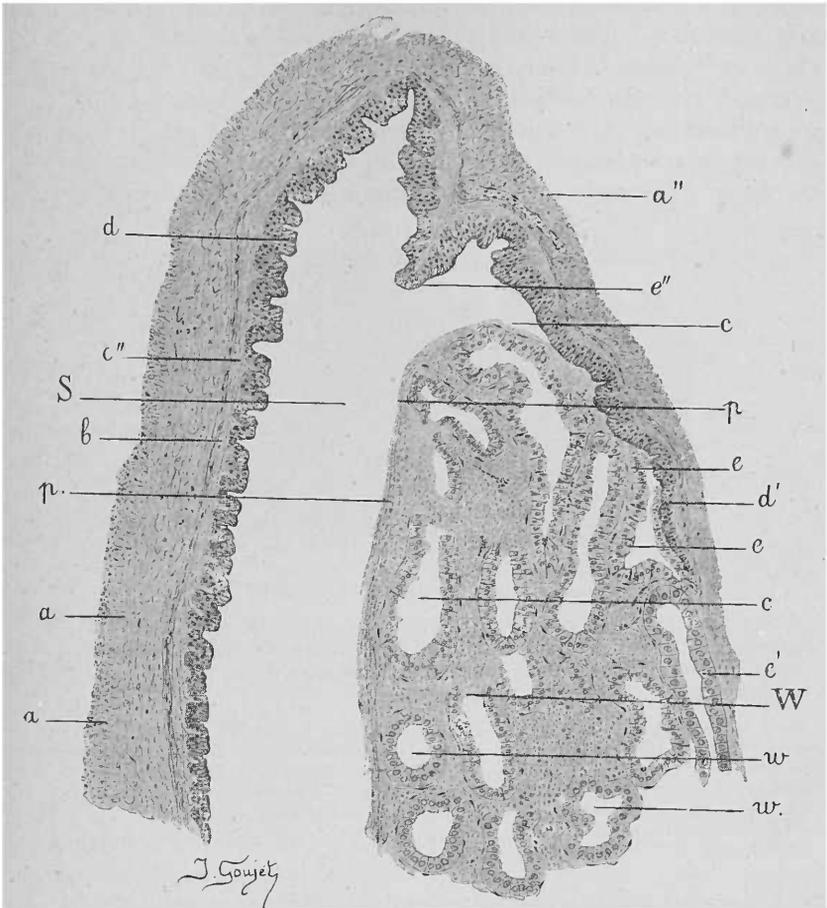


FIG. 940. — Extrémité postéro-externe du rein wolffien de la grande Lamproie, montrant en partie la coupe transversale du canal segmentaire (canal de Wolff) et de l'extrémité du parenchyme rénal. — Fixation par l'alcool fort. Picrocarmine. — (Ocul. 1, obj. 2 de Véric; chambre claire.)

S, lumière du canal segmentaire (canal de Wolff); — W, parenchyme du corps de Wolff; — *d*, épithélium de la paroi externe du canal de Wolff; — *d'*, son prolongement sur la paroi externe d'un canal collecteur : dans la partie profonde de la coupe (ici un peu épaisse), on voit cet épithélium se continuer par un épithélium semblable à celui de la paroi interne du canal de Wolff (ici desquamé dans le canal lui-même); — *e*, épithélium des canaux collecteurs; — *c*, lumière élargie un peu en entonnoir d'un canal collecteur à son point d'ouverture dans le canal de Wolff; — *c'* cette même lumière élargie au voisinage du point d'abouchement dans un tube collecteur coupé obliquement; — *e'*, épithélium des canaux intermédiaires; — *w, w'* canalicules wolffiens du rein; — *a, a', a''*, paroi du canal de Wolff; — *c''*, couctte connective interne de la paroi du canal de Wolff; — *b*, couche de fibres lisses, annulaires, de la paroi externe du canal de Wolff; — *e''*, éperon valvulaire dessiné par un mouvement rentrant de la paroi du canal de Wolff à l'embouchure du dernier canal collecteur.

sur la paroi externe que sur l'interne. Cette paroi interne est parcourue

par des crêtes longitudinales renfermant des vaisseaux sanguins, et au-dessus desquelles l'épithélium dessine des groupes flocculeux. L'épithélium est formé de plusieurs rangées de cellules (fig. 941). Celles qui bordent la lumière du canal sont pyramidales: la base de la pyramide répondant au pôle libre, son sommet, très effilé et long, au pôle d'insertion. Les cellules pyramidales poussent par groupes qui souvent, sur les coupes, se rejoignent par les pôles libres des cellules extrêmes; de sorte qu'entre ces groupes l'épithélium des rangées pro-

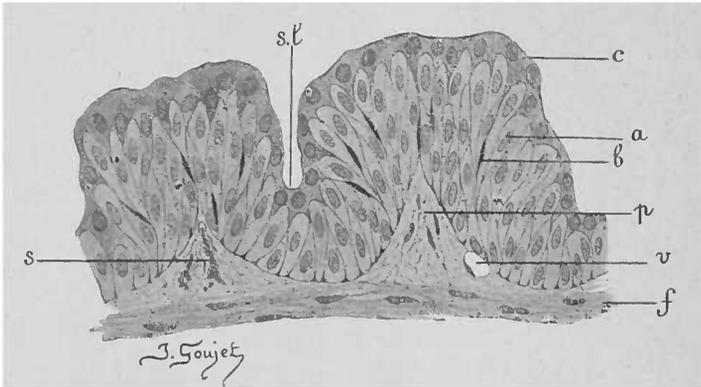


FIG. 941. — Coupe transversale du revêtement épithélial du canal de Wolff (canal segmentaire jouant le rôle d'uretère) du rein wolffien de la grande Lamproie. — Fixation par l'alcool. Coloration au picrocarminate. — (Ocul. 1, obj. 8 de Reichert; chambre claire; — figure réduite.)

sl, pli répondant à un sillon longitudinal; — *c*, cellules épithéliales superficielles devenues pseudo-colloïdes et affectant la forme pyramidale; — *a*, cellules ordinaires, stratifiées et affectant à la surface des plis en relief la disposition en groupes flocculeux; — *b*, cellules pyramidales jeunes de remplacement; — *p*, reliefs du derme muqueux répondant à ceux des sillons; — *v*, petite veine coupée en travers; — *s*, capillaires sanguins montant dans les reliefs des sillons; — *f*, plan annulaire de fibres lisses.

fondes semble compris comme entre des arcades. Les cellules pyramidales, superficielles, ont subi une évolution toute particulière, pseudo-colloïde. Leur protoplasma est réfringent avec un éclat gras. Il se colore énergiquement par l'éosine, tandis que celui des cellules profondes se teint à peine en rose. On retrouvera ces mêmes caractères dans l'épithélium de l'uretère du métanéphros.

Les canaux collecteurs ont un épithélium tout à fait semblable à celui de la paroi externe du canal de Wolff. Leur trajet est court, transversal ou légèrement oblique. Il est facile de constater que chacun d'eux reçoit un certain nombre de canalicules intermédiaires. Sur le point de passage entre les deux on peut voir, de distance en distance, s'élever entre les cellules épithéliales des canalicules intermédiaires de jeunes cellules étroites, à protoplasma réfringent semblable à celui des cellules pyramidales superficielles du canal de Wolff.

Puis, ces cellules deviennent elles-mêmes pyramidales (fig. 942) et poussent par groupes un peu plus loin, végétant par le mécanisme des cellules à pied, et stratifiant par suite le revêtement épithélial. Elles dessinent enfin des arcades, et l'épithélium devient tout à fait stratifié, identique à celui de la paroi externe du canal de Wolff. La paroi interne de celui-ci, confinant au labyrinthe, est, au contraire, tapissée par un épithélium semblable à celui du point d'union des canalicules intermédiaires avec les canaux collecteurs. Souvent, du reste, on voit l'épithélium de la paroi externe du canal de Wolff se prolonger sur la paroi externe d'un canal collecteur qui y aboutit ; tandis que

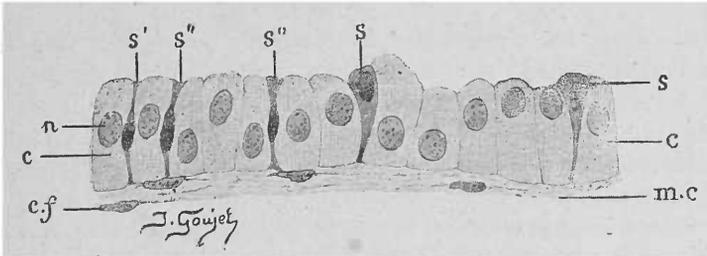


Fig. 942. — Épithélium de la paroi interne du canal de Wolff et des canaux collecteurs du rein wolffien de la grande Lamproie (même préparation que dans la figure précédente). — (Ocul. 1, obj. 8 de Reichert ; chambre claire.)

c, c, corps protoplasmique ; — *n*, noyau des cellules épithéliales ordinaires ; — *s, s*, deux cellules pyramidales dont le pôle superficiel tend déjà à s'étaler par-dessus les autres et a déjà subi la transformation colloïde ; — *s'*, jeune cellule pyramidale intercalée aux autres et encore fusiforme ; — *s'', s'''*, cellules pyramidales davantage, mais encore incomplètement développées.

l'épithélium bas et semé d'un petit nombre de cellules pyramidales de sa paroi interne se prolonge sur l'autre paroi de ce même canal collecteur. Ces faits ont une certaine importance morphologique, car ils tendent à faire admettre que les canalicules wolffiens dépendent bien davantage du canal segmentaire qu'on ne l'avait supposé. Cette dépendance s'étend tout au moins aux canalicules intermédiaires sans aucun conteste.

Artères, veines, circulation sanguine du rein wolffien primitif.—

Les branches afférentes des bouquets de capillaires glomérulaires sont courtes ; elles prennent naissance de distance en distance sur l'artère émulgente, qui file droit sur le bord interne du rein en suivant son hile linéaire. Elles se résolvent en capillaires artériels soit des anses centrales, soit des anses pariétales de chaque loge de la formation pectinée. Les capillaires sont tous anastomotiques les uns des autres. J'ai dit que les cloisons interceptant les loges partent du voisinage de l'artère émulgente comme d'un centre, pour s'insérer sur la capsule fibreuse dans les intervalles des entonnoirs ciliés. C'est du réseau artériel des anses pariétales, dans le pied des cloisons (c'est-à-dire à leur point d'union marginal avec la capsule), que partent les capillaires

veineux et les veinules. Toutefois, très exceptionnellement, on voit la section d'une petite veine au beau milieu d'une frange de capillaires glomérulaires. Le plus ordinairement alors, cette frange est pariétale; mais j'ai trouvé parfois une veine au sein du tissu conjonctif d'une frange centrale. Cette disposition est très intéressante et absolument spéciale au glomérule wolffien primordial. En règle, les veines, nées pour la plupart du pied des cloisons inter-loculaires, vont rejoindre la veine émulgente voisine du canal de Wolff, en filant à travers l'embrouillement des canalicules. Les unes ont un trajet direct; d'autres reçoivent chemin faisant les capillaires veineux inter-loculaires.

Jamais dans les corpuscules de Malpighi de seconde venue. — même dans ceux de la partie inférieure et postérieure du corps de Wolff des mammifères — on ne retrouvera un tel mode de circulation fonctionnelle. La présence de veines soit dans le pied des cloisons du glomérule pectiné, soit même au sein de ses bouquets glomérulaires centraux, homologues de ceux du rein définitif, indique que dans ce glomérule primordial le réseau vasculaire sanguin n'est pas, à proprement parler, exclusivement bipolaire artériel. Mais on voit aussi qu'il tend à le devenir. On compte souvent, en effet, des séries de franges vasculaires pariétales qui, sans cesser d'être formées de capillaires artériels, se résument en un petit nombre de vaisseaux efférents traversant le pied des cloisons et se jetant dans les capillaires inter-loculaires, d'où les veines naîtront plus loin. Puis vient à nouveau une cloison dont le pied renferme une veine efférente : ainsi de suite. Il paraît donc que le réseau glomérulaire primordial consiste essentiellement en un immense développement de capillaires résultant de l'épanouissement de plusieurs artères et conservant sur une grande étendue le caractère de capillaires artériels, mais ayant un petit nombre de veines pour voie d'issue soit directement, soit après s'être déversés dans le réseau capillaire général occupant les intervalles des canalicules wolffiens. Toutefois, de distance en distance, le vaisseau efférent qu'on trouve dans le pied des cloisons est une petite artère prenant place entre les capillaires artériels et les capillaires inter-tubulaires. Sur ce point là, le réseau vasculaire émulgent a pris son type définitif; il est bipolaire artériel.

On peut conclure, de ces diverses observations, que le dispositif sanguin servant à la dépuración du sang a primitivement consisté en un territoire vasculaire du type ordinaire, mais qui rapidement s'est modifié par l'énorme multiplication de ses éléments artériels et enfin est devenu bipolaire artériel d'une façon secondaire. Ceci est arrivé dès que les glomérules et les corpuscules de Malpighi secondaires se sont formés dans le rein wolffien.

Celui des cyclostomes supérieurs (pétromyzontes) n'en renfermant

pas un seul, peut être à bon droit pris pour type du rein wolffier primitif. Entre ses canalicules contournés, il est vrai, on trouve des amas plus ou moins limités et arrondis de cellules polyédriques, qu'à première vue on pourrait rapporter à des glomérules secondaires imparfaits. Mais, au sein de ces îlots, on ne trouve point de vaisseaux rappelant ceux du glomérule même au début de sa formation, ni dans les canalicules wolffiens qui leur confinent de dispositions en crosse indicatrices de la formation d'un glomérule. Cela, chez les animaux adultes tout aussi bien que chez les larves ammoctètes. Il ne s'agit donc pas ici de corpuscules de Malpighi à l'état foetal ni même embryonnaire.

J'ai dit en commençant que le rein wolffien des cyclostomes réalise en quelque sorte le schéma de l'organe émulent primitif, le plus simple après le pronéphros. Cet organe émulent montre, dans le glomérule pectiné devenu indivis et continu, le filtre réduit à sa simplicité initiale, formant un organe à part sur le côté interne du rein. Dans ce filtre, on peut suivre l'adaptation d'un réseau vasculaire sanguin ordinaire à la fonction émulgent, et sa réduction progressive à l'état de réseau admirable bipolaire artériel.

D'autre part, nous voyons partir de l'ampoule formée par le néphrotome primitif une série de canaux secondaires. Et dès le début nous constatons la différenciation des canaux contournés en tubes sécréteurs et en tubes intermédiaires. Ces derniers apparaissent comme des différenciations particulières des canaux collecteurs, et par conséquent comme des dépendances du canal segmentaire. Au contraire, les tubes sécréteurs semblent être des formations secondaires de l'ampoule primitive, qui n'est elle-même morphologiquement qu'un département du cœlome séparé de la cavité générale, mais que l'urine doit nécessairement traverser avant de gagner ses voies d'excrétion par des orifices ciliés : exactement ici comme elle le faisait dans le pronéphros à l'égard du cœlome tout entier.

§ 4. LE CORPS DE WOLFF DES MAMMIFÈRES ET DE L'HOMME, REIN WOLFFIEN SECONDAIRE

Quand on fait une coupe transversale de la partie supérieure du corps de Wolff chez un embryon de Mouton de 15 à 30 millimètres (fig. 943), on voit qu'elle ne renferme qu'un seul glomérule énorme, voisin de l'aorte. Un certain nombre de canalicules contournés prennent place entre le glomérule et le canal de Wolff, situé à la partie antéro-externe de l'organe immédiatement sous l'endothélium du cœlome, à ce moment formé d'un rang de cellules prismatiques basses. La veine, de grande

dimension, est située derrière le canal de Wolf. En avant d'elle, on

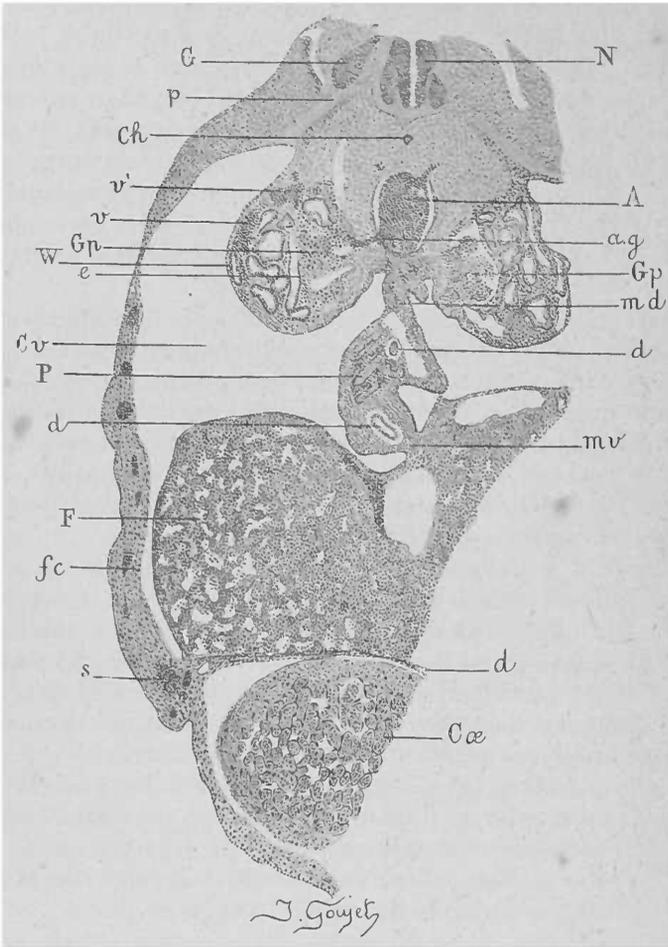


FIG. 943. — Coupe transversale d'un embryon de Mouton long de 17 millimètres, passant par le corps de Wolff et le duodénum. (A cause de la courbure de l'embryon, le diaphragme *d*, et le cœur *cæ*, apparaissent sectionnés en travers au bas de la figure.) — Fixation par le liquide de Müller, coloration en masse par le carmin aluné. Coupes en série. Conservation dans la résine Dammar. — (Ocul. 1, obj. 0 de Véric; chambre claire.)

N, névraxe; — G, ganglions des paires rachidiennes; — *p*, nerfs rachidiens; — *Ch*, corde dorsale; — A, aorte; — *ag*, artère glomérulaire née directement de l'aorte et fournissant au glomérule *Gp*, du corps de Wolff; — W, canal de Wolff; — *e*, embouchure d'un tube du corps de Wolff dans la cavité du glomérule; — *v, v'*, veines efférentes du corps de Wolff; — Cr, cavité péritonéale.

nd, mésentère dorsal de l'anse duodénale *d, d*, sectionnée en deux points parce qu'elle est déjà courbée en fer à cheval; — P, ébauches des trois pancréas en cours de développement au dans le mésentère dorsal; — *mv*, mésentère ventral, au sein duquel on voit déjà le foie F très développé autour des veines omphalo-mésentériques.

fc, lamelle fibro-cutanée; — *s*, vaisseaux sanguins embryonnaires au sein de cette lamelle; — *d*, diaphragme; — Cæ, cœur.

voit se dégager, de l'intrication des canalicules wolffiens ouverts dans la capsule du glomérule par des entonnoirs transversaux non ciliés, des canalicules à épithélium très différent, semblable à celui du canal de Wolff. Ce sont les canalicules collecteurs, à direction également transversale à leur abord dans le canal de Wolff. Bref, dans cette région, on est en présence d'un rein wolffien primitif. — Mais au fur et à mesure que les coupes se succèdent d'avant en arrière, on voit apparaître un type nouveau. Ça et là, dans le parenchyme formé par l'embrouillement des tubuli, on rencontre des corpuscules de Malpighi secondaires.

Il est aisé de se rendre compte de ces différences en faisant une coupe longitudinale du corps de Wolff. Cet organe, étroit dans sa partie supérieure et antérieure, se renfle dans sa portion inférieure et postérieure. C'est celle-ci qui renferme les corpuscules de Malpighi de petite taille, secondaires. La région supérieure renferme une série de corpuscules de Malpighi primordiaux rapprochés au contact de chaque côté de l'aorte et renfermant chacun un glomérule pectiné. Mais ces corpuscules de Malpighi ne sont plus fusionnés comme chez les pétromyzontes. Chacun d'eux est enclos par sa capsule qui touche celle du précédent et celle du suivant, ramenées par le tassement des glomérules les uns sur les autres à l'état de cloison transversale entre les corpuscules de Malpighi successifs. Ceux-ci sont d'autant plus discontinus qu'on s'avance vers la partie inférieure du corps de Wolff renfermant des glomérules secondaires. Cette partie est la dernière venue. Elle représente le rein wolffien définitif et prendra le pas chez les anamniotes supérieurs, tels que les anoures, tandis que la partie antérieure, représentant un rein wolffien primitif, disparaîtra par atrophie. Chez les mammifères où le corps de Wolff n'a qu'une existence provisoire, cette même partie inférieure prend un développement prépondérant. Par sa constitution histologique et sa façon de fonctionner, elle se rapproche considérablement du rein définitif.

Corpuscules de Malpighi primordiaux et glomérules pectinés. —

La coupe transversale des premiers corpuscules de Malpighi primordiaux, occupant la région tout à fait antérieure du corps de Wolff, permet d'étudier ces corpuscules dans leur état de simplicité initiale (1). Un rameau artériel, parti de l'aorte, forme le pédicule d'un bouquet

(1) On prendra pour objet d'études des embryons de Mouton longs de 15 à 30 millimètres. On ouvre largement le ventre et l'on enlève la masse intestinale en réséquant le mésentère dorsal. On fixe par les vapeurs osmiques dans la chambre humide pendant douze heures; et l'on fait aussitôt les coupes transversales à main levée, si l'on veut qu'elles soient bien analytiques. On colore au carmin aluné ou à l'éosine hématoxylique. On déshydrate les coupes dans l'alcool éosiné; on les traite successivement par l'essence de girofles et celle de bergamote. On monte dans le baume au xylol.

glomérulaire très largement développé, occupant la cavité centrale de l'ampoule. Du pied de ce bouquet de capillaires artériels, il part

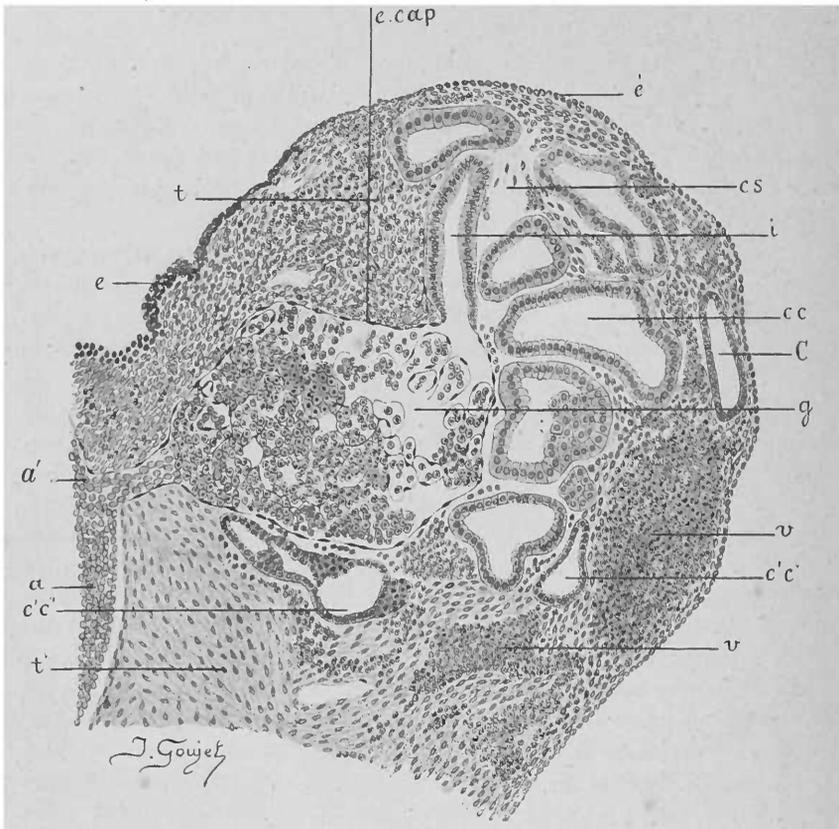


FIG. 944. — Coupe transversale du corps de Wolff d'un embryon de Mcuton de 17 millimètres de long, passant par un corpuscule de Malpighi primordial. — Fixation par le liquide de Müller. Coupes en série. Coloration au carmin aluné. — (Ocul. 1, obj. 4 de Reichert; chambre claire.)

a, aorte; — *a'*, petite artère émulgente embryonnaire, commandant le glomérule *g*, dont on voit les capillaires, sectionnés en divers sens, remplis de globules rouges à noyau; — *i*, entonnoir unique, à épithélium formé de hautes cellules cylindriques; — *e. cap*, endothélium pariétal de la capsule du glomérule; — *cc*, canalicules contournés (sécréteurs) coupés en divers sens; — *cs*, capillaires sanguins interposés aux canalicules contournés; — *C*, canal de Wolff à épithélium prismatique bas; — *c'c'*, canalicules intermédiaires et collecteurs, revêtus du même épithélium que le canal de Wolff; — *e*, épithélium pleuro-péritonéal de la région qui a fourni les entonnoirs péritonéaux, encore indiqués par des festons, mais rentrants et entièrement oblitérés; — *e'*, endothélium péritonéal de la région externe du corps de Wolff; — *t*, tissu conjonctif embryonnaire de la région antéro-interne du corps de Wolff; — *t'*, tissu conjonctif de la région postéro-interne; — *v, v*, grande veine émulgente embryonnaire, et ses veinules afférentes lui ramenant le sang des capillaires intertubulaires.

comme des rejets des anses vasculaires pariétales, qui forment des réseaux ou des franges papilliformes sur la partie de la capsule

répondant à l'insertion du glomérule, et à l'opposite de l'entonnoir. Au voisinage de ce dernier, les vaisseaux pariétaux communiquent avec les capillaires occupant les intervalles des tubes contournés. C'est de ce dernier réseau que partent les capillaires veineux. Tous les vaisseaux sont d'ailleurs ici du type fœtal (fig. 944).

Le corpuscule de Malpighi n'a qu'un seul entonnoir, et conséquemment il ne répond qu'à un seul canalicule wolffien. L'entonnoir est évasé; il étale largement sur le col de la capsule son épithélium prismatique, prolongement du canalicule wolffien correspondant. Après un certain trajet sur la paroi interne de la capsule, la hauteur des cellules épithéliales décroît rapidement, et l'épithélium se poursuit sous forme d'une rangée de cellules endothéliales pour former le revêtement pariétal capsulaire. Ce revêtement se réfléchit — autant que j'en ai pu juger — à la surface des anses vasculaires pariétales et du bouquet glomérulaire central sous forme d'une ligne de cellules endothéliales d'une minceur extrême. Toutefois, je n'ai jamais réussi à les imprégner de nitrate d'argent.

Dans les coupes faites par le travers du corps de Wolff un peu au-dessous de son extrémité antérieure, on voit que d'une seule et même capsule, il part deux ou même trois entonnoirs répondant à la formation de canalicules wolffiens secondaires. Il est en même temps aisé de se rendre compte de la façon dont se forment les loges secondaires qui subdivisent la capsule et transforment le corpuscule de Malpighi, primordial et simple, en un autre complexe et renfermant un glomérule pectiné. Les vaisseaux en voie de croissance commencent par dessiner un floccule à l'opposite de chaque entonnoir secondaire. Puis, du pied de ces floccules poussent comme des rejets d'autres vaisseaux contenus dans une lame de tissu conjonctif jeune et répondant à la cloison et aux anses vasculaires pariétales. L'union des cloisons avec le plancher de la capsule commune s'effectue secondairement. C'est pour cela que, tant dans le corps de Wolff du Mouton et de l'Homme que dans le rein wolffien de la Lamproie, le point d'union de la cloison avec la capsule dans l'intervalle des entonnoirs consiste en un tout petit pont cellulo-vasculaire, formant l'extrémité d'un gros épanouissement de capillaires artériels ou plutôt d'une espèce de glomérule plus étroit que le central, et greffé sur la capsule par sa portion libre. — (Voy. fig. 937 et fig. 938).

De ce changement résulte le *glomérule pectiné* (fig. 945). Sur les coupes longitudinales du corps de Wolff, on voit les glomérules répondant à chaque entonnoir, et les petits systèmes vasculaires des cloisons parfois presque aussi développés que les glomérules, se projeter comme les dents d'un peigne tous de dedans en dehors. Par leur pied et par l'épaisseur des cloisons, ces systèmes communiquent entre eux par des anastomoses. Quand il y a cinq ou six glomérules pectinés super-

posés au contact, la portion supérieure (antérieure) de chaque corps de Wolff ressemble alors tout à fait par son système vasculaire au rein d'une Lamproie. La différence consiste en ce que les corpuscules

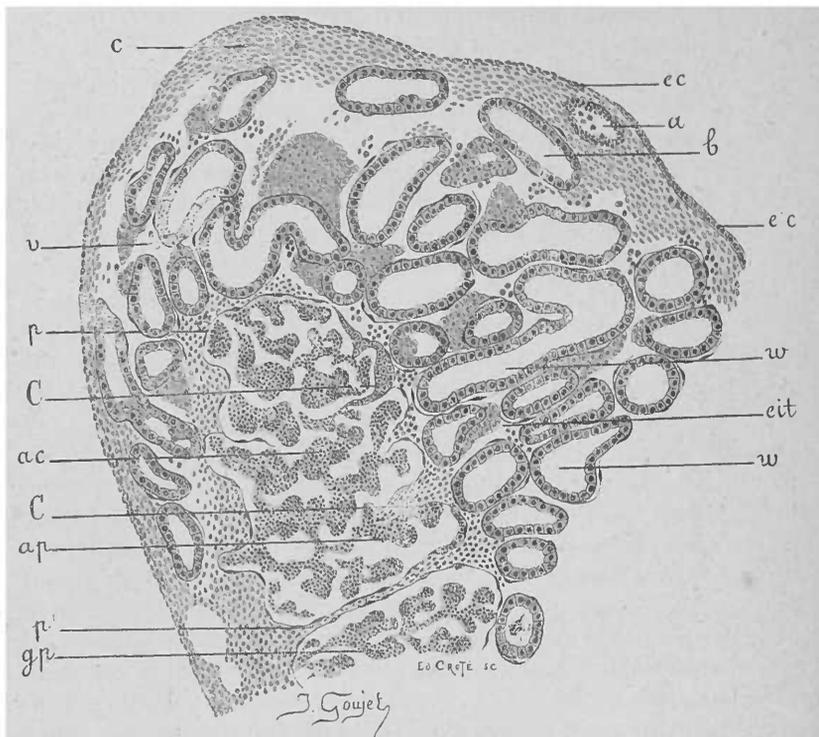


FIG. 945. — Coupe longitudinale de l'extrémité antérieure du corps de Wolff d'un embryon de Mouton long de 17 millimètres. — (Même préparation que dans la figure 944.)

c, tissu mésodermique embryonnaire limité par une rangée *ec* de cellules endothéliiformes *ec*; — *e'o*, épithélium du cœlome, formé de cellules cubiques continuant à la surface antérieure et externe du rein wolffien la rangée de cellules endothéliiformes *ec*; — *a*, vaisseau sanguin embryonnaire du tissu conjonctif de la masse intermédiaire au sein de laquelle ont pris place les éléments du rein wolffien; — *C, C*, le glomérule pectiné avec les cloisons incomplètes répondant à ses loges; — *p, p'*, limites de la capsule générale du corpuscule de Malpighi géant à glomérule pectiné: — *p'*, cloison qui sépare du suivant ce corpuscule de Malpighi; — *ac*, anses centrales, flocculeuses, du glomérule pectiné; — *ap*, ses anses pariétales à la surface des cloisons; — *gp*, disposition générale du bouquet glomérulaire dans un corpuscule de Malpighi moins complexe que celui situé au-dessus. — On ne voit pas les entonnoirs s'ouvrir dans les loges du corpuscule de Malpighi géant, parce qu'ils abordent tous ce dernier transversalement; — *w, w*, tubes wolffiens contournés; — *b*, canaux collecteurs; — *eit*, capillaires sanguins inter-tubulaires, occupant seuls les espaces inter-tubulaires et renfermant des globules rouges à noyau isolés *v*, ou réunis en amas par suite de l'action du réactif fixateur.

de Malpighi primordiaux, bien que rapprochés et même serrés les uns contre les autres, ne se sont pas fusionnés et restent chacun enclos par une capsule distincte (voy. fig. 935).

Le tissu conjonctif accompagne les rameaux émulgents partis de

l'aorte, et il occupe assez largement les intervalles des capillaires glomérulaires centraux et pariétaux. Il contourne aussi les capsules, en restant plus abondant sur le côté répondant à leurs pédicules vasculaires. Il contourne également le corps de Wolff en arrière. Mais sur le côté externe et en avant, l'organe est simplement limité par l'endothélium péritonéal.

Canalicules contournés et canal de Wolff. — Les canalicules contournés qui font suite aux entonnoirs s'incurvent et s'entremêlent de diverses manières. Ils répondent aux canalicules sécréteurs; et comme eux ils ont une lumière large, limitée par un seul rang de cellules prismatiques dont le protoplasma est extrêmement délicat et se creuse de vacuoles avec une grande facilité. Les canalicules contournés occupent, entre le glomérule pectiné et le canal de Wolff, toute l'épaisseur de l'organe. Entre eux, prennent place de grands capillaires provisoires faisant corps avec leur paroi, dont ils ne sont séparés par aucune formation conjonctive. Les canalicules sécréteurs constituent la masse principale de l'organe et répondent à toute sa face antérieure. Une portion de sa face postérieure et le voisinage de son bord externe longé par le canal de Wolff renferment les canaux collecteurs et les canalicules intermédiaires qu'on ne saurait distinguer les uns des autres. Comme le canal de Wolff, ils sont revêtus d'un épithélium prismatique bas, dont les cellules ont chacune un gros noyau que l'hématoxyline et le carmin teignent plus intensément que celui des cellules épithéliales des canalicules sécréteurs. Le protoplasma est granuleux, prend une teinte foncée sous l'influence de l'acide osmique et ne vacuole pas.

Corpuscules de Malpighi et canalicules secondaires. — Dans la portion dernière formée, inférieure ou postérieure du corps de Wolff du Mouton, de l'Homme, etc., on ne trouve plus de corpuscules de Malpighi primordiaux. Les canalicules sécréteurs, emmêlés de diverses manières, répondent par leur extrémité terminale chacun à un corpuscule de Malpighi secondaire absolument constitué comme celui d'un rein définitif. Je ne le décrirai donc pas. Il n'y a plus de formation vasculaire pectinée : les branches artérielles de distribution marchent dans tous les sens et fournissent les rameaux glomérulaires. Bref, les filtres émulgents, représentés chacun par un glomérule à réseau bipolaire artériel, au lieu d'être réunis et ordonnés entre eux dans une seule région de l'organe, se sont multipliés et disséminés dans toute l'étendue de cette portion du rein wolffien. Ce dernier représente, à ce niveau et à peu de chose près, un lobule du rein définitif des amniotes. C'est dans cet état qu'il persiste, et c'est sur ce type qu'il se développe chez les anoures, par exemple. Il fonctionne alors à peu près à la façon du métanéphros, bien qu'il soit plus simple et que le nombre de ses filtres glomérulaires reste toujours relativement peu considé-

nable. La partie antérieure, répondant à un corps de Wolff primitif ou à glomérule pectiné, s'atrophie. Chez les amniotes seuls, tout le corps de Wolff s'atrophie en même temps que son canal excréteur émet, au voisinage de son ouverture dans le cloaque, un bourgeon ascendant origine du rein épithélial définitif, ou *métanéphros* de RAY LANKESTER.

§ 5. — FONCTION MORPHOLOGIQUE ET ROLE DES REINS PRIMITIFS

Pourquoi tous ces changements et cette succession d'organes émulsifs de type variable? Ils paraissent relatifs à la satisfaction, assurée par l'organisme à quelque stade d'évolution qu'il soit parvenu chez l'individu ou dans la série, d'un seul et même but fonctionnel : la *dépuration* du milieu intérieur. Chez les vertébrés où les tissus vivent par le sang, c'est le sang qui doit être dépuré, et ceci d'une façon constante et continue, sous peine d'auto-intoxication à brève échéance.

De là certainement provient l'établissement, puis la fixation par l'hérédité chez les vertébrés, de cette fonction morphologique en vertu de laquelle chez tous il s'établit un pronéphros, qui sauf des exceptions en somme assez rares (larves des urodèles, par ex.), fonctionne peu ou point, puis un rein wolffien, et enfin chez les amniotes un rein définitif. Ces trois organes se succèdent de façon que, dès que l'un d'eux commence à s'atrophier par ses parties les premières formées, il fonctionne encore de par un dispositif déjà modifié et perfectionné par ses parties dernières venues, tandis que s'édifie sur un type encore plus parfait et mieux adapté l'organe émulsif définitif.

Le PRONÉPHROS a pour fonction morphologique principale de donner le schéma de l'appareil dépurateur du sang artériel des vertébrés : le *réseau bipolaire artériel* dérivé de l'aorte; la *cavité séreuse* par laquelle doit passer d'abord le produit de la filtration dépuratrice et qui, à l'origine, est le cœlome tout entier; le *canal segmentaire* qui fait communiquer cette cavité séreuse avec l'extérieur. Il fournit à l'appareil émulsif son conduit excréteur de tous les stades dans l'évolution, consistant en ce même canal segmentaire devenu le canal de Wolff, dont le rein épithélial définitif des amniotes ne sera qu'un simple rejeton.

Le REIN WOLFFIEN PRIMITIF réalise un second perfectionnement morphologique extrêmement favorable à l'activité et à la perfection de la fonction. La formation glomérulaire pectinée multiplie considérablement les filtres. L'augmentation du nombre des canalicules wolffiens

par suite de la production des canalicules secondaires et l'apparition de l'activité sécrétoire dans la dernière portion de ces canalicules, leur subdivision nette enfin en canalicules sécréteurs, intermédiaires et collecteurs, rapprochent déjà et de beaucoup le rein de sa constitution définitive. Toutefois, la dépuration se fait encore ici par des réseaux partiellement artério-veineux; l'urine sort albumineuse des capillaires glomérulaires.

Le REIN WOLFFIEN SECONDAIRE, représenté par la partie inférieure du corps de Wolff des mammifères, est caractérisé par l'apparition des glomérules exclusivement bipolaires artériels devenus extrêmement nombreux, et cessant d'être ordonnés en formation pectinée. L'organe dépurateur possède, ici, à peu près toutes les qualités et le dispositif essentiel d'un métanéphros. Le rein wolffien primitif, métamérique, à formation glomérulaire pectinée, existe bien toujours en tête de l'organe chez l'embryon, la larve ou le jeune de la plupart des anamniotes; mais chez l'adulte, il disparaît par atrophie. Toutefois, le rein très volumineux du plus grand poisson ou du plus grand batracien renferme infiniment moins de glomérules et de tubes contournés qu'une seule pyramide d'un rein de mammifère de petite taille. Pour la vie par le sang très active, il faut un organe muni d'un bien plus grand nombre de petits filtres émulgent et de tubules sécréteurs. Dans ce cas, le métanéphros apparaît comme un rejeton du canal segmentaire durant la vie embryonnaire; tandis que le rein wolffien primitif fonctionne encore en tête de l'organe émulgent et que le rein wolffien secondaire est encore en voie de formation à sa partie inférieure ou postérieure, pour servir ainsi encore pendant une bonne partie de la période fœtale à la dépuration du sang de l'embryon.

CHAPITRE II

LE REIN DÉFINITIF (MÉTANÉPHROS)

Chez tous les vertébrés amniotes, le corps de Wolff donne seulement naissance à diverses parties des appareils génitaux ; puis, dans le reste de son étendue, il s'atrophie. Le canal segmentaire devenu le canal de Wolff se scinde, dans sa partie supérieure, en canal de Müller répondant à sa différenciation génitale et en canal excréteur du rein wolffien. D'autre part, ce canal, au voisinage de son ouverture dans le cloaque, émet un bourgeon ascendant et creux, diverticule de sa paroi dorsale et constituant la première des ébauches épithéliales de l'uretère et du rein définitif (métanéphros).

§ 1. — PREMIER DÉVELOPPEMENT DU REIN DÉFINITIF. REIN EMBRYONNAIRE, REIN FŒTAL

Bourgeon rénal primitif. — Chez les mammifères (embryon de Lapin du 11^e jour, KÖLLIKER), le bourgeon rénal du canal de Wolff apparaît avant que le canal segmentaire ait donné sa différenciation sexuelle en détachant de sa partie supérieure le canal de Müller. C'est un diverticule immédiatement ascendant et creux de l'extrémité inférieure du conduit excréteur du rein wolffien. Il se termine en doigt de gant à l'intérieur de la masse intermédiaire, en arrière du corps de Wolff. Dès le début, son extrémité est doublée d'une calotte mésodermique extrêmement nette (fig. 946).

Comme les tubes wolffiens, le bourgeon rénal ainsi constitué contourne la veine cardinale. Son ouverture dans le cloaque est tardive. Il croît d'abord de bas en haut (où si l'on veut d'arrière en avant), et vient prendre enfin position entre le corps de Wolff et la paroi, sur la face dorsale de ce même corps de Wolff. En s'élevant, le diverticule épithélial tubuliforme monte toujours coiffé de sa calotté mésodermi-

que, qui laisse sur ses côtés une traînée décurrente origine des tuniques de l'uretère. La portion élargie du bourgeon rénal entre son origine sur le canal de Wolff et son extrémité entourée par la calotte, est le *canal rénal* ou uretère définitif. Aux dépens de la calotte mésoder-

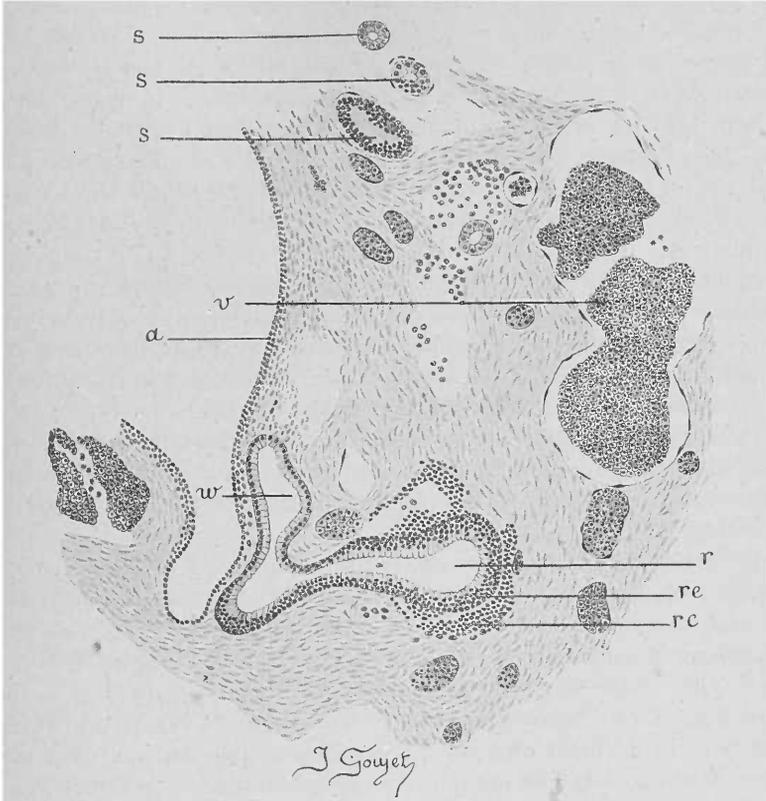


FIG. 946. — Bourgeonnement du canal rénal, origine du rein définitif, aux dépens de la partie inférieure du canal de Wolff. Embryon de Mouton très jeune, coupe longitudinale. Coloration au carmin aluné, conservation dans la résine Dammar. — Faible grossissement; chambre claire.

w, portion inférieure du canal de Wolff, sectionnée obliquement et émettant le bourgeon rénal *v*, sensiblement en arrière et au-dessous de la portion terminale du corps de Wolff; — *s, s, s*, les derniers canaux et canalicules wolffiens.

r, lumière du canal rénal; — *re*, haut épithélium cylindrique du canal rénal, répondant à l'ébauche du rein épithélial; — *rc*, calotte mésodermique, formée de cellules embryonnaires, répondant à l'ébauche du rein sanguin; — *a*, paroi de l'allantoïde; — *v*, coupe oblique de la portion terminale de la veine cave.

mique et du doigt de gant terminal vont maintenant se développer les diverses formations entrant dans la constitution du métanéphros (1).

(1) Chez l'embryon de Poulet, le développement du rein définitif a été surtout étudié par SEDGWICK (Develop. of the Kidney in its relation to the wolffian body in

Rein embryonnaire. — Quand l'extrémité supérieure, ou tête du canal rénal, a pris sa position définitive, la différenciation commence. Le doigt de gant terminal du canal rénal occupe le centre de la calotte mésodermique, formée d'un amas déjà considérable de petites cellules qui se touchent toutes. Il se divise alors en une série de canaux courts, les *canaux papillaires*, répondant chacun au système d'un *rénicule* ou pyramide de Malpighi. Chaque canal papillaire se termine par une extrémité en T ou en double crosse, engagée dans la masse de la calotte plus ou moins profondément. Le point confluent des canaux papillaires dessine une fente allongée suivant l'axe longitudinal du rein : c'est l'ébauche de la cavité du *bassinnet*. La calotte mésodermique indivise se scinde alors en autant de festons qu'il y a de canaux papillaires.

Bientôt, tout autour de l'ébauche du rein ainsi constituée, on voit se dessiner une enveloppe de tissu conjonctif modelé, qui envoie des cloisons entre les systèmes répondant chacun à un canal papillaire et à la calotte de petites cellules doublant son extrémité divisée en T. Ces cloisons rejoignent la masse de tissu conjonctif modelé embryonnaire qui s'est formée au pourtour du bassinnet : ceci est le rudiment de la *capsule fibreuse*, et de la lobulisation du rein qui persiste, chez l'Homme, encore à la naissance et qui reparait dans certaines circonstances pathologiques.

En même temps, au sein de ce tissu conjonctif et dans la calotte mésodermique pénètrent, puis se développent des vaisseaux sanguins. La phase fœtale va maintenant commencer avec l'apparition des tubules contournés du rein et des glomérules. Quant à l'origine des premiers, les embryologistes ne sont pas d'accord. — L'opinion la plus ancienne, et qui est encore aujourd'hui courante, est que les *tubuli contorti* se forment aux dépens des canaux papillaires, se comportant chacun comme une branche de végétation d'une glande ordinaire. Au contraire, pour SEDGWICK et BALFOUR, précédés d'ailleurs dans

the Chick, *Quarterly journal of microsc. science*, t. XX, nouv. série, 1880). Il apparaît, au début du troisième jour de l'incubation, sous forme d'une évagination de la paroi dorsale de l'extrémité postérieure du canal de Wolff. Cette évagination est le « canal rénal ». Elle pénètre dans la plaque intermédiaire, immédiatement en arrière du corps de Wolff, vers les 31-34 somites. Là, la plaque intermédiaire prolifère autour de l'ébauche épithéliale et l'environne d'une masse considérable de petites cellules. Le rein embryonnaire, ainsi constitué, monte encore et vient prendre enfin place à la face dorsale du corps de Wolff. C'est là que s'effectuent seulement les différenciations qui font passer le rein définitif de son type embryonnaire au type fœtal. Voyez à ce sujet BALFOUR (*Embryologie*), et derechef SEDGWICK (On the early development of the anterior part of the wolffian duct and body in the Chick ; together with some remarks on the excretory system of the vertebrata, *Quarterly journal of microsc. science*, t. XXI, 1881).

cette voie par SEMPER (1), BRAUN (2) et FÜRBRINGER (3), la substance médullaire seule et les rayons médullaires (c'est-à-dire l'ensemble des tubes collecteurs), résulteraient de l'arborisation des canaux papillaires et seraient en conséquence des formations du canal segmentaire. La substance corticale (c'est-à-dire les tubes contournés et l'anse de Hénle), dériverait du mésoderme de la plaque intermédiaire tout comme les canalicules wolffiens primitifs. Les deux formations essentielles du rein définitif et du rein wolffien seraient, de la sorte, ramenées respectivement à une même origine et deviendraient des homologues morphologiques. Quelle que soit l'élégance de cette conception, je dois faire remarquer, dès à présent, que l'histogénèse analytique, telle qu'on peut la faire en étudiant le rein définitif dans la période fœtale, ne lui est pas du tout favorable.

Histogénèse sommaire du rein pendant la période fœtale. — Il est aisé de suivre les étapes principales de développement du rein fœtal sur les embryons de Mouton entre 35 et 80 millimètres, et de les comparer avec ce qui se passe chez le fœtus humain du troisième mois (4). Avec les canaux papillaires qui se divisent et se subdivisent dans chaque segment du rein répondant au système d'une papille future, se développe le tissu conjonctif jeune du hile, qui les suit dans leur végétation. Chaque branche de végétation se termine en T par une double crosse (fig. 947) comme l'a bien indiqué RIBBERT (5). Elle est tapissée par une rangée unique de cellules cylindriques claires, identiques à celles de l'épithélium (wolffien) du canal papillaire qu'elle prolonge. — A une très courte distance de ce dernier, l'une des branches de la double crosse subit la transformation glomérulaire, exactement comme le fait le canalicule wolffien primaire dans le corps de Wolff. — La crosse s'accuse par l'inflexion de l'extrémité terminale du tube en une volute. Un bourgeon vasculaire issu d'une artère s'insinue dans la courbure de la volute, puis s'y développe en glomérule. L'ampoule se dessine, etc. — Ainsi se forme un *corpuscule de Malpighi primaire* de très grande dimension, tout à fait voisin du pied de la branche de végétation considérée.

(1) SEMPER, *Das Urogenital system der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere*, Wurtzburg, 1875.

(2) BRAUN, *Bau und Entwicklung der Nebennieren bei Reptilien (Arbeiten aus d. zoolog-zootom. Institut in Wurtzburg, t. V, 1879)*, das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien (*Ibid*, t. IV, 1877).

(3) M. FÜRBRINGER, *Zur vergl. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten (Morphol. Jahrbuch., t. IV, 1878)*.

(4) Fixation du rein définitif par le bichromate de potasse à 2 pour 100 pendant deux mois, ou de fragments par la solution d'acide osmique à 1 pour 100.

(5) RIBBERT, *Ueber die Entwicklungsgeschichte der Glomeruli (Arch. f. mikr. Anat., t. XVII)*.

Pendant cela, l'autre rameau de la double crosse terminale de la branche de végétation, au lieu de subir la transformation glomérulaire, s'accroît pendant un certain temps, puis dessine derechef à son extrémité deux crosses, dont l'une seulement donne naissance à

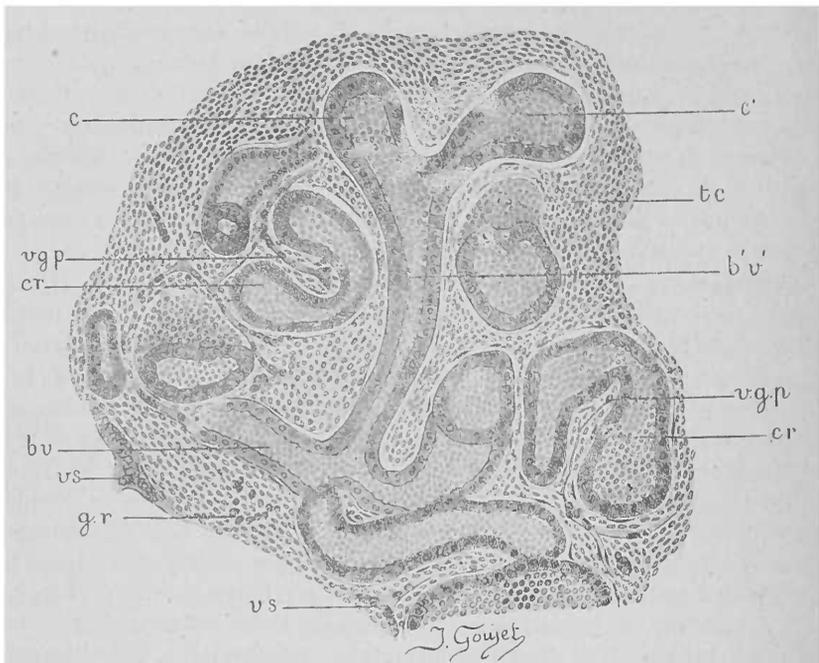


Fig. 947. — Marche des branches extrêmes de végétation des tubules rénaux et formation des glomérules dans la portion marginale du rein de l'embryon humain du troisième mois (11 centimètres). — Fixation par le bichromate d'ammoniaque à 1 pour 200. Coloration des coupes par l'éosine hématoxylique. Conservation dans la glycérine légèrement chargée de cemème réactif. — (Ocul. 1, obj. 6 de Leitz; chambre claire.)

bv, branche de végétation, montrant son revêtement de cellules épithéliales prismatiques vu de profil sur les bords et de face sur le plein de la branche; — *b'v'*, rambeau, terminal à ce stade, de la branche de végétation, subdivisé en deux *c* et *c'*, à son extrémité; — *c*, rameau non glomérulaire qui ira plus loin et étendra le parcours de la branche de végétation; — *c'*, rameau glomérulaire déjà un peu infléchi en crosse; — *vgp*, *vgp*, bourgeons des glomérules provisoires engagés dans la concavité de deux crosses *cr*, *cr*, sectionnées un peu obliquement; — *tc*, tissu conjonctif; — *vs*, *vs*, vaisseaux sanguins du type fœtal; — *gr*, amas de globules rouges du sang occupant le tissu conjonctif.

un *corpuscule de Malpighi secondaire* volumineux, mais moins gros que le primaire; — tandis que l'autre crosse végète, reproduit à son extrémité deux crosses dont l'une seulement devient glomérulaire. Ainsi de suite. — A partir d'un certain stade, en particulier à la périphérie du rein fœtal du troisième mois chez l'Homme, on peut voir les deux crosses devenir glomérulaires à l'extrémité d'une branche de

végétation. Entre les deux alors, se développe une ampoule impaire qui croît dans l'axe de végétation de la branche, pour donner ensuite naissance à un corpuscule de Malpighi sur un seul de ses côtés ou sur les deux. Telle est la loi de la végétation et du branchement des canaux papillaires, suivis dans leur mouvement ascendant par le tissu conjonctif embryonnaire du hile.

Les *rameaux glomérulaires* des crosses, revêtus tout d'abord d'un épithélium embryonnaire à petites cellules cubiques, s'allongent plus ou moins entre le corpuscule de Malpighi nouvellement formé et la branche de végétation qui poursuit son cours. Les uns sont très courts et presque sessiles, les corpuscules de Malpighi leur sont appendus ; d'autres sont plus longs et, dans ce cas, ils deviennent rapidement des tubes contournés à une petite distance du point de bifurcation. Dans tous ces tubes contournés, l'épithélium prend les caractères de celui des canalicules sécréteurs du rein wolffien et du rein définitif : la zone infra-nucléaire de chaque cellule devient striée dans le sens de la hauteur. Au contraire, les *rameaux non glomérulaires* développent un revêtement épithélial formé de cellules cylindriques claires, tout à fait analogues à celles des canaux papillaires du bassin et du canal rénal devenu l'uretère définitif. Ils ébauchent en fin de compte la formation médullaire du rein, et répondent à des canaux collecteurs. Les rameaux glomérulaires ébauchent de leur côté la formation corticale du rein et répondent à des canaux sécréteurs, homologues des canalicules wolffiens munis de glomérules et prenant leur origine dans un néphrotome primitif. Tout ceci se passe au sein d'un tissu conjonctif embryonnaire délicat, dont les éléments sont dirigés dans le sens des branches de végétation renfermant un grand nombre de vaisseaux sanguins du type fœtal, dont les artères fournissent des artérioles glomérulaires.

Les faits d'histogénèse précédents sont extrêmement faciles à observer, et ils me semblent de nature à trancher la question posée un peu plus haut : à savoir si les tubes sécréteurs terminés par des corpuscules de Malpighi, et les canaux collecteurs proviennent, dans le rein définitif, de deux ébauches différentes : — l'une wolffienne donnant les canaux collecteurs ; l'autre, née de la plaque intermédiaire et donnant les tubules sécréteurs et l'anse de Henle interposée entre eux et les canaux collecteurs. — On voit qu'il n'en est rien, puisque des deux rameaux de la double crosse terminant les branches de végétation nées directement des bifurcations des canaux papillaires, l'un donne naissance à un tubule sécréteur et l'autre à un tube collecteur.

Toutefois, il convient de le faire remarquer, les tubes sécréteurs ainsi formés et les corpuscules de Malpighi qui les terminent sont des formations encore ici absolument provisoires, dont la fonc-

tion morphologique et le rôle physiologique peuvent être comparés à ceux des canalicules wolffiens et des corpuscules de Malpighi secondaires du mésonéphros. La végétation et l'arborisation des canaux papillaires aboutit en fin de compte à la formation de la pyramide et des rayons médullaires du rein définitif, c'est-à-dire à tout le système des canaux collecteurs. Elle sème, chemin faisant, à chaque étape de bifurcation des branches de végétation, un corpuscule de Malpighi et un tubule sécréteur qui n'auront qu'une existence éphémère. De moins en moins volumineux et de plus en plus nombreux, terminant des tubes sécréteurs d'autant moins larges et d'autant plus allongés et contournés qu'ils sont développés par une branche de végétation plus éloignée du canal papillaire répondant au calice futur, *ces corpuscules de Malpighi provisoires assurent la continuité de la fonction émulgente en même temps que le rein se développe* : le rein fonctionne ainsi par le moyen de filtres glomérulaires de moins en moins gros et de plus en plus nombreux, l'apparition de ceux qui sont de dernière venue étant, au fur et à mesure, suivie de l'atrophie des précédents. Depuis l'apparition du premier glomérule dans le pronéphros jusqu'à celle du dernier corpuscule de Malpighi dans la substance corticale du rein définitif, il y a donc toujours eu dans l'organisme des filtres émulgents en état d'activité — et d'activité suffisante comme aussi en nombre suffisant pour répondre à la nécessité fonctionnelle du stade.

D'autre part, la multiplication des filtres glomérulaires marche de pair avec l'accroissement de la masse générale de l'organisme et le passage progressif de celui-ci de la vie par le sang primordial à gros globules cellulaires, vie peu active, à la vie par le sang fœtal qui l'est davantage, enfin à celle par le sang à globules rouges sans noyau telle que celle des mammifères, qui l'est infiniment plus.

La *multiplication des surfaces d'émonction* est assurée, pour faire face au besoin de dépuration devenu de plus en plus intense, par l'augmentation du nombre des glomérules et leur petitesse croissante. Les bouquets glomérulaires étant sensiblement sphériques, si deux glomérules ont ensemble le même volume qu'un seul de plus grande taille, la somme de leurs surfaces développables sera, en effet, de beaucoup supérieure à la surface développable du plus gros glomérule unique.

Le mouvement de multiplication des canalicules sécréteurs et des corpuscules de Malpighi a surtout pour siège la périphérie du rein définitif fœtal. Il s'effectue au sein d'une bande de tissu embryonnaire régnant sur tout le pourtour de l'organe et qui continue à représenter sa calotte mésodermique initiale. Il aboutit à l'édification de la substance corticale du rein. Les branches de végétation engagées dans la bande embryonnaire marginale affectent en grand nombre la disposi-

tion terminale dont j'ai parlé plus haut : deux crosses qui deviennent toutes les deux glomérulaires, et un bourgeon médian entre les deux crosses, végétant plus loin dans l'axe de la branche. Ce dispositif répond à n'en pas douter aux premiers rayons médullaires, sur tout le pourtour desquels se disposent les corpuscules de Malpighi et les canaux contournés pour dessiner le lobule rénal. Les embryologistes qui adoptent les vues de SEDGWICK pensent que les *tubuli contorti* et les glomérules de la substance corticale se développent *in situ* dans l'épaisseur de la bande marginale embryonnaire, pour secondairement s'unir aux canaux collecteurs issus du canal rénal et conséquemment du corps de Wolff. J'ai été amené à une conclusion opposée par l'étude de l'histogénèse du rein de l'embryon humain de la fin du deuxième et de tout le troisième mois. Les crosses glomérulaires développées soit sur un seul côté, soit symétriquement sur les deux côtés d'une branche de végétation, sont exactement semblables dans la bande embryonnaire répondant à la formation corticale et dans la zone des glomérules et des canalicules contournés provisoires. Sur les limites des deux, on voit nombre de branches appartenant manifestement à la pyramide fœtale et ayant semé sur leur parcours de gros corpuscules de Malpighi provisoires non encore entièrement atrophies, passer dans la substance corticale et y développer des crosses, des corpuscules de Malpighi, etc. — Bref, il ne me paraît pas qu'il y ait de distinction réelle à faire entre le développement histogénétique dans les deux zones, sinon que dans la corticale les corpuscules de Malpighi sont, à partir d'un certain stade, définitifs. Ceux de la substance médullaire disparaissent au contraire rapidement. En règle, on n'en retrouve aucun chez le nouveau-né au sein des pyramides.

§ 2. — LE LOBULE RÉNAL.

Constitution générale du rein, et topographie de ses diverses formations. — On distingue dans le rein de l'Homme et des mammifères deux substances, la *médullaire* et la *corticale*, ordonnées comme suit autour du bassinnet répondant à l'élargissement terminal du canal rénal devenu l'uretère, et des canaux papillaires devenus les « calices du bassinnet ». La substance médullaire répond aux « pyramides de Malpighi », qui sont en nombre variable égal à celui des calices. Chez certains mammifères tels que le Lapin, le rein tout entier n'a qu'une seule pyramide répondant à un calice unique. Quand il y a plusieurs pyramides, la pointe de chacune d'elles fait saillie dans le calice comme un mamelon : c'est la « papille » de la pyramide. Entre les papilles et les calices, la membrane muqueuse du bassinnet est doublée

par des pelotons adipeux (franges adipeuses du rein). Du côté de leur base, les pyramides sont doublées par la substance corticale; et celle-ci s'engage également entre leurs intervalles, pour former les « colonnes de Bertin ». L'enveloppement des pyramides par la substance corticale affecte deux types distincts. — Dans l'un, la substance corticale passe droit de pyramide en pyramide et l'on ne voit pas le relief individuel de celles-ci. Tels le rein de l'Homme, du Chien, du Mouton. — Dans l'autre type d'enveloppement, l'écorce coiffe chaque papille distinctement comme d'une calotte, de façon que le rein soit lobé et semble formé par la réunion d'un nombre variable de petits reins distincts. Tel le rein du Bœuf et davantage encore celui de l'Ours. Toutefois, au-dessus de la ligne des franges adipeuses du rein, ces petits reins élémentaires sont réunis entre eux de substance corticale à substance corticale par des colonnes de Bertin plus ou moins développées et étendues. La lobulation plus ou moins accusée du rein est un vestige de l'état fœtal, comme je l'ai déjà indiqué.

Les pyramides de Malpighi répondent surtout à l'arborisation des canaux papillaires et sont formées par la réunion des tubes collecteurs, *ou de Bellini*. Vers le point d'union des deux substances, le faisceau de tubes collecteurs réunis dans la pyramide se subdivise en une série de fascicules, qui pénètrent droit dans la substance médullaire comme des rayons, montent jusqu'au voisinage de la capsule fibreuse, et là s'effilent comme des pinceaux dont la pointe serait tournée en dehors. Ce sont les « pyramides » de FERREIN ou « irradiations médullaires » de LUDWIG. Leurs intervalles, ainsi que les colonnes de Bertin, sont occupés par la substance corticale ou « substance glanduleuse », formée par l'emmêlement des tubes contournés. C'est pourquoi on appelle aussi cette substance le « labyrinthe ». C'est dans le labyrinthe que sont aussi renfermés les corpuscules de Malpighi. Sur une coupe franche du rein examinée à jour frisant, on voit chacun d'eux briller comme un petit grain de sable fin (d'où le nom de substance granuleuse). — Sur tout le pourtour du rein règne la « capsule fibreuse », qui l'entoure comme un sac et vient adhérer à la paroi du bassinnet au niveau du hile. Voilà pour la portion tubuleuse de l'organe : on voit qu'elle reproduit le type d'une glande tubuleuse ramifiée et à tubules contournés à partir d'un certain point de leur trajet.

Lobule rénal. — Un mot maintenant sur la formation vasculaire : Sur les limites des deux substances, l'artère et la veine émulgente, — l'une, branche de l'aorte et entrant par le hile, l'autre, tributaire de la veine cave inférieure et sortant par ce même hile, — dessinent des arcs artériels et veineux de distribution, convexes en dehors. De la convexité des arcs artériels partent vers la substance corticale les *artères inter-lobulaires*, d'où proviennent les artérioles afférentes des glomérules. Les arcs veineux reçoivent les *veines inter-lobu-*

laires, satellites des artères du même nom. Des bandes ascendantes de tissu conjonctif accompagnent ces vaisseaux au sein de la substance corticale. Ainsi se trouvent circonscrits des îlots de cette substance entre les groupes de vaisseaux sanguins ascendants. Au centre de ces îlots, dont chacun répond à un *lobule rénal*, monte le pinceau de tubes collecteurs répondant à la pyramide de Ferrein ou irradiation médullaire. Chaque tube entrant dans la constitution de celle-ci est un « rayon médullaire ». Entre les rayons médullaires et montant avec eux de la pyramide dans l'écorce, prend place un peu de tissu conjonctif jeune, muqueux, non développable, qui s'épuise vers la pointe de la pyramide de Ferrein. Entre le faisceau central des rayons médullaires et la série des vaisseaux inter-lobulaires qui l'entourent à distance, se rangent les glomérules et les corpuscules de Malpighi appendus comme des fruits aux artères inter-lobulaires, et les tubes contournés des différents ordres. La substance tubuleuse est, de la sorte, continue de lobule à lobule dans les intervalles des vaisseaux sanguins inter-lobulaires. Ce qui individualise en réalité le lobule rénal, c'est l'irradiation médullaire qui en occupe le centre. Les artères inter-lobulaires, en revanche, donnent des glomérules au moins à trois lobules, parce qu'elles émettent des artérioles glomérulaires transversales, chemin faisant, sur tout leur pourtour.

De la concavité des arcs artériels et veineux de distribution partent les *artères* et les *veines droites*, destinées à la substance médullaire de la pyramide. Aucune artère droite n'est glomérulaire chez l'Homme, le Chien, le Lapin adulte, où tous les corpuscules de Malpighi provisoires ont disparu de la pyramide sans laisser de traces.

Rein élémentaire ou Rénicule. — Le rein élémentaire ou « rénicule » répond à une pyramide de Malpighi résultant elle-même de l'arborisation d'un canal papillaire primitivement unique, et à la substance corticale dont les tubes se déversent dans l'ensemble des rayons médullaires formant l'épanouissement de cette arborisation. Le rénicule possède donc autant de lobules qu'il émet d'irradiations médullaires, ou pyramides de Ferrein, au sein de la substance corticale.

Trajet glomérulo-radial et Lobulin rénal. — Cela posé, voyons quelles sont les voies parcourues par l'urine à partir du glomérule jusqu'au rayon médullaire qui est un tube collecteur pur et simple. On peut diviser le chemin en quatre sections : — I. Le corpuscule de Malpighi. — II. Le tube contourné de Ferrein ou tube sécréteur. — III. L'anse de Henle. — IV. Les canaux d'union ou intercalaires, abouchés sur le rayon médullaire. Tel est toujours le trajet qu'on peut nommer *trajet glomérulo-radial*. Il répond à l'appareil sécréteur, premier et irréductible du rein, comparable à celui du corps de Wolff.

Or, chaque rayon médullaire est, dans la pyramide de Ferrein,

l'aboutissant de trajets glomérulo-radiaux plus ou moins nombreux mais toujours multiples. Il n'y a pas de rayon médullaire qui n'en reçoive qu'un seul. Je donnerai le nom de *lobulin rénal* à l'ensemble des trajets glomérulo-radiaux branchés sur un seul et même rayon médullaire : c'est un corps de Wolff. — Le lobule, répondant à la somme des rayons médullaires et à celle de leurs trajets glomérulo-radiaux respectifs, est un bouquet de lobulins dont les artères marginales forment le système *sanguinifère*, et les rayons médullaires le système *urinifère*. Le sang non épuré arrive par les artères interlobulaires. L'urine toute faite est enlevée par les rayons médullaires. Le *filtre émulgent* est intermédiaire aux deux et siège dans le labyrinthe rénal. L'étude analytique de la substance corticale, active du rein, se réduit donc à celle du lobule, et dans ce dernier à celle du lobulin rénal : c'est-à-dire au système émulgent dépendant d'un tube collecteur ou rayon médullaire. Elle peut même se ramener avec avantage à l'analyse du trajet glomérulo-radial, et à sa comparaison avec le système, tout à fait homologue, d'un corpuscule de Malpighi et du canalicule qui lui fait suite dans le corps de Wolff.

I. Corpuscule de Malpighi : — Filtre glomérulaire. — Les corpuscules de Malpighi occupent dans chaque lobule une place qui n'est pas définie, sauf qu'ils sont toujours en dehors de la pyramide de Ferrein et semés dans l'emmêlement des tubes contournés. Dans les coupes sagittales (perpendiculaires à la surface) d'un rein dont les vaisseaux sanguins ont été injectés, soit avec une masse à la gélatine et au bleu de Prusse soluble, soit avec une solution de nitrate d'argent à 1 pour 400, ils se montrent appendus comme des fruits sur les artères interlobulaires, qui montent droit sur les limites des lobules. Par rapport à l'artère, ils sont pédiculés par le rameau glomérulaire, ou *artériole afférente*, qui se détache de l'artère interlobulaire transversalement ou à angle peu aigu. Le trajet de cette artériole afférente est variable, mais toujours assez court. Elle atteint le corpuscule de Malpighi par l'un de ses pôles, et, par ce même pôle, on voit ressortir l'*artériole efférente*. — La constitution histologique de ces deux vaisseaux artériels diffère beaucoup.

L'artériole afférente (fig. 948), imprégnée d'argent, montre un endothélium continu doublé d'une couche hélicine, elle aussi continue, de fibres musculaires lisses disposées autour du vaisseau sur une seule rangée (rein du Lapin). L'artériole efférente montre aussi un endothélium continu ; mais sa couche musculaire est courte, composée chez le Lapin de trois, quatre ou cinq fibres-cellules enroulées autour du vaisseau, juste à son point d'émergence de la capsule glomérulaire. Au delà, l'artériole reprend la constitution histologique d'un capillaire, et, après un trajet variable, elle se continue en effet avec le réseau des capillaires inter-tubulaires.

Entre cette artériole afférente à musculature continue et l'artériole efférente, munie d'un simple anneau contractile à son origine sur le corpuscule de Malpighi, se déploie le réseau admirable du glomérule, bipolaire et formé de capillaires artériels, contenu dans la « capsule de

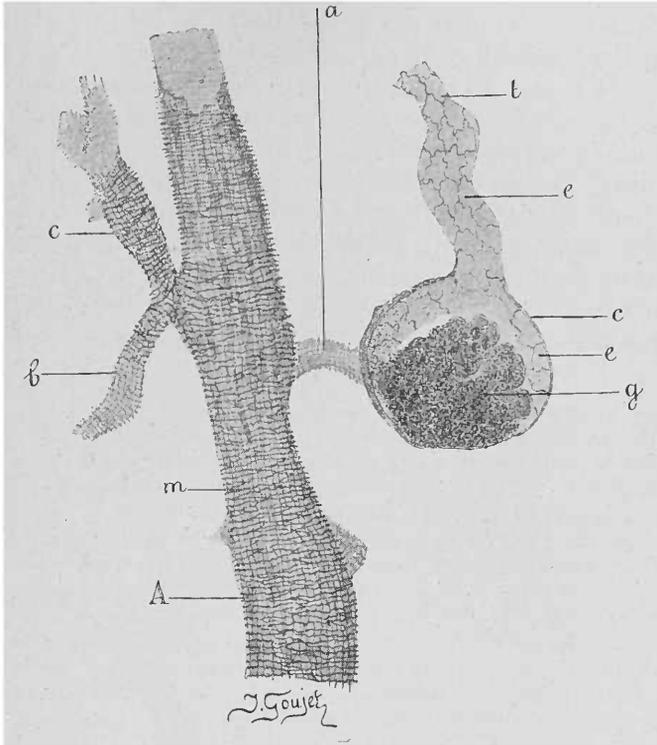


FIG. 948. — Une artère inter-lobulaire du rein du Lapin, dans ses rapports avec un corpuscule de Malpighi. — Imprégnation de nitrate d'argent et fixation à l'état de distension par le procédé indiqué dans le texte. Conservation dans le baume du Canada. — Faible grossissement; chambre claire.

A, artère inter-lobulaire : son endothélium, et ses muscles lisses *m* ont été imprégnés régulièrement de nitrate d'argent; — *a*, artériole glomérulaire afférente : elle montre son endothélium, et sa couche continue de fibres musculaires lisses régulièrement imprégnés d'argent; — *b, c*, deux autres branches glomérulaires afférentes répondant à des corpuscules de Malpighi qui n'ont pas été dessinés; — *g*, glomérule où l'argent n'a dessiné aucun endothélium et où les noyaux se sont marqués par l'effet de la « teinture d'argent »; — *c*, capsule du corpuscule de Malpighi; — *t*, tube contourné répondant à ce corpuscule; — *e, e*, imprégnation de son revêtement épithélial se continuant sur la paroi capsulaire.

Bowman ». On comprend que le réseau admirable devient une aire de pleine circulation ou de circulation réduite, au gré des nerfs vasculaires commandant le débit de l'artériole afférente. D'autre part, cette aire de circulation pleine ou réduite filtrera ou non sous pression, suivant que l'anneau musculaire du vaisseau efférent sera contracté ou relâ-

ché. C'est là un appareil d'accommodation véritable, mis en jeu par des réflexes, dont il convient de tenir le plus grand compte en anatomie pathologique tout aussi bien qu'en physiologie. Il commande les congestions et les stases glomérulaires dans leurs modalités, tant fonctionnelles que réactionnelles.

Les *anses vasculaires* des glomérules, formées de capillaires qui sont l'épanouissement de l'artériole afférente, dessinent des arcs superposés et plus ou moins sinueuses, comparables à celles des capillaires d'une papille cutanée et non pas un enroulement (*glomerulus*) comme on l'a souvent répété depuis RUYSEN. Dans un même lobule, il y a des glomérules uni-floculeux, c'est-à-dire composés d'un seul bouquet de capillaires, tandis que d'autres sont bi-floculeux ou même multi-floculeux (fig. 949). Ces derniers répondent à des corpuscules de Malpighi de plus grande dimension que les autres. Chaque flocule ressemble beaucoup à un petit réseau de capillaires de l'épiploon (1) développé aux dépens d'un îlot vasformatif, sauf qu'il n'est pas étalé dans un

(1) Dans le rein définitif de l'embryon humain du troisième mois, on trouve des corpuscules de Malpighi à tous les degrés de développement. Les uns sont de gros corpuscules de Malpighi provisoires, accolés aux bifurcations des branches de végétation des tubes de Bellini de la pyramide future. Ils sont complètement organisés et tout à fait comparables aux corpuscules de Malpighi secondaires du corps de Wolff. A l'extrémité des branches de végétation des tubes, on voit les crosses dans leur premier état de développement. Entre les deux, on trouve toutes les formes intermédiaires. — J'ai fait mes observations sur des reins fixés pendant six à huit semaines par le bichromate de potasse à 2 pour 100, réactif qui conserve la striation des cellules épithéliales des tubes contournés, ou sur des fragments de rein fixés par la solution d'acide osmique à 1 pour 100 ou par les vapeurs osmiques dans la chambre humide. Dans les deux cas, on colore avec avantage les coupes par l'éosine hématoxylique qui teint les globules rouges et toutes les cellules à hémoglobine en rouge brique lumineux, caractéristique. Les préparations peuvent être conservées dans la glycérine salée faiblement chargée d'éosine hématoxylique, ou bien dans le baume au xylol ou la résine Dammar, après avoir été traitées par l'alcool éosiné, l'essence de bergamote et l'essence de girofles.

Dans le pli étroit formé par l'enroulement du tubule en crosse, on voit d'abord une lame de tissu conjonctif embryonnaire. Puis, dans celle-ci, d'une petite artère du type fœtal (c'est-à-dire sans revêtement musculaire continu) voisine de la crosse, on voit partir un bourgeon vasculaire terminé par une pointe d'accroissement. On n'observe en revanche point du tout, dans le pli de la crosse, l'amas de cellules rouges caractéristique d'une tache laiteuse primaire de l'épiploon. Par la dissection de coupes épaisses et préalablement colorées, dans la glycérine et sous la loupe de Brücke, je n'ai pas non plus réussi à dégager des cellules rameuses qu'on puisse rapporter à des cellules vaso-formatives. Il me semble plutôt que ce soit par une série de cloisonnements, de refends, etc., du vaisseau engagé dans le pli de la crosse, que se forme le réseau admirable bipolaire artériel. — Au pourtour d'aucun bouquet glomérulaire fœtal, je n'ai vu d'ailleurs de pointes d'accroissement, non plus que sur aucun glomérule adulte sain ou pathologique du rein de l'Homme et des mammifères. Toutes les anses capillaires marginales forment des festons convexes du côté de la cavité capsulaire.

plan. Mais il en diffère en ce qu'aucun de ses capillaires n'est jamais muni de pointes d'accroissement.

Tous les capillaires d'un même glomérule communiquent largement entre eux dans un même floccule et aussi de floccule à floccule. *Cesont là tous des capillaires embryonnaires*, comme je l'ai démontré il y a nombre d'années avec HORTOLÈS (1). Quand on fixe à l'état de déploiement les vaisseaux du rein imprégnés de nitrate d'argent, l'endothélium des deux artérioles, afférente et efférente, est régulièrement dessiné ainsi que l'épithélium endothéliforme pariétal de la capsule de Bowman et l'épithélium du tube contourné qui fait suite au glomérule. Il n'y a aucun dessin endothélial sur la paroi des capillaires glomérulaires. L'argent se réduit à ce niveau sous forme de grains minuscules et rapprochés, comme sur une lame de protoplasma, en ménageant en blanc les noyaux des capillaires. Ceci, tout aussi bien avec le lactate ou le picrate, qu'avec le nitrate d'argent (voy. fig. 948). Nous avons donc affaire à des vaisseaux indéfiniment demeurés jeunes, dont les noyaux pariétaux restent semés dans une lame de protoplasma granuleuse, et qui gardent indéfiniment le dispositif plasmodial des cellules vasculaires embryonnaires, sans différencier sur leur face interne de plaques endothéliales répondant à chaque noyau. — Cette disposition a une grande importance au point de vue physiologique. Elle favorise au plus haut degré la filtration, à travers la paroi restée protoplasmique des capillaires glomérulaires, du liquide qui doit se séparer du plasma pour concourir à la formation de l'urine. Ce fut là aussi le premier exemple connu de vaisseaux sanguins ayant conservé des caractères embryonnaires dans une formation vasculaire normale de l'adulte.

Dans les intervalles des capillaires du glomérule, on trouve un certain nombre de cellules du tissu conjonctif. Elles occupent les mailles inter-capillaires et font suite au petit noyau de tissu conjonctif délicat (noyau conjonctif du glomérule) qui accompagne les artérioles afférente et efférente et suit leur épanouissement en capillaires artériels (fig. 950). Quand, après avoir injecté très complètement les vaisseaux du rein (Lapin) avec une masse à la gélatine et au bleu de Prusse, on colore à la purpurine une coupe épaisse, puis qu'on la dissocie de façon à dégager les capillaires du glomérule sur une certaine étendue, on voit que leur paroi répondant à l'intérieur du glomérule, et consé-

(1) HORTOLÈS, *Processus histologique des néphrites* (thèse de Montpellier, 1881).

Le procédé employé par HORTOLÈS et par moi pour imprégner les vaisseaux du rein et les fixer distendus a été indiqué plus haut (t. I^{er}, p. 832). On peut aussi employer, comme liquide fixateur et imprégnant, le mélange de liquide osmio-picrique et de nitrate d'argent. Seulement, dans ce cas, on s'expose à n'avoir que des injections partielles : le liquide osmio-picrique coagule énergiquement l'albumine et crée çà et là des caillots qui empêchent l'injection de pénétrer partout.

quement à leurs festons concaves, est suivie par une ligne de cellules connectives comparable à la couche rameuse péri-vasculaire. En revanche la face convexe des anses, regardant l'intérieur de la capsule, est

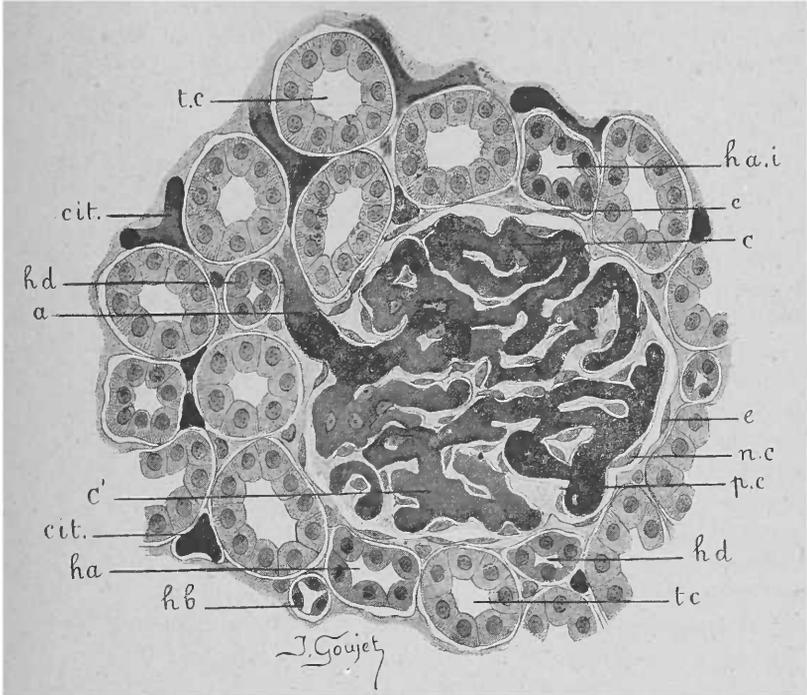


FIG. 950. — Corpuscule de Malpighi et son glomérule pris sur une coupe transversale (parallèle à la surface) d'un rein de Lapin dont les vaisseaux ont été injectés avec une masse à la gélatine et au bleu de Prusse. Durcissement dans le bichromate d'ammoniaque à 1 pour 200. Coupes à main levée. Coloration au carmin aluné. Résine Damar, après passage dans l'alcool, l'essence de girofles et l'essence de bergamote. — (Ocul. 1, obj. 8 de Reichert; chambre claire)

a, artériole afférente du glomérule; — *c, c'*, capillaires de ses deux floccules: entre leurs mailles, à l'intérieur du glomérule, on voit les cellules plates, satellites des vaisseaux, du péricapillaire et du tissu conjonctif du glomérule; — *e*, cellules endothéliales de la capsule; — *e'*, ces mêmes cellules endothéliales avec leurs noyaux conjugués deux à deux; — *pc*, paroi des capillaires glomérulaires, renfermant des noyaux endothéliaux, dégagée par le léger retrait de la masse à injection à l'intérieur des vaisseaux; — *nc*, noyaux de l'endothélium de ces mêmes capillaires simulants un revêtement endothélial sur les anses en saillie dans la cavité de la capsule; — *tc*, canaux contournés à épithélium strié (tubules sécréteurs) coupés en travers; — *hd*, coupe transversale de la branche descendante de Henle; — *hb*, coupe transversale de la branche ascendante de Henle au voisinage de sa boucle; — *ha*, coupe transversale de la branche ascendante de Henle; — *hai*, coupe d'un canal intermédiaire à épithélium strié; — *cit.*, capillaires sanguins inter-tubulaires.

dépourvue d'une telle couche rameuse. — Seulement, entre les festons d'un même bouquet ou floccule glomérulaire, on voit des noyaux plats, d'une extrême minceur, logés dans les coudes des anses interceptées par les capillaires. Ces noyaux ne répondent nullement à un endothé-

lium continu ; car la surface du glomérule, imprégnée d'argent, ne montre aucun dessin endothélial.

Capsule de Bowman. — Tous les corpuscules de Malpighi sont limités par la *capsule de Bowman*, sphérique (fig. 950, *e*), perforée à l'un de ses pôles pour laisser passer l'artériole afférente et l'artériole efférente parallèles l'une à l'autre en ce point, et ouverte au pôle opposé répondant au *col* du corpuscule de Malpighi. Cette capsule est formée par une membrane vitrée sans structure, unilamellaire et se prolongeant sur le col pour former la membrane propre du tube contourné correspondant. Elle fait corps avec le parenchyme rénal dont elle est séparée par une rangée de cellules conjonctives ou une mince assise de tissu connectif lamellaire. C'est de cette formation conjonctive péri-capsulaire que proviennent, dans les inflammations chroniques du rein, les lamelles multiples dont paraît alors formée la capsule.

A sa face interne et sur tout son pourtour, la capsule est revêtue par un endothélium ou plutôt par un épithélium endothélioforme, résultant de la transformation de l'épithélium pariétal de l'ampoule primitive du corpuscule de Malpighi. Imprégné d'argent, cet endothélium se montre composé de grandes cellules à bords rectilignes si la capsule a été imprégnée et fixée tendue, légèrement sinueuses si elle a été imprégnée dans l'état de retrait partiel. A chaque plaque cellulaire correspond un noyau plat comme celui des endothéliums, souvent situé excentriquement à droite et à gauche d'une ligne de ciment, la touchant presque. Quand donc, dans les préparations d'un corpuscule de Malpighi non imprégné d'argent, on voit le long de la capsule de Bowman des noyaux endothéliaux géminés, il ne faut pas conclure à une inflammation ayant suscité une multiplication de ces noyaux. On est, au contraire, en présence d'une disposition normale, typique. Sur les coupes faites après durcissement par n'importe quelle méthode, les noyaux du revêtement pariétal de la capsule font relief à la surface de celle-ci, tout comme ceux des cellules endothéliales des vaisseaux lymphatiques.

L'endothélium ne se réfléchit pas à la surface du glomérule ; la capsule de Bowman n'a donc pas de revêtement viscéral. Il ne semble plus qu'on ait affaire ici à l'extrémité d'un tube tournée en sereuse. Cette particularité, qui de prime abord semble séparer absolument le corpuscule de Malpighi du rein définitif du corpuscule de Malpighi primordial du corps de Wolff à glomérule pectiné (fig. 951), a appelé l'attention des histologistes et suscité beaucoup de controverses (1).

(1) SCHWEIGGER-SEIDEL (*Die Niere des Menschen und der Säuger*, Halle, 1865) a beaucoup insisté sur l'existence d'un épithélium à la surface du bouquet glomérulaire dans les premiers stades du développement, comme preuve qu'il existe un revêtement analogue dans le rein adulte. Comme on le voit par le texte courant, je

D'une part, comme je l'ai montré avec HORTOLÈS, la méthode de l'argent ne met en évidence aucun revêtement endothélial à la surface du glomérule ; d'autre part, on voit dans le rentrant des anses de celui-ci des noyaux plats, qui ne sont pas compris dans la paroi des capillaires, mais sont distincts de celle-ci. Toutefois, ils font corps avec elle et, par les méthodes de dissociation, on ne peut les en séparer ni montrer qu'ils fassent partie de corps cellulaires à limites déterminées — En réalité, ils sont plongés dans une lame mince et granuleuse de protoplasma, que met en évidence la teinture d'argent à la surface du glomérule. Et il faut simplement conclure qu'à la surface du glomérule, non seulement l'épithélium de l'ampoule primitive a été réduit à l'état endothélial, mais encore qu'il a été ramené à la constitution d'un endothélium embryonnaire, plasmodial et dans lequel l'individualisation du protoplasma en corps cellulaires distincts autour de chacun des noyaux soit ne s'est pas effectuée, soit n'a pas subsisté.

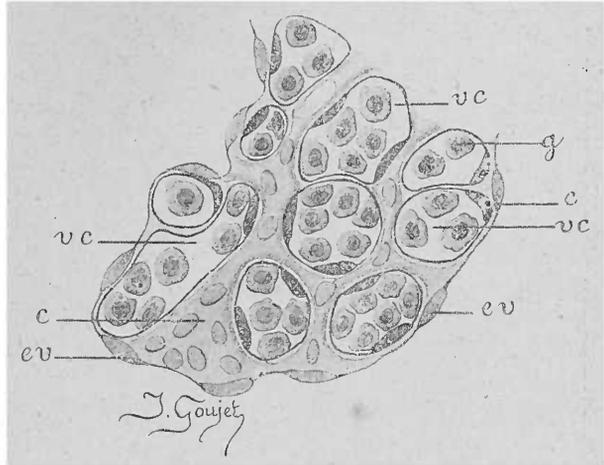


FIG. 951. — Une portion d'un des bourgeons vasculaires du glomérule pectiné du rein wolffien de la grande Lamproie. Fixation par le liquide de Müller. Coloration par l'éosine hématoxylique. — (Ocul. 2, obj. 9 à immers. homog. de Nachet; chambre claire.)

vc, vc, capillaires sanguins du bouquet glomérulaire coupés en travers ou obliquement : ils renferment des globules rouges nucléés *g* ; — *e*, noyaux endothéliaux de ces capillaires ; — *c*, cloisons occupées par des capillaires non sectionnés et dont le relief étroit est vu par transparence ; — *ev*, endothélium viscéral de la capsule, réfléchi à la surface du bouquet glomérulaire et y formant un revêtement continu.

— De ces deux hypothèses, c'est la seconde qui me paraît la plus légitime. En effet, elle est corroborée par des faits qu'on peut constater aisément dans les corpuscules de Malpighi du rein définitif fœtal (3^e mois chez l'Homme).

Revenons un instant à ces corpuscules de Malpighi fœtaux : — Les tubes contournés s'ouvrent alors dans l'ampoule du corpuscule par un

suis bien de son avis ; mais je ne puis adopter la manière de voir de certains auteurs qui ont prétendu mettre en évidence un épithélium ordinaire à la surface du glomérule, et même en avoir isolé les éléments cellulaires. — Voy. à ce sujet : ISAAC (*Anat. der Niere*, tiré du *New-York Journal*, in *Schmidt's Jahrb.*, 1857) ; KÖLLIKER, *Histologie humaine*, 2^e édit. franç. p. 650 ; SENG, *Centralblatt*, 13 janv. 1873).

entonnoir. Sur les parois de celui-ci, l'épithélium strié se prolonge en s'abaissant (fig. 952) pour ne se réduire à l'état endothélial qu'assez loin, au voisinage du pied du bouquet glomérulaire placé à l'opposite de l'en-

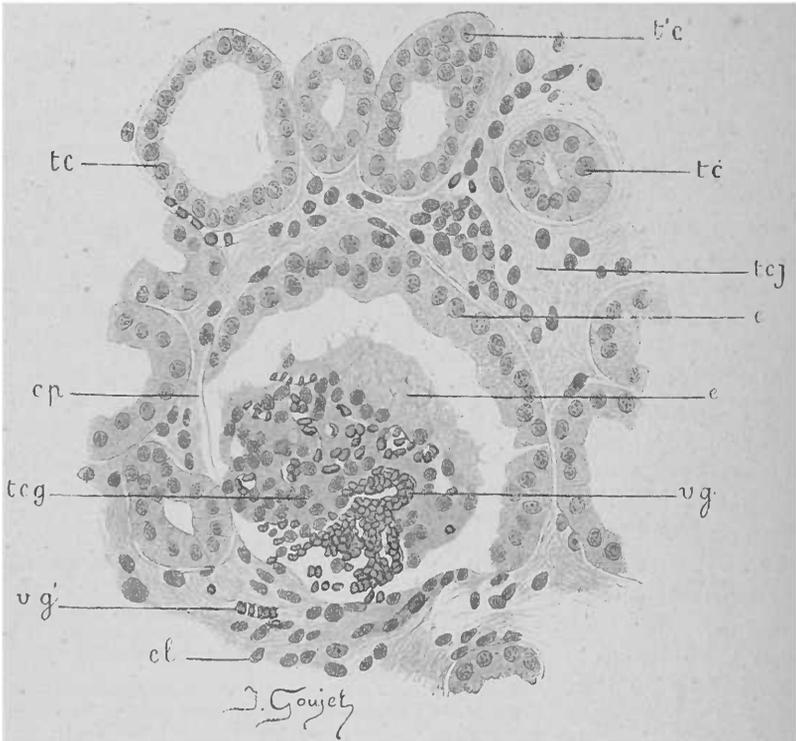


FIG. 952. — Un corpuscule de Malpighi et son glomérule en voie de développement, pris dans le rein définitif d'un embryon de Mouton long de 43 millimètres. Coupes faites en série après inclusion dans la paraffine. Coloration au carmin aluné et à l'éosine. Baume au xylol — (Ocul. 1, obj. 8 de Reichert; chambre claire.)

cp, capsule du corps de Malpighi; — *e*, épithélium du canal contourné correspondant, prolongé sur la face interne de la capsule et lui formant un revêtement de cellules hautes, s'abaissant progressivement à mesure qu'il s'approche du glomérule; — *vg*, vaisseaux sanguins embryonnaires, *v'g'*, l'une des deux artérioles embryonnaires du glomérule; — *tcg*, tissu conjonctif du glomérule; — *e*, épithélium déjà très modifié de la surface du glomérule: il se reconnaît surtout à la série de champs polygonaux répondant à sa ligne d'insertion basale, et il part de cette ligne une série de pédicules répondant aux pieds rompus des cellules caduques; — *tc*, *tc'*, canalicules contournés du rein fœtal coupés en travers et obliquement; — *tcj*, tissu conjonctif jeune intertubulaire; — *cl*, cellules lymphatiques occupant, avec les vaisseaux sanguins embryonnaires, le tissu conjonctif inter-tubulaire.

tonnoir. Puis, sur le pied et les côtés du glomérule, ce qu'on voit, tant sur le plein des anses que dans les creux séparant leurs festons consécutifs, ce sont des cellules cubiques dont beaucoup (surtout sur le plein des anses) ne tiennent à la surface du glomérule que par un pied rétréci et très grêle. De cette façon, elles ressemblent à une série de

grelots (1). Au fur et à mesure de la croissance, elles diminuent de nombre, et l'on ne voit plus que celles occupant les fossettes qui séparent les festons des anses capillaires et qui sont alors devenues plates et étalées. Il semble donc bien qu'à la surface du glomérule le revêtement ou feuillet viscéral de la séreuse en miniature, représentée par la capsule de Bowman, ait d'abord végété de façon à fournir un grand nombre de cellules caduques, puis se soit réduit à un petit nombre d'éléments cellulaires aplatis, fondus secondairement en une mince formation plasmodiale.

Constitution du dialyseur glomérulaire. — Quoi qu'il en soit, telle est maintenant la constitution du petit dialyseur glomérulaire. Le sang artériel arrive en quantité réglée par les actions vaso-motrices auxquelles est soumise l'artériole soit afférente soit efférente, dans un réseau de capillaires embryonnaires, à paroi poreuse et éminemment propre à filtrer sans difficulté le liquide nourricier qui doit être dépuré. Même facilité pour franchir la mince lame enveloppante, représentant le revêtement viscéral de la petite séreuse formée par la capsule : il s'agit d'un vernis protoplasmique semé de noyaux. Dans les deux endothéliums qui se doublent l'un l'autre et pour un même but fonctionnel, une même formation histologique, la plaque ou champ cellulaire — pièce de charpente pure et simple — a disparu.

Deux dialyseurs ou filtres adossés — la paroi endothéliale vasculaire et la paroi endothéliale segmentaire — entre lesquels la membrane propre de la capsule n'a plus qu'une existence virtuelle, ou plutôt a cessé d'exister, sont interposés entre le sang et les voies urinaires. Ces deux pellicules protoplasmiques filtrantes exercent chacune à l'égard du produit filtré leur action élective distincte. Cela posé, on a beaucoup discuté au sujet de ce qui passe dans la cavité capsulaire et de là dans le tube contourné, par la voie du glomérule.

A ce propos, je n'indiquerai que des faits absolument histologiques. J'ai fait voir que le liquide amené dans la capsule du corps de Wolff primitif (cyclostomes) renferme de l'albumine. En effet, l'alcool fort

(1) Cette tendance à végété sous forme d'un corps cellulaire piriforme, à pédicule répendant au pôle d'implantation, est ici très intéressante, parce qu'elle rappelle ce que nous avons vu dans les canaux collecteurs et le canal de Wolff du rein de la Lamproie. Là il s'élève, de distance en distance entre les cellules prismatiques ordinaires, des cellules piriformes hautes qui bientôt proéminent, puis arrivent en même temps à stratifier l'épithélium et à former sa rangée superficielle, limitant la lumière glandulaire. Et ce sont là précisément aussi ces cellules piriformes qui, tout à la fois forment un obstacle à la diffusion du liquide urinaire à travers l'épithélium, et de même au bout d'un certain temps deviennent caduques. Ici, les cellules piriformes sont caduques presque d'emblée, et semblent débarrasser la surface du glomérule d'une assise de cellules qui s'opposerait à la facile diffusion du liquide des vaisseaux dans la cavité capsulaire.

et les vapeurs osmiques le coagulent en une masse d'apparence colloïde, que le dernier de ces réactifs brunit légèrement et qui ressemble fort à un caillot de lymphé. En est-il de même dans le corpuscule de Malpighi du rein définitif? — Jamais dans l'état normal. Dans la néphrite typhoïde, j'ai fait voir (1) que le glomérule lance dans les tubes contournés un liquide albumineux et même spontanément coagulable, colloïde, origine de la majorité des cylindres colloïdes qu'on trouve alors en abondance dans l'urine. Dans les préparations faites avec des fragments du rein normal enlevés sur le vivant et fixés par n'importe quelle méthode (solution saturée de sublimé, alcool absolu, solution osmique à 2 ou même 4 pour 100), la cavité de la capsule de Bowman ne renferme rien. Elle paraît vide. En réalité, elle était occupée seulement par de l'eau chargée de sels minéraux et de substances solubles non protéiques. Ce simple fait permet d'écarter la théorie qui admet que l'urine est d'abord filtrée albumineuse, puis débarrassée de son albumine en vertu d'une reprise de celle-ci faite par l'épithélium des tubes contournés.

Col du corpuscule de Malpighi. — La capsule de Bowman s'ouvre dans le tubule contourné correspondant par un col rétréci, représentant exactement l'entonnoir cilié du rein wolffien des cyclostomes. Immédiatement au-dessous de ce rétrécissement, — qui même dans un rein wolffien est indicateur de l'état adulte de l'infundibulum, — le tubule prend son diamètre régulier. Puis, sur un court trajet, il marche en droite ligne; après quoi, il commence à se contourner. Dans cette portion droite, il représente morphologiquement l'infundibulum du rein wolffien primitif dont l'attitude, par rapport à l'abond du glomérule pectiné, est comme on sait déterminée (transversale). Sa lumière est circulaire, bordée par un rang de cellules prismatiques qui ne sont ciliées à aucun stade et dont la zone infra-nucléaire montre la striation de HEIDENHAIN, mais qui toutefois diffèrent des cellules épithéliales du reste du canal contourné. Sur leur ligne d'implantation, elles sont limitées par des bords très sinueux (fig. 953). Si bien que, dans un rein dont on a injecté les vaisseaux avec une solution de nitrate d'argent sous pression, de manière à faire diffuser le liquide dans la capsule et de là dans les tubes contournés, le rang des cellules prismatiques de toute la portion du tube répondant au col semble doublé par un endothélium lymphatique, continu avec l'endothélium pariétal de la capsule de Bowman. Il ne s'agit, en réalité, que de l'imprégnation du ciment polaire de l'épithélium sur sa ligne de base. Au delà de la région courte et rectiligne du col, ce même ciment polaire est indiqué par des traits moins sinueux répondant aux interlignes cellulaires. Quant au

(1) J. RENAULT, Observation pour servir à l'histoire de la néphrite et de l'éclampsie typhoïdes (*Arch. de physiologie*, 1881).

ciment occupant les plans-côtés des cellules épithéliales, il réduit difficilement ou point du tout le nitrate d'argent; c'est un ciment interstitiel.

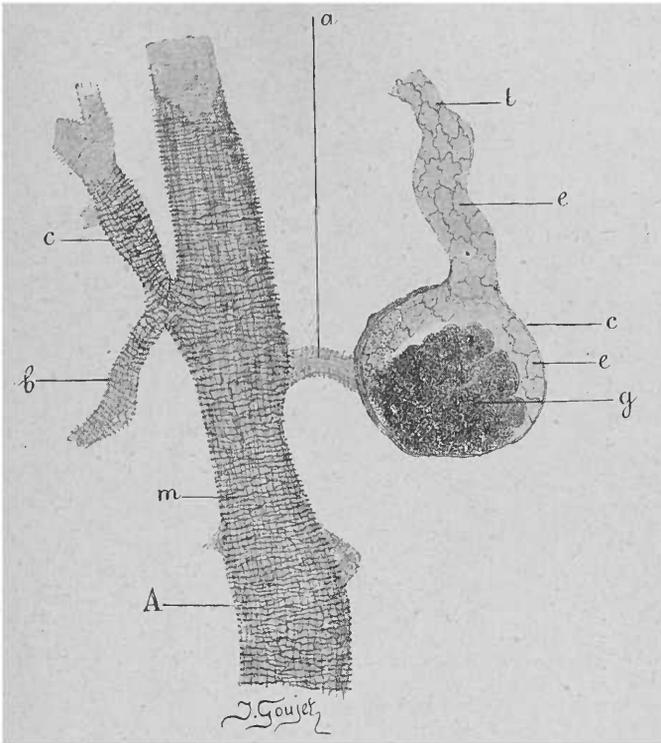


Fig. 953. — Une artère inter-lobulaire du rein du Lapin dans ses rapports avec un corpuscule de Malpighi. — Imprégnation de nitrate d'argent et fixation à l'état de distension par le procédé indiqué dans le texte. — Faible grossissement; chambre claire.

A, artère interlobulaire : son endothélium et ses muscles lisses *m* ont été imprégnés régulièrement de nitrate d'argent; — *a*, artériole glomérulaire afférente : elle montre son endothélium, et sa couche continue de fibres musculaires lisses régulièrement imprégnés d'argent; — *b, c*, deux autres branches glomérulaires afférentes répondant à des corpuscules de Malpighi qui n'ont pas été dessinés; — *g*, glomérule, où l'argent n'a dessiné aucun endothélium et où les noyaux se sont marqués par l'effet de la « teinture d'argent »; — *c*, capsule du corpuscule de Malpighi; — *t*, col du tube contourné répondant à ce corpuscule; — *e, e*, imprégnation de son revêtement épithélial se continuant sur la paroi capsulaire.

II. Tubes contournés ou sécréteurs (*tubuli contorti*). — Le tube contourné fait suite au tubule du col et se continue avec lui à plein canal. Les tubes, tubules ou canalicules contournés (*tubuli contorti*), se courbent et se recourbent de mille manières. Ils s'emmêlent les uns avec les autres de façon inextricable; c'est ce qu'on a appelé le « labyrinthe » du parenchyme cortical du rein. Dans toute l'étendue

du labyrinthe (fig. 954), les intervalles des tubes contournés sont exactement occupés par les capillaires sanguins; il n'y a là ni tissu conjonctif développable, ni vaisseaux lymphatiques. Les tubes et les vaisseaux qui les reliaient forment un tout indissociable. Par aucune

méthode de dissection, l'on ne peut isoler, dérouler et étaler sur un plan un tube contourné.

L'épithélium repose sur une vitrée continue et sans structure. Il est formé d'une seule rangée de cellules plus hautes que larges qui, fixées par l'alcool fort, paraissent comme une bande granuleuse indivise. De là, le nom d'« épithélium trouble » ou d'« épithélium granuleux » qui lui a été donné d'abord.

La forme de ces cellules est assez compliquée. Leur base d'implantation sur la vitrée n'est pas polygonale, mais festonnée à la façon des cellules de l'endothélium des capillaires lymphatiques. C'est ce qu'on voit aisément après avoir imprégné les ciments intercellulaires par une injection argentique (mélange picro-osmio-argentique, de préférence) poussée par l'artère rénale (voy. fig. 953). Cette particularité de forme

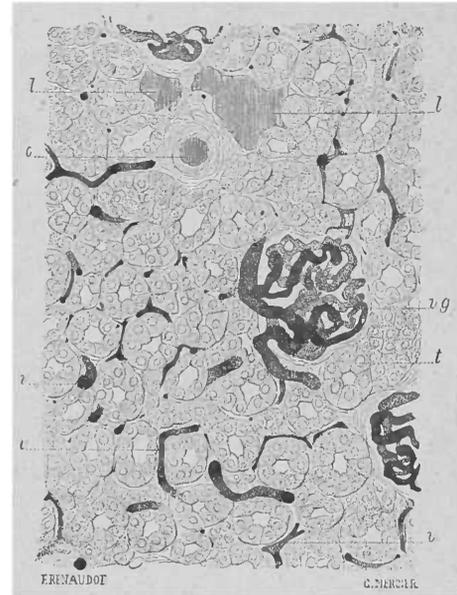


FIG. 954. — Coupe parallèle à la surface du rein du Lapin, dont les vaisseaux sanguins ont été injectés par une masse à la gélatine et au bleu de Prusse. (Purpurine, alcool, essence de girofles, essence de bergamote; résine Dammar.)

v.g., vaisseaux d'un glomérule, constituant un réseau bipolaire artériel; — *v.v.*, capillaires intertubulaires; — *c.*, coupe transversale d'une branche artérielle interlobulaire; — *l.l.*, veines interlobulaires répandant à cette artère; — *t.*, tubes contournés.

avait été vue par LUDWIG et ZAWARYKIN (1); ces auteurs en avaient conclu que chaque tube contourné est plongé dans un espace lymphatique; mais j'ai montré avec HORTOLÈS (2) que ce dessin endothéliiforme est bien différent et tout à fait indépendant d'un endothélium lymphatique, et qu'il appartient en réalité à l'épithélium des canalicules. Les faces

(1) LUDWIG et ZAWARYKIN, Zur Anatomie der Nieren (*Wiener Sitzungsberichte d. k. Akad. der Wissenschaften*, Bd. XLVIII, Abth. 2).

(2) HORTOLÈS, *Étude du processus histologique des néphrites* (thèse de Montpellier, 1881.)

latérales des cellules ne sont, par conséquent, pas planes, mais parcourues par des cannelures alternativement saillantes et rentrantes, longitudinales, par lesquelles les cellules voisines s'engrènent étroitement. Pour KOLOSSOW (1), les cellules sont même réunies les unes aux autres par des ponts intercellulaires, comme d'ailleurs, d'après cet auteur, les cellules de la plupart des épithéliums. En réalité, sur une coupe de tube contourné, même après une fixation et une coloration parfaites, les limites latérales des cellules, surtout dans leur partie infra-nucléaire, sont souvent peu distinctes et marquées par des lignes très fines.

Une section transversale (fig. 955) de tube contourné montre de 5 à 8 ou 10 cellules épithéliales. La lumière du tube est plus ou moins large; elle affecte une forme variable, circulaire, étoilée, etc.; et ces variations, ainsi que les variations de hauteur de chaque cellule, sont en rapport, comme nous le verrons, avec l'état de plus ou

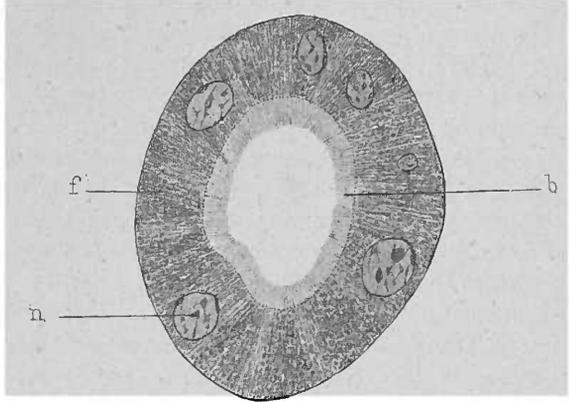


FIG. 955. — Coupe d'un tube contourné du rein du Chien. Fixation : mélange de chloroforme, d'alcool et acide acétique. Coloration par l'hématoxyline à l'alun ferrique et rubine. — (Zeiss, obj. apochr. à imm. 2^{mm}. Ocul. 6.) La sécrétion urinaire est à son maximum; l'épithélium est bas et la lumière large. (D'après SAUER.)

n, noyau; — *f*, corps protoplasmique strié des cellules épithéliales du tube contourné; — *b*, bordure en brosse.

moins grande activité de l'épithélium. En tout cas, cette lumière doit être, sur un rein normal et bien fixé, absolument libre; on ne doit y voir aucun détrit, aucun précipité. Dans le cas contraire, on est en présence d'altérations épithéliales pathologiques ou dues à une technique défectueuse. L'épithélium des tubes contournés est, en effet, essentiellement vulnérable (2).

(1) Kolossoff, Eine Untersuchungsmethode des Epithelgewebes (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LII, 1898).

(2) La technique histologique, en ce qui concerne le rein, est des plus délicates. SAUER a fait une étude minutieuse de l'action des fixateurs les plus usités sur l'épithélium des tubes contournés. L'alcool donne de très mauvais résultats; le liquide de Müller en donne de mauvais; les solutions d'acide osmique, les mélanges de Flemming et d'Hermann, le sublimé, etc., sont à rejeter. SAUER donne la préférence au mélange de van Gehuchten (alcool absolu 60 vol., chloroforme 30 vol., acide acétique 10 vol.), à l'alcool nitrique et au liquide de Pérényi. La durée de la fixation

Le noyau occupe la région moyenne de chaque cellule; il est, en général, parfaitement sphérique, parfois légèrement échancré ou irrégulièrement arrondi. Le carmin et l'hématoxyline le colorent faiblement, à la façon des noyaux des éléments cellulaires hautement différenciés. L'hématoxyline ferrique de Heidenhain lui donne une teinte enfumée, diffuse, sur laquelle tranchent quelques grumeaux chromatiques qui doublent comme une croûte discontinue la membrane nucléaire. Il est exceptionnel de rencontrer deux noyaux dans une même cellule.

Le protoplasma, dans toute l'étendue des tubes contournés chez les mammifères, dans certaines parties seulement chez les batraciens, est remarquable par une striation longitudinale découverte par HEIDENHAIN (1874) et diversement interprétée. Pour HEIDENHAIN (1), qui étudiait les cellules épithéliales dissociées après avoir fait macérer des fragments de rein dans du bichromate d'ammoniaque ou du molybdate d'ammoniaque à 5 pour 100, le protoplasma est décomposable en un grand nombre de bâtonnets parallèles, cylindriques et très fins, qui traversent la cellule suivant sa longueur, inclus dans une faible quantité de protoplasma amorphe. Lorsqu'on voit la cellule par un de ses pôles, les bâtonnets sont représentés par des grains correspondant à leur coupe optique transversale. Les bâtonnets reposent sur la membrane propre du tube, s'élèvent en entourant le noyau et finissent dans la zone supra-nucléaire, laquelle est formée de protoplasma granuleux non différencié. Telle est la conception de HEIDENHAIN, devenue bientôt classique. Les progrès de la technique histologique l'ont remise en question: ROTHSTEIN (2) pense que la striation est due à des chapelets de grains, disposés en séries linéaires suivant la hauteur de la cellule et reliés entre eux longitudinalement, dans chaque série, par un filament protoplasmique. Deux filaments à grains alternants, contigus,

doit être déterminée par des essais préalables. La déshydratation, le passage par le xylol et l'infiltration par la paraffine doivent être minutieusement faits. Comme coloration, il conseille l'hématoxyline ferrique (méthode de Heidenhain), et la fuchsine acide (rubine S) employées successivement. La rubine S a une élection colorante spécifique sur la bordure en brosse. Deux de mes élèves, REGAUD et BARJON, ont récemment vérifié l'exactitude de la technique et des résultats indiqués par SAUER (Neue Untersuchungen über das Nierenepithel und sein Verhalten bei der Harnabsonderung, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XLVI, 1895).

La vulnérabilité des épithéliums rénaux pendant la vie, leur désintégration rapide après la mort, sont des notions courantes. L'anatomie pathologique humaine fine du rein en est rendue très difficile, presque illusoire. Un fait donnera une idée de ce genre de difficultés: l'usage du chloroforme pour tuer les animaux altère sensiblement les cellules des tubes contournés, et particulièrement leur bordure en brosse.

(1) HEIDENHAIN, *Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Nieren* (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. X, 1874.)

(2) ROTHSTEIN, *Zur Kenntniss der Nierenepithels* (cité d'après SAUER) (*Biologiska Föreningens Föreläsningar*, Stockholm, 1891).

donnent sous un faible grossissement l'illusion d'un bâtonnet à bords rugueux. SAUER, élève de HEIDENHAIN, s'est rallié à cette opinion, qui me paraît acceptable. Lorsqu'on traite le rein par la méthode de Golgi-Cajal, le chromate d'argent se réduit en brun sur les cannelures longitudinales dont est striée extérieurement chaque cellule des tubes contournés. Partant de là, BÖHM et DAVIDOFF (1) puis LANDAUER (2) attribuent la striation de Heidenhain exclusivement à ces cannelures, mais à tort selon moi. Par sa méthode de coloration à l'acide osmique et au tanin, KOLOSSOW a bien mis en évidence la striation grossière que les cannelures peuvent donner à la cellule ; mais je pense que les stries intracellulaires, beaucoup plus fines et faciles à observer, existent certainement : soit qu'elles soient formées de bâtonnets continus, comme le soutient encore HEIDENHAIN (d'après SAUER), soit qu'elles consistent en grains séparés et alignés, comme le prétend ROTHSTEIN. Je ne fais que mentionner la théorie granulaire qu'ALTMANN et ses élèves ont appliquée au rein. Elle me paraît, en effet, simplement démontrer qu'au moyen d'une certaine technique, on peut décomposer en grains colorables (bioblastes) le protoplasma des cellules des tubes contournés, comme celui de beaucoup d'autres cellules glandulaires.

La signification physiologique de la différenciation protoplasmique qui constitue les stries d'Heidenhain n'est pas complètement élucidée. Il s'agit là, vraisemblablement, d'une édification protoplasmique jouant un rôle soit dans la sécrétion, soit plutôt dans les mouvements intérieurs de la cellule, et comparable aux fibrilles contractiles d'une cellule musculaire lisse ou mieux aux radiations protoplasmiques granuleuses qui partent des centrosomes dans une cellule en voie de karyokinèse. Les cellules épithéliales des tubes contournés ne sont pas les seules possédant cette différenciation protoplasmique fibrillaire : on sait que les canaux excréteurs des glandes salivaires sont aussi tapissés par des cellules striées, et R. KRAUSE (3) a soutenu récemment que leur striation est due à des lignes de grains.

Le pôle libre des cellules des tubes contournés n'est pas nu, mais est revêtu d'une bordure (voy. fig. 955, *b*) de cils excessivement fins et délicats, connue sous le nom de *bordure en brosse* (*Bürstenbesatz*). Pour étudier la bordure en brosse dans de bonnes conditions, il faut fixer soigneusement de petits fragments de substance corticale du rein, les inclure dans la paraffine avec beaucoup de précautions, les débiter au

(1) BÖHM et DAVIDOFF, *Lehrbuch der Hist. des Menschen*, 2^e Aufl., 1898.

(2) LANDAUER, Ueber die Struktur des Nierenepithels (*Anatomischer Anzeiger*, X, 1895.)

(3) R. KRAUSE, Beiträge zur Histologie der Speicheldrüsen (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LI, 1897.)

microtome mécanique en coupes très fines (de 1 à 5 μ). Les coupes, collées sur le porte-objet, sont colorées d'abord par l'hématoxyline ferrique de HEIDENHAIN, puis par une solution alcoolique faible de rubine S (SAUER), enfin montées dans le baume et examinées avec un bon objectif à immersion homogène. La bordure en brosse se voit alors sur tous les tubes contournés, s'il s'agit d'un mammifère, sur certaines portions seulement, s'il s'agit d'une Grenouille (dont les épithéliums rénaux sont d'ailleurs beaucoup moins vulnérables et par conséquent se prêtent à de plus faciles préparations que ceux des mammifères et des oiseaux). La membrane vitrée des tubes est marquée par un liséré rouge. Les noyaux sont teints en gris noirâtre, les stries intracellulaires apparaissent formées de grains d'un violet foncé, et la bordure en brosse se détache nettement tout autour de la lumière du tube. Si la coloration à la rubine est juste à point, les cils de la bordure se montrent distincts les uns des autres, tous parallèles, de hauteur égale et très serrés, comme les poils d'une brosse. Mais si la coloration est trop forte ou trop faible, la bordure tend à paraître homogène.

La bordure en brosse a été découverte par NUSSBAUM (1) en 1878; elle a été observée incidemment par un grand nombre d'auteurs, et a fait l'objet d'études spéciales de la part de TORNIER (2), LORENZ (3), NICOLAS (4), O. VAN DER STRICHT (5), DISSE (6), SAUER, etc., TORNIER et LORENZ montrèrent qu'elle est une partie constituante normale de la cellule. NICOLAS remarqua que les poils de la bordure s'insèrent sur des grains très petits et colorables, formant par leur ensemble une ligne pointillée qui limite le pôle libre des cellules. Ce fait, confirmé par SAUER, établit une analogie entre les bâtonnets de la bordure en brosse et les cils vibratiles ordinaires.

Les relations existant entre la bordure en brosse et la striation intracellulaire sont mal élucidées. NICOLAS a vu les cils se prolonger dans le protoplasma par de fines fibrilles. SAUER ne se prononce pas; mais il fait remarquer que, chez la Grenouille, certaines parties des

(1) NUSSBAUM, Fortgesetzte Untersuchungen über die Sekretion der Niere (*Pflüger's Archiv*, Bd. XVI, 1878).

(2) TORNIER, Ueber den Bürstenbesatz an Drüsenepithelien (*Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXVIII, 1886).

(3) LORENZ, Untersuchungen über den Bürstenbesatz und dessen Bedeutung an normalen und pathologischen Nieren (*Zeitschrift f. klin. Med.*, Bd. XV, 1889).

(4) NICOLAS, Contrib. à l'étude des cell. gland.; I. Les éléments des canalicules du rein primitif chez les mammifères (*Internat. Monatschrift f. Anat. und Phys.*, Bd. VIII, 1891).

(5) OMER VAN DER STRICHT, Contrib. à l'étude du mécanisme de la sécrétion urinaire (*C. R. de l'Acad. des Sc.*, 27 avril 1891).

(6) DISSE, Ueber die Veränderungen der Nierenepithelien bei der Sekretion (*Anatomische Hefte*, II).

tubes contournés sont munies de cellules épithéliales à protoplasma strié sans bordure en brosse, tandis que d'autres ont des cellules pourvues d'une bordure sans striation.

La signification fonctionnelle de la bordure en brosse doit être fort importante, mais on ne peut faire à cet égard, jusqu'à présent, que des suppositions. Il s'agit là, incontestablement, d'un organe normal de la cellule, et l'opinion de certains anatomo-pathologistes qui en faisaient le résultat d'une lésion cellulaire doit être rejetée. Lorsque les épithéliums ont été touchés par un agent morbide quelconque, de même que lorsqu'ils ont subi l'action d'un mauvais fixateur ou qu'ils sont morts spontanément avec lenteur, le protoplasma se creuse de vacuoles ; des gouttes sarcodiques soulèvent la bordure en brosse ou la rompent pour tomber dans la lumière du canalicule. Il en résulte que l'épithélium prend un aspect déchiqueté ; le bord libre des cellules devient grossièrement frangé, et la lumière s'emplit de boules confluentes hyalines ou granuleuses. Tout cela n'a rien à voir avec la bordure en brosse. Quant au rôle de cette dernière, peut-être est-il d'empêcher l'issue de l'albumine dans l'urine, comme le pensent LORENZ, VAN DER STRICHT, NICOLAS : c'est un point important qui reste à élucider.

Lorsqu'on examine une coupe de rein de mammifère, l'animal ayant été tué absolument sain, on voit ordinairement que les diverses sections transversales ou obliques des tubes contournés ont une lumière inégale, tantôt large et circulaire, tantôt étroite, étoilée ou en forme de fente. Il existe, parallèlement, des variations dans la hauteur des cellules. Ces variations ont été vues depuis longtemps, mais on n'en connaissait pas la signification. ROTHSTEIN émit le premier l'opinion qu'il s'agissait de modifications en rapport avec l'état variable de la sécrétion urinaire dans les diverses parties de l'écorce du rein. DISSE, se basant exclusivement sur ces différences d'aspect, édifia une série d'hypothèses sur les modifications sécrétoires des épithéliums du rein. Enfin SAUER, par des expériences fort bien faites sur des Grenouilles et des mammifères, provoquant à volonté l'état d'anurie et de polyurie du rein sans créer de lésions, arriva aux conclusions suivantes : « I. La sécrétion n'a aucune influence sur la structure protoplasmique des tubes contournés ; les bâtonnets d'Heidenhain et les bordures en brosse montrent le même aspect dans toutes les phases de la sécrétion. La situation des noyaux ne change jamais. — II. La lumière seule des tubes contournés montre des variations sécrétoires : *a*) lorsque la sécrétion urinaire est à son minimum, la lumière est étroite, les cellules sont hautes et bombées ; *b*) lorsque la sécrétion est à son maximum, la lumière est large, les cellules basses et plates ; *c*) des reins enlevés aux animaux à un moment quelconque, et sans tenir compte de l'état de la sécrétion, montrent, outre ces deux aspects extrêmes, beaucoup d'aspects intermédiaires. »

Comme l'a montré le premier R. HEIDENHAIN, l'épithélium strié des tubes contournés jouit au plus haut degré de la propriété de séparer, d'extraire du sang et de verser dans la lumière glandulaire certaines substances, en particulier le carmin d'indigo. Il constitue donc, à ce point de vue, un filtre à la fois actif et électif. Le carmin ammoniacal, au contraire, s'élimine par le glomérule (VON WITTICH)(1). En revanche, il n'y a pas de fait histologique autre que la présence d'un petit nombre de granulations graisseuses dans le protoplasma des cellules épithéliales, qui permette de leur attribuer une activité sécrétoire analogue à celle des glandes et telle que la présence des granulations émeraude autorise à l'admettre dans les tubules contournés du rein wolffien primitif. HEIDENHAIN, en se fondant sur la sélection du carmin d'indigo opérée par les tubes contournés, et sur cet autre fait que l'urée dialyse à peu près exactement comme le carmin d'indigo, en a conclu que l'épithélium à bâtonnets est extracteur de l'urée du sang. Ce qui me semble seulement devoir être admis, c'est que certains matériaux prennent, pour sortir du sang et passer dans l'urine, la voie des tubes contournés tandis que d'autres passent directement par le glomérule. En tout cas, si l'on considère la séparation de l'urine comme un phénomène de sécrétion, réduit ici à l'extraction de certains produits de la masse du sang, les tubes contournés peuvent, à bon droit, être appelés *tubes* ou *canalicules sécréteurs*, puisqu'ils participent à cette opération physiologique.

III. **L'anse de Henle.** — Aux tubes contournés, fait suite l'*anse de Henle*. Elle descend droit d'abord dans la substance corticale. Puis elle s'engage plus ou moins loin dans la pyramide pour y former une boucle, remonter dans la substance corticale, et là, se continuer avec les tubes intermédiaires contournés, à épithélium strié tout comme les tubes sécréteurs, et eux-mêmes tributaires des rayons médullaires.

L'importance de l'anse de Henle est double. Au point de vue morphologique, c'est là une formation qui n'appartient pas au rein wolffien, mais seulement au rein définitif des amniotes. Au point de vue histologique, c'est un segment des voies de l'urine en formation où l'épithélium sécréteur cesse d'exister. De plus, par sa portion engagée dans la pyramide, l'anse de Henle se trouve reportée en plein tissu conjonctif, — c'est-à-dire dans le milieu des migrations leucocytaires et des voies de la lymphe, — tandis qu'en amont et en aval, les espaces intertubulaires sont exclusivement occupés par les capillaires sanguins.

La *branche descendante* de l'anse (*hd*, fig. 956) fait suite au tube sécréteur issu de la capsule du corpuscule de Malpighi. Sa lumière

(1) VON WITTICH, *Arch. f. mikr. Anatomie*, t. XI, p. 75, 1875.

basses, endothéliiformes et dont le noyau fait relief, et il se poursuit dans la boucle. Celle-ci, souvent tordue en huit de chiffre, est engagée plus ou moins loin dans la substance médullaire; parfois elle s'avance jusqu'au voisinage de la papille de la pyramide. Au-dessus de la boucle, la *branche ascendante* (fig. 956, *h a*) commence par un élargissement brusque de la lumière du tubule. Son trajet ascendant est parallèle à celui de la branche descendante et, lentement, son calibre augmente jusqu'à son point d'union avec le tube intermédiaire. L'épithélium de la branche ascendante consiste en un rang de cellules prismatiques, hautes et étroites, inclinées les unes sur les autres, ainsi que les tuiles d'un toit, dans le sens de la marche de l'urine : comme si elles étaient couchées par le courant ascendant. — Dans toute l'étendue de l'anse de Henle, les cellules épithéliales sont dépourvues de bâtonnets. Leur protoplasma, granuleux, se teint sensiblement par le picrocarminate en orangé, en rouge par l'éosine. Le carmin et l'hématoxyline colorent les noyaux beaucoup plus intensément dans l'anse que dans les tubes contournés. Les solutions aqueuses de violet de méthyle se fixent sur les cellules épithéliales; elles les teignent en violet presque noir. De telles cellules ont donc des affinités histochimiques toutes particulières.

Dans les néphrites dégénératives aiguës, l'épithélium de l'anse de Henle se montre toujours relativement respecté. Il répond très probablement à une forme peu active de l'épithélium émulent. En effet, c'est à cette forme qu'est ramené l'épithélium à bâtonnets dans la néphrite interstitielle chronique très accusée : alors que les tubes contournés ont leur lumière remplie par des cylindres colloïdes et limitée par un épithélium prismatique bas, parfois par un véritable endothélium dont les noyaux sont demeurés actifs quand bien même chaque élément cellulaire a été annulé fonctionnellement. Ces noyaux ont alors un beau réseau chromatique et se teignent énergiquement par le carmin, l'hématoxyline et la purpurine. Comme l'anse de Henle, alors aussi les tubuli ont pour milieu ambiant du tissu conjonctif et non plus des mailles inter-capillaires.

IV Tubes intermédiaires ou intercalaires (Ludwig) : canaux d'union.

— Intermédiaires à l'anse ascendante et au rayon médullaire, ces tubes sont contournés tout comme les tubules sécréteurs. Ils ont la même relation que ceux-ci avec les capillaires sanguins; et on ne les peut distinguer que par leur épithélium, car leur lumière est tout aussi large. Cet épithélium est analogue à celui de la branche ascendante de l'anse de Henle, en tant qu'il est formé de cellules inclinées, comme les tuiles d'un toit, dans le sens de la marche de l'urine. Il est analogue à celui des tubes sécréteurs en ce que ses cellules épithéliales sont à bâtonnets (fig. 950, *h a i*). Mais il s'agit ici d'éléments infiniment moins vulnérables. Un séjour de fragments du rein dans une solution de bi-

chromate de potasse ou d'ammoniaque à 2 pour 100 pendant huit à douze semaines, fixe admirablement les cellules à épithélium strié des tubes intermédiaires ; on peut alors compter leurs bâtonnets sur une section longitudinale du tubule. Dans ces mêmes conditions, les cellules épithéliales des tubes sécréteurs ont vacuolé et sont devenues toutes granuleuses.

De façon générale, les tubes intercalaires abordent le rayon médullaire transversalement ou avec une obliquité légère — exactement ici comme le font les tubes wolffiens en abordant le canal de Wolff. Ils se terminent par un petit col étranglé qui, avec leur portion transversale et terminale, pourrait recevoir le nom de *canal d'union*. — Chaque rayon médullaire reçoit ainsi une série de tubules dans son trajet à travers la substance corticale. A son extrémité, c'est-à-dire au-dessous de la capsule fibreuse, il en reçoit deux, dont les canaux d'union, disposés de chaque côté comme les branches d'un T légèrement recourbées, répondent à la dernière double crosse fournie par la branche de végétation représentée dans le rein définitif fœtal par le rayon médullaire considéré.

Topographie sommaire du

lobule rénal. — On voit ainsi combien les corpuscules de Malpighi correspondants se sont éloignés de leur origine première sur ces deux branches glomérulaires. Leur éloignement mesure en quelque sorte l'activité de la croissance de ces deux branches dans leur continuité. En effet, les corpuscules de Malpighi sont situés en règle à la périphérie du lobule rénal dont le faisceau des rayons médullaires (pyramide de Ferrein) occupe le centre. Les tubes sécréteurs prennent place dans l'intervalle. Dans le voisinage du faisceau central formé par les rayons médullaires, ces tubes sécréteurs sont de plus en plus

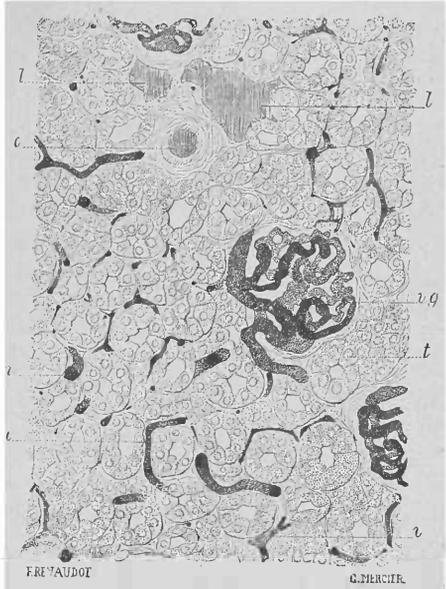


Fig. 957. — Coupe parallèle à la surface du rein du Lapin, dont les vaisseaux sanguins ont été injectés par une masse à la gélatine et au bleu de Prusse. — (Purpurine, alcool, essence de girofles, essence de bergamote ; résine Dammar.)

rg, vaisseaux d'un glomérule, constituant un réseau bipolaire artériel ; — v, v, v, capillaires inter-tubulaires ; — c, coupe transversale d'une branche artérielle inter-lobulaire ; — l, l, veines inter-lobulaires répondant à cette artère ; — t, tubes courbés.

mêlés à des anses de Henle et à des tubes intermédiaires. Les artères inter-lobulaires montent, de distance en distance, avec les veines de même nom sur le pourtour du lobule, au sein de bandes étroites de tissu conjonctif (fig. 957). Sur les coupes perpendiculaires à la direction des rayons médullaires, les branches descendantes et ascendantes de Henle se reconnaissent d'emblée, à leur épithélium respectif et à ce qu'elles sont, comme les rayons médullaires, toutes sectionnées en travers. Tous les autres segments de la formation tubuleuse du lobule sont coupés de façon quelconque. On reconnaît les tubes intermédiaires à l'inclinaison de leurs cellules quand ils sont sectionnés en long, et à la conservation plus parfaite de la striation de la base de celles-ci, répondant aux bâtonnets, quand ils ont été coupés en travers sur un fragment de rein convenablement fixé par les bichromates. — Telle est la topographie histologique du lobule ou cône primitif de LUDWIG; on doit la posséder exactement avant d'aborder l'étude des lésions anatomo-pathologiques du rein.

§ 3. — TUBES COLLECTEURS DE L'URINE, VOIES URINIFÈRES DU RÉNICULE

Parvenue dans le canal large et droit qui répond dans la pyramide de Ferrein au rayon médullaire, l'urine est toute formée et ne subira plus au delà de modifications dans sa constitution. Le rayon médullaire est déjà un canal collecteur. Avec lui commence le règne d'un revêtement épithélial dont le type nous est déjà connu : c'est celui de l'épithélium du canal de Wolff. Il est essentiellement formé de cellules cylindriques claires, disposées sur une seule rangée quand les tubes collecteurs restent de calibre étroit. Mais il peut se stratifier quand les canaux vecteurs deviennent larges ou se renflent en réservoirs, comme c'est le cas de l'uretère et de la vessie urinaire.

Voies urinifères du rénicule. — Dans le système d'une pyramide résumant les voies urinifères du rein élémentaire ou rénicule, nous compterons trois segments formés de tubes branchés les uns sur les autres et devenant de plus en plus larges au fur et à mesure qu'on s'approche de la terminaison du système dans la cavité du bassinnet. Le premier est constitué par les *rayons médullaires* ou *tubes collecteurs* rassemblés en un faisceau — l'irradiation médullaire ou pyramide de Ferrein, — au centre du lobule dans la substance corticale. Leur épithélium consiste en une rangée de cellules prismatiques claires, à beau noyau central que tous les réactifs de la chromatine teignent énergiquement. Nous les connaissons déjà.

Le second segment répond aux *tubes collecteurs* proprement dits

ou *tubes de Bellini*. Ce dernier nom doit leur être conservé en histologie; car c'est en effet BELLINI qui a le premier reconnu leur nature tubuleuse (*fistulæ*), et qui, en outre, a fait voir qu'on peut les remplir en injectant, les veines étant liées, les artères rénales avec un liquide diffusible tel que de l'encre. — Il montrait ainsi, et par une méthode vraiment histologique, du même coup que le rein est un filtre, et il précisait les relations fondamentales de sa formation tubuleuse avec le système artériel. Les tubes de Bellini occupent la pyramide et y forment un faisceau de canaux droits, convergeant sur la papille en s'ouvrant les uns dans les autres à diverses hauteurs et à angle aigu. Leur lumière devient en même temps de plus en plus large, leur épithélium cylindrique de plus en plus haut. — Cet épithélium est implanté droit sur la paroi. Contrairement à l'opinion de LUDWIG (1), je le considère comme reposant non pas sur une lame de tissu conjonctif, mais bien sur une membrane propre. Cette membrane est une vitrée mince et sans structure, que l'éosine hématoxylique teint en bleu pâle après fixation de la pyramide par le liquide de Müller ou l'acide osmique.

Arrivés au voisinage de la papille qui termine la pyramide, les tubes collecteurs de Bellini convergent brusquement les uns vers les autres; puis ils se résument en un petit nombre de canaux larges et courts, qui s'ouvrent tous presque au même point dans le *canal papillaire*. Relativement très large et court, le canal papillaire constitue le segment terminal des voies urinifères du système de la pyramide. Il est revêtu d'une rangée de cellules épithéliales semblables à celles des gros tubes collecteurs de Bellini et de la surface interne du bassinnet.

Ordinairement, le canal papillaire n'est pas unique dans la pyramide. Chez le Lapin et le Cochon d'Inde, par exemple, il y en a deux ou trois. Chacun d'eux répond alors à une branche de bifurcation du canal papillaire primordial, devenu maintenant le calice du bassinnet répondant au rein élémentaire. A la surface de la papille, sur tout le pourtour des canaux papillaires et dans leurs intervalles, l'épithélium du bassinnet subit chez le Cobaye un mouvement très intéressant, parce qu'il est absolument pareil à celui qui se passe dans l'épithélium du canal de Wolff des cyclostomes, et qu'il donne dans les deux cas la clef du mécanisme de la stratification de l'épithélium de l'uretère et de la vessie. Certaines cellules, au milieu des autres, deviennent plus allongées et pyramidales avec un pied d'insertion effilé. Leur pôle libre renflé fait saillie, et, entre plusieurs cellules pyramidales voisines les unes des autres, les cellules épithéliales restées cylindriques se trouvent pressées, réduites et reportées sur une ligne inférieure. L'acide osmique teint en brun foncé les cellules pyramidales; l'éosine

(1) LUDWIG, article REIN du *Manuel* de STRICKER (édit. anglaise de New-York, p. 467).

colore en rouge lumineux leur protoplasma devenu hyalin, comme colloïde. Ce sont ces cellules qui, plus loin, dans l'uretère et la vessie, formeront la rangée superficielle de l'épithélium devenu stratifié : celle que l'urine ne pénètre pas, et qui s'oppose à la résorption de celle-ci le long des canaux vecteurs et dans le réservoir terminal.

Dans toute l'étendue de la pyramide, on trouve des anses de Henle qui y sont engagées et qui dessinent leur boucle à diverses hauteurs. En dehors de cette boucle, les deux branches de l'anse sont ascendante et descendante et parallèles entre elles. D'autre part, les tubes de Bellini se branchent à angle aigu et marchent droit vers la substance corticale. Enfin, les artères et les veines droites ont la même direction, et les capillaires dessinent en majorité des mailles allongées dans le sens des tubes droits. Il en résulte que, sur les coupes sagittales d'une papille, la plupart des tubes glandulaires et en grande majorité les vaisseaux sont coupés en long ou obliquement ; tandis que dans une coupe transversale, ils sont à peu près tous sectionnés en travers. Vers la base de la pyramide, les anses de Henle sont très nombreuses et occupent d'une façon quelconque les intervalles des tubes de Bellini. Dans la papille, elles sont moins nombreuses. De plus, on peut aisément constater, chez le Lapin par exemple, que la plupart des tubes de Henle sont groupés au pourtour de la papille, tandis que les tubes droits sont rassemblés vers le centre. L'ordonnance des tubules sécréteurs par rapport aux canaux collecteurs reste donc jusqu'au bout la même que dans le lobule rénal, où les premiers sont marginaux, tandis que les seconds sont centraux.

§ 4. — VAISSEAUX SANGUINS, CIRCULATION SANGUINE DU REIN

Je m'occuperai ici des artères et des veines, et seulement des voies lymphatiques à propos du tissu conjonctif du rein. Je ferai seulement remarquer derechef que les vaisseaux de distribution, artères et veines, branches des vaisseaux émulgents, forment sur la limite de la substance médullaire et de la substance corticale une série d'arcs, dont la convexité regarde la substance corticale et y projette les vaisseaux inter-lobulaires, tandis que la concavité regarde la substance médullaire et le bassin. Les arcs artériels, par leur concavité, émettent les artères droites, destinées à la substance tubuleuse de la pyramide et à la papille.

Chez tous les mammifères, le système vasculaire du rein définitif offre une grande fixité. Il suffit donc de l'étudier dans le cas le plus simple, par exemple chez le Lapin où le rein se compose d'une seule pyramide, pour en prendre une idée exacte au point de vue de l'ana-

tomie générale. Pour étudier simplement la distribution des vaisseaux et les voies de communication entre les divers réseaux de capillaires concourant à former la vascularisation du rein, on fait une bonne injection à la gélatine et au bleu de Prusse ou à la gélatine et au carmin. Pour se rendre compte des différences existant entre les divers vaisseaux au point de vue de leur endothélium et de la distribution des fibres musculaires lisses le long des artères, des branches artérielles et des artérioles, on injecte successivement dans les vaisseaux de l'eau distillée, puis une solution de nitrate d'argent, ou mieux le mélange de liquide osmio-picrique et de nitrate d'argent (liquide B). On voit alors les vaisseaux, les capsules glomérulaires et les tubules du col ainsi que très souvent sur une certaine étendue les tubes contournés, tout à la fois imprégnés d'argent et fixés dans leur forme à l'état de distension.

Distribution des artères. — Les arcs artériels de distribution émettent par leur convexité les *artères inter-lobulaires* destinées à la substance corticale, et, par leur concavité, les *artères droites* destinées à la substance médullaire, c'est-à-dire à la pyramide de Malpighi. Les premières montent droit vers la surface du rein; les secondes descendent également droit vers la pointe de la pyramide et le bassinnet.

Artères inter-lobulaires. — Elles montent droit des arcs de distribution vers la capsule, renfermées dans le prisme de tissu conjonctif lâche que j'ai nommé « tige inter-lobulaire » en émettant, dans une série de sens et au moins dans trois, les *branches afférentes* des glomérules. Celles-ci ont, de l'artère au corpuscule de Malpighi correspondant, un trajet absolument direct. Chemin faisant, elles n'émettent point de capillaires. Elles affectent une direction générale transversale ou légèrement arquée. Elles ont, comme je l'ai dit, une couche de fibres musculaires continue de leur origine à leur terminaison, qui est le pied du glomérule. Là, elles se résolvent en autant de bouquets de capillaires que le glomérule compte de floccules, et nous savons déjà que les capillaires glomérulaires restent indéfiniment embryonnaires. — De leur côté, les capillaires des divers floccules se résument tous, sur le pédicule du glomérule, en un vaisseau artériel unique, l'artériole ou branche efférente du glomérule, qui sort du corpuscule de Malpighi exactement à côté de la branche afférente (fig. 958). C'est cette disposition qui fait du glomérule un vrai réseau bipolaire artériel. La branche efférente artérielle n'a qu'un tout petit anneau de muscles lisses, juste à son issue du glomérule. Au delà, c'est un simple capillaire artériel. Mais sa direction est à peu près constamment arquée. Puis le capillaire artériel descend plus ou moins dans les intervalles des tubes contournés; et en même temps il entre en communication avec le vaste réseau des capillaires inter-tubulaires, formé

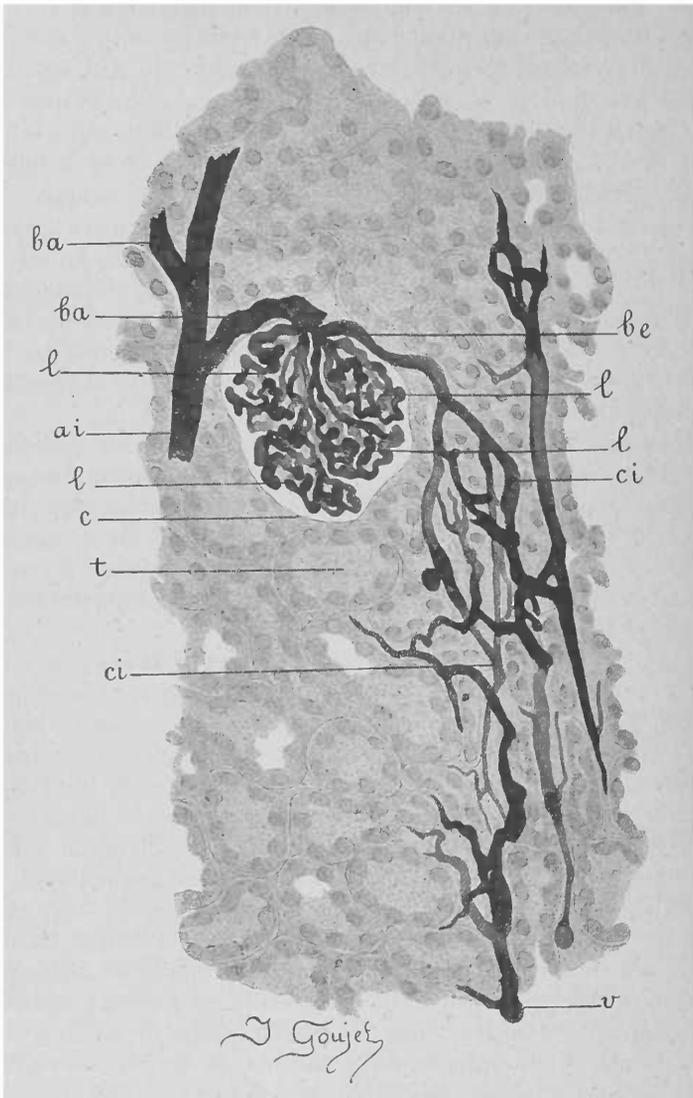


FIG. 958. — Le glomérule, ses vaisseaux afférents et efférents pris sur une coupe sagittale d'un rein de Chien dont les vaisseaux ont été injectés par une masse à la gélatine et au carmin. Durcissement par l'alcool; coupes à main levée colorées légèrement par la purpurine. Baume du Canada. — (Ocul. 1, obj. 4 de Leitz; chambre claire.)

ai, artère inter-lobulaire; — *ba, ba* branches afférentes glomérulaires de l'artère inter-lobulaire; — *l, l, l*, capillaires artériels des trois floccules dont se compose le glomérule; — *be*, branche artérielle efférente du glomérule; elle se jette à une courte distance du corpuscule de Malpighi dans le réseau des capillaires sanguins inter-tubulaires *ci, ci*; — *v*, capillaire veineux se dégageant du réseau des capillaires intertubulaires; — *t*, tubes contournés du rein.

par l'épanouissement de toutes les branches efférentes des glomérules, et auquel celles-ci apportent le sang artériel qui a déjà passé par les petits réseaux bipolaires admirables des corpuscules de Malpighi.

Chaque artère inter-lobulaire porte ainsi, comme un rameau ses fruits, un certain nombre, d'ailleurs variable, de glomérules répondant chacun à un corpuscule de Malpighi. A sa terminaison sous la capsule fibreuse, elle se résout ordinairement en deux branches glomérulaires dont les glomérules émettent une branche artérielle efférente qui se termine par un réseau de capillaires superficiels, tributaires des grands confluent veineux qu'on appelle les *étoiles de Verheyen*. Au contraire, les glomérules les plus voisins du pied des artères inter-lobulaires (c'est-à-dire du point d'origine de celles-ci sur la convexité des arcades artérielles de distribution), ont une branche afférente glomérulaire qui ressemble à toutes les autres, mais une branche efférente présentant cette particularité qu'elle garde son individualité sur un long trajet. Elle se recourbe en arc et descend dans la substance médullaire comme une artère droite ; puis elle se résout en capillaires intermédiaires aux tubes de Bellini et à mailles grêles et allongées, aussi comme font les artères droites.

Dans le rein du Lapin, on peut constater une particularité intéressante quand on a imprégné de nitrate d'argent les vaisseaux sanguins et qu'on les a fixés développés. Le dispositif des muscles lisses varie sensiblement, le long des artères inter-lobulaires, dans l'intervalle des branches afférentes glomérulaires qu'elles émettent chemin faisant. La couche musculaire apparaît renforcée en certains points et beaucoup plus faible en d'autres. Il y a donc là, échelonnés de l'origine de l'artère inter-lobulaire à sa terminaison, une série d'anneaux, régulateurs en somme de la circulation des filtres glomérulaires correspondants. Cette circulation deviendra en effet pleine ou réduite suivant le degré de contraction des sortes de petits sphincters dont je viens de parler : chacun d'eux, en se contractant, dérivant le sang en amont dans les branches afférentes glomérulaires, et anémiant au contraire relativement celles-ci en aval. Comme, d'autre part, le vaisseau efférent d'un glomérule possède un petit sphincter annulaire qui le ferme ou l'ouvre plus ou moins, et que l'artériole afférente de tous les corpuscules de Malpighi est également musclée — cette fois ci dans tout son parcours — on voit de combien de variations est susceptible la circulation des diverses parties d'un même lobule, et en particulier celle des glomérules sous l'influence des actions vaso-motrices.

Artères droites. — Nées de la concavité des arcs artériels de distribution, à l'opposite des pieds des artères inter-lobulaires(1), les

(1) J'adopte ici la manière de voir de LUDWIG, dont j'ai pu vérifier l'exactitude par l'étude des injections faites sur le rein du Lapin. KÖLLIKER admet par contre

artères droites descendent dans la pyramide, en se subdivisant en branches nées à petite distance les unes des autres et prenant immédiatement un parcours qui les rend parallèles entre elles. Il en résulte une sorte de bouquet vasculaire comparable à une queue de cheval. Après un certain parcours dans la pyramide, et d'autant plus court qu'elles sont plus internes par rapport à chaque irradiation médullaire composant celle-ci, ces branches se recourbent sur un court trajet. Elles se résolvent ensuite en de grands capillaires, à mailles allongées dans le sens de la marche des tubes de Bellini et des anses de Henle, dont ils occupent les intervalles. Les veinules, puis les veines droites, constituent la voie en retour de ce réseau longitudinal de capillaires. Les artères droites et surtout leurs branches de bifurcation sont remarquables par le peu de développement de leur couche musculaire; et l'on n'observe aucune variation dans l'épaisseur de celle-ci le long du vaisseau.

Distribution des veines. — Contrairement à ce qui a lieu pour les artères, toutes les veines du parenchyme rénal aboutissent à la convexité des arcs veineux de distribution. Ces veines sont les *interlobulaires*, qui appartiennent à l'écorce et montent dans les tiges connectives inter-lobulaires à côté des artères de même nom, et les *veines droites*. Les racines des veines droites ont un trajet analogue à celui des artères droites. Leurs branches se résument sur le troncule collecteur comme se divisent celles des artères. Seulement, les veines droites abordent le pied des veines inter-lobulaires et non pas l'arc veineux de distribution.

A toutes les hauteurs, les capillaires inter-tubulaires du labyrinthe, formant un réseau à mailles polygonales et serrées, abordent sur leur face engagée dans le parenchyme les veines inter-lobulaires. A leur extrémité, ces veines se bifurquent un peu au-dessous de la capsule, au-dessus de la dernière assise du parenchyme cortical renfermant des corpuscules de Malpighi. Leurs branches de bifurcation marchent tangentiellement en divers sens sous l'enveloppe fibreuse et concourent, tout en recevant chemin faisant des capillaires inter-tubulaires, d'une part à la formation des étoiles de Verheyen, et d'autre part à celle d'anastomoses très importantes des vaisseaux du rein avec ceux de la circulation générale. Ces anastomoses, dont j'ai tout d'abord

que les *arteriæ rectæ* naissent exclusivement des vaisseaux artériels efférents des glomérules les plus voisins de la base des pyramides. A l'appui de cette opinion de KÖLLIKER, TESTUT fournit (*Traité d'anat. humaine*, t. III, p. 834, 1884) cet argument qu'une injection poussée par l'artère rénale ne remplit jamais les artères droites du rein de l'Homme. Chez le Lapin et le Chien, une bonne injection à la gélatine et au carmin, faite sur l'animal qu'on vient de sacrifier, les remplit au contraire régulièrement, ainsi que les capillaires et les veines droites de la pyramide.

signalé l'existence(1), ont été décrites minutieusement par TUFFIER et LEJARS(2) en 1891. Elles permettent de comprendre l'action déplétive des saignées locales, effectuées au niveau du carré lombaire, sur le rein annulé par l'œdème soit congestif, soit passif, qui, comme je le montrerai plus loin, aboutit à l'arrêt de toute circulation dans la substance corticale des lobules rénaux qui en sont atteints.

§ 5. — TISSU CONJONCTIF ET VOIES DE LA LYPHHE DU PARENCHYME RÉNAL

Capsule fibreuse du rein. — Le rein est entouré sur toute sa périphérie, même lorsqu'il est très lobulé, par une *capsule fibreuse* continue. La capsule fibreuse prend son origine, comme je l'ai dit plus haut, dans la différenciation primitive de la marge de la calotte mésodermique du rein embryonnaire. Elle est formée par du tissu conjonctif modelé dont les faisceaux s'entre-croisent, par séries, en diverses directions, et se disposent en assises de nombre variable avec le volume du rein. Elle est reliée très lâchement avec l'atmosphère celluleuse du rein, et double la substance corticale, dont elle se sépare nettement lorsque le parenchyme rénal est sain. Quand on l'enlève par arrachement, elle vient d'une pièce. Mais il est facile de voir qu'elle envoie dans l'écorce une série de petits tractus droits, qui se rompent l'un après l'autre et conséquemment sont distants entre eux. Sur des coupes perpendiculaires à la surface du rein convenablement durci, comprenant tout à la fois l'écorce et la capsule fibreuse, on reconnaît que les petits tractus grêles répondent pour la plupart à l'extrémité des bandes de tissu conjonctif satellites des artères et des veines inter-lobulaires. Un plus petit nombre répond au passage de vaisseaux sanguins du parenchyme cortical dans l'épaisseur de la capsule. C'est par l'intermédiaire de ces vaisseaux que, chez le Lapin comme je l'ai indiqué d'abord avec HORTOLÈS et aussi chez l'Homme, une injection de nitrate d'argent, poussée par l'artère émulgente la veine étant liée, vient imprégner l'endothélium des vaisseaux sanguins contenus dans le muscle carré lombaire, et ceux même de la peau en arrière de ce muscle.

La question du tissu conjonctif du rein a donné lieu à beaucoup de recherches et davantage encore à des discussions. Pour ce motif,

(1) J. RENAULT, Sur l'œdème aigu congestif et la fausse imperméabilité du rein, etc. (*Acad. de médecine*, 1890).

(2) TUFFIER et LEJARS, Les veines de la capsule du rein (*Arch. de physiologie*, p. 42-56, 1891).

j'ai moi-même repris cette étude avec des méthodes analytiques. J'exposerai ici ma manière personnelle de voir.

Tissu conjonctif de la papille et de la pyramide de Malpighi. — La papille de la pyramide renferme un petit nombre de tubes collecteurs de Bellini, et une couronne plus ou moins exactement marginale de tubes de Henle. De plus, tout autour du pore papillaire, règne un riche anneau de capillaires veineux d'où partent des veines droites, souvent très larges et musclées surtout dans le sens longitudinal. L'extrémité des artères droites occupe aussi la papille. Toutes ces diverses formations sont unies et séparées par du tissu conjonctif, lâche quoique les faisceaux connectifs et le réseau des cellules fixes suivent sensiblement le trajet des tubes droits ou de Henle, et celui des vaisseaux sanguins. Dans le rein du Cobaye dont la papille et la pyramide ont été bien fixées par les vapeurs osmiques dans la chambre humide, on voit les faisceaux conjonctifs délicats, mais fibrillaires, former un stroma dans les intervalles des tubes droits et des vaisseaux. Après coloration par l'éosine hématoxylique ou l'hématéine et l'éosine, on distingue les cellules fixes anastomosées plus ou moins régulièrement par leurs prolongements membraniformes ou filiformes. Enfin, on peut observer le long des vaisseaux sanguins la couche rameuse périvasculaire. Dans le rein humain, la disposition est essentiellement la même. Vers la pointe de la papille, le tissu conjonctif est nettement fibrillaire. Vers la base de la pyramide, il ne l'est plus. Il revient progressivement à la forme jeune : *c'est un tissu muqueux* constitué par un réseau très délicat de petites cellules étoilées, reliées par une substance fondamentale homogène où viennent se fondre, à la région moyenne de la pyramide, les faisceaux connectifs délicats partis du tissu conjonctif diffus de la pointe de la papille. Les capillaires traversent ce tissu conjonctif jeune avec leur couche périthéliale satellite. Si l'on colore avec l'éosine soluble dans l'eau une coupe sagittale de la pyramide dont les vaisseaux sanguins ont été injectés par une masse à la gélatine et au bleu de Prusse, puis qu'on l'examine dans la glycérine formiquée à 4 pour 100, on voit d'emblée le réseau des cellules fixes dont je viens de parler occuper les espaces inter-tubulaires et inter-vasculaires.

Tige connective centro-lobulaire. — Ce tissu connectif, jeune et dépourvu de trame conjonctive, s'engage avec les irradiations médullaires dans les lobules de la substance corticale du rein comme je l'ai indiqué plus haut. Dans toute son étendue, il constitue un milieu qui peut servir de voie aux migrations leucocytaires, mais qui n'est nullement développable. Dans l'irradiation médullaire, il se raréfie du reste considérablement et se réduit à un rets de cellules fixes à mailles rares et grêles vers la pointe de la pyramide de Ferrein. C'est la *tige connective* ou plutôt *muqueuse centro-lobulaire*, constituant le

milieu conjonctif des rayons médullaires groupés en pyramides de Ferrein.

Muscles lisses des papilles rénales. — Dans le rein du Chien, de l'Homme et du Mouton, on trouve très développé au sein de la papille le petit système musculaire lisse signalé autrefois par HENLE et bien étudié par ENGELMANN. Les fibres musculaires dessinent autour des pores papillaires des sortes d'anneaux. De plus, d'autres pinceaux de fibres s'insèrent d'une part au voisinage du canal papillaire, d'autre part sur les tissus fibreux de la paroi interpapillaire du bassin. Les anneaux agissent, bien entendu, comme des sphincters, les pinceaux comme des dilateurs du canal et du pore papillaire. Si l'on fait une injection interstitielle du mélange osmio-picro-argentique dans la papille, on peut en outre reconnaître que l'on a affaire à de véritables petits feuilletts musculaires rubanés, où les fibres lisses se touchent toutes, sont parallèles entre elles et séparées seulement les unes des autres par de minces lignes de ciment, qui réduit l'argent en noir.

Dans la majorité des reins composés de plusieurs rénicules et ayant par suite plusieurs pyramides, l'intervalle des papilles et l'écart de la paroi fibreuse de leurs calices est comblé par les *festons adipeux* bien connus, en dehors desquels prennent place les prolongements interpyramidaux de la substance corticale connus sous le nom de *colonnes de Bertin*.

Tissu conjonctif de l'écorce du rein. — Amené en petite quantité et sous forme d'un tissu muqueux au centre de chaque lobule par l'irradiation médullaire qui en occupe le centre, le tissu conjonctif suit d'autre part les vaisseaux sanguins interlobulaires et prend place avec eux de distance en distance entre les lobules. Mais, cette fois-ci, il s'agit d'une formation de tissu conjonctif diffus ordinaire, développable et pouvant devenir le siège de l'œdème : ce qui est sa caractéristique majeure. Je lui donnerai le nom de *tige connective périlobulaire*.

La tige connective périlobulaire prend sa racine dans le tissu conjonctif qui suit les arcs vasculaires de distribution, artériels et veineux, sur la limite des deux substances corticale et médullaire. Elle s'élève avec les vaisseaux interlobulaires vers la surface du rein, en affectant la forme d'un prisme de tissu conjonctif délicat, qui s'atténue peu à peu et, sur la marge de l'organe, se relie à la capsule fibreuse sous forme de petits tractus cellulieux dont j'ai déjà parlé. Le prisme de tissu conjonctif est limité sur son pourtour, nettement, par la substance des trois ou des quatre lobules dont il occupe l'intervalle. Il renferme (fig. 959) l'artère interlobulaire le long de laquelle ses éléments se disposent dans un sens décurrent pour jouer le rôle d'adventice. Il est formé de faisceaux conjonctifs le plus souvent délicats, dans l'intervalle desquels règne le réseau des cellules fixes. Les espaces inter-fasciculaires sont occupés par un petit nombre de cellules migratrices si le

rein est sain. La veine inter-lobulaire occupe au contraire l'un des plans-côtés du prisme de tissu conjonctif. Souvent même elle est plus ou moins engagée dans le labyrinthe : de là, sur les coupes en travers, sa section en forme d'étoile. Dans tous les cas, elle adhère par une de ses faces à la substance tubuleuse et fait corps avec elle : c'est pourquoi elle est toujours béante.

Avec chaque branche transversale glomérulaire de l'artère inter-

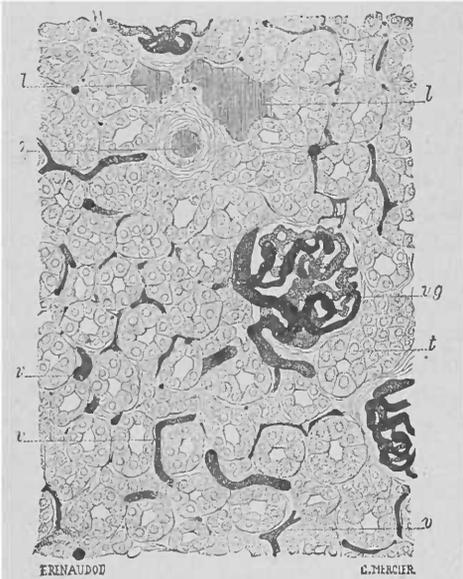


FIG. 959. — Coupe parallèle à la surface du rein du Lapin, dont les vaisseaux sanguins ont été injectés par une masse à la gélatine et au bleu de Prusse. (Purpurine, alcool, essence de girofles, essence de bergamote; résine Dammar.)

vg, vaisseaux d'un glomérule, constituant un réseau bipolaire artériel; — v, v, v, capillaires inter-tubulaires; — c, coupe transversale d'une branche artérielle inter lobulaire; — l, l, veines inter-lobulaires répondant à cette artère; — t, tubes contournés.

lobulaire, il part du tissu conjonctif lâche une mince bandelette (*bandelette de l'artériole afférente*) qui suit ce petit vaisseau jusqu'au corpuscule de Malpighi. Là, cette bandelette conjonctive diverge en un petit cône répandant au pédicule du glomérule (*coin glomérulaire*), pour embrasser le corpuscule de Malpighi et former autour de sa capsule une ou deux minces lamelles, à la surface et dans l'intervalle desquelles on voit des cellules plates, disposées concentriquement au corpuscule. Ce sont les *lamelles péri-capsulaires*; elles meurent sur le col du corpuscule de Malpighi. — Au delà, dans le labyrinthe des tubes contournés, il n'y a plus d'espace de tissu conjonctif développable. Chaque tige connective inter-lobulaire est située, de distance en distance, au confluent de trois lobules au moins. Elle envoie donc au moins aussi dans trois direc-

tions la série de ses prolongements intra-lobulaires, répondant à la pénétration des branches glomérulaires émises par l'artère inter-lobulaire qu'elle renferme. Comme les corpuscules de Malpighi primordiaux de la portion pectinée du corps de Wolff, ceux du rein définitif et leurs vaisseaux artériels afférents sont donc plongés au sein d'une formation continue de tissu conjonctif.

Espaces inter-tubulaires dans le labyrinthe. — Les vaisseaux capil-

laire sanguins occupent exactement les intervalles des tubes contournés à l'intérieur du labyrinthe. Ils forment avec eux un tout indissociable. Il n'y a donc, à proprement parler, pas davantage de tissu conjonctif ici que dans le lobule hépatique. Toutefois, il ne s'agit plus de capillaires embryonnaires ni d'une formation épithéliale pénétrée et remaniée par les vaisseaux, mais bien d'une juxtaposition étroite entre les canaux vasculaires et les tubes contournés entremêlés et venus au contact exact entre eux. Cela posé, si l'on remplit exactement les vaisseaux du rein par une injection à la gélatine et au bleu de Prusse, par exemple, puis qu'on y fasse des coupes minces après durcissement par l'alcool, il est facile d'observer nombre de points où les tubes contournés et les capillaires au contact entre eux sont en même temps sectionnés soit en travers, soit en long. Sur les sections simultanées en travers, il y a forcément entre les cercles répondant à la coupe des tubes et des vaisseaux des espaces triangulaires curvilignes. Or, on peut constater, après coloration à la purpurine ou au carmin aluné, qu'il y a des noyaux occupant un certain nombre de ces triangles, et qu'ils répondent à des cellules plates appliquées à la surface des capillaires. Sur les sections simultanées en long, on reconnaît que ce sont là les cellules du périthélium d'Eberth. Mais contrairement à ce qu'affirme ZALESKY, il n'y a pas dans le labyrinthe d'autres éléments conjonctifs.

Voies lymphatiques. — Cependant, LUDWIG et ZAVARYKIN, en étudiant les lymphatiques du rein à l'aide de l'ancienne méthode consistant en des injections interstitielles de bleu de Prusse soluble, ont constaté les deux faits suivants : — 1° En piquant interstitiellement la capsule fibreuse si elle est épaisse, ou au-dessous d'elle si elle est mince, on remplit de bleu les lymphatiques de la pyramide et de la papille. En piquant la papille, on injecte les lymphatiques capsulaires. Il y a donc deux systèmes de lymphatiques, et l'on peut constater le passage des injections de l'un dans l'autre à travers le rein. — 2° Les injections de bleu de Berlin développent, chemin faisant, dans la substance tubuleuse, des espaces stellaires plus ou moins larges, occupant les intervalles des tubes contournés et des vaisseaux sanguins. LUDWIG et ZAVARYKIN les considèrent comme des « crevasses ou lacunes lymphatiques ». — Cette conception était, d'ailleurs, fondée à une époque où régnait la théorie des canaux du suc, et où l'on considérait les espaces du tissu conjonctif comme parcourus dans tous les sens par ces mêmes canaux. Aujourd'hui, nous savons parfaitement que les capillaires lymphatiques parcourent, il est vrai, le tissu conjonctif, mais s'y terminent constamment, ou plutôt y prennent leur origine par des extrémités closes. Il faut donc reprendre la question des lymphatiques du rein par la méthode des injections interstitielles faites avec le mélange de liquide osmio-picrique et de nitrate d'argent, parce que c'est la seule qui permette d'observer les lymphatiques fixés à l'état de déploiement

parfait, et en même temps de mettre en évidence la paroi endothéliale qui les limite et seule les caractérise.

Par cette méthode appliquée à l'étude du rein du Chien, par exemple, on peut reconnaître que la capsule fibreuse renferme un certain nombre de grands capillaires lymphatiques disposés à peu près comme ceux du feuillet viscéral du péricarde. Des lymphatiques capsulaires, partent en petit nombre des capillaires lymphatiques qui traversent la substance corticale du rein par la voie des tiges connectives péri-lobulaires. Ces lymphatiques, peu nombreux et de calibre réduit, sont dans leur parcours les satellites des artères inter-lobulaires. Puis, ils gagnent la pyramide par la voie des bandes connectives qui suivent les vaisseaux de distribution sur la limite des deux substances. Dans la papille, le rets des vaisseaux lymphatiques est plus étendu. Aucun des vaisseaux dont je viens de parler n'est valvulé. Dans le parenchyme rénal, il n'y a donc ni veinules lymphatiques, ni lymphatiques propulseurs. Cet ordre de vaisseaux n'apparaît que dans le tissu conjonctif occupant le hile du rein.

Quand l'injection interstitielle a été faite dans la substance corticale ou qu'elle y a pénétré, elle développe et fixe à l'état de déploiement un certain nombre d'espaces stellaires entre les vaisseaux sanguins et les tubes contournés. Ce sont les lacunes de ZAVARYKIN et de LUDWIG. Mais leurs parois ne sont pas revêtues par l'endothélium découpé en jeu de patience ; ce ne sont donc point là des cavités lymphatiques, mais de simples *espaces inter-vaso-tubulaires*. — Toutefois, si l'espace a été développé autour d'un tubule du col du glomérule, on voit un dessin rappelant un endothélium festonné ; mais il répond, comme nous l'avons vu, à l'imprégnation des cellules épithéliales du tubule du col sinueuses sur leur ligne de base. Partout ailleurs, s'il y a une imprégnation sur l'une des parois de l'espace, elle répond à la face externe d'un tube contourné et dessine des champs cellulaires limités par des traits onduleux. Ils s'agit de l'imprégnation de l'épithélium strié sur sa ligne de base. Enfin, si l'on expose plusieurs jours à la lumière une coupe un peu épaisse, on voit se dessiner sur les parois des lacunes des figures rameuses réservées en blanc. Ce sont les images négatives des cellules de la couche rameuse périvasculaire. De tout ceci, il résulte qu'on ne doit plus considérer les tubes contournés comme immergés dans un sac lymphatique cloisonné. Il faut admettre au contraire qu'à l'intérieur du lobule rénal, comme à l'intérieur du lobule hépatique, les vaisseaux lymphatiques font totalement défaut. La vie et le fonctionnement par le sang y règnent seuls.

Mouvements diapédotiques et œdèmes du rein. — Dans le lobule rénal, le labyrinthe, constitué par l'emmêlement des tubes contournés et des capillaires inter-tubulaires, est réservé exclusivement à la vie fonctionnelle. Il n'y a là pour ainsi dire point de voies de la nutri-

tion interstitielle. Le protoplasma des cellules épithéliales des tubes contournés extrait du sang tout formé, mais n'élabore pas les matériaux de la sécrétion urinaire. La vie individuelle de la cellule est peu active. Aussi cette vie est-elle assez précaire, comme on le voit bien dans les néphrites aiguës dégénératives, où l'épithélium à bâtonnets est souvent frappé de mort d'emblée et en bloc. Dans l'état normal, on ne voit point non plus de cellules migratrices engagées dans les petits espaces stellaires inter-vaso-tubulaires, ni même dans les quelques grandes lacunes de LUDWIG et de ZAVARYKIN qu'on peut observer en quelques points du labyrinthe. — Les voies de la diapédèse ne sont point non plus les petites masses du tissu conjonctif centro-lobulaire, réduites dans la pyramide de Ferrein à une sorte de ciment formé par la substance fondamentale muqueuse parcourue par un délicat réseau de cellules régnaant dans les intervalles des rayons médullaires. Le mouvement diapédétique ne commence à s'accuser normalement que dans la région de la pyramide voisine de la papille, là où reparait entre les tubes droits, les anses de Henle et les vaisseaux, le tissu conjonctif fibrillaire, puis fasciculé et possédant une trame connective et des espaces inter-fasciculaires développables.

Mais le véritable lieu des diapédèses, des transsudations — et, dans l'état pathologique, de l'œdème, — c'est le système connectif cortical péri-lobulaire : la tige connective péri-lobulaire et ses expansions vers le corpuscule de Malpighi et autour de lui. Là, les cellules migratrices peuvent prendre issue, et le liquide des transsudations séreuses trouver place.

Seulement, comme la tige connective péri-lobulaire et ses expansions sont de tous côtés limitées par le parenchyme tubuleux inextensible des trois lobules adjacents, si le liquide de l'œdème sort des vaisseaux en quantité suffisante et sous pression suffisante pour distendre les espaces connectifs au delà d'une certaine limite, il en peut résulter un véritable affaissement, par contre-pression, de la paroi de l'artériole afférente des glomérules commandés par l'artère inter-lobulaire occupant la tige connective. La lumière de l'artériole est effacée par la tension du liquide ambiant, lorsque celle-ci devient supérieure à celle du sang dans le vaisseau. La circulation se trouve par suite absolument suspendue dans tous les glomérules, et ceux-ci sont physiologiquement annulés quand bien même ils seraient tous absolument sains. C'est l'*œdème anémique*, sur lequel j'ai attiré l'attention nombre de fois dans ces dernières années. On trouve dans ce cas les glomérules exsangues. Parfois, ceux de toute l'écorce du rein ne renferment plus un seul globule rouge, sauf sous la capsule fibreuse et au voisinage de la base de la pyramide : c'est-à-dire dans les points où la circulation glomérulaire peut recevoir du sang par la voie anastomotique, en dehors du courant afférent normal des artères inter-lobulaires. Dans l'œdème

anémique du rein, fréquent surtout dans la néphrite interstitielle et dans certaines néphrites aiguës du type congestif, on voit, en même temps que les glomérules exsangues, les tiges connectives et leurs expansions vers les corpuscules de Malpighi énormément agrandis. D'autre part, les faisceaux conjonctifs qui occupent ces tiges sont gonflés; leur fibrillation est moins nette. A l'égard des réactifs, ils se comportent comme les faisceaux du tissu conjonctif lâche envahi par l'œdème, ou qu'on a hydrotomisé. Les lymphatiques qui les parcourent sont également très distendus, et on les reconnaît facilement sur les coupes en long ou en travers. En revanche, et ici encore tout comme dans l'œdème vulgaire du tissu cellulaire lâche, les espaces inter-fasciculaires renferment un très petit nombre de cellules lymphatiques. — Bien entendu aussi, dans ce cas, l'anémie des glomérules entraîne celle d'une portion plus ou moins étendue du labyrinthe. Les capillaires n'y reçoivent plus, en effet, le sang que d'une façon détournée: c'est-à-dire par les vaisseaux de l'irradiation médullaire commandés en partie par le système des artères droites.

Dans l'œdème *aigu congestif*, dont le type est réalisé par la néphrite scarlatineuse vulgaire (1), on n'a pas affaire à une poussée de transsudation séreuse, mais bien à un immense mouvement diapédétique. On voit alors les cellules lymphatiques s'accumuler le long des bandelettes connectives satellites de l'artériole afférente et dans les lamelles péri-capsulaires du corpuscule de Malpighi; de telle sorte que celui-ci paraît quelquefois placé au centre d'un îlot de cellules rondes. En même temps, les vaisseaux inter-tubulaires renferment un grand nombre de cellules lymphatiques, et un certain nombre de celles-ci occupent les espaces inter-vaso-tubulaires. Sur les préparations des reins pathologiques dont on n'a le plus souvent pas rempli les vaisseaux par une masse à injection, cette quantité énorme de cellules lymphatiques répandues partout donne naturellement l'impression d'une inflammation interstitielle. Mais il n'en est rien. Il est bien facile, d'ailleurs, de se rendre compte qu'on n'a ici affaire qu'à des leucocytes migrants. On colore une coupe du rein par l'hématéine (2), et l'on

(1) RENAUT et HORTOLÈS, in thèse d'HORTOLÈS: *Étude du processus histologique des néphrites*, p. 54, 1882.

(2) On profite ici de la propriété qu'a l'hématéine en solution dans l'eau de ne colorer absolument que les noyaux quand on la fait agir rapidement. Pour obtenir des préparations tout à fait démonstratives, on charge une coupe sur la lame de verre au sortir de l'eau distillée. On ajoute une goutte de solution aqueuse d'hématéine et, sous un faible grossissement, on surveille la coloration et on l'arrête au moment précis où les noyaux se montrent colorés en violet. On lave à l'eau distillée sur la lamelle; on ajoute une goutte de glycérine formiquée à 4 pour 100 et on recouvre d'une lamelle, que l'on fixe aux coins par quatre gouttes de paraffine. Au bout de peu de temps l'acide formique agit; la coloration surveillée à l'œil nu devient

voit que l'énorme majorité des cellules lymphatiques est à noyaux multiformes ou même multiples. D'ailleurs, si dans ce cas et sur le vivant on dégorge le rein par une déplétion sanguine locale (sangues ou ventouses scarifiées au triangle de J.-L. PETIT), toute la symptomatologie de l'œdème aigu congestif s'évanouit le plus souvent. Il s'agissait donc bien d'un processus mobile et nullement d'une inflammation interstitielle vraie et fixe.

L'encombrement des petits vaisseaux par les leucocytes est, dans le cas d'œdème aigu congestif du rein, un phénomène absolument lié à l'existence même du mouvement de diapédèse. Mais, tandis que dans la substance tubuleuse les cellules migratrices pénètrent partout, jusque dans la lumière des canaux contournés, en passant à travers leur épithélium, il est assez remarquable de n'en trouver que tout à fait exceptionnellement d'extravasées dans la cavité capsulaire des corpuscules de Malpighi. Les vaisseaux glomérulaires, dont la paroi embryonnaire filtre si aisément l'eau du plasma et les sels qu'elle tient en solution, ne laissent pas aussi librement passer les cellules migratrices que les capillaires inter-tubulaires, dont l'endothélium est absolument adulte et semblable à celui des capillaires ordinaires. — Ce qu'on observe alors, c'est un encombrement du glomérule par les cellules lymphatiques qui finissent par y former des embâcles et arrêtent la circulation. En même temps, le tissu conjonctif du glomérule, le coin conjonctif répondant à l'entrée et à l'issue des deux artérioles, et les lamelles connectives péri-capsulaires étant occupés par une infiltration leucocytaire considérable, l'apparence exacte d'une inflammation fixe du glomérule (glomérulite de KLEBS) est réalisée par des lésions au contraire tout à fait mobiles, épisodiques et de caractère essentiellement superficiel.

Les lésions réellement inflammatoires, profondes et fixes, capables de modifier d'une façon définitive la constitution de l'organe, peuvent être, il est vrai, consécutives soit à des mouvements diapédétiques, soit à des œdèmes séreux trop souvent réitérés ou trop longtemps soutenus. Même ils peuvent succéder aux néphrites mixtes caractérisées, comme la néphrite typhoïde, par ce que j'ai appelé l'œdème aigu catarrhal. En même temps que les glomérules filtrent sous pression un liquide albumineux, et que l'épithélium des tubes contournés subit la tuméfaction trouble puis la nécrose par coagulation, on voit çà et là un exsudat

vineuse, mais la coupe ne se plisse pas, parce qu'elle est maintenue par la lamelle. On plonge alors la préparation, toute montée comme je l'ai dit, dans une soucoupe pleine d'alcool fort. Elle se recoloré en violet et se déshydrate tout à la fois; et l'on a combiné l'action de l'hématéine et celle de l'acide formique sur les noyaux, dont les formes multiples se voient d'emblée. On monte ensuite de la façon ordinaire dans la résine Dammar ou le baume au xylol.

distendre et développer certains espaces inter-vaso-tubulaires. Au sein de cet exsudat, il s'organise peu à peu des réseaux de cellules fixes, puis du tissu muqueux et en fin de compte un îlot ou une bande de sclérose. Les espaces inter-vaso-tubulaires sont donc en réalité des espaces connectifs virtuels, annulés dans l'état normal, mais capables de reproduire le tissu conjonctif sous l'influence de certaines incitations formatives. — Un fait qui montre bien qu'il en est ainsi, c'est ce qui se passe dans le rein leucémique. On commence par voir des files de cellules lymphatiques prendre rang entre les vaisseaux et les *tubuli contorti* sur le pourtour des îlots lymphadéniques. Plus en dedans, quand on traite les coupes par le pinceau, on reconnaît que les espaces inter-vaso-tubulaires, énormément élargis, sont devenus des bandes de tissu réticulé au sein desquelles passent et repassent les vaisseaux inter-tubulaires et d'autres vaisseaux sanguins néoformés. Tous ces vaisseaux ont d'ailleurs, avec les travées du tissu adénoïde, les mêmes relations que dans le tissu réticulé d'un ganglion lymphatique.

§ 6. — L'URETÈRE ET LA VESSIE URINAIRE.

Uretère. — Par sa membrane muqueuse, l'uretère de l'Homme, du Mouton, du Chien, etc., rappelle absolument la paroi externe du canal de Wolff d'un rein wolffien primitif. Cette muqueuse est doublée d'une couche musculaire à deux assises, l'une interne annulaire, l'autre externe longitudinale. Plus extérieurement, on trouve l'adventice : membrane celluleuse renfermant des vaisseaux, des pelotons adipeux, et des nerfs sur le trajet desquels sont placés les petits ganglions bien étudiés par ENGELMANN et DOGIEL.

La membrane muqueuse est plissée en long comme la paroi externe du canal de Wolff du Petromyzon. Une coupe en travers de l'uretère (Mouton, par exemple) paraît donc festonnée à peu près comme une bronche, et la saillie des plis efface à peu près la lumière (fig. 960). Si l'on fixe l'uretère à l'état de distension en y injectant soit de l'alcool fort, soit le mélange osmio-picrique, la lumière centrale se développe, mais les plis ne s'effacent pas. Chacun d'eux répond donc à l'intervalle de deux crêtes longitudinales du derme muqueux ; et ces crêtes sont des formations permanentes et solides, non pas de simples plissements par retrait sous l'influence de la couche annulaire de muscles lissés. Le développement du canal est par suite limité. Toutefois, dans l'hydro-néphrose, ce développement peut devenir considérable. Alors les crêtes longitudinales, bien que formées par des reliefs de tissu fibreux dense et solide, arrivent peu à peu à subir un effacement complet.

1. *L'épithélium* est constamment stratifié tant à la surface des

crêtes que sur leurs pentes et dans le fond des sillons longitudinaux. Il ressemble de prime abord beaucoup à celui de la face antérieure de la cornée. Il est stratifié, et ses couches profondes sont formées de cellules claires, végétant par le mécanisme des cellules à pied. Dans les couches superficielles, le protoplasma subit l'espèce de transformation moitié muqueuse et moitié colloïde sur laquelle j'ai

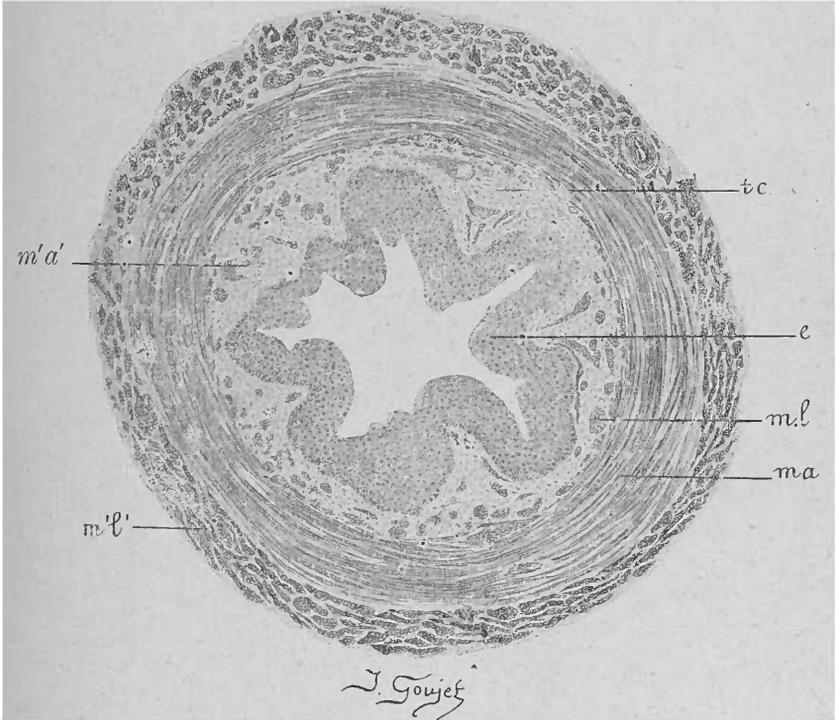


FIG. 960. --- Coupe transversale de l'uretère du Mouton adulte, fixé distendu par l'injection d'alcool fort.

e, épithélium stratifié; — *tc*, tissu conjonctif dense du derme muqueux, renfermant les vaisseaux sanguins et parcouru par des fascicules *m'a*, *m'l*, de fibres musculaires lisses plexiformes prolongeant de ce côté la couche des fibres musculaires lisses annulaires principale *ma*; — *m'l*, muscle longitudinal principal, dont tous les faisceaux, séparés les uns des autres par des bandes de tissu conjonctif, sont sectionnés en travers.

insisté en parlant du canal de Wolff, puis du bassinét. C'est ce qui rend l'épithélium imperméable à l'eau et aux solutions salines, et empêche la résorption de l'urine qui parcourt incessamment l'uretère. Quand on colore par l'éosine hématoxylique ou l'hématéine et l'éosine une coupe de l'uretère, on voit l'assise superficielle de l'épithélium teinte en rouge lumineux et d'un éclat gras particulier; tandis que, profondément, l'épithélium est formé de cellules claires, à protoplasma

à peine coloré en rose pâle par l'éosine. Les unes après les autres, les cellules superficielles arrivées au terme de leur évolution se détachent et tombent dans la lumière de l'uretère. Elle sont remplacées par d'autres qui se sont formées dans la profondeur de l'épithélium; et chacune à leur tour elles arrivent à la surface, exactement comme dans l'épithélium de la face antérieure de la cornée transparente. Ces faits ont une réelle portée histologique, si on les rapproche de cet autre fait que le canal segmentaire primordial est une formation ectodermique.

2. Le *derme muqueux* de la muqueuse de l'uretère est formé par un tissu conjonctif dense et serré, à petits faisceaux disposés comme ceux du tissu conjonctif modelé. Il reproduit, lui aussi, le derme muqueux de la paroi externe du canal de Wolff d'un rein wolffien primitif. Il s'engage sous cette même forme dans les crêtes longitudinales; et il se termine par une vitrée mince, comparable à celle du derme cutané et portant l'épithélium stratifié. Les faisceaux conjonctifs ont, à l'intérieur des crêtes, pour la plupart une direction longitudinale. Au-dessous des crêtes, les faisceaux fibreux du derme s'entre-croisent en divers sens, mais de façon à former une membrane enveloppante solide. — Le derme renferme des vaisseaux sanguins dont les uns, les *vaisseaux de distribution*, prennent place entre les pieds des crêtes longitudinales et la couche interne, annulaire, de fibres musculaires. De ces vaisseaux en partent d'autres qui montent dans les crêtes. Les artères destinées à celles-ci sont de petit calibre et se divisent plusieurs fois en Y, pour, en fin de compte, se résoudre en un réseau de capillaires très superficiels, s'étalant sous l'épithélium dont ils ne sont séparés que par la membrane vitrée. Les veines nées de ce réseau suivent à peu près le trajet des artères en Y.

Au-dessous du plan où prennent place les vaisseaux de distribution, et plongé également dans le tissu fibreux de la paroi de l'uretère, on voit son *muscle annulaire* ou plutôt rétiforme. Il s'agit, en effet, de plusieurs assises de fibres lisses de direction générale annulaire, mais qui s'intriquent en échangeant des fascicules musculaires entre elles. En dehors du muscle annulaire, on voit le *muscle longitudinal*, formé, lui aussi, de fibres lisses groupées en petits fascicules juxtaposés parallèlement les uns aux autres tout le long de l'uretère et qui, dans les coupes transversales, sont tous sectionnés en travers et se montrent comme de petits cercles tangents entre eux. En dehors encore du muscle longitudinal, on voit l'*adventice*, formée d'un mélange de trousseaux fibreux, de tissu conjonctif lâche et de pelotons adipeux. Elle renferme un grand nombre de nerfs, sur le trajet desquels sont placés des ganglions tant à la partie inférieure de l'uretère (ENGELMANN) qu'à la supérieure, comme l'a vu DOGIEL. Ces ganglions sont ordinairement plongés dans le tissu adipeux qui,

de prime abord, les masque, bien que, chez le Chien, les plus volumineux d'entre eux soient composés de cent à deux cents cellules ganglionnaires.

Vessie. — La vessie urinaire est constituée par trois tuniques emboîtées : une tunique externe séreuse, qui n'est autre que le péritoine réfléchi sur une étendue plus ou moins grande de la vessie ; — une tunique moyenne, puissant muscle lisse auquel est dévolu la principale fonction de la vessie, à savoir d'expulser périodiquement l'urine accumulée dans son intérieur ; — enfin une tunique interne muqueuse. Je ne dirai rien du péritoine, ni du muscle vésical, dont la texture est une question d'anatomie macroscopique et dont la structure ne présente aucune particularité autre que celles que j'ai exposées en en parlant à propos des muscles lisses (1).

La muqueuse de la vessie se compose d'un derme et d'un épithélium polystratifié. Le derme vésical est formé par un tissu conjonctif dont les faisceaux entre-croisés sont ordonnés par rapport à la surface, on y rencontre des fibres élastiques, surtout nombreuses au niveau du trigone. A l'état normal, on ne trouve nulle part dans la vessie de points adénoïdes. La couche superficielle du derme, immédiatement sous-jacente à l'épithélium, est composée de faisceaux plus grêles et plus serrés que la couche profonde. Ça et là, dans les régions supérieure et moyenne, on peut rencontrer quelques élevures papilliformes insignifiantes. Au niveau du trigone, au contraire, existent de véritables papilles adéломorphes analogues à celles du derme cutané et occupées par des bouquets vasculaires. Le derme est relié à la tunique musculaire par une couche de tissu conjonctif lâche permettant à l'ensemble de la muqueuse de se plisser pendant l'état de vacuité de la vessie. Au niveau du trigone, ce tissu conjonctif lâche sous-muqueux fait défaut : les fibres musculaires lisses viennent s'insérer jusque dans le derme.

L'épithélium vésical est stratifié et fort semblable à celui de l'urètre. On peut lui distinguer trois assises cellulaires notablement différentes. L'assise profonde — véritable couche génératrice, car on y rencontre des figures de karyokinèse qui font défaut dans les assises superficielles — est formée d'une seule rangée de cellules hautes. Par leur base, ces cellules reposent sur le derme muqueux ; par leur sommet généralement arrondi et renflé en massue ou en raquette, elles pénètrent dans l'assise moyenne. Les cellules de l'assise moyenne sont irrégulièrement arrondies, très légèrement aplaties lorsque la vessie est rétractée, plus ou moins plates lorsque la vessie est distendue. Les cellules superficielles sont les plus intéressantes. Elles sont lamelliformes, à bords polygonaux très irréguliers et par-

(1) Voy. t. I^{er}, p. 597 à 601.

fois très étendues. DOGIEL (1) qui les a minutieusement étudiées chez plusieurs espèces de mammifères, les décrit comme de véritables cellules géantes épithéliales. Elles présentent deux parties : l'une, supérieure, limitant la cavité vésicale, est un plateau hyalin et homogène d'où s'élèvent des prolongements en forme de champignon, ayant le même aspect que le plateau, et tombant dans la cavité vésicale après s'être pédiculisés. La partie inférieure de la cellule est au contraire granuleuse; on y rencontre des noyaux plus ou moins nombreux; les cellules de l'assise moyenne y ont laissé leurs empreintes sous forme de crêtes et de fossettes. Enfin, des prolongements protoplasmiques courts, larges ou grêles, unissent les cellules moyennes avec les grandes cellules lamelleuses superficielles. Le mode de formation des cellules géantes décrites par DOGIEL est encore obscur; DOGIEL émet l'opinion que les nombreux noyaux qu'elles contiennent se multiplient par division directe.

Il semble donc établi que les cellules de l'épithélium vésical sont susceptibles d'élaborer, dans leur protoplasma, une substance mucoïde particulière qu'elles déversent dans l'urine. Mais la fonction glandulaire de la vessie n'est pas limitée à ces cellules. Il existe, presque exclusivement au niveau du trigone, des dépressions glanduliformes de la surface épithéliale, ne s'effaçant nullement par la distension, et qui sont tapissées par un épithélium semblable à celui de la surface, sauf que l'élaboration mucoïde du protoplasma y semble plus active. Ce ne sont donc pas là de véritables glandes, mais des cryptes largement ouverts.

(1) DOGIEL, Zur Frage über das Epithel der Harnblase (*Arch. f. mikr. Anat.*, t. XXXV, 1890).

CHAPITRE III

CAPSULES SURRÉNALES

Les capsules surrénales sont des organes constants chez les vertébrés. Leur structure et leur signification morphologique ont donné lieu à de nombreuses controverses. Elles ont été tour à tour considérées (1) comme des glandes closes (ECKER), puis comme de simples appendices (2) du système nerveux sympathique (LEYDIG). En réalité, il s'agit, comme l'a démontré BALFOUR (3), d'organes formés par l'union de bourgeons issus des ganglions sympathiques embryonnaires avec d'autres bourgeons n'ayant ni l'origine, ni la signification nerveuse. Ces derniers bourgeons proviennent, tout comme l'épithélium génital, de celui de l'éminence germinale du cœlome. — Au point de vue histologique pur, la constitution des capsules surrénales est des plus simples. En revanche, l'ordonnance de leurs parties varie considérablement chez les animaux d'une même classe, en particulier chez les mammifères. Je prendrai pour point de départ de ma description la surrénale des oiseaux. En effet, elle est très simple, et les capsules surrénales accessoires répandues en nombre variable chez l'Homme (4) en reproduisent la structure presque trait pour trait. On peut donc les considérer comme répondant à la constitution primordiale et essentielle des organes surrénaux des animaux supérieurs.

Capsules surrénales du Poulet. — Chez le Poulet, ainsi que d'ailleurs chez les autres oiseaux, les capsules surrénales se présentent comme deux masses vivement teintées en jaune d'ocre, situées à droite

(1) ECKER, *Der feinere Bau der Nebennieren beim Menschen und den vier Wirbenthierklassen*, Braunschweig, 1846.

(2) LEYDIG, *Traité d'histologie comparée*, édit. française, Paris, 1866, p. 213-216.

(3) BALFOUR, Ueber die Entwick. und die Morphologie der Suprarenalkörper (Nebennieren) (*Biolog. Centralblatt*, n° 5, 1881).

(4) JABOULAY, Capsules surrénales accessoires dans un ganglion semi-lunaire et au milieu du plexus solaire (*Lyon médical*, p. 473, 1890).

et à gauche de la veine cave dans le voisinage du rein correspondant. Là, les deux capsules embrassent la veine cave en se creusant d'une gouttière pour s'appliquer à sa surface (1). Chaque capsule est d'autre part en contact (constamment à gauche) avec les glandes génitales. Elle est, de plus, accolée à un ganglion sympathique volumineux, intimement uni au plexus génital et relié aux nerfs grand et petit splanchnique, ainsi qu'aux derniers ganglions sympathiques abdominaux. Ce ganglion recouvre l'enveloppe de la capsule surrénale comme le ferait une calotte. Il fait corps avec elle, la pénètre même de ses groupes ganglionnaires, formés de cellules et de fibres nerveuses sympathiques amyéliniques et à myéline types. Il engage ses éléments nerveux, sur un court trajet, à l'intérieur de la glande, et de là partent des nerfs qui se distribuent dans le parenchyme.

Sur une coupe transversale faite après fixation convenable — et qui doit être très exacte — par l'acide osmique (2), puis coloration à la purpurine ou au carmin aluné, la capsule surrénale apparaît tout entière composée de cordons cellulaires pleins, séparés les uns des autres par des capillaires sanguins. Ces cordons se divisent et se subdivisent. D'autre part ils se contournent et se redoublent dans une série de sens et de plans, comme s'ils étaient enclos dans un sac trop étroit, ici représenté par la capsule fibreuse de la glande. Aucun d'eux ne présente dans son axe une lumière glandulaire; mais certains, coupés en travers, ressemblent à des canaux glandulaires parce que leur centre est occupé par la section d'un capillaire sanguin, tout autour duquel les cellules surrénales semblent disposées en ordonnance épithéliale. Ce dispositif rappelle celui du foie tubulé, ou mieux encore celui du foie embryonnaire avec ses travées pleines séparées les unes des autres, et en même temps abordées et pénétrées plus ou moins complètement par les vaisseaux sanguins en voie de croissance. — Bref, les cylindres surrénaux, pleins et constitués par des cellules rangées en ordonnance épithéliale, se poursuivent entre les vaisseaux

(1) AUG. PETTIT, *Recherches sur les capsules surrénales* (thèse de la Fac. des sciences de Paris, p. 48-49, 1896).

(2) PRÉPARATION. — Sur l'animal qui vient d'être sacrifié, on enlève les surrénales. A l'aide d'un rasoir bien tranchant, on les divise en petits fragments de moins de 1 centimètre de côté, qu'on suspend d'abord dans les vapeurs osmiques (dans la chambre humide) pendant vingt-cinq à trente minutes. On fixe ainsi sur les plans de coupe le tissu surrénal dans une certaine épaisseur, sans aucun intermédiaire liquide. On plonge ensuite les fragments, déjà fixés à leur surface, dans la solution osmique à 1 pour 100 ou dans le mélange osmio-picrique. Au bout de douze heures, on lave à l'eau distillée et l'on achève le durcissement par l'alcool absolu; ou bien, ce qui vaut mieux, on fait d'emblée des coupes à main levée. Les premières, parallèles aux surfaces de section fixées par les vapeurs, donnent seules des préparations irréprochables. Plus profondément, les cellules ont vacuolé et fournissent des figurations trompeuses.

sanguins comme s'ils avaient été coulés dans leurs intervalles. De plus, les vaisseaux, sur nombre de points, les plient et les replient, s'engagent dans leur épaisseur et ainsi les refendent ou les morcellent. De même que tous les histologistes qui se sont succédé, je n'ai constaté à l'entour des cordons l'existence d'aucune membrane propre. Les cellules reposent purement et simplement sur les parois vasculaires, absolument comme les cellules hépatiques sur les capillaires radiés d'un lobule du foie. La surrénale réalise donc au plus haut degré le type de la glande conglobée, telle que j'en ai formulé autrefois la conception.

Cela posé, on remarque d'emblée que les cordons surrénaux, quoique se comportant uniformément de la même façon par rapport aux vaisseaux sanguins qui occupent leurs intervalles, ne sont cependant pas tous semblables entre eux. On en distingue deux sortes. Les uns prennent sous l'influence de l'acide osmique une coloration noire légère, comme lavée d'encre de Chine : leurs cellules sont remplies d'une multitude de granulations brillantes, c'est pourquoi je les appellerai *cordons granuleux*. Les autres cordons, occupant en général les intervalles des premiers, sont formés de cellules très délicates et extrêmement réfringentes avec un éclat vitreux : je les nommerai donc *cordons hyalins*. — Pour constituer la masse de la glande, les cordons granuleux et les cordons hyalins s'entremêlent de mille manières. Sur quelques points, ils semblent se continuer les uns avec les autres ; mais il s'agit le plus souvent d'une pure apparence. A leur point d'union ils s'accolent en effet en biseau ; en réalité, ils restent séparés par une mince cloison conjonctive partie des vaisseaux, ou même par une petite branche vasculaire conique. Toutefois la cloison, ou la branche vasculaire, engagée obliquement entre les deux cordons, finit dans quelques cas à mi-chemin ou aux deux tiers de l'épaisseur de la travée cellulaire. De la sorte, les deux cordons sont continus entre eux sur un seul côté, où l'on voit les cellules granuleuses faire suite aux cellules hyalines, et réciproquement.

Les cordons granuleux, épais et pleins, colorés uniformément d'une teinte pâle d'un noir enfumé qui indique qu'ils sont noyés diffusément dans un plasma légèrement chargé de graisse, dessinent une série d'anses récurrentes, mais très irrégulières, sous la capsule fibreuse de la surrénale. Puis, ils s'enfoncent dans la glande non pas droit comme des rayons, mais en affectant un trajet tortueux et compliqué, car ils changent fréquemment de direction et de plan. Toutefois, ils donnent l'impression d'une formation corticale. En effet, au centre ils sont moins serrés et moins radiairement disposés qu'à la périphérie ; tandis que les cordons hyalins semblent devenir plus nombreux et aussi plus larges dans les portions centrales. De fait, les cordons granuleux représentent les *cordons corticaux* de la surrénale des mammifères,

tandis que les cylindres hyalins répondent à ce qu'on appelle la *substance médullaire*. Mais ici, les deux substances sont intriquées par l'emmêlement de leurs cordons respectifs dans toute l'épaisseur de la surrénale.

Les cellules qui forment les cordons, granuleux ou corticaux, sont de figure très variable : tantôt polyédriques quand les cordons marchent droit, tantôt allongées et infléchies en arcs quand ils se courbent pour changer de place ou qu'ils dessinent des anses récurrentes sous la capsule fibreuse. Elles sont soudées entre elles, tant dans l'épaisseur des cordons que sur leur marge, par des lignes étroites d'un ciment mou, semi-liquide même, que l'acide osmique teint en brun foncé. Bien qu'elles soient très délicates, l'acide osmique les fixe net dans leur forme s'il les a saisies rapidement; sinon elles vacuolent et se déforment. Exactement fixées, elles se montrent sous forme de corps cellulaires dont le protoplasma est absolument rempli de grains sphériques, égaux, tout petits et réfringents absolument comme les boules du mucigène des cellules glandulaires muqueuses. Entre les boules, règne un rets admirablement régulier de travées protoplasmiques. Le noyau, occupant à peu près le centre de figure de chaque cellule, est le plus souvent multiforme; il porte des empreintes multiples déterminées par les boules hyalines. Le long des travées protoplasmiques, on rencontre de distance en distance des grains absolument noirs, gras-seux ou pigmentaires. Le plasma, teint en noir enfumé par l'acide osmique, noie la cellule entière et rend un peu flous les détails de sa structure. Ce plasma est soluble dans l'alcool comme celui, très analogue, dont le corps de Malpighi de la muqueuse buccale et l'épithélium antérieur de la cornée sont pénétrés. La matière grasse, diffusée dans le plasma, rappelle de même la myéline par sa façon de se colorer en noir d'encre de Chine sous l'influence de l'acide osmique.

Les cordons hyalins se distinguent de prime abord, parce qu'ils ne se colorent point du tout en noir et que les cellules qui les composent sont pour la plupart altérées et déformées par le départ de nombreuses gouttes sarcodiques, quelque soin qu'on ait mis à fixer exactement la capsule surrénale. Néanmoins, on trouve toujours des portions de cordons où les cellules ont été saisies net sans aucune rétraction. Elles sont polyédriques, soudées les unes aux autres par des lignes de ciment très minces. Leur noyau, ordinairement central, vésiculeux et nucléolé, n'est déformé par aucune empreinte. Le corps protoplasmique est hyalin et réfringent comme du verre. Néanmoins, sous un très fort grossissement, on reconnaît qu'il est lui aussi formé de granulations claires, très petites, toutes très voisines les unes des autres et noyées dans le plasma translucide et de haut indice de réfraction diffusé dans la cellule. Quand l'acide osmique a fortement agi, on voit au sein de ce plasma vitreux une poussière de granulations gras-

seuses minuscules colorées en noir. Quand la cellule n'a pas été fixée instantanément, le plasma vitreux qui l'imbibe sort avec une multitude de gouttes sarcodiques par toutes ses faces. Alors l'élément prend une apparence multipolaire à festons concaves, à peu près à la façon des cellules ganglionnaires sympathiques mal fixées. C'est même là pourquoi certains auteurs ont cru que les cordons hyalins — et la substance médullaire dans les surrénales des mammifères — étaient remplis ou même entièrement formés de cellules nerveuses ganglionnaires. Mais la distinction est facile à faire. Les cellules des cordons hyalins de la surrénale n'émettent point de fibres par les pointes coniques comprises entre leurs festons concaves successifs. De plus, le départ des gouttes sarcodiques démasque les innombrables granulations incolores du protoplasma, en somme très semblables à celles des cordons granuleux, mais noyées dans le plasma réfringent sur la cellule intacte et, pour cette raison, restant en ce cas à peu près invisibles.

Tous ces caractères, tranchés et fondamentaux, se retrouveront dans les cellules des cordons plus ou moins compliqués de la substance médullaire des capsules surrénales des divers mammifères. Les cordons hyalins de la surrénale des oiseaux répondent donc exactement à la substance médullaire de celles-ci, bien qu'ils ne soient pas disposés sous forme d'amas central. Tout au contraire, les cordons hyalins arrivent, dans les intervalles des cordons granuleux, jusque sous la capsule fibreuse. Là même on les voit finir ou former des anses récurrentes, butant contre les prolongements du ganglion nerveux accolé à la surrénale. On peut, sur ces mêmes points, comparer les cellules hyalines déformées avec les cellules ganglionnaires, et reconnaître facilement les différences essentielles existant entre les deux.

Les *vaisseaux sanguins* occupant les intervalles des cordons surrénaux sont pour la plupart de larges capillaires, réunis dans une série de sens par des branches anastomotiques. Mais ceux qui refoulent les cordons pour les plier en anses, ou qui, soit les trouent, soit les refendent en s'engageant dans leur épaisseur sur un certain parcours, sont le plus ordinairement de petit diamètre ou même répondent à des expansions coniques ou en cul-de-sac renflé, rappelant les capillaires en cours de développement terminés par des pointes d'accroissement ou par des doigts de gant clos. De distance en distance on les voit, surtout vers le centre de la glande, confluer vers d'énormes veinules sans tuniques connectives bien développées. En majorité, les artères de distribution abordent la surrénale par sa périphérie. Elles la pénètrent ensuite, entourées de quelques faisceaux connectifs qui leur viennent d'un reflet du tissu fibreux de la capsule. Après un trajet variable, elles se résolvent en capillaires qui font partie du réseau général inter-cordonal. Ces artères sont fournies par des branches nées directement

de l'aorte, au nombre de deux pour chaque capsule. Le retour du sang s'effectue par un nombre variable de veines capsulaires. En outre, les capsules surrénales possèdent une circulation porte découverte dès 1853 par GRATIOLET (1) et décrite plus récemment par PETTIT. La veine porte surrénale est constituée de chaque côté par un vaisseau important dû à la réunion d'un nombre variable d'*origines portes*, formées chacune par une veine intercostale et une branche ramenant le sang du sinus neural. Cette veine porte vient se distribuer à la surrénale en se jetant dans ses grands capillaires inter-cordonnaires, après avoir dessiné à sa surface de fines arborisations (PETTIT). Quant à la capsule fibreuse qui enclôt la glande surrénale du Poulet, elle est très mince et doublée de distance en distance, soit en dehors soit en dedans, de petits îlots ganglionnaires, arrondis ou aplatis, renfermant un nombre variable de cellules nerveuses multipolaires du type sympathique. De ces petits ganglions partent des faisceaux de fibres nerveuses amyéliniques qui pénètrent entre les cordons, et se distribuent ensuite à l'intérieur de la glande.

Capsule surrénale des mammifères. — Je choisirai pour objet d'étude la capsule surrénale du Chien : parce qu'elle ressemble jusqu'à un certain point à celle de l'Homme, difficile à étudier analytiquement vu qu'elle est toujours altérée sur le cadavre. Chez le Chien comme chez la plupart des mammifères et chez l'Homme, le grand axe de la surrénale est occupé par une veine de large calibre, par rapport à laquelle toutes les parties constitutives de la glande semblent s'être ordonnées. Sur les coupes en travers faites par le milieu de la surrénale, cette veine apparaît, béante, comme un cercle entouré par la *substance médullaire* formée de cylindres hyalins. Plus en dehors, règne la *substance corticale* formée de cylindres granuleux; la glande entière est enclose par une capsule fibreuse, qui de distance en distance envoie dans son intérieur, radialement, des cloisons de refend qui rapidement deviennent très délicates et s'épuisent. C'est par cette voie qu'entrent en majorité les branches artérielles, et aussi les pinceaux de fibres musculaires lisses qui sont le prolongement de celles comprises dans l'enveloppe fibreuse, et qui occupent les septa conjonctifs renfermant les nerfs et les vaisseaux, comme l'a démontré H. STILLING (3).

La substance corticale de la surrénale du Chien peut être subdivisée, comme l'a indiqué ARNOLD, en trois zones qui sont de dehors

(1) GRATIOLET, Veine porte du rein, etc., chez les oiseaux (*L'Institut*, p. 387, 16 nov. 1853).

(2) PETTIT, *loc. cit.*, p. 49.

(3) H. STILLING, Zur Anatomie der Nebennieren (*Arch. f. path. Anat. und Physiol.*, p. 324, 1887).

en dedans : — *a*) la zone glomérulaire; — *b*) la zone fasciculée; — *c*) la zone réticulaire. Ces trois zones sont d'ailleurs continues entre elles, et ne diffèrent les unes des autres que par la configuration des cordons granuleux et la forme de leurs cellules constitutives, dont la structure protoplasmique reste, d'ailleurs, identique histologiquement.

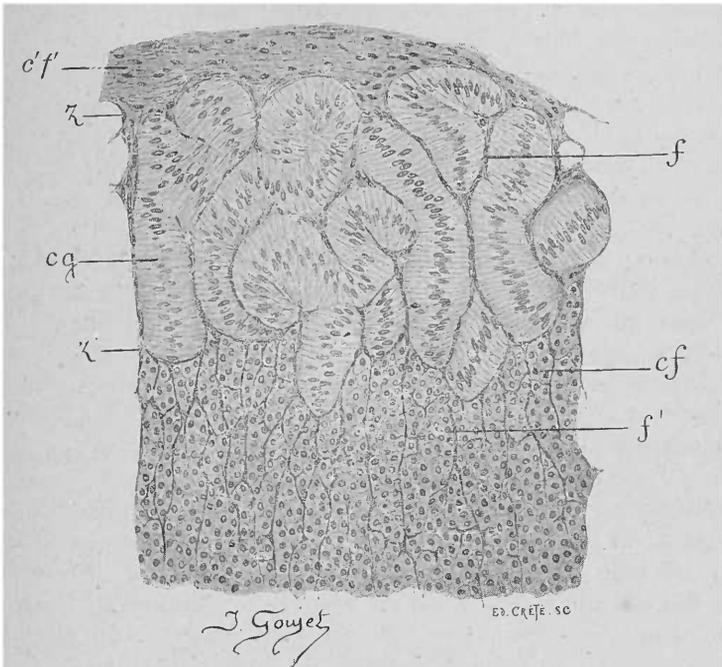


FIG. 961. — Coupe sagittale de la capsule surrénale du Chien, faite après fixation par les vapeurs osmiques dans la chambre humide. Coloration par la glycérine hématoxylique. Conservation dans le baume au xylol, après passage successif dans l'alcool fort, l'essence de girofles et l'essence de bergamote. — (Faible grossissement).

z, z', limites de la zone glomérulaire ou zone des arcs; — *cg*, cordons glomérulés et arqués; — *cf*, cordons de la zone fasciculée; — *f*, cloisons connectives et vasculaires de la zone glomérulaire, issues de pénétrations de la capsule fibreuse *c'f* de la glande; — *f'*, cloisons connectives et vasculaires de la zone fasciculée.

La zone glomérulaire, que j'appelle aussi zone des arcs, est placée immédiatement au-dessous de la capsule fibreuse, ici épaisse et formée de tissu conjonctif modelé, parcouru par des vaisseaux artériels et veineux ainsi que par un certain nombre de troncs nerveux. Elle est formée par des cordons surrénaux très épais, pliés et repliés en arcs qui s'embrassent les uns les autres de mille manières (fig. 961). De la sorte, une coupe transversale de la zone des arcs rappelle une vue cavalière des circonvolutions cérébrales. Tous les cordons, courbés et recourbés en S dans tous les sens et dans tous les plans, rappellent

également un peu les reduplications des glomérules sudoripares : d'où le nom de « zone glomérulaire » proposé par ARNOLD (1). Mais la disposition typique est bien l'incurvation en arc ou en fer à cheval, réalisée exactement par les cordons à la périphérie de la surrénale du Cheval, comme l'a bien décrit et figuré EBERTH (2), et à un moindre degré dans celle du Lapin, du Chat et de la Souris. Toutefois, elle n'est pas constante. Chez le Bœuf, par exemple, les cordons corticaux ne sont pas davantage arqués que dans la surrénale des oiseaux. Ils décrivent sous la capsule fibreuse des anses récurrentes; mais à ce niveau leurs éléments cellulaires n'ont pas pris l'aspect typique qu'ils acquièrent chez les animaux où la zone glomérulaire ou des arcs est bien développée.

Chez le Chien, les cellules glandulaires qui forment les cordons de la zone des arcs se distinguent d'emblée des autres. Elles sont longues, tendues par le travers du cordon, et elles se disposent jointivement comme des coins allongés de façon à rendre ce cordon plein. Aussi, leurs noyaux, occupant sensiblement la mi-hauteur des cellules, forment-ils une sorte de bande mouvante dans l'axe de chaque cordon. Quand ce dernier tourne pour s'enrouler en un nœud serré, les longues cellules tournent aussi, et dessinent autour du point d'enroulement une ordonnance en rayons de roue. Comme souvent ce point d'enroulement est occupé par un vaisseau, ce dernier semble, dans certaines coupes (surtout dans les tangentielles), tenir la place d'une lumière glandulaire. Ce sont ces figures qui ont conduit RABL (3), puis PFAUNDLER (4) et enfin MANASSE (5), à admettre que la surrénale est une véritable glande à débit intra-vasculaire. En réalité, le cylindre surrénal se borne à se courber, à s'infléchir ou même à se nouer plus ou moins étroitement autour des vaisseaux sanguins. Mais, en tout cas, ce cylindre reste plein : c'est un cordon exclusivement formé par le concours de cellules jointives entre elles. Le ciment mou qui réunit celles-ci en série réduit l'acide osmique en brun foncé presque noir. D'autre part, lorsque ce réactif a agi instantanément, il fixe les cellules sous forme de prismes longs et étroits, dont le protoplasma est rempli de boules claires très semblables à celles du mucigène des cellules gland-

(1) J. ARNOLD, Ein Beitrag zur feineren Struktur d. Nebennieren (*Virchow's Archiv*, vol. XXVII, 1886).

(2) EBERTH, *Manuel de STRICKER* (édit. anglaise de New-York, p. 481, fig. 180).

(3) RABL, Die Entwicklung und Struktur der Nebennieren bei den Vögeln (*Arch. f. mikr. Anatomie*, t. XXXVIII, 1891).

(4) PFAUNDLER, Zur Anatomie der Nebenniere (*Acad. des Sciences de Vienne : Math. Naturw.*, t. CI, H. 1-20, Abth. III, 1882).

(5) MANASSE, Ueber die Beziehungen der Nebennieren zu den Venen und den venösen Kreislauf (*Arch. f. path. Anat. und Physiologie*, t. CXXXV, p. 263, 1894).

dulaires, beaucoup plus grosses que dans les cordons granuleux de la surrénale des oiseaux, et arrangées en séries parallèles suivant le grand axe du corps cellulaire. Entre ces boules, règne un système de travées protoplasmiques délicates et parfaitement régulières, renfermant à la fois des granulations grasses et aussi des grains pigmentaires, comme l'a fait voir le premier H. STILLING.

Quand la fixation par l'acide osmique, au lieu d'être instantanée, s'est faite lentement, l'aspect change du tout au tout. Le départ du plasma imbibitif des cordons s'opère; les cellules se rétractent légèrement et prennent un aspect filamenteux; on ne voit plus les boules réfringentes. La zone des arcs tout entière devient claire, et tranche sur le reste du parenchyme cortical.

Quand les cordons arqués se tordent sur eux-mêmes pour changer de sens, les cellules tournent avec eux. Au lieu de se présenter par exemple de profil, elles se montrent de champ et debout, sectionnées perpendiculairement à leur hauteur. On se rend compte, dès lors, et de leur forme prismatique allongée, et de leurs rapports les uns avec les autres au sein du cordon. Leur section transversale dessine des polygones tout petits, séparés par des lignes noires, réfringentes et régulières, répondant à celles du ciment mou qui les unit et les sépare.

Dans la zone fasciculée, qui fait suite en dedans à celle des cordons arqués (fig. 961, *cf*), les cordons surrénaux affectent une direction générale radiaire tout à fait comparable à celle des travées cellulaires d'un lobule hépatique. Ils se continuent d'une part avec ceux de la zone des arcs, et, d'autre part, avec ceux de la zone réticulaire qui est encore plus interne. C'est leur ordonnance radiaire qui détermine l'aspect fibroïde de la substance corticale, quand on a cassé une surrénale par son travers. Ici, les cordons surrénaux sont formés de cellules polyédriques, arrangées exactement comme celles des travées plus ou moins épaisses d'un foie fœtal. Ces cellules ont un noyau central, et un corps protoplasmique bourré de granulations réfringentes. Elles sont sensiblement moins délicates que celles des cordons arqués. Les boules réfringentes, plus ou moins mobilisées et déformées quand on a fixé la glande par l'alcool fort, se teignent en rose par la purpurine: ce ne sont donc point là des boules de mucigène, mais bien des produits particuliers de l'activité sécrétoire de la cellule surrénale. Les cordons de la zone fasciculée sont séparés les uns des autres par des capillaires assez semblables à ceux du lobule hépatique. En outre, de distance en distance, des cloisons connectives radiales, minces et renfermant les troncles vasculaires et nerveux de distribution, les groupent plus ou moins exactement.

La zone réticulaire est formée de cordons surrénaux continus avec ceux de la zone fasciculée, mais plus lâches, plus délicats, et formant une sorte de rets tangentiel commandé sur ce point par la

direction des vaisseaux inter-cordonnaux plus larges, et concentrique à la substance médullaire et à la veine centrale. C'est cette zone qui se ramollit sur le cadavre, et détermine ainsi au centre de la glande une apparence de cavité. Les cellules y sont polygonales. Elles renferment des boules réfringentes et sont imprégnées d'un plasma plus ou moins coloré. Chez certains animaux, cette coloration devient très intense (zone brune), parce qu'en même temps les cellules des cordons renferment du pigment diffus ou granuleux.

La *substance médullaire* peut être étudiée analytiquement avec avantage dans la surrénale du Bœuf ou du Veau, parce qu'elle y est incomparablement mieux développée que chez le Chien. Elle y est disposée, comme une large couronne festonnée, sur tout le pourtour du noyau connectif, vasculaire et nerveux, formant l'axe de la glande et au centre duquel on voit la coupe de la large veine centrale comme un trou béant.

La veine centrale, qui dans tout son parcours dans l'axe de la surrénale reçoit une série de petites veines collectrices venues du parenchyme glandulaire, a des parois minces formées de tissu fibreux renfermant des fibres musculaires lisses, et sur lesquelles repose l'endothélium : car il n'y a pas ici d'endoveine distinct. Les fibres lisses, comme l'a démontré v. BRUNN (1), envoient une série de pinceaux musculaires dans le parenchyme de la glande. On trouve ceux-ci épars dans la substance médullaire entre les cordons. Il est également facile de voir que certains d'entre eux s'épanouissent en éventails dans la substance corticale, tandis que, d'autre part, ils viennent s'insérer, par une péricillation plus courte, sur les cylindres hyalins qui, au milieu des autres, se sont différenciés et contournés en glomérules d'une façon comparable aux cordons corticaux de la zone des arcs chez le Chien. Comme, d'autre part, ainsi que l'a montré STILLING, la substance corticale est parcourue également par des rets de fibres musculaires lisses, il s'ensuit que les éléments de la surrénale, compris dans les cordons, sont soumis à une véritable expression analogue à celle que subissent certaines glandes (ex. les stomacales) quand les fibres musculaires lisses entrent en jeu. Ils sont, en réalité, placés dans les mailles d'un véritable filet contractile.

Au sein du noyau connectif de la surrénale, formé de tissu conjonctif semi-modelé, on trouve chez le Veau une artère à côté de la veine centrale. Puis, on y voit deux grands sinus lymphatiques, satellites de la veine, et un certain nombre de troncules nerveux unifasciculaires ou paucifasciculaires, renfermant des fibres à myéline et des fibres de Remak. D'autres artères, venues de la capsule fibreuse, sont comprises.

(1) A. v. BRUNN, Ein Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues und der Entwickl. der Nebennieren (*Arch. f. mikroskop. Anatomie*, t. VIII, p. 618, 1879).

dans l'épaisseur de la zone fasciculée. L'afflux du sang artériel dans le parenchyme se fait donc par deux voies d'apport, les unes centrales et les autres marginales. De la sorte, les capillaires sanguins intercordonnaires sont absolument garantis contre une ischémie possible. Ce dispositif indique tout à la fois une grande activité circulatoire, et aussi la haute nécessité fonctionnelle de maintenir celle-ci dans sa pleine intégrité. Les branches veineuses, collectrices, qui ramènent le sang des réseaux capillaires du parenchyme à la veine centrale, sont de leur côté accompagnées, en général, par deux sinus lymphatiques, comme l'a démontré H. SRILLING. Cet histologiste a même observé des points folliculaires au sein du noyau connectif central. Enfin, il a vu (injections interstitielles de bleu de Prusse soluble), que dans la zone des arcs quand elle existe, un lymphatique peut simuler au milieu du nœud d'inflexion de certains cordons une lumière centrale. Il y a donc des séries de cellules glandulaires ordonnées radialement par rapport à des capillaires sanguins, et d'autres par rapport à des capillaires lymphatiques. Il existe aussi un rapport intéressant, au sein du noyau connectif central et de la substance médullaire, entre les troncles nerveux qui y sont engagés et les petites veines ou même les veinules sans paroi connective distincte. Sur nombre de points, les veines forment autour des petits nerfs des sortes de manchons en fer à cheval, dont le nerf occupe exactement la concavité.

Les cordons surrenaux de la substance médullaire sont, chez le Bœuf et le Veau, beaucoup plus larges que les cordons corticaux. Ils s'embrouillent en ordre serré tout autour du noyau connectif central et de la veine centrale, qui fait corps avec eux et envoie, dans leurs intervalles, des pinceaux nombreux de fibres musculaires lisses. Puis, sur la limite des deux substances, ils engagent des prolongements dans la zone réticulaire et même dans la zone radiée. Là, les cordons médullaires se recourbent en anses et englomérules à peu près comme dans la zone des arcs de la surrenale du Chien. Chez le Chien; au contraire, ces mêmes cordons, larges et délicats, séparés par des capillaires et des veinules de grand calibre, finissent tous au même niveau en butant contre la zone réticulaire ou « zone brune ».

Ils sont formés de cellules très délicates qui, en vacuolant, prennent des formes stellaires que KÖLLIKER (1) avait depuis longtemps déjà remarquées et comparées à celles des cellules nerveuses multipolaires. Mais il ne s'agit nullement de cellules multipolaires véritables. Ce sont là, au contraire, de hautes cellules prismatiques en forme de feuillets allongés perpendiculairement au sens de marche du cordon. Quand le cordon surrenal, toujours ici plein comme dans le reste de la glande, a

(1) KÖLLIKER, *Elém. d'histologie humaine*, 2^e édit. française, p. 668.

été sectionné exactement par son travers, on voit les cellules marginales, très allongées, dessiner une ordonnance épithéliale en rayons de roue vers le centre du cordon, occupé soit par un groupe de cellules polyédriques, soit par la coupe en travers d'un capillaire sanguin ou d'une travée de tissu conjonctif répondant à un refend du cordon ou à

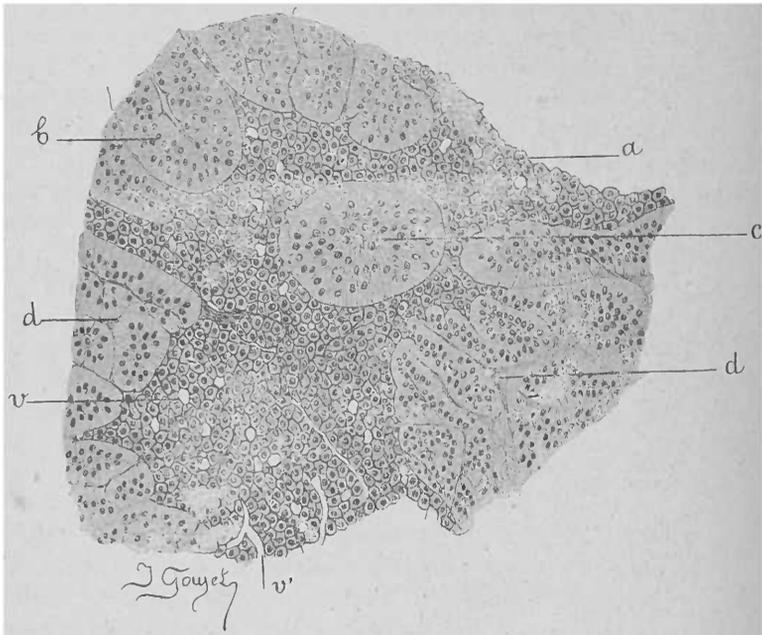


FIG. 962. — Substance médullaire de la capsule surrénale du Veau. Fixation par les vapeurs osmiques dans la chambre humide. Coloration à l'éosine hématoxylique. Conservation dans le baume du Canada après passage successif dans l'alcool éosiné, l'essence de girofles et l'essence de bergamote. — (Ocul. 1, obj. 4 de Leitz; chambre claire.)

a, cordons formés de petites cellules polygonales; — *b*, cordons médullaires inflexés en arc; — *c*, cordon médullaire coupé en travers en un point de son parcours où il se tord: il semble alors figurer un tube glandulaire à cellules ordonnées en rayons de roue, mais qui n'aurait point de lumière (la place de celle-ci est tenue par les cellules qui, au point de torsion, ont changé de sens et ont été sectionnées en travers); — *d, d*, groupes de cordons surrénaux montrant la disposition des travées inter-cordonnales: celui à la gauche de l'observateur insère un faisceau de fibres musculaires lisses; — *v*, lumière béante des capillaires sanguins.

une inflexion en anse (fig. 692, *c*). Dans ce dernier cas, le vaisseau sanguin ou la travée connective se coiffent du cordon réfléchi; et sur une coupe en travers, ils semblent occuper, par rapport aux cellules surrénales, la place d'une lumière glandulaire.

Les cellules médullaires sont absolument les homologues de celles des cordons hyalins de la surrénale des oiseaux. Exactement fixées dans leur forme par l'action instantanée de l'acide osmique, elles se montrent formées d'un noyau ovalaire ou arrondi, bien développé et dépourvu

d'empreintes, placé au sein d'un corps cellulaire très réfringent et comme vitreux. L'aspect flou de ce corps protoplasmique est uniquement dû au plasma de haute réfringence diffusé dans toute la cellule. Ce plasma, en particulier chez le Bœuf, jouit de la propriété de se colorer intensément en rouge d'acajou, sous l'influence des bichromates alcalins. L'alcool le dissout en rétractant la cellule fortement, et l'acide osmique au contraire le fixe en place. Sur les cellules qui n'ont pas du tout subi la vacuolisation, on peut voir, après coloration par l'hématoxyline et l'éosine et à l'aide d'un bon objectif à immersion homogène, que le corps cellulaire est rempli de très délicates granulations colorées en rose violacé, qui sont placées en série suivant la hauteur de la cellule, quand celle-ci est allongée comme c'est le cas dans les cordons médullaires arqués, — sur les confins par exemple de la substance médullaire et de la corticale. Quand le plasma réfringent est sorti de la cellule avec les gouttes sarcodiques, on distingue ces granulations du premier coup; ALEXANDER (1) et surtout CARLIER (2) les ont rapprochées des granulations zymogènes de certaines glandes. Ils auraient, de plus, saisi le passage de ces granulations dans les grands capillaires veineux, qui forment des sortes de sinus dans la substance médullaire. Les cellules des cordons fourniraient en ce cas une sécrétion interne dont les vaisseaux veineux représenteraient les voies d'excrétion, tout comme les lymphatiques répondent à celles des sécrétions thyroïdiennes.

Quand les cellules des cordons médullaires ont été mal ou trop lentement fixées, ou au contraire saisies net par un réactif qui rétracte les éléments anatomiques comme l'alcool fort, elles reviennent sur elles-mêmes énergiquement et prennent un aspect stellaire très irrégulier. Elles sont moins vulnérables dans les cordons médullaires enroulés en glomérule sur la marge des deux substances ou engagés plus ou moins loin dans la substance corticale, que dans la partie majeure de la substance médullaire qui entoure le noyau connectif et la veine centrale. Ces dernières cellules, quand elles n'ont pas largement vacuolé, reviennent alors légèrement sur elles-mêmes et prennent un aspect filamenteux, dû à la prépondérance des travées protoplasmiques inter-granulaires longitudinales, qui alors deviennent de beaucoup plus accusées.

Vaisseaux sanguins et lymphatiques. — Chaque capsule surrénale reçoit trois artères. La supérieure provient de la diaphragma-

(1) ALEXANDER, Untersuchungen über die Nebennieren und ihre Beziehungen zum Nervensystem (*Beiträge z. path. Anatomie und z. allg. Path.*, t. XI, H 1, p. 145-197, 1892).

(2) CARLIER, Note on the structure of suprarenal body (*Anat. Anzeiger*, A, VIII, p. 443-445, 1892-1893).

tique inférieure; la moyenne, qui est la plus importante, est une branche directe de l'aorte; l'inférieure naît de l'artère rénale ou d'une de ses branches. Au voisinage de la glande, ces artères donnent des branches de distribution en nombre variable : KÖLLIKER (1) en a compté jusqu'à vingt. Celles qui s'engagent dans la substance médullaire sont moins nombreuses; elles pénètrent par le hile et suivent la direction de la veine centrale. Mais le plus grand nombre de petites artères abordent la surrénale par la périphérie. Elles se ramifient très richement dans la capsule fibreuse; et de ce *réseau intra-capsulaire* (VIALLETON) (2), partent ensuite, comme l'a indiqué GRANDRY (3), deux ordres de vaisseaux artériels. Les uns pénètrent radialement, en suivant les cloisons fibreuses principales qui vont jusqu'à la substance médullaire, pour se ramifier dans celle-ci tout comme les artères qui ont pénétré par le hile : ce sont les *artères nourricières*. Les autres se résolvent immédiatement en un rets de larges capillaires radiés, tout à fait comparable à celui d'un lobule hépatique fœtal (4), et se comportant par rapport aux cordons surrénaux comme il a été dit plus haut. — Au niveau de la zone réticulaire, brusquement ou après que les grands capillaires, courant entre les cordons, ont pris des inflexions tangentielles, naissent les capillaires veineux. Ils le font exactement comme les capillaires veineux d'un ganglion sympathique, c'est-à-dire par des culs-de-sac énormes par rapport au capillaire vrai correspondant. Chez le Chien, j'ai pu mettre en évidence des culs-de-sac veineux borgnes, doublés à leur extrémité d'un amas de petites cellules, c'est-à-dire comparables aux capillaires veineux fœtaux en voie de croissance (voy t. I, p. 861). Ceci montre que les grands capillaires veineux de la zone réticulaire et de la substance médullaire sont des branches de végétation de la veine centrale, raccordées secondairement aux capillaires corticaux d'origine artérielle.

(1) KÖLLIKER, *Elém. d'Histologie humaine*, 2^e édit. franç., p. 669.

(2) VIALLETON, Struct. de la capsule surrénale (Leçons faites à la Faculté de Montpellier, recueillies par GRYNFELT. *Nouv. Montpellier medical*, t. VII, 1898).

(3) GRANDRY, *Journ. de l'Anat. et de la Physiologie*, 1867.

(4) VIALLETON, frappé de cette ressemblance du dispositif des capillaires surrénaux avec ceux du lobule hépatique, a voulu savoir si ces capillaires sont ou non demeurés embryonnaires. Les injections de mélange osmio-picro-argentique ont mis en évidence un endothélium régulier dans tous les capillaires du réseau capsulaire et dans les veines médullaires. Sur les capillaires corticaux, l'imprégnation ne donne pas de dessin endothélial, sauf en certains points de façon douteuse. J'étais de mon côté arrivé à un résultat tout semblable par l'emploi de la même méthode. Il faudrait, avant de conclure, savoir si la réduction de l'argent n'est pas ici empêchée par une action du tissu cortical lui-même; car les capillaires n'ont pas ici les caractères tranchés de vaisseaux embryonnaires, sauf sur certains points de la zone réticulaire, où l'on trouve des terminaisons veineuses en cul-de-sac, c'est-à-dire du type fœtal. Cette question appelle donc de nouvelles recherches.

Dans la substance médullaire, ces grands capillaires veineux communiquent les uns avec les autres, pour intercepter un large réseau dans les mailles duquel circulent les cordons surrénaux formés de cellules hyalines. Les petites veines, dont la paroi est intimement adhérente au parenchyme, prennent sur nombre de points la forme de manchons autour des petits troncles nerveux ; ou bien elles s'élargissent brusquement en sinus. De plus, en s'engageant sur un certain parcours dans l'axe des cordons surrénaux, elles ordonnent radialement les cellules médullaires par rapport à leur lumière. Alors celle-ci simule parfaitement, sur les coupes transversales ou exactement axiales des cordons, une lumière glandulaire située au centre de ceux-ci. En même temps aussi, dans ce cas (1), la veinule ou la veine semble doublée d'une gaine de cellules médullaires (DOGIEL) disposées sur un rang unique ou sur deux, radialement par rapport au vaisseau qui occupe le centre. Ce sont ces faits qui ont amené successivement MOERS (2), ARNOLD, H. STILLING, à admettre que les produits élaborés par les cellules médullaires ont pour voie d'excrétion les vaisseaux veineux de petit calibre, dont la paroi se réduit ou tout à fait (veinules) ou presque (petites veines) à une simple ligne endothéliale. C. ALEXANDER et d'autre part CARLIER ont même signalé l'existence de granulations, d'apparence zymogène et semblables à celles des cellules glandulaires, dans la lumière des vaisseaux veineux de la substance médullaire (3).

De ce rets de grands capillaires veineux, ressemblant aux étoiles du centre des lobules hépatiques, mais ici développé au maximum, partent une série de veines collectrices qui se jettent tour à tour dans l'énorme veine centrale, comparable de son côté à une veine sus-hépatique intra-lobulaire devenue géante. Cette veine centrale, toujours béante, a sa paroi doublée de nombreux faisceaux de fibres musculaires lisses à direction longitudinale, parallèles conséquemment à la direction du vaisseau. C'est de ces faisceaux que partent, de distance en distance, les pinceaux de fibres lisses qui viennent s'épanouir en

(1) DOGIEL, *Arch. f. Anat. u. Phys.* (Anat. Abth.), 1894.

(2) MOERS, Ueber den feineren Bau der Nebennieren (*Virchow's Archiv*, t. XXIX).

(3) Je n'ai pu me faire une opinion sur l'exactitude ou l'inexactitude de cette observation. Sur les capsules surrénales les mieux fixées, là où les cellules médullaires n'ont point du tout vacuolé, je n'ai jamais trouvé aucune granulation dans les vaisseaux. Quand, au contraire, il s'est fait un départ plus ou moins actif de gouttes sarcodiques, celles-ci, en diffusant, entraînent souvent avec elles des granulations provenant de cellules, et les véhiculent dans la lumière vasculaire ou bien même dans les lignes de ciment. Même observation pour les globules rouges en voie de régression observés par AULD (cité par LUBARSCH, *Ergeb. d. allg. Pathologie*, t. 1, 1897) dans certaines cellules de la zone réticulée. Ces cellules renferment d'ailleurs du pigment, comme je l'ai indiqué plus haut.

éventail dans le parenchyme, en s'insérant souvent sur les cordons surrénaux comme je l'ai indiqué plus haut. Cette disposition est intéressante : elle implique une véritable expression du parenchyme par raccourcissement et action interstitielle, quand les fibres musculaires lisses dont je parle ici sont mises en jeu. — La veine centrale se continue par la veine efférente, qui émerge par le hile et se jette à droite dans la veine cave, et à gauche dans la veine rénale.

Quant aux veines qui font suite aux artères nourricières, elles sont comprises comme ces dernières, et ordinairement au nombre de deux pour chaque artère, dans les cloisons fibreuses principales. Elles versent le sang en retour dans la veine émulgente, les diaphragmatiques, et souvent aussi dans la veine cave inférieure directement. C'est plutôt à ces veines qu'à la veine porte surrénale des oiseaux que je rattacherais l'arc veineux capsulo-rénal décrit récemment par POIRIER et LEJARS.

Les *lymphatiques* de la surrénale ont été bien étudiés par STILLING. Ils forment dans la capsule fibreuse un riche réseau de capillaires, envoyant ses branches et ses ampoules terminales dans les intervalles des cordons, parfois dans leur épaisseur comme je l'ai dit plus haut, ceci dans toute l'étendue de la zone glomérulaire. D'autres lymphatiques s'engagent dans les cloisons fibreuses, reçoivent chemin faisant de courts rameaux venus de la zone fasciculaire ; puis, ils s'ouvrent dans le réseau beaucoup plus développé répondant à la substance médullaire. Au sein de cette substance, ils forment, aux veinules et aux petites veines, des manchons ou des satellites lymphatiques doubles, énormes chez le Bœuf et toujours constitués comme des capillaires. Ces voies se résument en deux grands troncs qui suivent la veine centrale et sortent avec elle par le hile. Tout ce dispositif lymphatique est en somme limité, comme le fait justement remarquer VIALLETON, aux régions et aux parties de la glande renfermant du tissu conjonctif. Le rôle que les lymphatiques peuvent jouer dans l'évacuation des produits de la glande paraît par suite tout à fait secondaire. En revanche, on est amené à conclure de l'examen du dispositif vasculaire sanguin, que les capillaires corticaux et les veinules médullaires constituent la voie d'apport et d'issue de la sécrétion surrénale, et que le véritable canal excréteur de celle-ci, c'est la veine centrale.

Il est probable que les capillaires radiés de la substance corticale apportent un sang à modifier par l'action propre de la glande. Quand ce sang a passé à l'état veineux, il reçoit en outre le produit de l'activité sécrétoire des éléments de la substance médullaire qui, par la voie de la veine efférente, est ensuite versé dans la circulation générale.

Innervation et formations nerveuses ganglionnaires de la surrénale.

— Mais, d'autre part, la surrénale renferme un dispositif nerveux très

riche et compliqué, qu'on peut à bon droit considérer comme un centre périphérique de signification sympathique. Les formations ganglionnaires de ce centre consistent en des cellules nerveuses multipolaires, entourées chacune d'une capsule endothéliale et presque exclusivement contenues dans la substance médullaire. Elles y sont répandues en nombre variable chez les divers animaux (1). Chez le Cobaye, elles forment de véritables ganglions intra-surrénaux composés parfois d'une dizaine de cellules chacun, plus souvent de deux ou de trois. Chez le Rat, au contraire, elles sont ordinairement isolées sur le trajet des branches nerveuses amyéliniques qui parcourent la substance médullaire; leur nombre est également très petit. De même, chez le Chat et le Chien, DOGIEL en a rencontré seulement quelques-unes dans la zone réticulaire et la partie la plus interne de la zone fasciculée de la substance corticale : on verra comment l'étude du développement fœtal de la surrénale peut rendre compte de ce fait. Toutes les cellules nerveuses prennent position sur le trajet des troncles, faisceaux ou fascicules nerveux amyéliniques, qui enlacent les cordons hyalins de la substance médullaire comme le feraient les mailles d'un filet. DOGIEL en a distingué deux variétés, les petites et les grandes. — Les petites cellules ganglionnaires sont des cellules multipolaires du type sympathique, à corps globuleux ou ovalaire renfermant le noyau et émettant en divers sens trois ou quatre prolongements protoplasmiques. Elles se colorent facilement par le chromate d'argent et le bleu de méthylène (2). Les grosses cellules multipolaires échappent le plus souvent au contraire à l'imprégnation et à la coloration. Pour cette raison, on ne peut suivre au loin leurs prolongements dans le rets formé entre les cordons surrénaux par les fibres nerveuses. En revanche, on les

(1) Voy. à ce sujet le travail original de DOGIEL (*Arch. f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abtheilung*, p. 90, 1894). Il y étudie les nerfs et les terminaisons nerveuses dans les capsules surrénales du Chien, du Chat, du Cobaye, du Rat et du Hamster. Il s'est servi presque exclusivement de la méthode de Ramón y Cajal, et en partie seulement du bleu de méthylène direct. Pour mettre en évidence les nerfs de la surrénale, on peut suivre avec avantage le procédé employé par DOGIEL. Il immerge soit l'organe entier quand il est petit, soit ses deux moitiés quand il dépasse un certain volume, dans le bichromate osmique où il les laisse de six à huit jours. Puis, il les porte dans la solution du nitrate d'argent à 0,75 pour 100 pendant deux ou trois jours. Après passage dans l'alcool absolu et inclusion dans la celloïdine, il achève le durcissement par l'alcool à 80 degrés, et monte les préparations à la façon ordinaire. Dans certains cas, il réimprègne pour obtenir une réduction plus étendue et plus parfaite, en immergeant derechef dans le bichromate osmique pendant 24 ou 48 heures, puis en reportant les fragments dans la solution argentique durant quelques jours.

(2) Voy. également à ce sujet : KÖLLIKER, 1889.

RAMÓN Y CAJAL, 1891.

VAN GEHUCHTEN, *La Cellule*, t. VIII.

G. RETZIUS, 1892.

distingue d'emblée des cellules glandulaires, même quand elles sont groupées entre elles au contact de façon à simuler de prime abord dans les coupes un élément de cordon surrénal. On les reconnaît à leur gros noyau vésiculeux, souvent double chez le Cobaye (VIALLETON), et aussi à la corbeille de filaments nerveux, issus en majeure partie des prolongements protoplasmiques des petites cellules ganglionnaires, qui entoure et embrasse leur globe cellulaire. DOGIEL soutient que cette corbeille répond à un réseau fermé. Contrairement à l'opinion de FUSARI (1), il admet, je crois avec raison, que ces corbeilles se disposent exclusivement autour des cellules ganglionnaires, et jamais autour des cellules médullaires de la surrénale. Le filament axile prend naissance, tant sur les petites que les grosses cellules multipolaires, par un cône d'émergence très net. Puis, il prend place dans l'une des travées de fibres nerveuses qui forment le rets parcourant la substance médullaire, et il s'y poursuit après avoir ou non fourni quelques fines collatérales. — La substance médullaire de la surrénale renferme en réalité donc un petit centre nerveux périphérique plexiforme, dont les travées, les points nodaux et les groupes cellulaires s'intriquent avec les cordons de cellules glandulaires, comme par l'effet d'une pénétration réciproque. En revanche, la substance corticale ne renferme que des fibres nerveuses, sauf exceptionnellement au niveau de sa zone réticulaire, laquelle répond au point de concours des deux substances.

Les *nerfs* qui commandent tout ce système viennent du ganglion semi-lunaire et du plexus rénal. KÖLLIKER en a compté chez l'Homme jusqu'à trente-trois. Ceux qui sont principalement destinés au ganglion plexiforme occupant la substance médullaire, entrent dans la glande par sa moitié inférieure et son bord interne, les plus volumineux en longeant la veine centrale. Puis, dans le noyau connectif central (quand il existe) et au sein de la substance médullaire, ils se divisent et se subdivisent en troncules souvent entourés à demi ou aux trois quarts, comme je l'ai dit, par des veines tournées en manchon ou en gouttière. Enfin, ils s'arborisent en travées de Remak et entrent dans la constitution du plexus central; je les appellerai donc *nerfs médullaires*. D'autres nerfs, également nombreux et en règle même

(1) FUSARI, De la terminaison des fibres nerveuses dans les capsules surrénales des mammifères (*Arch. italiennes de biologie*, t. XVI, fasc. 1, 1891). FUSARI croyait que les corbeilles, formées de fils nerveux présentant sur leur trajet des épaississements en forme de disques plats ou de plaques triangulaires ou multipolaires, qu'il a décrites le premier, enveloppaient certaines cellules surrénales des cordons médullaires se rapprochant par leur nature des véritables cellules nerveuses. De là, il concluait que la substance médullaire est en majeure partie formée d'éléments nerveux. DOGIEL a combattu justement cette manière de voir, en montrant que les *terminaisons de Fusari* répondent à des enveloppements de cellules glandulaires, et qu'autour des cellules ganglionnaires il y a d'autres terminaisons très différentes, répondant aux *corbeilles de Kölliker* bien connues.

plus volumineux (Chien), abordent la surrénale par sa capsule fibreuse. Celle-ci renferme ordinairement d'assez gros nerfs unifasciculaires, entourés d'une gaine lamelleuse et composés de fibres à myéline et de fibres de Remak. Il en part des troncules de différents diamètres, dont les uns suivent dans la capsule un trajet tangentiel plus ou moins compliqué, puis s'engagent dans les cloisons séparant les groupes de cordons arqués pour affecter un trajet radial; tandis que les autres prennent cette direction radiale d'emblée. Ce sont ces nerfs qui se distribuent à la capsule fibreuse, à toute la substance corticale, puis, au delà, vont engager leurs branches préterminales dans les travées du ganglion plexiforme occupant la substance médullaire. Je les appellerai *nerfs corticaux*.

Les nerfs corticaux, en se divisant et se subdivisant dans l'épaisseur et à la surface interne de la capsule fibreuse, donnent naissance à un premier plexus qui recouvre directement les cordons corticaux arqués: c'est le *plexus sous-capsulaire*, qui règne ainsi sur tout le pourtour de la glande et d'où les vaisseaux sanguins corticaux, ainsi que les zones glomérulaire et fasciculaire de l'écorce surrénale, tirent exclusivement leur innervation. Il part des travées de ce plexus un système radial et très élégant de mailles nerveuses amyéliniques embrassant étroitement les cordons surrénaux, tant arqués que fasciculaires, chacun exactement comme d'un filet. De ces mailles se dégagent des arborisations fibrillaires dont les branches s'entre-croisent et s'intriquent de façon à former, pour chaque cellule glandulaire des cordons corticaux, une sorte de cadre répondant à la base d'implantation de cette cellule. Dans la zone réticulaire qui reçoit à la fois des nerfs corticaux et des nerfs médullaires, ce dispositif devient d'une élégance et d'une complication extrêmes. Mais nulle part, dans l'écorce, on ne voit pénétrer les tiges nerveuses terminales dans l'épaisseur des cordons, c'est-à-dire entre les plans-côtés des cellules glandulaires (DOGIEL). Il semble donc jusqu'ici que les cordons corticaux soient innervés exactement de même que les cordons thyroïdiens et les grains glandulaires développés sur leur trajet, c'est-à-dire par des terminaisons nerveuses appliquées à leur surface et ne les pénétrant pas.

Il n'en est pas de même des terminaisons nerveuses destinées aux cordons médullaires. La substance médullaire reçoit celles-ci, comme je l'ai dit, tant des nerfs médullaires qui ont pénétré par le hile, que des branches d'arborisation des nerfs corticaux ayant dépassé la substance réticulaire où les deux ordres de nerfs poussent leurs ramifications ultimes en sens inverse. Le nombre des branches nerveuses amyéliniques est, par suite, devenu vraiment énorme dans la moelle; si bien que, comme le fait remarquer DOGIEL, les autres éléments de la glande semblent là passer au second plan. Les troncles nerveux médullaires s'arborisent d'abord dans les intervalles des

cordons surrénaux. Ensuite, ils déploient et intriquent leurs branches amyéliniques en un plexus épais, à mailles très irrégulières et multiangulaires, dont les points nodaux sont occupés soit par des cellules ganglionnaires, soit par des croisements de fibres nerveuses en chiasm. Les travées de ce plexus fondamental circonscrivent les cordons surrénaux non pas individuellement, mais bien par groupes. Puis, il part de là des arborisations fibrillaires qui forment, autour de chaque cordon surrénal pris en particulier, une intrication plexiforme serrée, parfois disposée sur deux plans concentriques enserrant le cordon. Enfin, les tiges nerveuses préterminales et terminales *pénètrent dans l'épaisseur des cordons glandulaires*. Elles se ramifient et s'intriquent sur les plans-côtés des cellules hyalines et les enveloppent individuellement chacune comme d'un filet. Ce sont des tiges nerveuses variqueuses (chromate d'argent) ou perlées (bleu de méthylène), présentant sur leur trajet une foule d'épaississements ou de bourgeons analogues à ceux du bouquet de Fischer des corpuscules du tact (DOGIEL). Elles donnent aux corbeilles nerveuses péricellulaires et aux intrications plexiformes, reposant à la surface externe des cordons médullaires, un aspect caractéristique. — Dans la substance médullaire surrénale, les filets nerveux pénètrent donc bien les cordons glandulaires et, inversement, ceux-ci pénètrent le ganglion sympathique, développent ses travées entre eux et le rendent ainsi plexiforme. L'organe entier est réellement constitué; chez les mammifères, par la pénétration réciproque d'une formation glandulaire et d'un ganglion. Chez les oiseaux, le ganglion et la glande paraissent, au contraire, simplement juxtaposés : la formation ganglionnaire occupant, en majeure partie, la périphérie de la glande.

Premier développement et histogénèse des capsules surrénales. — J'ai dit que BALFOUR a démontré que, chez les sélaginiens, les capsules surrénales prennent leur origine glandulaire dans un bourgeon particulier du mésoderme, le *corps interrénal*, impair, qui entre ensuite en connexion avec une série de bourgeons pairs, les *corps suprarrénaux* issus de l'ébauche du sympathique. Chez les amniotes, ces corps s'unissent pour former les capsules surrénales complexes, dont la substance corticale vient du corps impair et la substance médullaire des corps pairs (de signification nerveuse et sympathique). Ces vues ont été confirmées par BRAUN (1), KÖLLIKER, puis MITSUKURI (2). —

(1) BRAUN, Bau u. Entwicklung der Nebennieren bei Reptilien (*Arbeiten aus d. Zoolog.-zoot. Institut zu Wurburg*, t. V, p. 1 1885).

(2) MITSUKURI, On the development of the suprarenal bodies in mammalia (*Quarterly Journ. of microscopical science*, p. 17, 1882; et *Studies from the morphological laboratory in the Univ. of Cambridge*, 1882).

D'autre part, ce dernier auteur et, peu après, GOTTSCHAU (1), JANOSIK (2), MIHALKOVICS (3), admirent que la substance corticale de la surrénale provient, directement ou indirectement, de l'épithélium du cœlome exactement comme l'épithélium des organes excréteurs et des glandes génitales. Les travaux de WELDON (4) ont précisé cette donnée. Il admet que les cordons génitaux se divisent en deux branches dans la partie antérieure du corps de Wolff. Une branche (ventrale) pénètre dans l'ébauche de la glande génitale. L'autre branche (dorsale) s'accroît peu à peu, et s'accôle à la veine cave pour fournir le rudiment de la portion glandulaire de la surrénale. Ceci explique très bien pourquoi, par exemple chez le Poulet, la capsule fibreuse de la surrénale reste toujours en connexion avec la glande génitale correspondante et renferme les restes d'un organe tubulé, d'apparence wolffienne, qui m'a pendant assez longtemps intrigué.

Chez les mammifères, le premier développement de la surrénale est très analogue, ainsi qu'il résulte des recherches d'INIBA (5) sur les embryons de Souris. Il a montré que l'ébauche de l'organe entier résulte du concours de deux formations : — *a*) la substance corticale qui prend son origine dans l'épithélium du cœlome; — *b*) la substance médullaire, qui vient des éléments sympathiques ayant pénétré *secondairement* la substance corticale. Les éléments sympathiques croissent, forment au centre de la masse glandulaire primitive une masse réticulée qui peu à peu repousse, au fur et à mesure qu'elle se développe, la substance corticale sur tout son pourtour. Les connexions de cette masse centrale avec le sympathique disparaissent après la naissance.

La capsule surrénale fœtale, ainsi constituée, prend position au-dessus du rein définitif et reste longtemps beaucoup plus grosse que ce dernier. Chez le fœtus humain de 11 centimètres (3^e mois), elle a

(1) GOTTSCHAU, Struktur u. embryonale Entwicklung der Nebennieren bei Säugethieren (*Arch. f. mikr. Anat.*, t. XXII, p. 412, 1883).

(2) JANOSIK, Bemerkungen über die Entwicklung der Nebenniere (*Arch. f. mikr. Anat.*, t. XXII, 1883).

(3) MIHALKOVICS, Untersuchungen über die Entwickl. des Harn und Geschlechtsapparates der Amnioten (*International Monatschrift f. Anat. u. Histolog.*, t. II, p. 387, 1885).

(4) WELDON a fait sur cette question une série de travaux qu'on pourra consulter avec fruit : — On the head Kidney of *Bdellostoma*, with a suggestion as to the origin of suprarenal bodies (*Quarterly Journal of micr. science*, vol. XXIV, 1884); — Note on the origin of suprarenal bodies of the vertebrata (*Proceedings of Royal Society*, vol. XXXVIII); — On suprarenal bodies of vertebrata (*Quarterly Journ.*, vol. XXV, 1885); — Note on the early development of *Lacerta muralis* (*ibidem*, vol. XXIII, 1883).

(5) INIBA, Notes on the development of the suprarenal bodies in the mouse (*Journ. of the College of Science Imp. University, Japan*; vol. IV, part. I, p. 215, 1891).

encore presque le volume du rein et le coiffe en débordant son bord interne par un prolongement qui se poursuit jusqu'au hile rénal. A ce moment, on peut étudier avec fruit certaines particularités du mouvement histogénétique dont elle est le siège. — La glande est entourée par une capsule fibreuse embryonnaire qui fait corps avec son parenchyme cortical, lequel forme à ce moment sa presque totalité. Sur une coupe sagittale, son axe vertical est indiqué par une série de gros vaisseaux sanguins fœtaux répondant, en majeure partie, aux veines médullaires et à la veine efférente qui résume celles-ci. Cette sorte de tige vasculaire se poursuit dans le prolongement de la glande qui déborde son bord interne jusqu'au hile du rein ; puis, elle se redresse et monte à peu près droit vers le sommet de la surrénale, qu'elle n'atteint du reste point. C'est immédiatement *en dehors* de la tige vasculaire, qu'on voit d'abord l'ébauche de la substance médullaire prendre position sous forme de bourgeons entés les uns sur les autres et très courts, car, à peu près tous, ils apparaissent sur les coupes comme autant d'îlots arrondis. Ces bourgeons pénètrent dans la substance corticale, déjà formée, en la repoussant tout autour d'eux. Telle me paraît être la raison de la disposition tangentielle des cordons corticaux dans la zone réticulaire qui forme la limite des deux substances. Les cordons médullaires — évidemment ici secondaires — sont formés de cellules claires, à petit noyau se colorant mal et à prolongements rameux, dus probablement à ce que leur protoplasma est très délicat et qu'il se déforme sous l'influence des divers réactifs fixateurs. — La poussée des bourgeons médullaires se fait de façon prépondérante au voisinage de la tige vasculaire centrale. Mais certains bourgeons s'avancent au loin dans la substance corticale et y forment de petits îlots arrondis et isolés sur les coupes. Ceci explique bien qu'exceptionnellement on rencontre, dans la substance corticale, des éléments médullaires et, en particulier, des cellules nerveuses ganglionnaires. D'autre part, ces observations ne sont pas en faveur de l'opinion soutenue par GOTTSCHAU et par JANOSIK, qui considèrent les cordons surrénaux hyalins de la substance médullaire comme résultant d'une évolution progressive des cordons corticaux. Les bourgeons médullaires s'enfoncent, en effet, comme à l'emporte-pièce dans la substance corticale. Entre les éléments de celle-ci, déjà très bien développés, et ceux des cordons médullaires alors tout à fait embryonnaires, on ne peut trouver autre chose qu'une ligne de démarcation nette et point d'intermédiaires.

Au troisième mois, chez l'Homme, la substance corticale de la surrénale est développée avec ses caractères typiques (1), répondant

(1) J'ai fait cette étude sur des reins et des capsules surrénales d'embryons humains fixés très lentement par le liquide de Müller. Il ne faut pas achever ce durcissement par la gomme et l'alcool, ni faire des coupes en série après inclusion dans la paraffine :

à ceux des cordons corticaux de la zone fasciculaire. Ce sont des travées de cellules comparables à celles du foie fœtal et séparées par un rets de larges capillaires : le tout orienté, dans un sens radial, de la marge de la glande à sa tige vasculaire axiale. Là où les bourgeons médullaires sont nombreux et serrés les uns contre les autres, on saisit aisément le mouvement de déviation tangentielle qui conduira à la différenciation de la zone réticulaire par suite du refoulement des cordons corticaux, tant par les bourgeons médullaires que par les énormes capillaires veineux fœtaux occupant leurs intervalles. Au voisinage de la capsule et principalement au sommet de l'organe, on peut suivre, d'autre part, le phénomène de l'accroissement du parenchyme cortical. Dans la zone profonde de la bande de tissu conjonctif embryonnaire d'où sortira la capsule fibreuse, on voit apparaître des cellules granuleuses arrondies, disposées en files et entremêlées à des groupes de cellules semblables réunies deux par deux ou trois par trois au sein de la substance fondamentale du tissu conjonctif. Immédiatement, de cette zone d'accroissement sortent des cordons pleins formés de cellules, semblables aux premières, lesquels plus en dedans se continuent avec les cordons corticaux déjà bien formés, c'est-à-dire séparés par des capillaires sanguins larges et constitués par de grandes cellules polyédriques granuleuses. Dans cette zone d'accroissement (1), les cordons en instance de

les détails analytiques de structure seraient ainsi pour la plupart rendus méconnaissables. Il faut faire des coupes minces et étendues à main levée, ce qui n'est pas facile, et les colorer soit au carmin aluné et à l'éosine, soit à l'hématoxyline et à l'éosine. On monte les préparations dans la glycérine ou dans le baume par les procédés ordinaires. L'emploi de l'éosine permet, par la coloration spécifique qu'elle donne aux vaisseaux embryonnaires et fœtaux gorgés de globules rouges, de très bien étudier le dispositif sanguin de la glande en voie de développement.

(1) GOTTSCHAU, mémoire déjà cité (*Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth.*, 1883), a admis que ce processus d'accroissement de la surrénale subsiste pendant toute la vie dans les portions marginales de la glande, c'est-à-dire au niveau des zones glomérulaire et fasciculée. Là, se reformeraient incessamment des cellules nouvelles dont l'évolution se ferait ensuite progressivement de dehors en dedans : de façon que les cellules des cordons médullaires représenteraient des cellules surrénales arrivées au terme de leur développement, et ensuite destinées à disparaître par atrophie. — Il suffit de regarder une surrénale d'oiseau (Poulet) pour être forcément conduit à rejeter cette conception. Car, là, les cordons granuleux (ou corticaux) et les cordons hyalins (ou médullaires), intriqués les uns dans les autres, arrivent également sous la capsule fibreuse pour s'y terminer ou y décrire des anses récurrentes ; et il n'y a point d'apparence d'évolution de dehors en dedans transformant les cordons corticaux en médullaires. Toutefois, GOTTSCHAU a raison quand il dit que les cellules glandulaires de la surrénale se détruisent au bout d'un certain temps et qu'il s'en reforme de nouvelles. Chacun peut en effet vérifier l'observation de CANALIS qui a constaté, dans la substance corticale et chez l'adulte, l'existence de figures de division indirecte répondant à la formation de nouvelles cellules glandulaires aux dépens des anciennes cellules.

formation sont séparés par des capillaires aussi eux en voie de croissance, issus des vaisseaux de la capsule dont ils représentent des bourgeons d'extension avec pointes d'accroissement, expansions en cul-de-sac, portions non encore perméables, etc. Dès que le sang circule dans les vaisseaux enfin canalisés (c'est-à-dire un peu plus profondément), les cordons surrénaux acquièrent du coup leur état définitif. — On peut se rendre compte de l'importance des nerfs dans la surrénale fœtale, en observant les troncs nerveux qui traversent droit la zone d'accroissement pour s'engager dans l'écorce et marcher vers la moelle embryonnaire : leur diamètre est au moins celui des racines antérieures des nerfs rachidiens au même stade de l'évolution. Ils sont tous amyéliniques, et ils ne renferment aucune cellule ganglionnaire placée sur le trajet de leurs fibres.

CHAPITRE IV

LES GLANDES GÉNITALES

SECTION PREMIÈRE

§ 1. — GÉNÉRALITÉS. — LA REPRODUCTION SEXUELLE.
LES CELLULES SEXUELLES. — LA RÉDUCTION CHROMATIQUE.
LA SUBSTANCE HÉRÉDITAIRE.

Le pouvoir de se reproduire, la *reproductibilité*, est, au même titre que la nutritivité, la sensibilité et la motricité, une des propriétés fondamentales des êtres vivants. Formation d'un nouvel être doué de vie autonome, possédant les caractères essentiels de l'être ou des êtres de la substance desquels il procède, capable de transmettre à son tour à ses descendants ces caractères héréditaires et aussi, dans une certaine mesure, ceux qu'il aura pu acquérir : telle est l'essence de la reproduction. Ce qu'il y a de plus frappant dans ce phénomène, à tous égards si remarquable, c'est la transmission des caractères héréditaires et acquis des ascendants aux descendants : transmission

N.-B. — Ce chapitre est entièrement dû à la collaboration de M. le Dr CL. REGAUD, chef des travaux pratiques d'histologie à la Faculté de médecine de Lyon et l'un de mes élèves les plus distingués.

La bibliographie concernant les glandes génitales étant très considérable, et plusieurs des mémoires cités ayant trait à la fois à l'ovaire et au testicule, on a dû déroger à la règle bibliographique usitée jusqu'à présent dans le cours de ce traité. Les indications bibliographiques sont rassemblées par ordre alphabétique à la fin de ce chapitre. Dans le texte, les noms d'auteurs sont suivis d'une date, qui est celle du mémoire cité, et qui sert à le retrouver dans l'index bibliographique parmi les travaux du même auteur. Les mémoires du même auteur parus la même année sont distingués par les lettres *a, b, c...*

grâce à laquelle *chaque individu n'est qu'un prolongement de ses ancêtres à travers l'espace et la durée.*

C'est par le mécanisme de la division cellulaire que les protozoaires, animaux unicellulaires, se reproduisent. C'est ainsi qu'un seul infusoire, cultivé dans un milieu favorable, peut, par une longue série de divisions cellulaires successives, faire souche d'une quantité considérable de descendants semblables à lui (1). Mais après un certain nombre de ces générations *agames*, le pouvoir reproducteur s'atténue, les individus se sénilisent sans se diviser; et la lignée nombreuse, *issue tout entière d'un seul ancêtre*, s'éteint, si rien ne vient la rajeunir (МАУРАС, 1889).

La reproduction par division cellulaire n'est pas seulement une propriété des cellules autonomes. Les cellules plus ou moins différenciées les unes des autres qui, par leur réunion, constituent les organismes pluricellulaires, bien que n'exerçant pas leurs fonctions vitales de façon indépendante, possèdent aussi la propriété de se reproduire et de transmettre aux cellules filles des générations successives leurs caractères héréditaires. C'est ainsi que les cellules de la couche génératrice du corps muqueux de Malpighi peuvent, pendant toute la vie, se diviser d'une certaine façon pour produire des générations de cellules semblables (2). Mais la propriété reproductrice des cellules des organismes supérieurs — de la plupart des métazoaires — paraît aussi s'épuiser et n'avoir qu'une durée limitée. L'immense majorité des cellules, surtout les plus spécialisées, telles, par exemple, que les cellules nerveuses, perdent rapidement cette propriété. De même que les infusoires issus d'un ancêtre commun se sénilisent sans se reproduire après un certain nombre de générations, bien que le milieu nutritif soit resté favorable à la vie des individus, — de même les cellules de nos tissus, en l'absence de toute cause nocive connue, semblent n'avoir qu'une puissance de reproduction limitée. L'organisme d'un animal supérieur, formé d'une infinité de cellules qui toutes sont issues par divisions successives d'un ancêtre unicellulaire commun, l'œuf fécondé, peut être comparé à une lignée nombreuse d'infusoires descendant par une série de

(1) Les êtres vivants les plus inférieurs que nous connaissons, les bactéries, se reproduisent indéfiniment par division : un seul de ces êtres, porté dans un milieu favorable, peut devenir le point de départ d'une série illimitée d'êtres semblables à lui.

(2) Il est intéressant de remarquer que dans l'ectoderme malpighien la propriété reproductrice reste localisée aux cellules de la couche génératrice; les cellules des couches sus-jacentes sont stériles. Lorsqu'une cellule génératrice se divise, l'une des deux cellules filles devient une cellule génératrice, l'autre, une cellule du corps muqueux de Malpighi : la première seule paraît avoir reçu en héritage la totalité de la propriété reproductrice.

génération agames d'un seul individu. Ainsi donc la simple division cellulaire, qui ne suffit pas à perpétuer la race de certains protozoaires, paraît également insuffisante à assurer la vie indéfinie des éléments constitutifs de l'individu pluricellulaire. La dégénérescence sénile et la mort sont dans les deux cas le terme d'une série plus ou moins longue de générations agames.

MAUPAS, puis R. HERTWIG, ont montré qu'un infusoire cilié sur le point d'être atteint de dégénérescence sénile et déjà devenu inapte à la reproduction par scissiparité, récupère une activité reproductrice nouvelle après s'être conjugué d'une certaine façon avec un autre individu de la même espèce, auquel une longue série de générations divergentes n'a laissé qu'une parenté éloignée avec lui. Cette conjugaison, pour les détails intéressants de laquelle nous renvoyons aux travaux originaux, consiste essentiellement en un échange de substance nucléaire d'un individu à un autre. Après cet échange, les deux infusoires se séparent; et chacun d'eux, en quelque sorte rajeuni, devient le point de départ d'une nouvelle série de générations agames. Cette coopération de deux individus différents en vue de la reproduction est évidemment une ébauche de génération sexuelle. La conjugaison nucléaire des infusoires ciliés est un phénomène du même ordre que la fécondation chez les métazoaires.

Chez ces derniers, êtres pluricellulaires, les cellules plus ou moins nombreuses qui composent l'individu ne tardent pas à se spécialiser en vue des fonctions distinctes : nerveuse, motrice, digestive, reproductrice, etc. L'aptitude génératrice est dévolue à des cellules spéciales (1), cantonnées, quant à leur production et leur évolution, dans des organes spéciaux, les glandes génitales. Mais chacune de ces cellules, agissant en liberté, se comporte comme un infusoire cilié sénile : elle est incapable de fournir par ses propres forces une nouvelle série de divisions (2), et par conséquent de devenir le point de départ d'un être nouveau. Elle doit préalablement se conjuguer et se fusionner avec une autre cellule analogue émanant d'un individu différent : c'est ce qui constitue la *fécondation*.

En même temps que, chez le métazoaire, s'accomplit cette première différenciation fonctionnelle des cellules génitales d'avec les autres cellules de l'organisme, il s'en fait une seconde tout aussi importante. Les cellules génitales appelées à se fusionner deux à deux se différen-

(1) La théorie de WEISMANN (p. 1673, note 1) exprime clairement la répartition des aptitudes évolutives et fonctionnelles entre les diverses espèces de cellules d'un organisme pluricellulaire, et particulièrement la spécialisation de l'aptitude génératrice chez les cellules sexuelles.

(2) Nous faisons abstraction ici de la *parthénogénèse*, de même que nous ne dirons rien des autres modes de reproduction asexuée, qu'on ne rencontre jamais chez les vertébrés.

cient l'une de l'autre et prennent des caractères extérieurs qui les rendent reconnaissables au premier coup d'œil et permettent de les classer en deux catégories. Les unes sont généralement volumineuses; leur protoplasma, abondant, est souvent chargé de matériaux nutritifs de réserve; elles sont immobiles et jouent dans la fécondation un rôle surtout passif: ce sont les *cellules femelles* ou *œufs*. Les autres sont petites, dépourvues de matériaux nutritifs, et leur mobilité leur permet d'aller à la rencontre des premières: ce sont les *cellules mâles* ou *spermatozoïdes*. Cette différenciation détermine les deux sexes, et les cellules génitales méritent dès lors le nom de *cellules sexuelles*.

La différenciation sexuelle se précise encore et se complète par la spécialisation d'organes différents chargés d'élaborer ou des œufs ou des spermatozoïdes, et enfin par l'attribution à des individus différents des organes mâles et femelles.

L'œuf et le spermatozoïde, mis en liberté, chacun d'eux résumant en lui toutes les aptitudes reproductrices de l'individu d'où il émane, doivent se rencontrer, puis se fusionner en une cellule unique, l'*œuf fécondé* ou *germe*, qui devient capable de produire, par divisions successives, un nouvel être de même espèce que les deux générateurs.

La fécondation n'est plus un simple *échange* de substance nucléaire entre deux cellules qui, l'échange effectué, deviennent séparément aptes à fournir des générations cellulaires nouvelles. Il s'agit là, au contraire, de la *fusion de deux cellules en une seule*. De ce fait, fondamental, qui définit la fécondation, découle un important corollaire: *il faut que les cellules sexuelles subissent une réduction de moitié dans la quantité de matériaux héréditaires dont chacune d'elles est pourvue*. Ceci, pour satisfaire au dispositif spécifique d'une cellule unique, et voici comment:

On admet universellement aujourd'hui que c'est principalement la chromatine du noyau qui est le substratum matériel de l'hérédité, la matière héréditaire des cellules et par conséquent des êtres. On admet aussi que dans toute karyokinèse normale, la chromatine de la cellule-mère se répartit également entre les deux cellules-filles, grâce à la scission longitudinale de chaque chromosome en deux moitiés égales. Chaque cellule-fille hérite ainsi de la moitié de chaque chromosome de la cellule-mère, et complète ensuite le taux normal de chromatine par la nutrition. D'autre part, le nombre de chromosomes qui reste ainsi invariable dans toutes les cellules d'un organisme, au cours de l'immense série de karyokinèses qui se succèdent depuis la première division du germe jusqu'à la fin de l'ontogénèse, ce nombre est aussi le même chez tous les individus appartenant à la même espèce animale ou végétale: il constitue un caractère spécifique. Or, le noyau du germe renfermant intégralement la chromatine des deux cellules sexuelles mâle et femelle fusionnées, il est nécessaire d'admettre que

ces dernières ont préalablement subi une réduction de moitié dans leur quantité spécifique de chromatine ; sans cela cette quantité ne serait plus fixe dans l'espèce, mais doublerait à chaque génération. La réduction chromatique paraît donc être une conséquence nécessaire de la génération sexuée, un des phénomènes essentiels de la préparation et de la maturation (1) des cellules sexuelles.

C'est au cours des dernières karyokinèses d'où résultent les cellules sexuelles définitives, que s'effectue la réduction chromatique. Aussi ces karyokinèses portent-elles le nom de *divisions réductionnelles* (WEISMANN), par opposition aux divisions ordinaires, qui sont dites *équationnelles*.

La réduction résulte, comme nous allons le voir, d'un mode spécial de répartition des chromosomes ; les karyokinèses qui donnent naissance aux cellules sexuelles définitives ne sont pas identiques à celles des cellules ordinaires : aussi peut-on les appeler *hétérotypiques* (2), par opposition aux karyokinèses habituelles qui sont *homéotypiques* (FLEMMING, 1887).

Bien que les détails essentiels de la réduction chromatique semblent être les mêmes dans les deux sexes, il y a néanmoins, de part et d'autre, quelques différences importantes. Pour les apprécier exactement, comparons brièvement l'évolution des cellules sexuelles dans les deux sexes chez des individus de la même espèce, comme l'ont fait BOVERI, O. HERTWIG, etc.

Ascaris megalocephala, nématode parasite de l'intestin du Cheval, est l'exemple le mieux connu et le meilleur qu'on puisse actuellement choisir. Fait curieux et tout à fait exceptionnel, il existe relativement au nombre des chromosomes deux variétés d'*Ascaris megalocephala*. Dans l'une, le nombre spécifique des chromosomes est de deux (*Ascaris monovalent*) ; dans l'autre, dont nous nous

(1) Comme le fait justement remarquer Y. DELAGE (*Structure du protoplasma et théories de l'Hérédité*, p. 123, Paris 1895), le mot *maturation* employé pour désigner la réduction chromatique est mauvais, puisque les spermatides, qui résultent des divisions réductionnelles, sont précisément des spermatozoïdes non mûrs. On doit réserver ce mot pour désigner les transformations que subissent les cellules sexuelles définitives et notamment les spermatides, après leur naissance jusqu'au moment où elles sont mises en liberté.

(2) FLEMMING, (Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle, *Arch. f. mikr. Anat.*, 1887) découvrit dans les cellules sexuelles de la Salamandre et décrivit sous le nom de *mitose hétérotypique* sans lui attacher de signification réductionnelle, une forme de mitose, caractérisée par ce fait que les demi-chromosomes dédoublés par scission longitudinale restent unis par leurs extrémités libres sous forme de cercles ; ce n'est que tardivement que les anses jumelles se séparent, et chacune d'elles, arrivée au pôle fusorial, subit une deuxième scission. — Nombre d'auteurs ont observé ce mode de mitose chez divers animaux, même chez des mammifères (LENHOSSÉK, 1898), au moment des divisions réductionnelles. On n'est cependant pas autorisé à ériger le fait des chromosomes annulaires en une loi générale de la réduction chromatique.

occuperons ici, il est de quatre (*Ascaris bivalent*). Les sexes sont séparés. Dans chaque individu, les glandes génitales mâles ou femelles consistent en deux longs tubes pairs. Les cellules sexuelles évoluent depuis le fond jusqu'à l'orifice du tube, et toutes les étapes de la spermatogénèse ou de l'ovogénèse y sont représentées. Dans chaque tube mâle ou femelle on peut distinguer trois zones qui se succèdent de la façon suivante : une zone de *multiplication cellulaire par divisions équationnelles*; une zone d'*accroissement de volume des cellules*; enfin une zone de *divisions réductionnelles*.

Les cellules de la première zone se multiplient activement; elles sont petites et semblables dans les deux sexes : on les désigne sous les noms de *spermatogonies* ou d'*ovogonies* (1). Leurs karyokinèses sont équationnelles. Le filament chromatique d'une cellule en division se scinde en quatre chromosomes; chacun de ces derniers se fissure longitudinalement, et se dédouble en deux demi-chromosomes égaux qui se répartissent entre les deux cellules-filles.

Dans la deuxième zone, les cellules sexuelles cessent de se multiplier. Elles entrent dans une phase de repos et augmentent de volume. On les désigne sous les noms de *spermatocytes* et d'*ovocytes*. Les ovocytes sont plus volumineux que les spermatocytes.

Après avoir atteint une certaine dimension, les cellules sexuelles se préparent de nouveau à se diviser et arrivent dans la troisième zone. A l'intérieur de la membrane nucléaire, le filament chromatique se segmente en huit demi-chromosomes qui se disposent quatre par quatre en deux groupes qui ont reçu de BOVERI le nom de *groupes quaternes* (2) (*Vierergruppe*) ou *tétrades*. — *La réduction chromatique s'effectue alors par la répartition, entre quatre cellules petites-filles, des quatre demi-chromosomes de chaque groupe quaterne, au cours de deux divisions se succédant sans inter-*

(1) C'est BOVERI qui a le premier étendu aux cellules sexuelles femelles la terminologie de LA VALETTE SAINT-GEORGE usitée pour les cellules mâles.

(2) Les groupes quaternes, en nombre égal à la moitié du nombre des chromosomes de l'espèce considérée, ont été découverts par BOVERI (*Zellenstudien*, Hefte I-III, Iéna, 1887, 1888, 1890) chez l'*Ascaris megalocéphala*, et retrouvés par un grand nombre d'auteurs chez des espèces animales appartenant à plusieurs groupes. Dans quelques cas exceptionnels, ils font défaut. Le point actuellement le plus controversé de la question de la réduction chromatique est de savoir de quelle manière se forment les groupes quaternes, et, plus précisément, quelle part prennent respectivement la fissuration longitudinale et la section transversale des chromosomes à leur constitution. L'exposé complet de cette question obscure, et la bibliographie, se trouvent dans les revues générales de BOVERI, *Befruchtung (fécondation) in Ergebnisse d. Anat. u. Entwickl.*, de Merkel et Bonnet, 1892, et de RÜCKERT, *Die Chromatinreduction bei der Reifung der Sexualzellen*, *ibid.*, 1893. Voyez aussi l'*Année biologique*, 1895 et 1896.

valle de repos; de sorte que chaque cellule petite-fille, spermatide ou ovule, reçoit deux demi-chromosomes provenant un de chaque groupe quaterne. Les détails de ces processus doivent être étudiés séparément dans les deux sexes.

Dans le sexe masculin, la figure de division nucléaire reste au milieu du corps cellulaire. Pendant la première division (fig. 963,

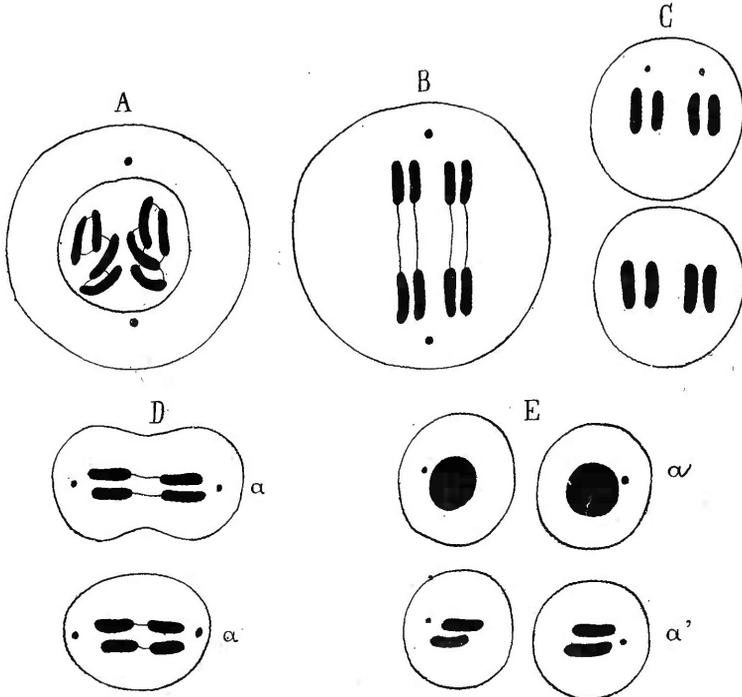


FIG. 963. — Schéma de la réduction chromatique dans le sexe masculin (*Ascaris megalocephala bivalent*).

A, Spermatocyte de 1^{er} ordre sur le point de subir la 1^{re} division; les demi-chromosomes se sont répartis en deux groupes quaternaires (des filaments de linine unissent les chromosomes dans chaque groupe); la membrane nucléaire est encore présente, le centrosome est dédoublé; — B, la membrane nucléaire a disparu. Migration vers chaque pôle de deux segments de chaque groupe quaterne; — C, deux spermatocytes de 2^e ordre, nés de la 1^{re} division; — D, commencement de la 2^e division: la cellule α est plus avancée que la cellule α' ; — E, quatre spermatides nées de la 2^e division.

A, B, C), deux segments de chaque groupe quaterne émigrent vers l'un des pôles et les deux autres segments vers le pôle opposé. Chacune des deux cellules filles, appelées *spermatocytes de deuxième ordre*, reçoit donc quatre demi-chromosomes disposés en deux paires et provenant de quatre chromosomes différents. La deuxième division commence immédiatement, sans que les noyaux fils reviennent à l'état de repos. Les centrosomes se dédoublent et s'écartent, et les

quatre segments chromatiques de chaque spermatocyte de deuxième ordre se répartissent de telle façon que chacune des cellules petites-filles, ou *spermatides*, en reçoit deux, provenant un de chaque groupe quaterne (fig. 963, D,E). Chaque spermatide contient donc deux demi-chromosomes différents de la cellule sexuelle originelle. La

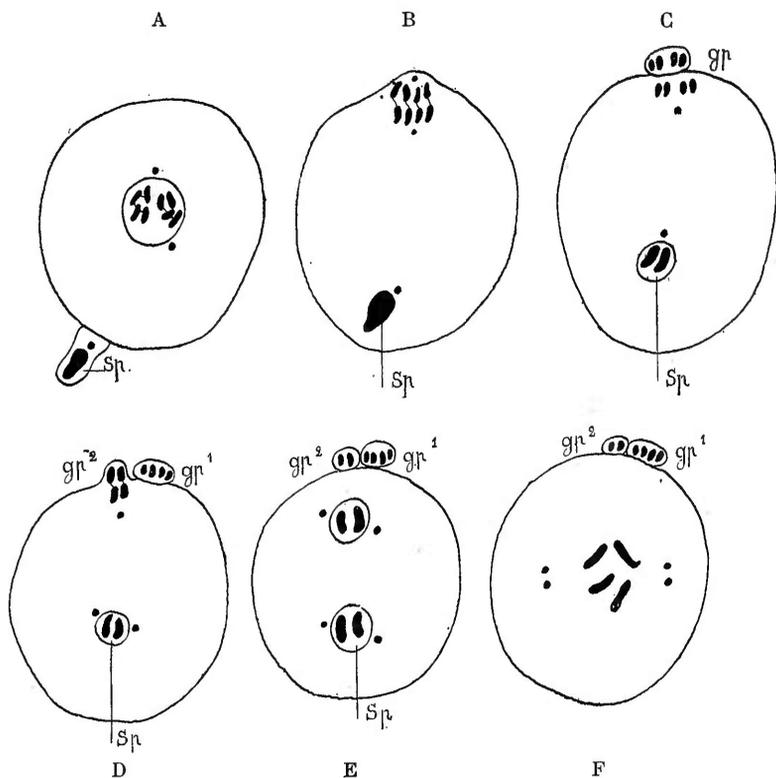


FIG. 964. — Schéma de la réduction chromatique (émission des globules polaires) dans le sexe féminin (*Ascaris megalocephala bivalent*). — (En partie d'après O. HERTWIG).

A, ovocyte de 1^{er} ordre, atteint par un spermatozoïde sp, formation des groupes quaternos; — B, le spermatozoïde a pénétré; début de la formation du 1^{er} globule polaire. — C, le 1^{er} globule polaire est formé; le noyau du spermatozoïde montre les signes prémonitoires de la mitose; — D, E, formation du 2^e globule polaire — F, l'ovule fécondé se prépare à la 1^{re} division; quadrille des centres de FoL.

spermatide, revenant alors à l'état de repos, reconstitue par la nutrition une quantité de substance chromatique égale à celle qu'elle a reçue héréditairement, et ses deux demi-chromosomes prennent la valeur de deux chromosomes complets. Aucune phase de repos n'étant intercalée entre les deux divisions, les spermatocytes de deuxième ordre n'ont pu reconstituer leur chromatine comme cela se passe

dans les divisions ordinaires. C'est pour cela qu'en fin de compte les cellules sexuelles définitives n'ont que la moitié du taux normal, soit en *nombre* de chromosomes (2 au lieu de 4), soit en *quantité* de chromatine. Le noyau se reforme, prend un aspect homogène; et la spermatide se transforme en spermatozoïde mûr.

Dans le sexe féminin, dès le début du processus de réduction, le noyau se rapproche de la surface de l'ovocyte. Comme nous venons de le voir pour le sexe masculin, il se fait deux karyokinèses sans intervalle de repos, avec les mêmes particularités de répartition des segments de chromatine préalablement disposés en groupes quaternes. La seule différence consiste dans la *répartition tout à fait inégale du protoplasma* entre les cellules filles. De la première division résulte un *ovocyte de deuxième ordre* très volumineux, et une cellule-fille très petite appelée *premier globule polaire*. La deuxième division portant sur l'ovocyte de deuxième ordre donne naissance à un *ovule* de grosse taille, et à un *deuxième globule polaire*. Chez certains animaux (par ex. les mollusques) le premier globule polaire subit lui aussi une division : de sorte que de l'ovocyte sont nées quatre cellules petites-filles dont une seule, ayant accaparé presque tout le protoplasma, devient un ovule. Les trois autres sont des cellules de rebut (fig. 964, A, B, C, D, E, F) (1).

(1) Chez l'*Ascaris*, l'émission des globules polaires a lieu après la pénétration du spermatozoïde dans l'ovule; chez beaucoup d'animaux, elle se fait avant; chez quelques-uns, les globules polaires restent inclus dans le protoplasma de l'ovule.

L'émission des globules polaires est un fait connu depuis longtemps (CARUS, 1824, œuf de Limnée). CH. ROBIN (1862) les a appelés *globules polaires*, parce qu'ils sont expulsés au niveau du pôle animal de l'œuf (le pôle animal est celui où prédomine le protoplasma ou vitellus formatif, le pôle végétatif est celui où prédomine le vitellus nutritif, dans les œufs telolécithes). J. MÜLLER avait remarqué que les globules polaires apparaissent dans le premier plan de segmentation de l'œuf, et les avait appelés, pour cette raison, *vésicules directrices*. Les Allemands les désignent depuis FLEMMING (1874) sous le nom de *corps directeurs* (Richtungkörper).

C'est VAN BENEDEN (*Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire*, Gand, 1883) qui a découvert la réduction chromatique pendant l'émission des globules polaires, ouvrant ainsi la voie aux recherches contemporaines. BOVERI (*Zellenstudien*, 1887, 1888) et O. HERTWIG (*Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden*, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXXVI, 1890) ont montré qu'il s'agissait là de véritables karyokinèses, et que le processus est essentiellement le même dans les deux sexes.

L'émission des globules polaires est une loi générale : on l'a vérifiée chez des animaux appartenant aux groupes les plus divers de la série animale et, en particulier, chez les mammifères (TAFANI, 1889, HOLL, 1893, et SOBOTTA, 1893).

L'étude de la réduction chromatique dans le sexe masculin est moins avancée. On l'a étudiée surtout chez quelques invertébrés. Les notions que l'on possède sur ce sujet chez les vertébrés (VON RATH, 1893, et MEVES, 1896, chez la Salamandre, MOORE, 1894, chez les élasmobranches) sont contradictoires.

De l'exposé succinct que nous avons fait de cette question de la réduction chroma-

Le parallèle que nous venons de faire entre les cellules sexuelles mâles et femelles peut être représenté d'une façon saisissante, comme l'ont fait BOVERI et, après lui, de nombreux auteurs, au moyen de deux arbres généalogiques (fig. 965).

Les êtres unicellulaires qui, comme les infusoires ciliés que nous avons pris pour exemple, ou mieux encore comme les microbes, répar-

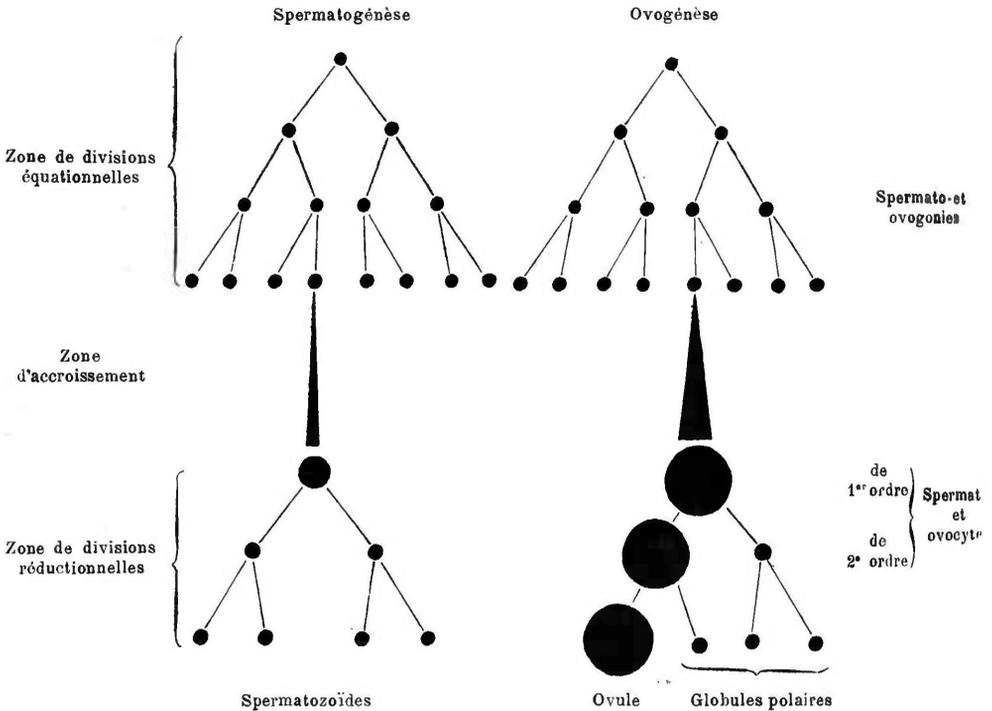


FIG. 965. — Arbres généalogiques comparés des cellules sexuelles mâles et femelles. (Schéma d'après O. HERTWIG.)

tissent la totalité de leur substance entre les deux cellules-filles résultant de leur division, continuent positivement à vivre dans leurs

tique, si importante à l'heure actuelle en biologie générale, il ressort qu'à côté de faits bien établis la théorie et l'interprétation tiennent une place prépondérante. Les observations microscopiques, en pareille matière, sont en effet parmi les plus difficiles de la cytologie. Le nombre des chromosomes est déjà souvent extrêmement difficile à déterminer, surtout chez les animaux supérieurs. La quantité de chromatine échappe à toute méthode de mesure. Quant à sa qualité (c'est-à-dire aux différences qui séparent les particules infiniment petites, contenues dans les chromosomes, et qui sont les supports des innombrables caractères héréditaires de tous genres d'un individu (d'après la célèbre théorie de WEISMANN), nous n'en aurons sans doute jamais qu'une notion abstraite.

descendants et par conséquent sont immortels (WEISMANN). L'individu métazoaire au contraire meurt, car nous avons déjà vu que les cellules dont il est composé ont un pouvoir de reproduction limité. Lui aussi cependant possède dans une certaine mesure l'immortalité virtuelle. De génération en génération, les ascendants transmettent à leurs descendants une substance héréditaire, résumant l'immense série des générations passées, contenant en puissance une série indéfinie de générations futures. Ce sont les cellules sexuelles, spermatozoïdes et ovules, qui sont les véhicules de cette substance héréditaire, de ce *plasma germinatif immortel* (WEISMANN) (1).

(1) Bien que nous ne puissions donner de longs développements aux théories de l'hérédité, la célèbre théorie de WEISMANN mérite au moins un exposé sommaire.

C'est la chromatine du noyau qui est la substance héréditaire. Au moment de la karyokinèse, le filament chromatique se découpe en chromosomes, auxquels WEISMANN donne le nom d'*idantes*. Les chromosomes apparaissent comme composés de particules très petites, les microsomes, qui correspondent aux *ides*. Les ides, à leur tour, sont formés par un nombre considérable d'éléments plus petits, échappant à la vue, les *déterminants*. Enfin, dans chaque déterminant il y a un certain nombre de *biophores*, unités irréductibles. Idantes, ides, déterminants et biophores peuvent se multiplier par simple division. Le déterminant est l'unité de substance héréditaire correspondant à une espèce ou à une variété de cellules et qui préside à son évolution. Chaque espèce ou variété de cellules possédant plusieurs propriétés caractéristiques, chaque déterminant est composé d'autant de biophores que la cellule a de propriétés. Lorsqu'une cellule se divise, elle répartit ses déterminants entre les cellules-filles. Lorsque la répartition est symétrique en nombre, en quantité et en qualité, les deux cellules-filles ont exactement les mêmes aptitudes évolutives que la cellule-mère. Lorsque la répartition est dissymétrique, on conçoit que les cellules-filles peuvent diverger l'une de l'autre de mille façons, quant à leur évolution ultérieure. Tous les déterminants d'une cellule ne parviennent pas à se développer : un grand nombre restent à l'état latent.

Lorsqu'un individu prend naissance par la fusion de deux cellules sexuelles mâle et femelle, la substance qu'il a reçue héréditairement se partage en deux lots : l'un, *plasma somatique*, se répartit au cours de l'ontogénèse entre toutes les cellules du corps, sauf les cellules sexuelles ; l'autre, *plasma germinatif*, passe tout entier dans les cellules sexuelles. La répartition dissymétrique des déterminants du plasma somatique produit les nombreuses espèces et variétés cellulaires de l'individu. La répartition symétrique des déterminants du plasma germinatif dans les cellules sexuelles en fait des cellules équivalentes, possédant chacune la totalité des déterminants du générateur.

Par la réduction chromatique, il se fait une élimination de déterminants et leur remplacement a lieu par d'autres, provenant d'un individu différent, au moment de la fécondation.

La répartition inégale des déterminants entre les cellules somatiques explique la variété des cellules, et la spécificité qu'elles possèdent dans une certaine mesure. La latence des déterminants peut expliquer les aptitudes évolutives anormales des cellules, susceptibles de se développer pathologiquement. La réduction chromatique, la fécondation, expliquent aisément les dissemblances des descendants et des ascendants, dont la persistance et la latence des déterminants éclairent les ressemblances hérédi-

§ 2. — ÉVOLUTION ONTOGÉNIQUE DES GLANDES GÉNITALES.
PREMIÈRE PÉRIODE :
LA GLANDE GÉNITALE INDIFFÉRENCIÉE.

L'évolution ontogénique des glandes génitales (1), depuis leur apparition chez l'embryon jusqu'à la mort de l'individu sénile et infécond, peut se diviser en cinq périodes assez nettement caractérisées, bien que la transition de l'une à l'autre soit insensible.

Pendant une première période, très courte et qui commence dans les premiers temps de la vie embryonnaire, l'ébauche de la glande génitale se forme. Il est impossible à ce moment de savoir si l'organe évoluera vers l'un ou l'autre sexe : c'est la période d'indifférence, ou plus exactement, d'*indifférenciation sexuelle*.

Dès qu'il est possible de distinguer au microscope l'ovaire du testicule, commence la seconde période, pendant laquelle l'organe acquiert sa constitution histologique. Les follicules de de Graaf ou les tubes séminifères se forment et s'appêtent à fonctionner. Cette seconde période d'*organogénèse*, plus longue que la précédente, se termine à une époque variable suivant les espèces de mammifères, avant la naissance ou peu de temps après.

La troisième période s'étend jusqu'à la puberté. Les glandes génitales, définitivement constituées, commencent à fonctionner. Mais les produits sexuels, encore imparfaits, simples essais se rapprochant de plus en plus de l'état adulte, n'arrivent point à maturité et disparaissent, résorbés sur place ou éliminés, au cours de leur évolution. Aucun ovule, aucun spermatozoïde aptes à la fécondation ne sont encore mis en liberté hors de l'organisme. Ces phénomènes ont été découverts et très bien étudiés par PRENANT dans le testicule des

taires, etc. — Au sujet des théories de l'hérédité et de celle de WEISMANN en particulier, voyez parmi les publications en langue française :

A. WEISMANN, *Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle* (réunion de onze mémoires allemands parus de 1882 à 1890, traduits par H. de Varigny). Paris, Rheinwald, 1892.

L. VIALLETON, *Les principales théories de l'hérédité*, Lyon, 1893.

Y. DELAGE, *La structure du protoplasma et les théories de l'hérédité*, Paris, 1896.

(1) Faisons remarquer, en passant, que l'expression de « glandes génitales », employée ici à défaut d'une meilleure, est impropre. Le testicule et l'ovaire n'ont avec les glandes qu'une analogie lointaine; car les spermatozoïdes et les ovules ne peuvent être considérés comme des produits de sécrétion. L'expression d'« organes sexuels » est trop compréhensive pour être appliquée seulement au testicule et à l'ovaire. Il suffit, d'ailleurs, de s'entendre sur la valeur des termes employés.

jeunes mammifères ; il leur a donné le nom de *préspermatogénèse*. Mais on rencontre dans l'ovaire des phénomènes analogues.

La puberté commence avec la production d'ovules ou de spermatozoïdes parfaits. Dès lors, les glandes génitales ont atteint l'état adulte. La période de *maturité sexuelle* dure pendant la plus grande partie de la vie.

Enfin, la fécondité de l'individu s'épuise. Les glandes génitales cessent peu à peu de fonctionner ; elles sont le siège de modifications régressives qui les ramènent à un état analogue à celui qui précédait la période de maturité sexuelle : c'est la *période sénile postspermatogénétique* ou *postovogénétique*.

La première ébauche des glandes génitales apparaît de très bonne heure, chez l'embryon d'un mammifère, sous forme de deux saillies symétriques, allongées dans le sens de la longueur du corps, proéminent légèrement dans la cavité péritonéale de chaque côté du mésentère, entre celui-ci (qui occupe la ligne médiane) et le corps de Wolff. On leur donne le nom d'*éminences génitales*. Les rapports étroits de voisinage du rein primitif et de la glande génitale embryonnaire sont très remarquables. La glande génitale apparaît et croît sur le bord interne du rein primitif, comme une excroissance de ce dernier. Quand on regarde ces organes à la loupe, sur un très jeune embryon de mammifère dont la paroi ventrale a été largement ouverte, l'éminence génitale se montre séparée du corps de Wolff par un sillon superficiel qui, au début, peut même faire défaut (par exemple chez le Lapin). Nous verrons ultérieurement que les épithéliums du corps de Wolff envoient des bourgeons cellulaires dans l'épaisseur de la glande génitale embryonnaire, et que ces bourgeons épithéliaux prennent part à l'édification de certaines de ses parties chez le mâle et peut-être même chez la femelle. Plus tard, l'éminence génitale se pédiculise de plus en plus ; elle n'est plus reliée au corps de Wolff et à la paroi postérieure du corps que par un *més*o de plus en plus lâche. En tout cas, il est essentiel de retenir que la glande génitale et le rein primitif sont des organes étroitement unis dès leur origine.

Sur une coupe transversale d'un embryon passant par les éminences génitales, on constate qu'elles sont exclusivement constituées au début par un épaississement local de l'épithélium péritonéal reposant sur du tissu conjonctif embryonnaire. Les cellules qui revêtent la cavité coelomique, ailleurs plus ou moins aplaties, conservent à ce niveau une plus grande hauteur. En même temps, elles se disposent sur plusieurs couches ; elles montrent en abondance des figures de division indirecte, et leurs limites sont peu distinctes. WALDEYER (1)

(1) VALENTIN (*Müller's Archiv*, 1838) établit le premier nettement l'homologie de

qui a le premier bien décrit cet épaississement de l'épithélium cœlomique chez le Poulet, et qui a découvert le rôle capital qu'il joue dans la genèse de la glande génitale, lui a donné le nom d'*épithélium germinatif* (Keimepithel).

Les cellules de l'épithélium germinatif ne restent pas longtemps semblables entre elles. Presque dès le début, dans toute la hauteur de l'épithélium, quelques-unes augmentent de volume et s'arrondissent : ce sont les *œufs* ou *ovules primordiaux* ou encore *cellules sexuelles primordiales*. Ces grosses cellules augmentent de nombre soit par transformation des petites cellules, soit par leur propre multiplication. On les rencontre chez tous les embryons, et, par conséquent, dans les deux sexes. Les autres cellules portent le nom de *cellules folliculeuses* ou de *cellules épithéliales*. Ainsi donc on trouve dans les deux sexes, dès le début de la formation des glandes génitales, le *dualisme cellulaire* qui, dans l'ovaire et le testicule adultes, est d'une signification encore si obscure et si controversée.

La petite masse épithéliale repose, avons-nous dit, sur du tissu conjonctif embryonnaire, dont elle n'est d'ailleurs séparée par aucune membrane vitrée ni même par aucune ligne de démarcation précise. Il ne tarde pas à se faire une *pénétration réciproque* (1) du tissu

développement de l'ovaire et du testicule. « L'origine première de l'ovaire et du testicule est entièrement analogue, et tous deux se développent de la même façon pendant assez longtemps, jusqu'au moment où un caractère différent s'accuse, lorsque la continuation du développement d'une glande tubulaire s'arrête dans l'ovaire... L'ovaire embryonnaire des mammifères, se compose de *tubes* terminés en *cœcums* à leurs deux extrémités... » (Cité d'après CH. ROUGER, art. OVAIRE, in *Dict. encycl. des Sc. méd.*, 1882.)

Le travail de PFLÜGER (*Die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen*, Leipzig, 1863) confirme et complète, pour l'ovaire, la découverte de VALENTIN, passée inaperçue du reste. Il montre que les *tubes* de Valentin, chez les mammifères nouveaux-nés, contiennent deux espèces de cellules : de petites cellules épithéliales et de grosses cellules, qu'il appelle *œufs primitifs* (Ureier). Ces tubes, souvent ramifiés et anastomosés, se confondent, par leur extrémité périphérique, avec l'épithélium de la surface, « de sorte que les extrémités des tubes semblent faire partie intégrante de l'épithélium... ; il n'est pas rare de voir de jeunes cellules déjà différenciées comme ovules dans l'intérieur de l'épithélium ».

C'est BORNHAUPT (*Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen*, Riga, 1867) qui a vu, le premier, l'épaississement de l'épithélium péritonéal au niveau de l'éminence génitale chez le Poulet. Il observa la formation de cordons comprenant les deux formes de cellules dans le stroma sous-jacent ; il admit que l'ovaire et le testicule se développent de la même façon. WALDEYER (*Eierstock und Ei*, Leipzig, 1870) précisa ces observations chez le Poulet. En ce qui concerne l'ovaire, il admit sans restriction le processus d'invagination de l'épithélium germinatif dans le stroma de l'éminence génitale. Mais, n'ayant pas pu démontrer l'invagination des ovules primordiaux chez le mâle, il fit provenir les tubes séminifères des canaux du corps de Wolff.

(1) L'épaississement de l'épithélium cœlomique à la surface de l'éminence génitale et la présence à un moment donné de cordons épithéliaux au sein du stroma conjonctif

conjonctif embryonnaire vascularisé. d'une part, et de l'épithélium germinatif d'autre part; de telle sorte que ce dernier se prolonge dans le stroma conjonctif sous-jacent sous forme de *cordons cellulaires pleins*, renfermant les deux espèces de cellules que nous avons décrites.

Avec la pénétration de l'épithélium germinatif par le tissu conjonctif embryonnaire vascularisé, se termine la période d'indifférenciation des glandes génitales. Dès lors, leur évolution histogénique devient divergente, et il convient d'étudier séparément cette évolution avec le testicule et avec l'ovaire.

sous-jacent sont des faits constants chez tous les vertébrés et dans les deux sexes. Ils caractérisent le stade d'indifférenciation de la glande génitale. Un grand nombre d'embryologistes admettent que les cordons épithéliaux sont le résultat d'une *invagination de l'épithélium germinatif dans le stroma* : c'est l'opinion classique, celle que nous avons exposée. D'autres pensent, au contraire, que les cordons épithéliaux sont formés par les cellules du stroma différenciées sur place, et considèrent l'épithélium germinatif comme « un cordon de Pflüger périphérique et épithélioïde » (LAULANIÉ, *C. R. de la Société de Biologie*, 1888). Cette théorie de l'*autodifférenciation sur place*, bien antérieure à la théorie de l'invagination, a été simplement reprise dans ces dernières années et étayée d'arguments nouveaux. Les deux opinions sont d'ailleurs beaucoup plus voisines l'une de l'autre qu'elles ne le paraissent au premier abord. En effet, comme le fait remarquer PRENANT (*C. R. de la Société de Biologie*, 1890), on admet généralement, depuis les travaux des frères HERTWIG, que le mésenchyme, ou tissu conjonctif embryonnaire, est une émanation directe de l'épithélium coelomique par délamination ou invagination. Ainsi, les cellules du stroma de l'éminence génitale dérivent des cellules de l'épithélium coelomique sus-jacent. Les unes et les autres peuvent avoir les mêmes tendances évolutives. Que les cordons de Pflüger naissent sur place ou dérivent de l'épithélium germinatif, ils n'en sont pas moins dans les deux cas des formations mésodermiques. La question n'a qu'une minime importance.

SECTION DEUXIÈME

LE TESTICULE

§ 1. — DÉVELOPPEMENT.

Période d'organogénèse. — Nous ignorons complètement les causes qui impriment à la glande génitale d'abord non différenciée d'un embryon une évolution vers l'un ou l'autre sexe. Dans le sexe masculin, les cordons cellulaires pleins qui partent de l'épithélium germinatif et végètent dans le stroma conjonctif de l'éminence génitale deviennent les tubes séminifères. De très bonne heure, ces cordons perdent toute connexion avec l'épithélium germinatif. Ce dernier reprend peu à peu les caractères de l'épithélium cœlomique; et une bande de tissu conjonctif fibreux, rudiment de l'albuginée, le sépare définitivement des tubes séminifères (1).

Les cellules qui constituent les cordons séminaux (fig. 966) sont de deux sortes : les unes, volumineuses, à protoplasma clair, à noyau rond et vésiculeux, sont les *cellules sexuelles primordiales* ou *ovules mâles*; les autres, plus petites, sont appelées *cellules épithéliales*. Les unes et les autres se multiplient activement. Les ovules mâles sont le plus souvent placés à la périphérie des cordons, mais on

(1) La séparation précoce de l'épithélium germinatif d'avec les cordons sexuels par l'intercalation d'une membrane conjonctive, est un caractère important de la glande génitale mâle. Dans l'ovaire, en effet, même chez les mammifères, le processus d'invagination des cordons sexuels dure longtemps.

Dans le testicule des plagiostomes (SEMPER, *Das Urogenitalsystem der Plagiostomen*, Würzburg, 1875), l'épithélium germinatif, localisé au niveau de la « bandelette progerminative », persiste pendant toute la vie en donnant naissance périodiquement à de nouvelles ampoules testiculaires homologues des tubes séminifères des mammifères.

Chez le Chat, après la formation de l'albuginée, l'épithélium germinatif reprend en certains points son activité formatrice. Il se stratifie de nouveau, contient de grosses cellules et bourgeonne par sa face profonde en émettant des cordons d'ovules primordiaux. LAULANIÉ (*C. R. de la Soc. de Biol.*, 1887) voit là l'ébauche d'un ovaire rudimentaire, témoignage de l'hermaphrodisme de la glande génitale mâle (?).

peut aussi les rencontrer au centre. Les cellules épithéliales constituent une assise unique de cellules hautes, à limites indistinctes, surtout vers le centre des cordons, là où se formera la lumière du futur tube séminifère. Autour des ovules mâles, les cellules épithéliales s'aplatissent et s'incurvent, comme les cellules folliculeuses autour des ovules femelles dans le follicule de de Graaf ovarien et embryonnaire. Les cordons séminifères, anastomosés et pelotonnés dans le stroma du testicule, augmentent de longueur et de nombre par

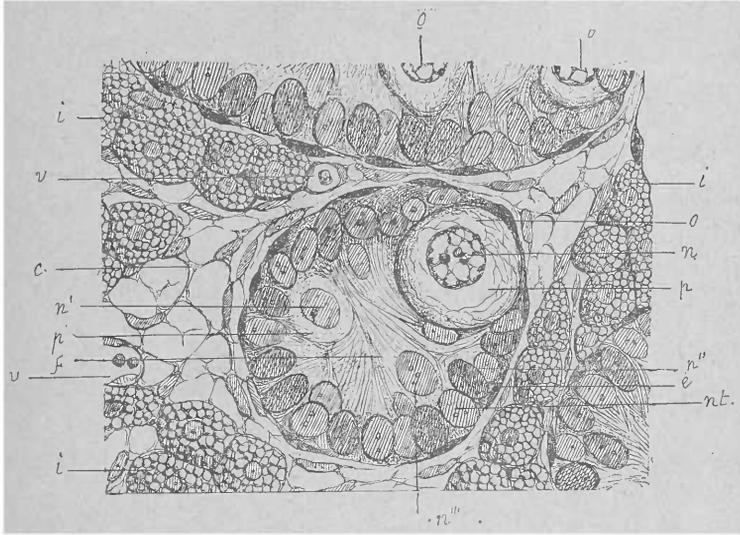


FIG. 966. — Coupe du testicule d'un Chien de deux mois. — Fixation par un mélange d'acide picrique, de formol et d'acide acétique (mélange de Bouin). Coloration à la glycérine hématoxylique éosinée.

nt, noyaux des cellules épithéliales ordinaires; — *n*, *n'*, *n''*, noyaux de cellules épithéliales évoluant en ovules mâles; — *n*, noyau des ovules mâles *o*; — *p*, protoplasma des ovules mâles; — *p'*, protoplasma des cellules épithéliales évoluant en ovules mâles; — *f*, aspect filaire du protoplasma des cellules épithéliales ordinaires; — *e*, cellules plates doublant la paroi des tubes testiculaires; — *i*, cellules interstitielles; — *c*, cellules rameuses du tissu conjonctif intertubulaire; — *v*, *v*, vaisseaux capillaires sanguins compris dans le tissu conjonctif.

la poussée de bourgeons latéraux; et, au fur et à mesure, le volume du testicule s'accroît.

Autour des tubes séminifères en voie de formation et de croissance, le tissu conjonctif forme une mince enveloppe lamelleuse qui est leur *membrane propre*.

Entre les tubes, dans le tissu conjonctif, se différencie de très bonne heure des cellules particulières appelées *cellules interstitielles*.

Ce sont des cellules irrégulièrement polyédriques ou arrondies, tassées les unes contre les autres en amas ou en cordons; elles remplissent les intervalles des tubes, plus ou moins nombreuses suivant

les espèces de mammifères que l'on étudie. Elles sont bourrées de granulations grassieuses. Après avoir fixé par un mélange contenant de l'acide osmique, tel que le mélange fort de Flemming, un testicule d'un embryon de Chat ou de Chien, espèces chez lesquelles ces cellules sont abondantes et riches en graisse, on voit, sur les coupes, les tubes séminifères incolores ou contenant quelques rares granulations colorées en noir plongés au sein d'une gangue noire constituée par l'ensemble des cellules interstitielles.

On rencontre ces cellules dans toutes les parties du testicule, même dans les mailles conjonctives de l'albuginée en voie de formation. Leur origine est encore controversée; quelques histologistes ont soutenu leur provenance épithéliale. Nous verrons plus loin qu'elles sont, vraisemblablement, des cellules conjonctives transformées. En tout cas, il est remarquable de voir qu'elles apparaissent de très bonne heure avec leurs caractères définitifs; et on peut déduire de là qu'elles jouent un rôle important non seulement dans la spermatogénèse, mais aussi dans l'organogénèse des tubes séminifères.

Les canaux excréteurs du testicule (tubes droits, réseau de Haller, vaisseaux efférents de la tête de l'épididyme, canal de l'épididyme et canal déférent) ont une origine différente de celle des tubes séminifères. Ils sont, en effet, une *adaptation secondaire d'une partie du rein primitif et du canal de Wolff à la fonction génitale*. L'ébauche de la glande génitale empiète, comme nous l'avons déjà fait remarquer, sur le bord interne du corps de Wolff; les capsules des corpuscules de Malpighi et les canalicules urinaires sont tout à fait voisins des cordons séminifères: Des épithéliums du rein primitif partent des bourgeons cellulaires pleins d'abord, qui se creusent plus tard d'une lumière centrale et qui viennent au contact des extrémités profondes des cordons séminifères, au niveau du hile du testicule. Les deux formations épithéliales tubuleuses se fusionnent, et, lorsque la lumière de ces tubes sera formée, les produits sexuels mâles, nés dans les tubes séminifères, seront transportés au dehors par une partie des canaux du rein primitif et par le canal de Wolff quand, comme chez les mammifères, ces conduits sont devenus inutiles à la fonction urinaire grâce à la croissance, effectuée entre temps, de l'uretère et du rein définitifs (1).

(1) Le rôle des cordons épithéliaux provenant du corps de Wolff (épithélium des corpuscules de Malpighi, des tubes urinaires) est encore discuté. On admet généralement, depuis BALBIANI (*Leçons sur la génération des vertébrés*, Paris, 1879), qu'ils ne prennent pas part à la constitution des tubes séminifères, et qu'ils fournissent seulement le système des canaux excréteurs. WALDEYER professait autrefois (*loc. cit.*, 1870) que les cordons émanés du corps de Wolff fournissent tous les éléments des tubes séminifères. Beaucoup d'auteurs font provenir les ovules mâles de l'épithélium germinatif, et les cellules épithéliales des cordons wolffiens (MAX BRAUN, *Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien, Arbeit. aus dem zool.-zoot. Institut in Würz-*

Au fur et à mesure que les testicules acquièrent leur constitution définitive, grâce à l'union de la majeure partie du corps de Wolff (canaux droits, réseau de Haller, épидидyme) avec la glande génitale proprement dite (tubes séminifères), ils quittent la région lombaire où ils se sont formés et se pédiculisent en soulevant devant eux le péritoine. Par des phénomènes de croissance inégale sur lesquels nous n'avons pas à insister ici, ils subissent peu à peu une véritable *migration* et ils se trouvent finalement à la naissance (chez l'Homme en particulier) fixés au fond des bourses, en dehors de l'abdomen, dans le diverticule vaginal de la cavité péritonéale.

Revenons maintenant à l'histogénèse des tubes séminifères. Depuis le commencement de la période d'organogénèse, les divers éléments constituants du testicule se sont peu à peu formés. Il persiste dans les tubes séminifères deux formes cellulaires, les ovules mâles et les cellules épithéliales, jusque pendant les premières semaines ou les premiers mois de la vie extra-utérine. A un moment donné, l'état de repos relatif dans lequel sont restées les cellules séminales fait place à une phase d'activité. Les ovules mâles et les cellules épithéliales prolifèrent activement. Puis les ovules mâles disparaissent complètement des tubes séminifères, soit qu'ils aient donné naissance à des cellules épithéliales, soit qu'ils aient simplement dégénéré et que leur race se soit éteinte. Dès lors, on ne trouve plus dans les tubes séminifères, dont la lumière est devenue très nette, qu'une seule espèce de cellules; cette espèce donnera naissance à toutes les formes cellulaires du testicule adulte. L'*unification cellulaire* marque la fin de la période de développement. La glande va commencer à fonctionner (1).

burg, IV, 1877, et, après lui, plusieurs observateurs); cette opinion est encore enseignée par TOURNEUX (*Précis d'embryologie humaine*, Paris 1898).

Chez un grand nombre de vertébrés (amphioxus, cyclostomes, ganoïdes, téléostéens), le testicule se développe sans aucune participation du rein primitif. Chez les plagiostomes (SEMPER, *loc. cit.*), et même les amphibiens, on est d'accord pour dire que les cordons wolffiens ne fournissent que les canaux excréteurs. Le désaccord n'existe que pour les amniotes (reptiles, oiseaux, mammifères). Cette question, sur laquelle nous ne pouvons insister, est bien mise au point dans la revue générale de BORN (*Die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen*, in *Ergebnisse der Anat. u. Entwickl.* de Merkel et Bonnet, t. IV, 1894).

(1) La signification de ces grosses cellules auxquelles nous avons conservé la dénomination purement morphologique d'*ovules mâles*, est restée jusqu'à présent très obscure. Leur ressemblance et leur origine vraisemblablement commune avec les cellules devenant ovules si la glande devient l'ovaire, les ont fait considérer par la plupart des auteurs comme les cellules souches des cellules de la lignée séminale du tube séminifère adulte. Puisque les ovules primordiaux de l'ovaire embryonnaire deviennent, comme nous le verrons, les ovules définitifs ou sont la souche de ces derniers, il était logique de penser que les ovules primordiaux du testicule embryonnaire sont aussi la souche des spermatozoïdes. Dans cette hypothèse, les cellules épithéliales du

Période de préspermatogénèse. — Les cellules épithéliales qui, jusque-là, formaient un revêtement unistratifié, se multiplient activement, toujours par karyokinèse, en donnant des juxtapositions et des superpositions de cellules nouvelles : de sorte que l'épithélium séminal devient multistratifié. Tout contre la membrane propre du tube, nous trouvons une première couche formée de deux types de cellules. Les unes, petites, à noyau fortement coloré, montrent des signes d'activité cinétique ; elles correspondent aux *spermatogonies* du testicule adulte. Les autres remarquables par le nucléole volumineux dont est pourvu leur noyau, sont au repos mitosique absolu et correspondent aux *cellules de Sertoli*. Une deuxième assise cellulaire est formée de grosses cellules qui correspondent aux *spermatocytes*. Enfin, de ci de là, on rencontre, bordant la lumière des tubes, des groupes de petites cellules résultant de la division des spermatocytes, et qui correspondent aux *spermatides*. Nulle part, dans le testicule à cette période, on ne trouve de spermatozoïdes. La lumière des tubes est occupée par des débris de cellules provenant de la dégénérescence des formes cellulaires que nous venons d'énumérer. Ainsi l'épithélium séminal fonctionne, comme nous verrons qu'il fonctionne chez l'adulte. Mais les spermatides, dernier terme des multiplications cellulaires successives, sont caduques ; leur transformation en spermatozoïdes n'a pas lieu ou bien elle est à peine ébauchée. Divers modes de dégénérescence frappent ces cellules avant qu'elles aient achevé leur évolution. On est en présence d'un essai de spermatogénèse, d'une spermatogénèse abortive. PRENANT (1887) qui a découvert et bien étudié ces remar-

tube séminifère embryonnaire deviendraient les cellules de Sertoli. Ainsi s'expliquerait simplement le dimorphisme cellulaire du tube séminifère embryonnaire et adulte. La cellule épithéliale, et, plus tard, la cellule de Sertoli représenteraient donc l'*élément accessoire* du testicule.

Cette théorie séduisante est défendue par la plupart des auteurs et, en particulier, par LA VALETTE SAINT-GEORGES, BENDA, HERMANN. Mais BALBIANI (*Leçons sur la génération des vertébrés*, Paris, 1879), et surtout PRENANT (thèse de Nancy, 1887), ont vu que les ovules mâles disparaissent du testicule fœtal purement et simplement par dégénérescence. Quelquefois même on peut observer, comme l'a fait PRENANT, l'*unification cellulaire véritable* du tube séminifère de l'animal jeune avant la phase de préspermatogénèse.

Les tubes séminifères ne contiennent alors plus que des cellules épithéliales. Ce fait est, il est vrai, assez rare, à cause de l'empiètement habituel des transformations cellulaires préspermatogénétiques sur la phase d'unification. Tout récemment enfin, BOUIN (thèse de Nancy, 1897) a étudié les phénomènes de dégénérescence cellulaire que présentent les ovules mâles au moment de leur disparition.

Il convient donc pour le moment, et c'est ce que nous avons fait, de se ranger à l'opinion de PRENANT (Sur la signification de la cellule accessoire du testicule, etc., *Journal de l'Anat. et de la Phys.*, 1892), d'après laquelle les cellules dites épithéliales du tube séminifère embryonnaire fournissent à elles seules toutes les cellules contenues dans le tube séminifère adulte, aussi bien les cellules de la lignée séminale que les cellules de Sertoli.

quables phénomènes dont le testicule impubère est le siège, les groupe sous le nom de *préspermatogénèse*. Dans la nomenclature la plus usitée pour désigner les formes cellulaires de l'épithélium séminal, il y a lieu d'attribuer aux formes préspermatogénétiques les noms de *préspermatogonies*, *préspermatocytes*, *préspermatides* (1). BOUIN (1897) a repris récemment l'étude cytologique des formes cellulaires dégénératives de la préspermatogénèse; nous renvoyons pour plus de détails à son excellent travail.

Cette période de l'évolution du testicule prend fin avec l'apparition des premiers spermatozoïdes. Il est difficile de préciser l'époque à laquelle se produit cette transition. Elle a lieu à la *puberté*, au moment où l'individu mâle a acquis l'ensemble des aptitudes reproductrices, dont la formation de spermatozoïdes par l'épithélium séminal est la plus essentielle.

Étudions maintenant en détail le testicule adulte et la spermatogénèse.

§ 2. — TOPOGRAPHIE HISTOLOGIQUE DU TESTICULE

Le testicule d'un mammifère, celui de l'Homme, par exemple, est constitué par un grand nombre de tubes très longs, enroulés et pelotonnés, à l'intérieur desquels l'épithélium séminal produit les spermatozoïdes; ce sont les *tubes séminifères*. Ces tubes se réunissent par groupes de trois ou quatre en un canal excréteur commun, le *tube droit*, et chaque groupe constitue un *lobule*. Le testicule est donc composé d'un grand nombre de lobules individualisés chacun par un canal excréteur. Les tubes droits, très courts, confluent vers le hile de l'organe en un réseau, le *réseau de Haller*. De ce réseau partent des *vaisseaux efférents* au nombre de 10 à 15, qui sortent du testicule et vont se jeter séparément dans le *canal de l'épididyme*. Les vaisseaux efférents, sinueux, pelotonnés sur eux-mêmes, constituent la majeure partie de la *tête* de l'épididyme: la partie terminale ou *queue* de cet organe étant formée par les flexuosités du canal épididymaire. Ce dernier devient ensuite rectiligne et, rejoignant les autres éléments du cordon spermatique, il prend le nom de *canal déférent*.

Le testicule, comprenant les lobules sécréteurs et la partie initiale des voies d'excrétion, est limité par une capsule fibreuse, l'*albuginée*. L'albuginée testiculaire, de même que la capsule fibreuse plus mince

(1) PRENANT (1887) avait adopté la nomenclature de SERTOLI, d'après laquelle spermatogonie = cellule germinative, spermatocyte = cellule séminifère, spermatide = nématoblaste; et il l'avait étendue aux termes de la préspermatogénèse.

qui enveloppe l'épididyme, est revêtue d'une couche endothéliale qui représente le feuillet viscéral de la *séreuse vaginale*, diverticule du péritoine.

En faisant macérer le testicule et l'épididyme dans de l'eau faiblement acidulée qui gonfle le tissu conjonctif, ou bien en le faisant bouillir dans l'eau puis en achevant délicatement la dissection, on peut, à l'exemple des anciens anatomistes, isoler les lobules, dégager les tubes séminifères et excréteurs, les dérouler, etc. Chez certains animaux, tels que le Rat, les tubes séminifères sont gros, lâchement unis par un tissu conjonctif rudimentaire. On les distingue aisément à l'œil nu sous l'albuginée transparente et, après avoir incisé cette membrane, il est facile de les dissocier (1). Chez l'Homme et les mammifères supérieurs, on peut constater que les tubes séminifères présentent des ramifications, des bourgeons latéraux en culs-de-sac, des anastomoses entre les tubes d'un même lobule et même entre les tubes de lobules voisins.

La topographie des diverses parties constituantes de l'organe est facile à déterminer sur des coupes totales faites dans différents plans et examinées sous un faible grossissement. On voit alors que les lobules sont séparés les uns des autres par des espaces conjonctifs plus larges que ceux qui séparent les tubes d'un même lobule; que ces lobules, généralement cunéiformes, ont leur sommet adjacent à un noyau de tissu fibreux appelé le *corps d'Highmore*. Le corps d'Highmore est véritablement le hile du testicule. C'est à son niveau, au point de contact entre le testicule et la tête de l'épididyme, que les vaisseaux efférents spermatiques quittent la glande. C'est là que pénètrent les artères et que prennent issue la plupart des veines et des lymphatiques. De ce point, le corps fibreux d'Highmore s'enfonce dans le testicule, soit en restant adjacent à son bord épидидymaire (Homme), soit en gagnant le centre de l'organe (Chiên et la plupart des petits mammifères). Dans le corps d'Highmore sont logés les tubes droits et le réseau de Haller. De sa périphérie partent les cloisons conjonctives, qui séparent les lobules et vont rejoindre l'albuginée.

Etudions maintenant, en détail et isolément, chacun des éléments constituants de la glande génitale mâle : tubes séminifères, squelette fibreux, tissu conjonctif lâche, vaisseaux sanguins et lymphatiques, nerfs, canaux excréteurs.

(1) Cette dissociation est d'autant plus facile que, chez le Rat, les tubes séminifères sont relativement peu pelotonnés. Sur une coupe perpendiculaire à l'axe du testicule, tous les tubes sont sectionnés en travers; sur une coupe longitudinale, ils sont sectionnés en long ou bien obliquement.

§ 3. — LE TUBE SÉMINIFÈRE, L'ÉPITHÉLIUM SÉMINAL ET LA SPERMATOGÉNÈSE.

Sur une coupe de testicule de mammifère, les tubes séminifères apparaissent sectionnés dans tous les sens et, si la coupe est un peu épaisse, on les voit repliés sur eux-mêmes et on peut suivre plus ou moins loin leurs circonvolutions. Chez l'Homme adulte, leur diamètre moyen est de 0^{mm}15 à 0^{mm}20.

Le tube séminifère est constitué par une membrane d'enveloppe à la surface interne de laquelle est disposé l'épithélium séminal.

La membrane propre du tube séminifère. — La *membrane d'enveloppe* a une épaisseur variable; chez l'Homme adulte sain, elle mesure 0^{mm}005. Vue sur une coupe mince exactement transversale et colorée, elle apparaît constituée par plusieurs couches concentriques lamelleuses, dans l'intervalle desquelles se trouvent des noyaux aplatis. Lorsqu'on examine cette membrane étalée à plat, dissociée et séparée de l'épithélium séminal, les lamelles semées de noyaux ovalaires plats qui la constituent paraissent homogènes. On peut très aisément imprégner au nitrate d'argent les tubes séminifères, et le meilleur procédé consiste à faire dans le testicule frais une injection interstitielle de mélange osmio-picro-argentique. On met ainsi en évidence à la surface des tubes un très remarquable dessin endothéliiforme connu depuis fort longtemps, mais diversement interprété. A l'époque où l'on confondait les simples espaces du tissu conjonctif avec les canaux lymphatiques vrais, on crut que ce dessin endothéliiforme correspondait à un endothélium lymphatique tapissant la surface des tubes (TOMMASI, 1863, Hrs; 1863, KÖLLIKER, MIHALKOWICZ, 1873, MALASSEZ, 1876) : aujourd'hui cette opinion n'est plus soutenable. On pensa ensuite que ce dessin tantôt simple, tantôt correspondant à plusieurs plans superposés et anastomosés, appartenait à des cellules fixes du tissu conjonctif situées entre les lamelles concentriques de la membrane d'enveloppe, cellules soudées entre elles par leurs bords à la manière d'un endothélium (GERSTER, 1877, TOURNEUX et HERRMANN, 1886, etc.).

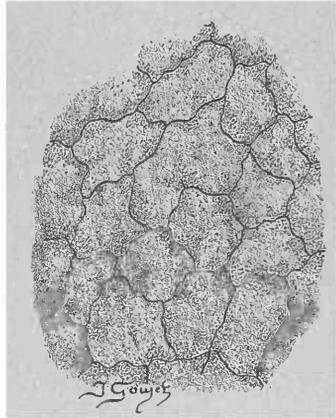


FIG. 967. — Testicule de Cobaye adulte. Surface d'un tube séminifère. Imprégnation au liquide picro-osmio-argentique. (D'après CL. REGAUD.)

Le dessin endothéliiforme est simple, la réduction de l'argent n'ayant pas été complète.

Cette seconde opinion était d'autant plus admissible que les cellules fixes du tissu conjonctif sont parfaitement capables de s'agencer en plans endothéliaux; il en est ainsi notamment dans la gaine de Henle des nerfs et dans les plans endothéliformes emboîtés les uns dans les autres des corpuscules de Pacini. Mais il résulte de recherches récentes (CL. REGAUD, 1897) que les dessins endothéliformes produits par le

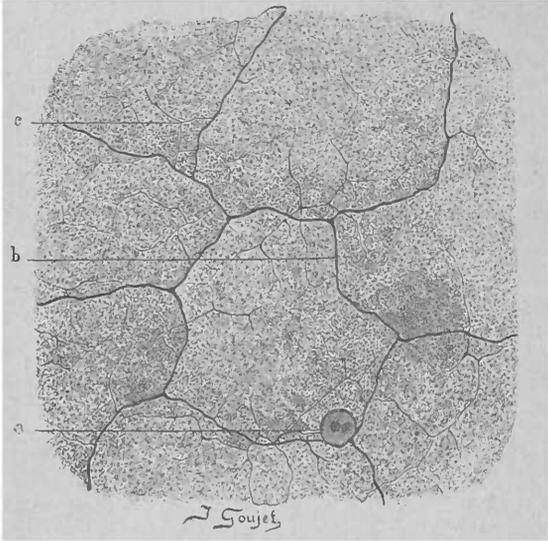


FIG. 968. — Testicule de Cobaye adulte. Surface d'un tube séminifère. — Imprégnation au liquide picromsio-argentique; exposition prolongée à la lumière. Coupe conservée dans l'essence de girofle. (D'après CL. REGAUD.)

Le protoplasma des cellules est granuleux. On voit un premier plan endothéliforme superficiel, formé de figures polygonales à côtés un peu sinueux. Des lignes de ces polygones partent d'autres lignes plus fines qui forment dans un plan plus profond un dessin très irrégulier. Beaucoup de ces lignes se terminent librement; — *a*, leucocyte (?) engagé dans la couche marginale de l'épithélium séminal; — *b*, lignes du dessin superficiel; — *c*, lignes du dessin profond.

les endothéliums, jamais on ne peut voir le dessin endothéliforme de la surface des tubes se continuer avec l'endothélium des capillaires lymphatiques. Il fait, au contraire, partie intégrante du tube dont il reste inséparable.

La configuration même du dessin endothéliforme est très différente de celle de l'endothélium lymphatique, et varie beaucoup chez les divers mammifères. De plus, ce dessin est tantôt simple (fig. 967), tantôt multiple (fig. 968). Il est simple lorsque l'imprégnation a été superficielle et que la préparation n'a pas été exposée à la lumière;

nitrate d'argent à la surface des tubes séminifères ne sont pas situés dans la membrane d'enveloppe. Ils dépendent de l'épithélium séminal, et sont dus à la réduction du sel d'argent au niveau des interlignes des cellules de cet épithélium.

Voici les principaux arguments sur lesquels s'appuie cette opinion. Sur une coupe d'un testicule — tel que celui du Bêlier, où les vaisseaux lymphatiques inter-tubulaires sont abondants — que l'on a injecté inters-tituellement avec un mélange de nitrate d'argent, d'acide osmique et d'acide picrique de façon à mettre en évidence

mais lorsque l'imprégnation a été profonde ou que la préparation a été exposée à la lumière diffuse, on voit au-dessous du dessin superficiel dont les lignes sont bien marquées, un dessin profond, aux lignes irrégulières, granuleuses, se terminant librement ou se raccordant à celles du premier. Dans les testicules pathologiques, lorsque la membrane du tube est épaissie, il devient facile de voir, sur des coupes exactement transversales de tubes séminifères, que le dessin endothéliforme est situé en dedans de la membrane propre.

Enfin, tous les doutes sont levés par l'inspection d'une coupe de testicule imprégnée par la méthode de Golgi-Cajal (fig. 969). Sur un tube séminifère dont les cellules épithéliales ont subi l'imprégnation, on

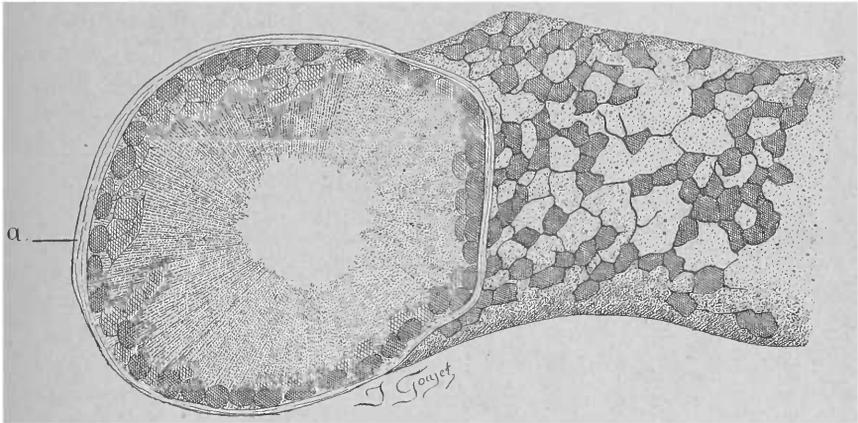


Fig. 969. — Testicule de Bélier. Tube séminifère. Imprégnation chromo-argentique rapide par la méthode de Golgi-Cajal. (D'après CL. REGAUD.)

Le tube est vu en section exactement transversale (à gauche), et par sa surface externe (à droite). — *a*, membrane propre. Les cellules teintées par le chromate d'argent appartiennent à l'épithélium séminal et correspondent au dessin endothéliforme de la surface.

voit aisément que les cellules imprégnées correspondent exactement aux contours dessinés en noir par l'argent à la surface des tubes. Le dessin endothéliforme ne correspond donc ni à un endothélium lymphatique extérieur à la membrane propre, ni à un ou plusieurs plans de cellules conjonctives soudées contenus dans son épaisseur, mais bien à la base d'implantation des cellules les plus externes de l'épithélium séminal, c'est-à-dire aux cellules de Sertoli et aux spermatogonies.

En résumé, la membrane d'enveloppe des tubes séminifères est constituée simplement par des lamelles concentriques de substance fondamentale du tissu conjonctif, dans l'intervalle desquelles prennent place des cellules fixes de ce tissu. C'est là une des modalités du tissu fibreux gainant.

Ajoutons qu'il ne paraît pas exister chez l'Homme adulte sain de membrane vitrée, distincte de la lamelle la plus interne de la membrane d'enveloppe.

L'épithélium séminal. Son dualisme cellulaire apparent. — A l'intérieur du tube séminifère se trouve l'*épithélium séminal*. Cet épithélium se compose de plusieurs couches de cellules dissemblables. Tout contre la membrane propre du tube, on trouve côte à côte deux formes de cellules. Les unes ne montrent jamais de figures de karyokinèse ; elles ne semblent pas participer immédiatement à la genèse des spermatozoïdes : ce sont les *cellules de Sertoli*. Les autres, placées dans l'intervalle des précédentes, sont au contraire la souche de plusieurs générations cellulaires dont la dernière se transforme en spermatozoïdes : ce sont les *spermatogonies*. Les spermatogonies et les générations cellulaires qui en sont issues sont quelquefois englobées sous la dénomination de *cellules de la lignée séminale*, par opposition aux cellules de Sertoli qui seraient des éléments stériles. Il y aurait ainsi deux espèces cellulaires distinctes dans le tube séminifère : nous n'admettons que provisoirement cette distinction. De la surface libre de l'épithélium séminal se détachent les spermatozoïdes mûrs qui parcourent ensuite toute la longueur des voies d'excrétion. Depuis la spermatogonie jusqu'au spermatozoïde, l'élément séminal passe par une série compliquée de générations cellulaires et de métamorphoses qui constituent la *spermatogénèse*.

Schéma généalogique de la spermatogénèse. — La spermatogénèse peut être réduite en dernière analyse et en la dégageant des détails qui en compliquent l'étude, à un schéma très simple. Prenons une spermatogonie quelconque et suivons toute sa descendance. L'histoire généalogique de sa lignée cellulaire peut être décomposée en trois phases très distinctes. Dans la première, la spermatogonie se multiplie et donne naissance à des cellules semblables à elle-même, c'est-à-dire à de nouvelles spermatogonies : c'est la *phase de multiplication homœotypique* (FLEMMING), ou de *divisions équationnelles* (WEISMANN). A un moment donné, les spermatogonies issues en nombre indéterminé de celle que nous avons prise comme point de départ, et jusque-là appliquées contre la membrane propre, augmentent peu à peu de volume. Poussées par une génération cellulaire nouvelle, elles quittent leur situation périphérique, et on les trouve vers le milieu de la hauteur de l'épithélium séminal à l'état de cellules de plus en plus grosses, les *spermatocytes*. En même temps qu'ils s'accroissent, les spermatocytes se préparent à la mitose (1). A un moment donné, chacun d'eux se divise en deux cellules filles ; puis chacune de ces

(1) C'est pourquoi il n'y a pas lieu de séparer la phase d'accroissement de la phase de divisions réductionnelles, l'une et l'autre étant ici simultanées.

cellules-filles donne deux nouvelles cellules (petites-filles des spermatocytes). Cette double division donne naissance à une nouvelle génération cellulaire, les *spermatides*, qui occupent les couches superficielles de l'épithélium séminal. On admet qu'au cours de la double division des spermatocytes, il se fait une réduction de moitié dans le nombre spécifique des chromosomes et la quantité de chromatine de chacune des quatre spermatides issues d'un spermatocyte (1). Par cette *réduction chromatique*, les spermatides diffèrent essentiellement des spermatocytes : aussi la phase précédente de la spermatogénèse est-elle appelée *phase d'accroissement et de multiplication hétérotypique* (FLEMMING) ou de *divisions réductionnelles* (WEISSMANN). Les spermatides sont la dernière génération cellulaire. Chacune d'elles va maintenant se transformer en un spermatozoïde : c'est la *phase de métamorphose*, qui se termine avec la mise en liberté des spermatozoïdes. Ceux-ci, comme des fruits mûrs, se détachent de la surface de l'épithélium séminal, prêts à être éliminés.

D'après ce qui précède, il est clair qu'il n'y a pas de spermatides mûrissant isolément, de spermatozoïdes se détachant un par un de l'épithélium séminal. Les spermatides sont toujours des cellules jumelles ; elles naissent, évoluent en spermatozoïdes ; et ceux-ci se détachent par *groupes isogéniques*, tous à la fois dans chaque groupe.

Pendant que les cellules de la lignée séminale se multiplient et se transforment dans les différentes couches de l'épithélium, les *cellules de Sertoli*, placées de distance en distance entre les spermatogonies contre la membrane propre du tube, sont au contraire au repos. Mais, au moment où a lieu la transformation des spermatides, chaque cellule de Sertoli *semble* (2) unie, par un prolongement protoplasmique, avec un groupe isogénique de spermatozoïdes en voie de maturation. De cette union apparente, tardive, résulte l'image bien connue sous le nom de *spermatoblaste* (VON EBNER) ou de *spermatophore*. Ultérieurement les spermatozoïdes redeviennent libres.

Telle est la destinée des cellules issues d'une spermatogonie. Nous entrerons bientôt dans l'étude des nombreux détails du processus spermatogénétique. Abstraction faite de la signification exacte de la cellule de Sertoli qui appelle d'ores et déjà la discussion, ce processus

(1) Rappelons ici qu'en ce qui concerne les mammifères, le mécanisme de la réduction chromatique, et même le nombre exact des divisions réductionnelles sont très mal connus. Ce n'est que par une généralisation dont la légitimité est même discutable, qu'on étend à ces animaux les notions tirées d'animaux inférieurs.

(2) Nous employons ici, à propos de l'union entre les cellules de Sertoli et les spermatozoïdes, la forme dubitative, parce que nous faisons ici l'exposé d'une doctrine classique, que nous discuterons plus loin, et que, pour le dire de suite, nous rejetons complètement.

est simple. Et cependant, si, partant du tableau très exact d'ailleurs que nous venons d'esquisser, on vient à examiner une coupe d'un testicule de mammifère en activité de spermatogénèse, l'œil le plus exercé ne reconnaît de prime abord rien de ce tableau, et reçoit l'impression d'une inextricable confusion.

Les tubes séminifères, en effet, coupés les uns obliquement, les autres transversalement, présentent tous un *arrangement différent* des diverses formes cellulaires qui constituent par leur ensemble l'épithélium séminal. Nulle part le schéma de la spermatogénèse ne se montre complet; pour le rétablir dans sa continuité, il faut chercher dans un grand nombre de tubes ses stades disséminés.

Variété des figures de la spermatogénèse. Onde spermatogénétique. Continuité de la spermatogénèse. — Cette diversité d'aspects des tubes séminifères, et l'apparente complexité qui en résulte, tiennent à trois causes : 1° *le processus spermatogénétique est continu dans toute la hauteur de l'épithélium séminal*. Plusieurs générations peuvent évoluer simultanément suivant un même rayon du tube séminifère (coupé transversalement et comparé à un cercle). Des familles cellulaires en nombre variable, représentées chacune par une phase différente de la spermatogénèse, se poussent les unes les autres depuis la profondeur jusqu'à la surface de l'épithélium séminal. Ainsi (fig. 971), tandis qu'on trouve à la surface de l'épithélium des spermatozoïdes mûrs déjà libres, on voit au-dessous d'eux des spermatides nouvellement nées; au-dessous de celles-ci sont des spermatocytes au début de leur croissance; enfin, tout contre la membrane propre prennent place des spermatogonies. En second lieu, *des groupes isogéniques d'âge différent alternent régulièrement sur toute la circonférence d'un tube séminifère*. Ainsi (fig. 970) on peut voir des groupes isogéniques colonnaires de spermatides alterner avec des groupes isogéniques fasciculés de spermatozoïdes; ou bien (fig. 973 et 974) des spermatocytes alterner avec des groupes isogéniques de spermatozoïdes. Les cellules nouvellement nées, non seulement repoussent vers la lumière du tube les générations précédentes; mais encore elles compriment latéralement les groupes isogéniques de spermatides ou de spermatozoïdes qui évoluent sur place, à l'endroit où ils sont nés. La disposition fasciculée ou colonnaire des groupes isogéniques résulte de leur compression latérale par des générations cellulaires nouvelles, et de l'allongement considérable des spermatides pendant leur métamorphose. *Enfin la spermatogénèse se poursuit le long de chaque tube séminifère à la manière d'une onde*, avec la succession régulière de ses diverses phases : de sorte que, sur une certaine longueur (qui est celle de l'onde spermatogénétique), les sections transversales du tube présentent des aspects différents passant de l'un à l'autre par une traq-

sition insensible. Il s'ensuit que sur une coupe de testicule, les tubes séminifères, vus en section transversale ou oblique, présentent un nombre considérable d'aspects différents. VON EBNER (1888) a montré que la longueur de l'onde, c'est-à-dire la distance qui sépare sur un tube deux phases identiques, est égale chez le Rat à 32 millimètres.

La continuité du processus spermatogénétique et sa progression sous forme d'ondes le long des tubes séminifères, expliquent la diversité d'aspect que présente une coupe d'un testicule actif de mammifère. Il en résulte que la production des spermatozoïdes ne subit aucun temps d'arrêt. A ce point de vue, les animaux diffèrent les uns des autres. Chez un petit nombre, aptes en tout temps à la reproduction, la spermatogénèse est continue dans toutes les parties du testicule : l'Homme et quelques mammifères sont dans ce cas.

Mais, chez la plupart, cette fonction subit des variations périodiques d'activité plus ou moins marquées ; la mise en liberté des spermatozoïdes mûrs n'a lieu qu'à des intervalles plus ou moins éloignés, et il en résulte une grande diversité dans la répartition topographique des

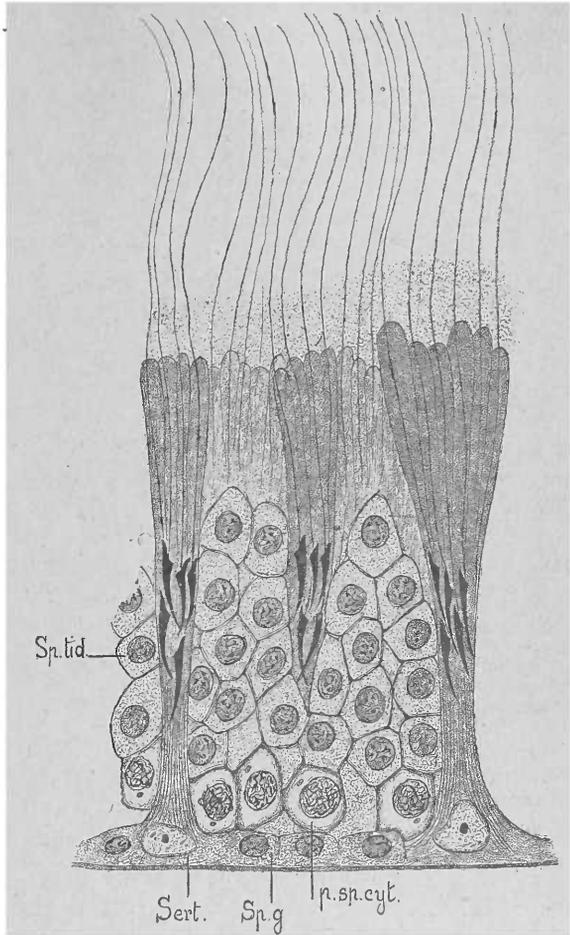


FIG. 970. — Spermatogénèse du Rat ; 1^{re} figure, d'après V. LENHOSSÉK.

Sert., cellule de Sertoli ; — *sp.g.*, spermatogonie ; — *p.sp.cyt.*, petits spermatocytes ; — *sp.tid.*, spermatides.

Cette figure, et les sept suivantes, empruntées à LENHOSSÉK, ont été dessinées d'après des préparations fixées au sublimé et colorées à l'hématoxyline ferrique.

formes cellulaires de la lignée séminale. Les phases du processus sont néanmoins toujours les mêmes et se succèdent dans le même ordre. Les phénomènes cellulaires, dans ce qu'ils ont d'essentiel, sont semblables.

De tous les mammifères, c'est le Rat qui a le plus souvent servi d'objet d'étude pour la spermatogénèse ; c'est chez lui qu'elle est le mieux connue dans ses plus fins détails. C'est donc la spermatogénèse du Rat que nous produirons ici comme exemple.

Topographie de la spermatogénèse chez le Rat. — Choisissons donc un certain nombre de coupes transversales d'un tube séminifère de Rat, intéressant en autant de points différents l'onde spermatogénétique. Nous aurons ainsi, à la condition que les coupes soient convenablement espacées, autant de combinaisons cellulaires différentes que de coupes. Comme le fait remarquer v. LENHOSSÉK (1898), cinq coupes bien choisies sur le trajet de l'onde sont nécessaires, mais suffisent. Elles représentent les combinaisons types, dont les intermédiaires sont faciles à comprendre. Ces cinq figures serviront, par conséquent, à nous orienter sur une coupe de testicule intéressant un nombre quelconque de tubes.

Sur la première figure (fig. 970), les spermatogonies forment tout contre la membrane propre du tube une couche de petites cellules entre lesquelles prennent place de distance en distance les cellules de Sertoli. Chaque cellule de Sertoli se prolonge radiairement dans toute la hauteur de l'épithélium séminal et semble porter, implantés sur son extrémité, un faisceau isogénique de spermatozoïdes presque mûrs. Rappelons que cet assemblage porte le nom de *spermatophore*. Ces spermatozoïdes ont une tête crochue caractéristique, dont la pointe est dirigée vers la périphérie. Le corps de chaque spermatozoïde pend comme un lobe étroit et allongé, digitiforme, vers la lumière du canal. Les queues des spermatozoïdes s'échappent de l'extrémité centrale des lobes et, toutes parallèles entre elles, forment un tourbillon élégant. Au-dessus des spermatogonies, on voit une rangée unique de spermatocytes dont le noyau est au stade spirème de la karyokinèse. Enfin, au-dessus des spermatocytes se trouvent plusieurs rangées de spermatides très serrées les unes contre les autres, polyédriques, avec un noyau petit, rond et clair, et une ébaûche de filament axile, rudiment de la queue, visible sur la plupart (mais non représenté sur la figure 970).

La deuxième figure (fig. 971) est caractérisée par la disparition des spermatophores. Les spermatozoïdes mis en liberté forment une couche régulière qui limite la lumière du tube. Au-dessous d'eux se trouve une *couche de détritits cellulaires*, parsemée de grains fortement chromophiles. Ces détritits résultent de la désintégration d'une partie du protoplasma des spermatides, et de la désagrégation des spermatophores. La disparition des prolongements des cellules de Sertoli a simplifié

l'arrangement des couches cellulaires. Les spermatogonies forment une assise régulière entremêlée de cellules de Sertoli. Les spermato-cytes ont un peu grossi depuis le stade précédent. Les spermatides montrent à leur intérieur d'importantes métamorphoses que nous étudierons plus loin en détail. Cette étape de la spermatogénèse est

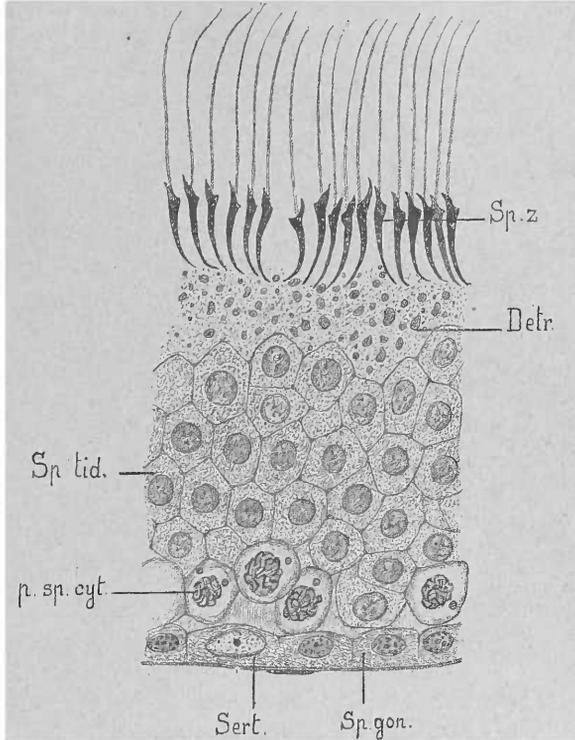


FIG. 971. — Spermatogénèse du Rat, 2^e figure d'après V. LENHOSSÉK.

Sert., cellule de Sertoli; — *sp. gon.*, spermatogonie; — *p. sp. cyt.*, petits spermatoocytes; — *sp. tid.*, spermatides; — *détr.*, couche de débris; — *sp. z.*, spermatozoïdes.

celle qui occupe la plus grande longueur de l'onde spermatogénétique (V. EBNER, 1888); aussi, est-ce la combinaison cellulaire qui vient d'être décrite que l'on rencontre le plus communément sur les préparations.

Sur la troisième figure (fig. 972), les spermatozoïdes de la combinaison précédente sont agglomérés en une pelote qui occupe l'axe du tube et ne sont pas représentés. Les spermatides continuent à se transformer : le filament axile est déjà long et le noyau a émigré vers le pôle pariétal de la cellule. Les cellules de Sertoli possèdent de nouveau leur prolongement, et les spermatides ne vont pas tarder à y être englo-

bées. Les spermatocytes ont encore grossi; leur noyau est au stade spirème lâche. Les spermatogonies sont peu modifiées.

Dans la quatrième figure (fig. 973), on ne voit plus de spermatides : elles se sont toutes transformées en spermatozoïdes, et ceux-ci, en voie de maturation, semblent greffés sur les cellules de Sertoli (*spermatophore*). Les spermatocytes sont devenus de très grosses cellules, étirées perpendiculairement à la membrane du tube; leur noyau a déjà

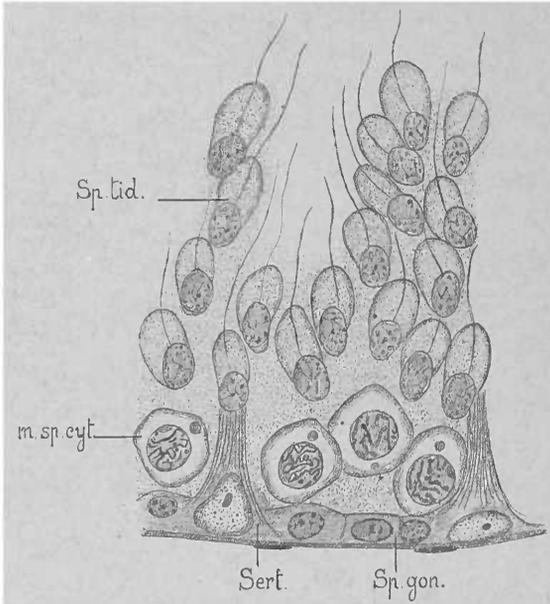


FIG. 972. — Spermatogénèse du Rat, 3^e figure, d'après v. LENHOSSÉK.

Sert, cellule de Sertoli; — sp. gon, spermatogonie; — m. sp. cyt, moyens spermatocytes; — sp. tid, spermatides.

segmenté sa chromatine en chromosomes annulaires distincts. Quant aux spermatogonies, elles commencent à se transformer en spermatocytes (*spermatogonies de transition*). Les parties basales des cellules de Sertoli, soudées entre elles, forment une mince couche protoplasmique continue entre les spermatogonies et la membrane propre.

La cinquième figure (fig. 974) montre les spermatocytes en train de se diviser mitotiquement. Les gros spermatocytes, qui ne sont autre chose que des spermatogonies considérablement augmentées de volume, donnent par division des cellules plus petites qu'eux, ou *spermatocytes de deuxième ordre*, appelées par v. LENHOSSÉK *cellules d'Ebner*. Ces cellules, après une phase de repos (1), entrent à leur tour en division

(1) S'il existe réellement, comme nous l'indiquons ici d'après LENHOSSÉK (1898),

et donnent des spermatides définitives encore plus petites. Les mitoses (ou figures de karyokinèse) de la première division sont naturellement plus volumineuses que celles de la seconde; les deux espèces ne sont jamais mêlées, mais on trouve communément côte à côte de

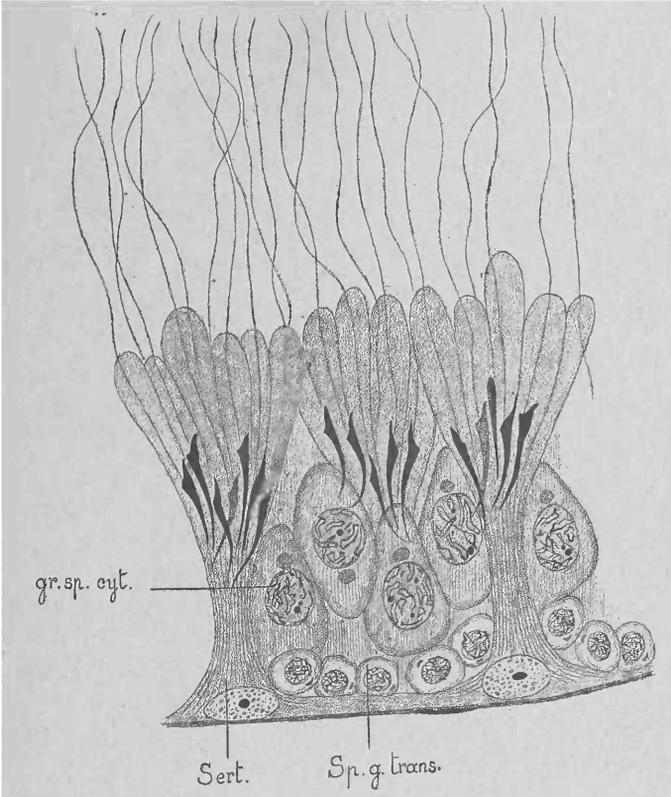


FIG. 973. — Spermatogénèse du Rat, 4^e figure, d'après LENHOSSÉK.

Sert., cellule de Sertoli; — *sp. g. trans.*, spermatogonie de transition; — *gr. sp. cyt.*, gros spermatocytes.

grosses mitoses et des cellules d'Ebner, ou bien de petites mitoses et des spermatides avec ou sans cellules d'Ebner. Les petites mitoses

une phase de repos entre la première et la deuxième division spermatocytaires, on doit se demander par quel mécanisme se fait la réduction chromatique, et s'il s'en fait une. La phase de repos semble, en théorie du moins, incompatible avec la réduction. Et, de fait, elle fait défaut par exemple chez l'*Ascaris*. D'ailleurs, et LENHOSSÉK lui-même le reconnaît, la cellule d'Ebner n'est peut-être pas un stade intermédiaire entre les divisions spermatocytaires. — On voit combien est obscure cette question de la réduction chromatique, et combien les généralisations en pareille matière sont prématurées.

sont plus rares que les grosses, soit parce qu'elles s'effectuent plus rapidement, soit parce que les cellules d'Ebner peuvent se changer en spermatides (v LENOSSÉK) ou même dégénérer sans passer par la deuxième mitose. Quoi qu'il en soit, la combinaison cellulaire, caractérisée par la karyokinèse des spermatocytes, est beaucoup plus rare que les précédentes sur les préparations. Sur cinquante-cinq

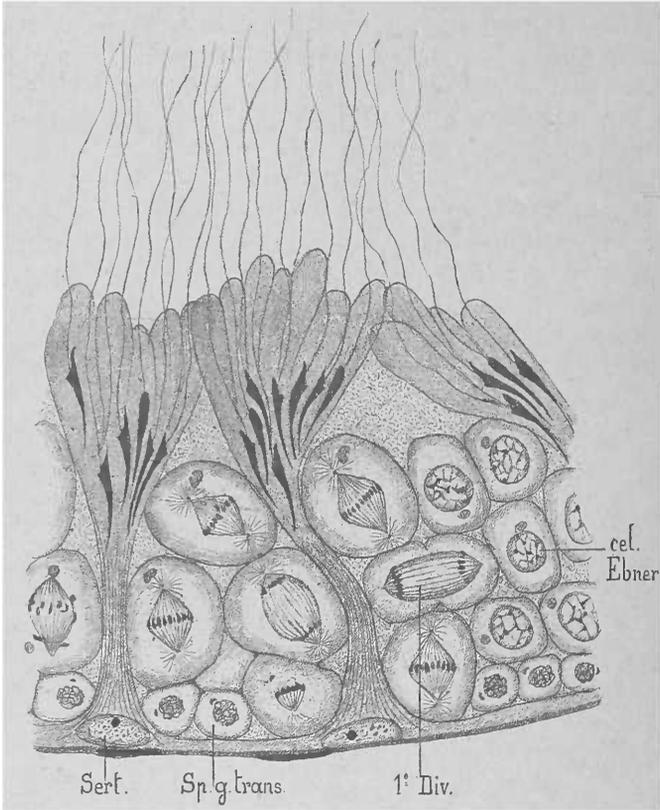


FIG. 974. — Spermatogénèse du Rat, 5^e figure, d'après LENOSSÉK.

Sert. cellule de Sertoli; — *sp. g. trans.* spermatogonie de transition; — *1^e div.*, première division spermatocytaire (grosses mitoses); — *cel. Ebner*, cellule d'Ebner.

sections de tubes séminifères, v. EBNER (1888) n'en trouve qu'une au stade mitotique; et encore les mitoses n'occupent jamais toute la circonférence du tube, mais seulement un ou plusieurs segments étroits. Il est donc probable que les mitoses s'accomplissent rapidement. Il est d'ailleurs évident que leur nombre est proportionnel à l'activité spermatogénétique de l'animal au moment où il a été tué.

Sauf la présence des mitoses, la cinquième combinaison cellulaire

ne présente aucune autre modification importante par rapport à la quatrième. Immédiatement après elle, revient la première et ainsi de suite.

D'après ces cinq figures qui représentent chacune une coupe transversale du tube séminifère en cinq points inégalement distants de l'onde spermatogénétique, il est facile de reconstituer le processus en partant de la spermatogonie pour aboutir au spermatozoïde. On retrouve ainsi le schéma général de la spermatogénèse donné plus haut. La spermatogonie typique, la spermatogonie de transition, le spermatocyte (petit, moyen, gros), la cellule d'Ebner, la spermatide, et enfin le spermatozoïde, sont autant d'étapes morphologiquement différentes par lesquelles passe la cellule séminale.

Pénétrons maintenant plus profondément dans la structure intime de ces formes cellulaires. La cellule séminale, dans ses formes diverses, est constituée par plusieurs organes intra-cellulaires : *noyau* avec sa charpente de linine, sa chromatine, ses nucléoles, son suc nucléaire, sa membrane, etc., *cytoplasma* avec ses centrosomes, son corps juxtanucléaire ou sphère, etc. Suivons analytiquement l'évolution de ces parties constituantes de la cellule au cours de la spermatogénèse (1).

(1) **TECHNIQUE.** — L'épithélium séminal est extrêmement altérable ; il est important de n'utiliser que des pièces absolument fraîches et très bien fixées.

Fixation. — Les fixateurs anciennement usités, tels que l'alcool, le liquide de Müller, etc., donnent de très mauvais résultats. Il faut employer les mélanges fixateurs de FLEMMING (fort) ou d'HERMANN, ou encore le sublimé récemment préconisé par LENHOSSÉK pour le testicule des mammifères. Lorsqu'on incise l'albuginée d'un testicule frais, le parenchyme fait hernie et il en résulte un certain degré de dislocation de l'épithélium séminal dans les tubes séminifères herniés. Cette dislocation, sans grand inconvénient quand on veut étudier la structure des cellules isolées, doit être complètement évitée lorsqu'on se propose de préciser les rapports des cellules et la topographie de l'épithélium. Il convient alors, le testicule étant intact, de pratiquer une injection interstitielle de liquide de FLEMMING ou d'HERMANN, d'attendre quelques instants, puis de couper l'organe en quatre portions que l'on fait aussitôt tomber dans le fixateur. Après quelques minutes de séjour, on peut découper chaque portion en fragments plus petits qu'on laisse se fixer pendant un ou deux jours. Après un lavage de quelques heures à l'eau courante, les fragments sont déshydratés progressivement par l'alcool, puis inclus dans la paraffine avec les précautions d'usage.

v. LENHOSSÉK (1898) emploie soit le sublimé simplement à saturation dans la solution de chlorure de sodium à 0,5 pour 100, soit un mélange du liquide précédent avec de l'alcool absolu et de l'acide acétique, suivant la formule :

Solution saturée de sublimé dans l'eau salée à 0,5 pour 100.	75 volumes
Alcool absolu.	25 —
Acide acétique	5 —

Dans les deux cas, il recommande de laisser tomber les fragments de la pièce fraîche dans le fixateur porté à la température de 35 degrés, et de laisser le tout à la même température, dans une étuve pendant vingt-quatre heures. Les fragments sont

Spermatogonies. — Les spermatogonies du Rat sont très petites. Elles sont généralement situées tout à fait au contact de la paroi propre du tube séminifère, et disposées sur une seule rangée. Ce n'est que lorsqu'elles commencent à se transformer en spermatocytes qu'elles s'écartent de la membrane propre, dont elles paraissent alors séparées par les expansions pédieuses aplaties des cellules de Sertoli. Leurs limites sont ordinairement peu distinctes, si peu même qu'elles semblent souvent fusionnées entre elles en une couche protoplasmique

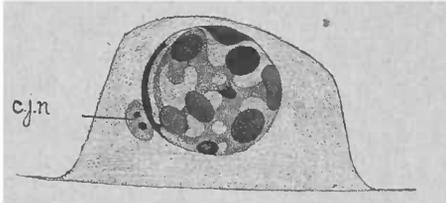


FIG. 975. — Spermatogonie du Rat, d'après LENHOSSÉK.

c.j.n. corps juxtanacléaire, avec un centrosome dédoublé.

continue et multinucléée. De distance en distance, sont intercalées parmi elles des cellules de Sertoli dont il est généralement facile de les distinguer. Leur noyau (fig. 975) est le plus souvent à l'état de repos ; mais on rencontre de ci de là, sur une préparation, quelques mitoses de spermatogonies (LENHOSSÉK). Au repos, le

noyau est petit, elliptique ou arrondi ; il se colore toujours fortement ; sa chromophilie et sa petitesse rendent son étude analytique difficile. La chromatine y est disposée en amas compacts à l'intérieur du noyau, et en croûtes appliquées à la surface de la membrane

ensuite lavés dans de l'alcool à 50 degrés iodé, qui facilite l'extraction du sublimé, puis déshydratés progressivement, etc.

Le mélange préconisé par BOUTIN (1897) :

Acide picrique (solution aqueuse saturée)	30 volumes
Formol à 40 0/0,	10 —
Acide acétique	2 —

nous a donné de bons résultats.

DISSOCIATIONS. — Le meilleur procédé consiste à faire macérer pendant un temps qui varie de quelques jours à quelques semaines, dans une solution aqueuse d'acide osmique à 1 pour 1000, de petits fragments préalablement fixés par l'acide osmique à 1 pour 100 ou le mélange de Flemming (méthode employée par PRENANT, 1887). On achève la dissociation en agitant les fragments dans un tube porté sur l'une des branches d'un diapason mû par un électro-aimant (méthode de BOVIER-LAPIERRE).

Colorations. — Après fixation par les mélanges osmiques, on obtient de très bonnes colorations par les méthodes de BENDA (safranine, *lichtgrün*), de FLEMMING (safranine, violet de gentiane, orange), etc. Après fixation par le sublimé, la méthode de HEIDENHAIN (hématoxyline à l'alun ferrique) et la coloration à l'hématéine, suivies d'une seconde coloration à l'éosine ou à l'érythroisine, donnent d'excellents résultats.

Les principales particularités de coloration des éléments de l'épithélium séminal sont indiquées dans le texte. Pour la description détaillée des méthodes, nous renvoyons aux ouvrages de technique histologique.

nucléaire. De minces trabécules relient ces amas et ces croûtes. Deux ou trois nucléoles sont reconnaissables à leur forme sphérique et à leurs électivités colorantes. Le protoplasma des spermatogonies est homogène. Dans quelques-unes de ces cellules au repos, chez le Rat, dans presque toutes chez le Chat (v. LENHOSSÉK, 1898), on trouve un corps sphérique ou elliptique, bien limité, adjacent au noyau et beaucoup plus petit que lui, jouissant d'affinités spéciales pour certaines matières colorantes, contenant en son milieu un centrosome unique ou dédoublé. Ce corps, que nous étudierons tout à l'heure en détail, est le *corps juxtanucléaire*, communément et improprement appelé « *Nebenkern* » ou *sphère*.

Les spermatogonies se reproduisent par des mitoses homœotypiques qui donnent des cellules-filles semblables aux cellules-mères et juxtaposées contre la membrane propre du tube. L'extrême petitesse des détails de ces mitoses rend leur étude très difficile chez le Rat et les mammifères en général (1).

Après s'être multipliées un nombre de fois indéterminé, les spermatogonies vont grossir et se transformer en spermatoctytes. En même temps que commence la phase d'accroissement de volume, les cellules quittent l'état de repos et montrent les signes caractéristiques de la mitose prochaine. En d'autres termes, la phase d'accroissement et la phase de multiplication hétérotypique commencent au même moment.

La première étape de la transformation des spermatogonies est représentée, d'après v. LENHOSSÉK (1898), par certaines cellules, déjà vues par BROWN (1885), dont la chromatine est segmentée en petits grains égaux. Ces grains se disposeraient à la suite les uns des autres pour former le filament d'un spirème serré.

La *spermatogonie de transition* est le stade intermédiaire le plus net entre la spermatogonie et le spermatoctyte. Sa chromatine est disposée en un filament continu étroitement pelotonné. La membrane nucléaire est devenue mince. Le corps juxtanucléaire, contenant deux centrosomes, existe constamment. La cellule, dans son ensemble, est un peu plus volumineuse que la spermatogonie et se trouve déjà à une petite distance de la membrane du tube.

Spermatoctytes. — A partir de ce stade, la cellule séminale, désormais désignée sous le nom de *spermatoctyte* (*petit*, *moyen* ou *gros*) augmente progressivement de volume et s'avance légèrement vers la lumière des tubes. Ses parties constituantes subissent d'importantes modifications (fig 976).

(1) D'après MOORE (1894), la multiplication des spermatogonies chez les mammifères aurait lieu principalement par division *directe* ou amitose : cela expliquerait la rareté des figures de karyokinèse à leur niveau. Le fait est à vérifier.

Les modifications nucléaires subies par les spermatoocytes sont du même genre que celles qui accompagnent le début de toute mitose. Le filament chromatique, probablement unique, d'abord très long et très grêle, disposé comme un peloton (spirème) serré, se raccourcit de plus

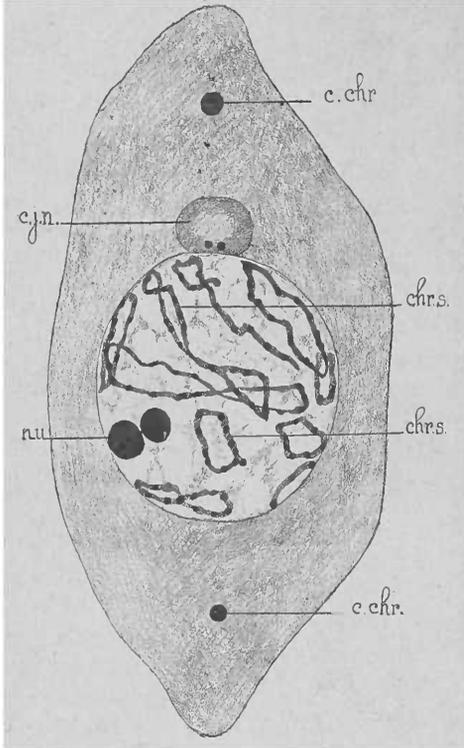


FIG. 976. — Gros spermatoocyte du Rat, d'après v. LENHOSSÉK.

c. chr. corps chromatoïde; — c. j. n. corps juxtanucléaire, avec un centrosome dédoublé; — nu, nucléoles; — chr. s. chromosomes.

en plus et en même temps s'épaissit. Les anses du peloton deviennent bientôt très distinctes (spirème lâche) et sont plongées au sein d'un suc nucléaire plus abondant. La chromatine se montre sous forme de grains fortement colorables, les microsomes, qui prennent place à la suite les uns des autres comme les grains d'un chapelet sur le filament de linine, plus pâle. La linine constitue, comme on le sait, la charpente de tout noyau. Un ou deux nucléoles se distinguent aisément parmi les anses du filament (1). Dans les gros spermatoocytes, le filament chromatique ne tarde pas à se scinder en un certain nombre de chromosomes.

Chaque chromosome se fend alors longitudinalement en deux demi-chromosomes, comme dans toutes les karyokinèses.

Mais ce qui caractérise les karyokinèses spermatoocytaires, ce qui en fait une variété *hétérotypique*, c'est que ces deux demi-chromosomes ne se

(1) Il existe dans les spermatoocytes de moyen volume, chez le Rat, un *corps intra-nucléaire* particulier, entrevu par v. EBNER (1888) et par MOORE (1896) bien étudié par v. LENHOSSÉK (1898). C'est un corps lenticulaire, appliqué contre la surface interne de la membrane nucléaire, mesurant de $2\ \mu$ à $2\ \mu,5$ de diamètre, placé au milieu d'un espace laissé vide par le filament chromatique; son orientation est d'ailleurs variable. Les affinités colorantes de ce corps le séparent des nucléoles. Il paraît absent chez le Chat. Son origine et sa signification sont tout aussi obscures que celles des nucléoles.

séparent pas complètement l'un de l'autre, et restent soudés par leurs deux extrémités. La fissuration peut se faire sur des chromosomes déjà séparés, alors que le filament chromatique n'est pas encore découpé en tous ses chromosomes : d'où une certaine irrégularité dans les figures nucléaires à ce stade. Cette irrégularité, ou plutôt ce désordre, devient plus marqué, car chaque chromosome évolue pour son propre compte, retardant ou avançant sur ses congénères. Chaque chromosome *bivalent* a d'abord la forme d'un lacet fermé, parfois tordu en 8; le cercle plus ou moins plissé, d'abord grêle et mince, se raccourcit et se rétrécit : de sorte que le chromosome prend bientôt la forme d'un anneau dont l'évidement diminue peu à peu. Finalement, chaque chromosome est réduit à un globule massif de chromatine percé d'un trou souvent peu visible, reste de la disposition annulaire primitive. Au cours de ces transformations, les chromosomes d'abord disséminés dans tout l'espace nucléaire émigrent peu à peu à la périphérie du noyau. Il semble qu'on pourrait aisément les compter; pourtant cette numération, tentée sur les spermatoctytes du Rat, n'a pas abouti à un résultat certain (v. LENHOSSÉK, 1898). A ce moment vont apparaître, avec le fuseau, les phénomènes qui dans toute mitose caractérisent la métaphase, dont les phénomènes vus jusqu'ici depuis la formation du spirème dans la spermatogonie de transition ne sont autre chose que la prophase. Mais étudions auparavant les autres parties constituantes du spermatoctyte.

Le corps cellulaire, d'abord petit et sphérique, augmente peu à peu de volume. Il prend une forme allongée, son grand axe étant généralement normal à la membrane propre. Les spermatoctytes, pour prendre place entre les prolongements des cellules de Sertoli, commencent à se disposer sur deux couches. Leur cytoplasma paraît homogène; on y rencontre trois formations très distinctes, qui sont : le *corps juxta-nucléaire* appelé souvent *Nebenkernel* ou *sphère* (1), les *centrosomes* ou *corpuscules centraux*, et le ou les *corps chromatoides*.

(1) Le mot allemand « *Nebenkernel* » peut se traduire en français par noyau accessoire. Il a été employé par BÜTSCHLI en 1871, pour la première fois. Depuis cette époque, il a servi pour désigner, non seulement dans les cellules séminales, mais encore dans beaucoup d'autres cellules (ex. cellule pancréatique), des corps intra-protoplasmiques de nature différente n'ayant de commun que leur situation à côté du noyau, et leur colorabilité plus marquée que le reste du protoplasma. Dans les cellules séminales de beaucoup d'invertébrés, on connaît sous le nom de *Nebenkernel* un corps qui dérive du fuseau achromatique. Ce dérivé fusorial n'a rien de commun avec le corps que nous étudions ici dans les spermatoctytes de mammifères. Le mot *Nebenkernel* doit être réservé au dérivé fusorial (v. ERLANGER, 1897). L'expression de *sphère*, employée par HERMANN, MEVES, NIESSING (1896), v. LENHOSSÉK (1898), etc., prête à confusion avec la *sphère attractive* de VAN BENEDEN. Or le corps qui nous occupe et la sphère attractive ne sont pas complètement assimilables. L'expression

Le *corps juxta-nucléaire* fait son apparition dans les spermatogonies ; la plupart de ces cellules en sont munies chez le Chat, quelques-unes seulement chez le Rat ; on le trouve constamment dans les spermatogonies de transition. Très petit d'abord et de forme lenticulaire, il s'accroît en même temps que l'ensemble de la cellule séminale et atteint son maximum de grosseur dans les gros spermatocytes. Il est alors sphérique. Il persiste indivis jusqu'à la métaphase de la première division spermatocytaire. A ce moment il disparaît. Il reparait dans les cellules d'Ebner, disparaît de nouveau pendant la métaphase de la deuxième division, et reparait, d'une façon définitive cette fois, dans les spermatides. Au cours de cette évolution, le corps juxta-nucléaire présente des caractères constants qui permettent de le reconnaître aisément.

Il se teint fortement par les colorants du protoplasma, en vert par le *lichtgrün*, en rouge par l'éosine ou l'érythrosine ; il prend aussi, mais faiblement, les matières colorantes basiques quand celles-ci sont employées seules (carmin, hématoxyline, violet de gentiane, safranine, etc.) ; en tout cas, il se différencie nettement de la chromatine, qui n'entre pas dans sa composition.

Sa forme est légèrement elliptique ou plus généralement sphérique. V. LENHOSSÉK (1898) le décrit chez le Rat, comme une sphère limitée par une ligne nette, de structure homogène, avec une tache claire en son centre. Il donne l'impression d'un corps ayant une existence propre, et non pas d'une simple tache protoplasmique. D'après NIESSING (1896), le corps juxta-nucléaire aurait, au contraire, une structure granulaire et il serait le centre d'une radiation fibrillaire. D'ailleurs, ces détails varient avec les espèces animales qu'on étudie.

Le corps juxta-nucléaire est ordinairement tangent au noyau ; son diamètre égale le tiers ou le quart de celui du noyau. Son orientation est singulièrement fixe. Sur 100 spermatocytes, v. LENHOSSÉK (1898) l'a trouvé 93 fois sur l'axe longitudinal de la cellule. Dans ces 93 cas, 75 fois il était situé du côté de la lumière du tube et 18 fois seulement du côté de la paroi.

A l'intérieur du corps juxta-nucléaire, on rencontre presque

de *corps juxta-nucléaire* paraphrase le mot *Nebenkern* et ne prête à aucune confusion.

Pour l'historique du corps juxta-nucléaire, nous renvoyons au travail récent de LENHOSSÉK, auquel nous avons emprunté bon nombre de renseignements.

Le corps juxta-nucléaire, qui atteint un développement considérable dans la spermatide, principalement chez le Cobaye, est facilement visible, même sur les spermatocytes où il est plus petit. Parmi les méthodes de coloration qui le mettent en évidence, il faut signaler celle de BENDA à la safranine et au *lichtgrün*, et celle de M. HEIDENHAIN à l'hématoxyline ferrique. LENHOSSÉK (1898) recommande spécialement (après fixation des pièces par le mélange de sublimé, d'alcool et d'acide acétique) la coloration double par l'hémalun et l'érythrosine.

toujours, à tous les stades, le *centrosome* ou les centrosomes appliqués contre la membrane du noyau, à côté l'un de l'autre. Pour les mettre en évidence, il faut colorer les coupes par la méthode de Heidenhain (hématoxyline à l'alun ferrique). Les centrosomes apparaissent comme des points noirs. Ils restent inclus dans le corps juxta-nucléaire jusqu'à la métaphase de la première division spermatocytaire : à ce moment ils s'en séparent. Le corps juxta-nucléaire s'éloigne du noyau ; les centrosomes s'écartent l'un de l'autre en décrivant autour du noyau chacun un quart de circonférence et vont se placer aux deux pôles du futur fuseau achromatique, déterminant ainsi l'axe fusorial. Bientôt autour de chacun d'eux, comme à partir d'un centre, se différencient les fibres du fuseau et les rayons polaires.

Les faits essentiels à retenir, car ils caractérisent le corps juxta-nucléaire en le différenciant de la sphère attractive, ce sont : en premier lieu, la persistance du corps juxta-nucléaire indivis jusqu'au commencement de la métaphase ; en second lieu, sa séparation d'avec les centrosomes. Comme le fait observer v. LENHOSSÉK (1898), une véritable sphère attractive devrait disparaître ou bien se diviser avec les centrosomes pour les accompagner aux pôles du fuseau.

Le corps juxta-nucléaire *est quelque chose de plus* qu'une sphère attractive (1). C'est un *organe spécifique de la cellule séminale* (KOSTANECKI, 1896 ; v. ERLANGER, 1897 ; v. LENHOSSÉK, 1898). Nous allons voir bientôt qu'il joue un rôle essentiel dans l'édification de la coiffe céphalique, partie constituante de la tête du spermatozoïde.

Les *corps chromatoides* ont été découverts par BENDA (1891) ; il y en a un ou deux par spermatocyte. Ils manquent dans les spermatogonies. Ils persistent pendant les mitoses spermatocytaires et se retrouvent dans les spermatides. Ce sont des globules gros comme des nucléoles, dont ils ont les affinités pour les matières colorantes. Ils sont généralement placés, dans les spermatocytes du Rat (v. LENHOSSÉK, 1898) sur le grand axe de la cellule, près de ses extrémités. Ils n'ont rien de commun avec les centrosomes. Jusqu'à présent, on ne peut faire que des hypothèses sur leur nature et leur signification.

Les divisions spermatocytaires. — Revenons maintenant au noyau des spermatocytes. Nous l'avons laissé à l'état d'une vésicule volumineuse, contenant un suc nucléaire abondant, de petits nucléoles, un certain nombre de chromosomes pariétaux disséminés et réduits à l'état de globules massifs. Le corps juxta-nucléaire est tangent à la membrane nucléaire, et les deux centrosomes commencent à s'écarter l'un de l'autre. Bientôt, sans que l'on ait pu jusqu'à présent suivre pas à pas chez

(1) Le corps juxta-nucléaire, de même qu'une simple sphère attractive, est une différenciation du protoplasma ; tous deux font partie de l'*archiplasma* de BOVERI, du *protoplasma supérieur* de PRENANT (1898).

le Rat ces modifications, comme on l'a fait chez nombre d'animaux plus inférieurs, la membrane du noyau et les nucléoles disparaissent. Dans l'espace nucléaire, apparaît un fuseau de filaments achromatiques tendu entre les deux centrosomes. De ceux-ci partent en outre les radiations polaires, sortes de fibrilles de protoplasma différencié. Quelques fibres du fuseau semblent s'insérer sur les chromosomes encore épars, mais qui ne tardent pas à se rassembler à l'équateur du fuseau (stade de la plaque équatoriale). Puis les chromosomes s'étirent suivant l'axe du fuseau, comme s'ils étaient entraînés de part et d'autre vers les pôles par les fibres protoplasmiques fusoriales. Finalement, chaque chromosome se partage en deux moitiés dont chacune est attirée vers un pôle (stade de la double couronne polaire). A chaque pôle, les chromosomes, bâtonnets trapus ou globules massifs, se confondent en une seule masse chromatique difficile à analyser, aux dépens de laquelle se constitue le noyau-fils. Entre les deux noyaux-fils persistent des fibres du fuseau (*pont fusorial*), parmi lesquelles se rencontrent toujours quelques granulations chromatiques d'abord éparses, puis qui se fusionnent ensuite en une masse connue sous le nom de *corps intermédiaire de Flemming*. Une membrane nucléaire se reconstitue autour de chacun des noyaux-fils, et un sillon équatorial individualise autour de chacun d'eux une moitié du protoplasma de l'ancien spermatocyte. Le pont fusorial et le corps intermédiaire disparaissent sans laisser de traces. Le corps juxta-nucléaire, qui s'était évanoui au moment de la migration polaire des chromosomes, reparait dans chaque cellule-fille. Bref, deux cellules complètes sont nées de la première division du spermatocyte; elles diffèrent de ce dernier par leur taille moindre.

Chacune de ces deux cellules, spermatocytes de deuxième ordre, ou cellules d'Ebner (LENHOSSÉK), se divise à son tour mitotiquement (petites mitoses). D'après LENHOSSÉK (1898), cette deuxième division ne diffère pas essentiellement de la première. Le nombre des chromosomes serait le même, mais chacun d'eux étant plus petit, la masse totale de la chromatine à répartir deviendrait moindre que lors de la première division. En outre, la quantité de protoplasma est beaucoup plus faible. Après cette deuxième division, d'où résultent les *spermatides*, nous entrons dans la *période de métamorphose* de la cellule séminale.

Spermatides. — Avec la spermatide, la cellule sexuelle mâle est née. Elle diffère essentiellement de ses aïeulés par la réduction chromatique qu'elle a subie. Bien que nous ignorions encore le mécanisme exact de cette réduction chez les mammifères, nous devons admettre qu'elle a eu lieu, car il s'agit là d'une loi générale. D'ailleurs, le fait lui-même ne saurait être constaté *de visu* qu'au moment de la mitose, et ne correspond à aucune particularité appréciable sur le noyau reconstitué.

Les jeunes spermatides (fig. 970) sont de petites cellules tassées les unes contre les autres et polyédriques. Les mitoses spermatocytaires ayant eu lieu, comme nous l'avons vu, simultanément sur un territoire plus ou moins étendu du tube séminifère, un certain nombre de spermatides nées en même temps occupent la place des spermatocytes disparus. Elles sont disposées en amas colonnaires encastrés entre des faisceaux de spermatozoïdes qui représentent les cellules de la génération précédente. Au-dessous d'elles se trouve la génération cellulaire suivante à l'état de petits spermatocytes. Lorsque les spermatozoïdes de la génération précédente ont achevé leur métamorphose (fig. 971 et 972), nos spermatides prennent une ordonnance plus lâche et s'arrondissent. Bientôt, entre elles et les cellules de Sertoli, se reconstituent de nouvelles figures de spermatoblastes.

Les corps protoplasmiques des spermatides sont clairs et parsemés de granulations extrêmement fines. Leurs contours sont très marqués. Leur noyau, qui s'est reconstitué à l'état de repos immédiatement après la division, est sphérique et pourvu d'une membrane nucléaire nette. L'espace intra-nucléaire est parcouru par une charpente de linine peu serrée et faiblement colorable, sur laquelle est déposée la chromatine à l'état de grains de forme et de dimensions irrégulières. On ne voit pas de nucléoles. Le corps juxta-nucléaire, qui avait disparu au stade de la plaque équatoriale de la deuxième division spermatocytaire, reparait dans la jeune spermatide à l'état de fragments qui ne tardent pas à se fusionner en un corps sphérique tangent au noyau. La place occupée par le corps juxta-nucléaire marque toujours l'extrémité antérieure du futur spermatozoïde. Le corps chromatoïde de Benda ne fait jamais défaut; on le trouve sous forme d'un globule fortement colorable par l'hématoxyline ferrique, situé près du noyau et ayant les apparences d'un nucléole libre dans le protoplasma. Il est ici notablement plus gros que dans les spermatocytes : peut-être a-t-il une origine nucléolaire (LENHOSSÉK, 1898). On trouve enfin dans la spermatide deux centrosomes, tout à fait indépendants du corps juxta-nucléaire. Ils sont placés près de la surface de la cellule, à côté l'un de l'autre, comme deux corpuscules punctiformes de taille légèrement inégale.

Les métamorphoses de la spermatide. — *La jeune spermatide va se métamorphoser en un spermatozoïde*; les différents organes de la cellule vont subir une série de transformations appropriées au rôle que la cellule sexuelle mâle est appelée à jouer dans la fécondation. Le noyau, porteur de la substance héréditaire, va se condenser sous le plus petit volume possible; le protoplasma non différencié se réduira au minimum. Le protoplasma différencié sous forme du corps juxta-nucléaire édifiera la formation appendiculaire, dont la fonction est encore mystérieuse, et qui constitue l'extrémité anté-

rieure de la tête du spermatozoïde. Les centrosomes prendront une place déterminée derrière le noyau, après avoir présidé à l'élaboration d'un puissant appareil locomoteur, d'un cil vibratile géant : le filament axile de la queue, grâce auquel le spermatozoïde se portera à la rencontre de l'ovule.

Étudions d'abord les modifications que subissent le corps juxta-nucléaire et le noyau pour former la tête du spermatozoïde.

Le corps juxta-nucléaire s'est reconstitué à l'état d'une sphère homogène tangente au noyau. A son intérieur, il se développe une vacuole claire d'abord centrale, puis qui devient excentrique en se rapprochant du noyau. Au centre de la vacuole apparaît un grain très petit qui est une auto-différenciation, une condensation partielle de la substance du corps juxta-nucléaire (fig. 977, 1). V. LENHOSSÉK (1898) donne à ce grain le nom d'*acrosome*. La vacuole grandit peu à peu, puis s'applique à la façon d'une mince calotte sur le noyau aplati à son niveau. L'*acrosome*, libre d'abord dans la vacuole, s'accole ensuite à la membrane nucléaire et fait désormais corps avec le noyau (fig. 977, 2). Le reste du corps juxta-nucléaire, inutilisé dans la formation de la vacuole et de l'*acrosome*, se montre à l'état d'un croissant surmontant la vacuole, parfois médian et symétrique, mais le plus souvent latéral et asymétrique (fig. 977, 1 et 2). Plus tard, ce résidu du corps juxta-nucléaire prend la forme d'une sphère et quitte peu à peu la région nucléaire, pour gagner la région postérieure de la cellule et se confondre avec le protoplasma non différencié qui pend alors en un lobe digitiforme dans la lumière du canal séminifère (fig. 977, 3). Aux dépens du corps juxta-nucléaire, se sont ainsi formés l'*acrosome*, petit corps adhérent au noyau, et une calotte claire irrégulièrement semi-lunaire qu'on peut désormais appeler la *coiffe céphalique* (*Kopfkappe*).

Pendant ce temps, le noyau se modifie considérablement dans sa situation, sa forme et sa structure (fig. 977). Situé, dans la spermatide jeune, au centre de la cellule, il émigre peu à peu vers la surface, et toujours vers la partie de cette surface qui est la plus rapprochée de la paroi du tube séminifère. Inversement, le protoplasma s'étire vers la région de la cellule qui confine à la lumière du tube. Cette cellule s'allonge ainsi progressivement. Bientôt il ne reste plus autour du noyau, terminé par l'*acrosome* et la *coiffe céphalique*, qu'une pellicule excessivement mince de protoplasma : tout le reste est dans le lobe digitiforme, véritable appendice de la cellule. Ce lobe contient le résidu du corps juxta-nucléaire et le corps chromatoïde, et il s'en dégage le filament axile déjà long. Au cours de cette migration, le noyau cesse d'être sphérique, il prend la forme d'un ellipsoïde aplati à ses deux pôles. En même temps, sa structure se modifie. Dans la partie du noyau qui correspond au corps juxta-nucléaire en voie de métamor-

phase, il se fait un épaissement de la membrane nucléaire : la chromatine se condense en une sorte de croûte appliquée contre la

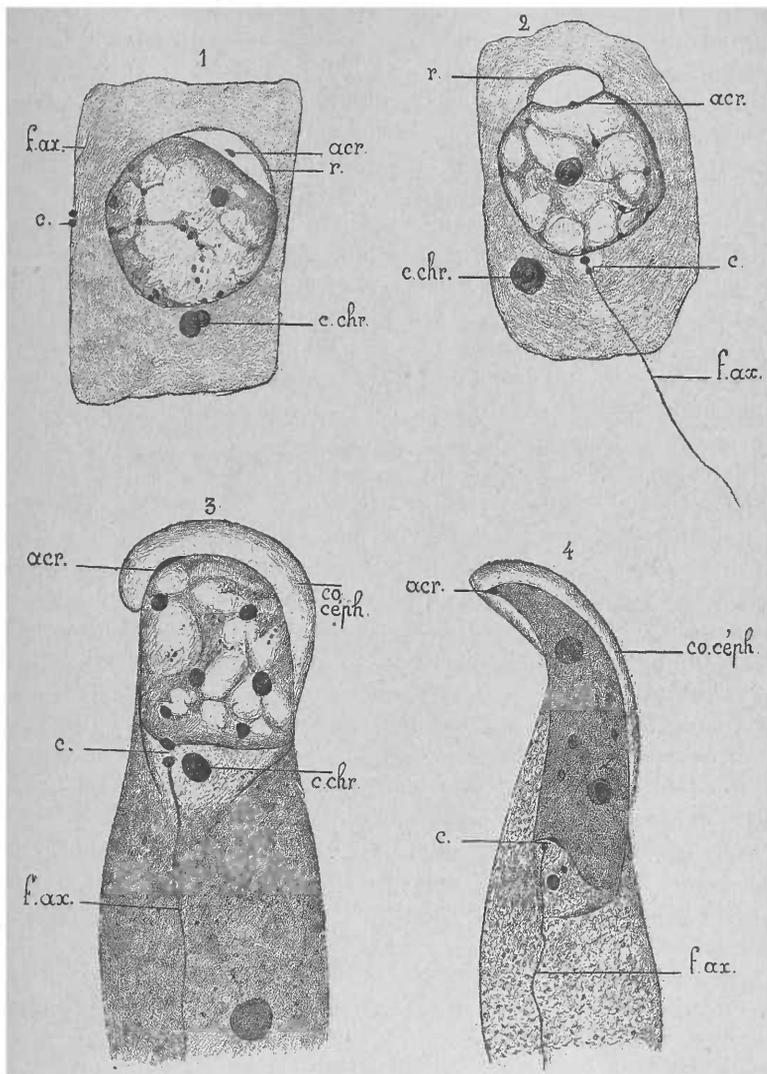


FIG. 977. — Métamorphoses de la spermatide, chez le Rat (d'après v. LENHOSSÉK).

c. centrosome; — f.ax. filament axile; — c.chr. corps chromatoïde; — acr. acrosome; — r. reste du corps juxtanucléaire; — co.ceph. coiffe cephalique.

membrane du noyau (LENHOSSÉK, 1898). Il en résulte que ce noyau paraît divisé en deux hémisphères : l'un fortement colorable, sous-jacent au corps juxta-nucléaire, l'autre faiblement colorable, séparé

du premier par une ligne nette, la *strie équatoriale* de RENSON (1882). KÖLLIKER (1856) et MERKEL (1874) ont depuis longtemps fait remarquer l'aspect particulièrement frappant du noyau des spermatides ainsi modifié. Ultérieurement, la charpente nucléaire disparaît peu à peu, du centre à la périphérie. La chromatine cesse d'être figurée par des grains ou des mottes irrégulières ; elle se répartit comme une masse de plus en plus homogène à l'intérieur de la membrane nucléaire. Cette *condensation de la chromatine* s'accompagne d'une *diminution considérable de volume du noyau*. Chez le Rat, dont il est seulement question jusqu'à présent, le noyau prend peu à peu la forme d'un cône très allongé, terminé en avant par un sommet pointu occupé par l'acrosome, en arrière par une base un peu excavée et oblique. En outre, le cône s'aplatit légèrement, et son sommet s'incurve sur l'une des deux faces. En fin de compte, le noyau du spermatozoïde du Rat prend une forme caractéristique, comparable à celle d'un crochet d'échinocoque. Ce noyau fixe fortement tous les colorants de la chromatine : son extrémité, formée par l'acrosome et connue depuis longtemps sous le nom de *bouton de la pointe* (*Spitzenknopf*), ou de *dard* (*Spieß*, RERTZIUS, 1881), prend au contraire avec avidité les couleurs acides d'aniline, telles que l'éosine et l'érythrosine. La coiffe céphalique entoure la plus grande partie du noyau, comme une bordure hyaline, difficilement visible, s'étendant plus ou moins loins vers la base. Quant au protoplasma proprement dit, il n'en subsiste aucune trace en cette région : ainsi s'est constituée la *tête* du spermatozoïde.

La queue, ou plutôt la première ébauche du filament axile de la queue, se montre de très bonne heure sur les spermatides, à un moment où elles sont encore disposées en plusieurs couches de cellules polyédriques, et bien avant qu'apparaisse l'image du spermatoblaste de v. EBNER. Les centrosomes jouent un rôle capital dans la formation du filament axile : ce fait, entrevu par BÜHLER (1895) chez le Crapaud, et par MOORE (1896) chez les sélaciens, a été mis hors de doute par les belles recherches de MEVES (1897) sur la Salamandre et celles de LENHOSSÉK (1897-98) sur le Rat. Tout à fait au début du processus, *le filament axile est absolument indépendant du noyau*, contrairement à ce qu'ont prétendu jusqu'ici la plupart des auteurs, et à ce qu'ont soutenu récemment encore HERMANN, NIESSING (1896) et BENDA (1897) chez les mammifères.

Voici, d'après LENHOSSÉK, comment les choses se passent chez le Rat. Immédiatement après la deuxième division spermatocytaire, pendant que le noyau de la spermatide se reconstitue, le centrosome se dédouble en deux grains sphériques juxtaposés qui restent à la surface de la cellule. Cette situation superficielle des centrosomes s'explique : car le fuseau de la deuxième division occupe tout le diamètre de la cel-

lule, et par conséquent les pôles de ce fuseau et leur centrosome sont très voisins de la surface. Leur situation est bien déterminée : ils sont situés à peu près équatorialement par rapport à l'axe du noyau passant par son centre et par le corps juxta-nucléaire, lequel marque le pôle antérieur. Le filament axile apparaît comme un trait qui part du plus petit des centrosomes et s'échappe au dehors dans le prolongement de la ligne qui unit ceux-ci. Il est le plus souvent couché à la surface de la cellule, à cause de la juxtaposition des cellules voisines (fig. 977, 1) ; mais il proémine librement en dehors. Le filament axile paraît être une édification protoplasmique élaborée sous la direction des centrosomes. Peu de temps après l'apparition du filament axile, les centrosomes quittent la périphérie du corps cellulaire. Poussant devant eux ou entraînant le filament, ils se dirigent par le plus court chemin vers le pôle postérieur du noyau, cheminant dans le protoplasma comme une comète dans le ciel. Le plus gros des centrosomes s'unit intimement au noyau ; il semble même pénétrer temporairement à l'intérieur de la membrane nucléaire. Quant au plus petit auquel s'attache le filament, il est toujours séparé du gros par un espace clair. Chez le Rat, la ligne joignant l'acroosome au point de contact du gros centrosome avec le noyau ne partage pas ce dernier en deux moitiés égales : le noyau, c'est-à-dire la tête, est asymétrique.

Au fur et à mesure que la spermatide se transforme, le filament axile croît en longueur ; mais il reste très grêle, à peine visible. Quant aux centrosomes, ils ne se modifient pas sensiblement dans le spermatozoïde adulte : ils persistent comme deux points réfringents situés l'un derrière l'autre à l'union de la tête et de la queue. JENSEN (1887) a découvert ces corpuscules chez le Rat, les a exactement décrits et leur a donné le nom de *boutons terminaux* (*Endknöpfchen*). Chez d'autres animaux, au contraire, les centrosomes subissent des modifications. BALLOWITZ a montré que les boutons terminaux peuvent être juxtaposés et non superposés (Taupe, Porc, etc.).

En tout cas, et c'est là le fait important à retenir, les centrosomes sont présents à titre d'organes permanents dans le spermatozoïde adulte : on doit les identifier avec les boutons terminaux de JENSEN. Non seulement *ils président à la croissance du filament axile* ; mais il est probable qu'*ils en gouvernent les mouvements*, qu'ils sont le *centre cinétique* du spermatozoïde.

Le filament axile ne reste pas nu en dehors de la cellule ; il s'entoure d'une enveloppe qui lui est fournie par le protoplasma de la spermatide. Chez les mammifères, la formation de cette enveloppe n'est pas entièrement élucidée. D'après LENHOSSÉK, il se différencie au sein du protoplasma en arrière de la tête un *manchon*, s'insérant au pourtour du noyau en avant, terminé en entonnoir en arrière, et contenant, outre les centrosomes et le filament axile, le corps chromatôïde.

Ce manchon, connu d'ailleurs depuis longtemps sous le nom de *tube hyalin* (KÖLLIKER, 1856); de *vésicule caudale* (*Schwanzblase*), est limité par une condensation membraniforme du protoplasma ; tout le protoplasma qui y est contenu, y compris le corps chromatöide qui s'y résout peu à peu, servirait à la formation du *Mittelstück* et des enveloppes du filament axile. Tout ce qui est en dehors est inutilisé et se désagrège en résidus, qui sont éliminés.

Au cours de ces transformations, les cellules sexuelles ont paru s'implanter par faisceaux sur le sommet des cellules de Sertoli, en donnant lieu à la figure anciennement connue sous le nom de *spermatoblaste* de v. EBNER. Lorsque les spermatozoïdes sont achevés, le spermatoblaste se détruit : son prolongement colonnaire et le protoplasma résiduel des spermatides se désagrègent et forment la couche de détritüs que l'on voit bientôt prendre position entre la rangée de spermatozoïdes adultes, prêts à être éliminés, et la génération de spermatides sous-jacente. A ces résidus, se joignent quelques spermatides qui ont dégénéré avant leur transformation : véritables produits abortifs de la spermatogénèse. Le tout subit une fonte progressive et sert peut-être à la nutrition des spermatozoïdes dans le tube séminifère.

Étudions maintenant de plus près les cellules de Sertoli.

La cellule de Sertoli. — A côté des formes cellulaires (spermatogonies, spermatocytes, spermatides, spermatozoïdes) qui, dérivant manifestement les unes des autres, font partie de la même famille et méritent d'être groupées sous l'étiquette de *cellules de la lignée séminale*, on trouve dans le tube séminifère d'autres cellules dont nous avons eu plusieurs fois déjà l'occasion de parler et qui semblent constituer une espèce distincte. Dans la riche terminologie qui sert à les désigner, nous avons choisi la dénomination de *cellules de SERTOLI*, du nom de l'histologiste italien qui les a découvertes. La signification fonctionnelle et même la morphologie exacte de ces cellules ont donné lieu à de nombreuses opinions contradictoires ; et c'est là aujourd'hui encore un des points les plus controversés de la spermatogénèse.

Étudions d'abord les cellules de Sertoli sur des coupes de tubes séminifères aux stades où la figure du spermatophore n'existe pas encore. Ces cellules sont alors aisément reconnaissables à la périphérie du tube, contre la membrane propre, intercalées de distance en distance parmi les spermatogonies. Elles sont irrégulièrement sphériques et un peu plus grosses que ces dernières. Les limites de leur corps cellulaire sont ordinairement peu distinctes ; leur protoplasma est clair, homogène ou finement granuleux, on n'y voit ni centrosomes ni corps juxta-nucléaire. Leur noyau, légèrement ellipsoïdal, a un aspect vésiculeux ; sa membrane nucléaire est très nette ;

il contient très peu de granulations chromatiques; il est caractérisé par un volumineux nucléole sphérique, que colorent fortement les couleurs basiques d'aniline, autour duquel se trouvent un ou plusieurs *corps juxta-nucléolaires* (BOUIN, 1897) arrondis, beaucoup moins colorables, bien étudiés par HERMANN (1889) et tout récemment par LOUKIANOW (1898).

En cet état, les cellules de Sertoli sont directement en contact avec la couche des spermatocytes.

Lorsque ces spermatocytes, superposés aux spermatogonies et aux cellules de Sertoli, après avoir grossi et s'être divisés, ont disparu, les cellules de Sertoli se trouvent en contact avec le groupe plus ou moins nombreux de spermatides résultant des divisions spermatocytaires. Les spermatides jumelles nées de ces divisions simultanées forment un *groupe isogénique*. Dans chaque groupe isogénique, les métamorphoses des spermatides sont également simultanées : dans chaque spermatide le noyau émigre vers le pôle pariétal de la cellule, tandis que le protoplasma pend en lobe de plus en plus étroit et allongé vers la lumière du canal. Le groupe isogénique prend ainsi la forme d'un faisceau. Le faisceau de spermatozoïdes est de plus en plus étroitement encastré par la croissance et la multiplication, tout autour de lui, de nouvelles générations cellulaires. Une *substance intercellulaire* molle et tenace agglomère les spermatozoïdes entre eux et avec la cellule de Sertoli. Elle se continue avec la substance inter-cellulaire où sont aussi plongées les cellules de la lignée séminale. *De l'agglutination d'un faisceau isogénique de spermatozoïdes nés et développés sur place dans le rayon de la cellule de Sertoli, résulte la figure connue sous le nom de spermatoblaste ou de spermatophore* : — spermatoblaste, pour v. EBNER (1871), NEUMANN et ceux qui en faisaient autrefois une *unité cellulaire*, une cellule mère des spermatozoïdes ; — spermatophore (*Samenständer*) pour ceux qui, à la suite de MERKEL, RENSON, BENDA, SERTOLI, v. EBNER (1888), etc., en font encore aujourd'hui un complexus cellulaire résultant d'une copulation ou d'une greffe.

Il existe, en effet, dans l'épithélium séminal une *substance inter-cellulaire*, reconnue par MIHALKOWICZ (1873), mise hors de contestation par BIONDI (1885), et surtout par PRENANT (1887). Lorsqu'on dissocie avec soin des tubes séminifères préalablement bien fixés, on isole des corps ramifiés que MERKEL prit pour des cellules de soutien et qui sont en réalité le moule des espaces inter-cellulaires. Ces corps sont formés par une substance homogène, vitreuse, dépourvue de noyaux. Sur des coupes de testicule, on constate souvent que les cellules de l'épithélium séminal sont entourées chacune d'un espace vide annulaire au milieu duquel elles sont comme dans une logette. Cet aspect résulte de ce que les cellules (ou bien la substance inter-

cellulaire qui les unit et les sépare) se sont rétractées sous l'influence du fixateur. Dans les dissociations, on rencontre aussi des faisceaux de spermatozoïdes tantôt isolés, tantôt adhérent à une cellule de Sertoli ou à un spermatocyte, ou bien enfin unis directement à un lambeau de membrane du tube, par une tige formée de la même substance inter-cellulaire. L'existence de cette substance est d'ailleurs universellement admise aujourd'hui : v. EBNER (1888) a longuement décrit la couche de détritrus en lesquels elle se résout, et que l'on voit très nettement au-dessous des spermatozoïdes à la surface de l'épithélium séminal quand ceux-ci ont été mis en liberté.

Cette couche, en effet, provient de plusieurs sources : résidus des divisions cellulaires (ponts fusoriaux inter-cellulaires et corps inter-médiaires de FLEMMING), restes inutilisés de la métamorphose des spermatides, dégénérescence des éléments cellulaires abortifs de l'épithélium séminal (1), etc.

Quant à son rôle, il n'est pas invraisemblable qu'elle soit utilisée de quelque façon pour la nutrition des cellules séminales et des spermatozoïdes en voie de maturation. A un moment donné, la substance ou plasma inter-cellulaire qui unit le faisceau isogénique des spermatozoïdes à la paroi du canal, à la cellule de Sertoli et aux cellules séminales voisines, se ramollit. Le faisceau se désagrège et les spermatozoïdes tombent alors dans la lumière du canal remplie déjà par un liquide albumineux. L'intervalle réduit qu'ils occupaient est alors comblé par la poussée des cellules voisines, et la cellule de Sertoli reprend son aspect et ses rapports primitifs.

Le spermatophore n'existe donc pas en tant que cellule ni même en tant que complexe cellulaire : c'est une simple figuration, ou tout au plus une formation artificielle. Cette formation est d'ailleurs essentiellement contingente. Très développée chez le Rat, elle l'est moins chez d'autres mammifères. Elle peut même faire défaut. Chez une même espèce animale, elle varie avec l'âge et l'activité spermatogénétique. Bien plus, elle peut avoir pour base une autre cellule qu'une cellule de Sertoli, ou même reposer directement sur la membrane d'enveloppe (PRENANT).

Quelle est donc la signification véritable de la cellule de Sertoli ainsi dépouillée de son prétendu rôle de support nourricier des spermatozoïdes ? C'est cette partie du problème qui n'est pas complètement élucidée. L'histogénèse nous a montré que l'épithélium séminal est formé de cellules ayant toutes la même origine. La seule théorie vrai-

(1) Un certain nombre de cellules de l'épithélium séminal, principalement des spermatocytes et des spermatides, sont saisies par la dégénérescence au cours de leur évolution ; on les retrouve dans la lumière du tube séminifère. Ces éléments cellulaires abortifs se rencontrent dans le testicule adulte même à l'état normal.

semblable est celle qui fait des cellules de Sertoli des parents ascendants ou collatéraux des spermatogonies. A tous ceux qui les ont étudiées, elles ont paru jusqu'à présent être des éléments *quiescents*, c'est-à-dire qu'on ne les a jamais vues en état de karyokinèse. D'autre part, l'opinion de KLEIN (1880, cité par PRENANT, 1887), qui aurait vu des stades intermédiaires entre elles et les spermatogonies, est à vérifier. Mais ces constatations négatives ne constituent pas des raisons suffisantes pour affirmer la stérilité des cellules de Sertoli. Des observations récentes jettent sur la question un jour tout nouveau. Plusieurs auteurs ont observé la *division amitotique des spermatogonies* chez les invertébrés et les vertébrés inférieurs. BOUIN (1897) vient de découvrir un fait très important. Lorsqu'on oblitère les voies spermatiques (ligature ou résection du canal déférent, sclérose de l'épididyme par l'injection sclérogène de LANNELONGUE, production d'une épидидymite tuberculeuse), on constate que les éléments cellulaires de l'épithélium séminal subissent une dégénérescence plus ou moins rapide dont les phénomènes ont fait l'objet d'une étude cytologique minutieuse de la part de BOUIN (1897). Les cellules de la lignée séminale dégèrent et disparaissent en général dans l'ordre inverse de celui qui a présidé à leur genèse (fait déjà vu par MATHIEU, 1897) jusqu'à ce qu'il ne reste plus dans le tube séminifère que des cellules de Sertoli entremêlées de quelques spermatogonies. Enfin — et c'est ce qui nous intéresse présentement — pendant ce processus, *les cellules de Sertoli se multiplient activement par amitose*. Peut-être l'amitose est-elle aussi le mode ordinaire de division de ces cellules à l'état normal.

Quoi qu'il en soit, nous admettons que les cellules de Sertoli ne constituent pas une espèce cellulaire à part, qu'elles sont relativement quiescentes, mais non stériles, qu'elles constituent un matériel cellulaire de réserve pour de futures générations séminales.

Depuis la rédaction de ce chapitre, des recherches personnelles que j'avais entreprises sur la spermatogénèse, chez le Cobaye, m'ont donné des résultats importants que je résume ici brièvement.

On sait que le noyau de la cellule de Sertoli possède une membrane nucléaire très nette, quelques granulations de chromatiné, peu nombreuses et très fines, accolées à la surface interne de cette membrane, et un appareil nucléolaire compliqué formé de parties diversement colorables. Dans son ensemble, le noyau se colore faiblement et diffusément; je ne puis dire si cette coloration porte sur la membrane ou sur le suc nucléaire.

La cellule de Sertoli n'est pas un élément toujours quiescent. Elle ne se divise jamais par karyokinèse, il est vrai, mais, à l'état normal, je l'ai vue se diviser par le mode direct, ou amitotique, avec une grande activité, comme BOUIN vient de le constater sur des testicules pathologiques. Mes observations ont été faites d'abord sur le testicule du Cobaye, puis vérifiées chez le Chat, le Rat et le Chien. Jusqu'à présent je n'ai pu étudier que les phénomènes nucléaires de l'amitose.

Les signes d'activité se manifestent par des *changements de forme du noyau* et

par la *formation de cloisons* dues à l'invagination de la membrane propre dans son intérieur.

Les changements de forme du noyau sont faciles à constater : le noyau s'étire, se contourne, émet des prolongements lobaires, prend même parfois une forme annulaire.

Le cloisonnement est plus délicat à observer. Il se forme à la surface du noyau une dépression linéaire étroite mais à double contour, comparable à la dépression que l'on produirait avec un couteau dans une boule de cire à modeler. La cloison ainsi formée est constituée par la membrane propre adossée à elle-même et entraînant avec elle les granulations chromatiques appliquées à sa surface interne. Elle s'étend de plus en plus, et finit par couper le noyau en deux parties que l'on peut voir encore accolées. Puis, les deux noyaux fils s'écartent l'un de l'autre. Les dernières phases du processus paraissent s'accomplir très rapidement, car il est rare de rencontrer des cellules-filles saisies au moment précis où va s'effectuer la séparation.

J'ignore encore quelle est la signification respective des changements de forme et du cloisonnement dans ce processus amitotique. J'incline à penser que les changements de forme sont des phénomènes préparatoires à l' amitose, et que le cloisonnement, comme l'a vu aussi BOUIN, est le fait essentiel.

En tout cas, dans le testicule de Cobaye que j'ai étudié, il s'agit d'une amitose très active : un très grand nombre de cellules de Sertoli sont en train de se diviser. Je ne puis dire encore si l'activité amitotique de ces cellules est périodique comme les autres phases de la spermatogénèse. Il est d'ailleurs à prévoir qu'elle est d'autant plus considérable que la spermatogénèse est plus active.

Ainsi donc, les cellules de Sertoli peuvent se diviser amitotiquement à l'état normal, avec une grande activité. La question se pose alors de savoir si les cellules-filles résultant de la division restent des cellules de Sertoli, dégèrent ou bien si elles se transforment en spermatogonies. Dans ce dernier cas, les cellules de Sertoli seraient véritablement les cellules génératrices de l'épithélium séminal. Or, je pense que la plus grande partie des cellules de Sertoli néoformées deviennent des spermatogonies, car : 1° on trouve en abondance des *formes de transition* entre la cellule de Sertoli et la spermatogonie typiques, et 2° les *formes dégénératives sont rares*.

Les *formes de transition entre les cellules de Sertoli et les spermatogonies* sont représentées par des cellules dont le noyau est vésiculeux, moins irrégulier que celui des cellules de Sertoli, mais plus irrégulier que celui des spermatogonies. La chromatine y est disposée sous forme de grains très fins et très nombreux fortement colorables. Le nucléole, quand on le voit nettement, ce qui n'est pas toujours le cas, est plus petit que celui des cellules de Sertoli. Ce sont peut-être ces cellules que v. LENHOSSÉK considère comme intermédiaires entre la spermatogonie au repos et la spermatogonie de transition. On voit souvent deux de ces cellules juxtaposées apparemment jumelles, dont l'une se rapproche du type spermatogonie, et l'autre du type de Sertoli.

Enfin, la rareté des formes dégénératives dans les cellules de Sertoli fait douter que ce soit là leur terme normal. Pour moi, la *phase de multiplication* de la spermatogénèse est représentée par la cellule de Sertoli. C'est elle également qui représente l'élément cellulaire de réserve, capable de fournir les innombrables générations de cellules séminales qui remplaceront celles qui achèvent leur évolution au moment considéré.

Cette manière de voir permet de concevoir très clairement l'agrégat formé d'une cellule de Sertoli et d'un groupe isogénique de spermatozoïdes. Le groupe isogénique représente l'ensemble des cellules nées d'une spermatogonie sœur ou fille de la cellule de Sertoli sise à la base du groupe ; il représente une branche latérale terminale dans l'arbre généalogique de cette même cellule de Sertoli. Quant à la constitution même du spermatophore, je m'en tiens à l'opinion de PRENANT, qui le

considère comme un agrégat de cellules unies par une substance intercellulaire. Rien n'empêche, d'ailleurs, d'admettre que la cellule de Sertoli peut, pendant sa phase quiescente, jouer un rôle nutritif par rapport au groupe isogénique de spermatozoïdes correspondant.

C. R.

L'historique complet de la cellule de Sertoli sortirait des limites qui nous sont tracées. Voici seulement les principales opinions qui ont été soutenues, résumées et classées en grande partie d'après les recherches bibliographiques contenues dans le mémoire très documenté de PRENANT (1887).

1° *Théorie de la cellule de soutien.* — C'est en 1865 que SERTOLI découvrit la forme cellulaire qui porte aujourd'hui son nom ; il la décrit comme un élément ramifié pourvu d'un noyau nucléolé.

L'idée de la cellule de soutien a été conçue, développée et défendue par MERKEL (1868, 1871, 1874). Cet auteur isola les cellules de Sertoli chez l'Homme et plusieurs espèces de mammifères, en dissociant les tubes séminifères frais (dans l'humeur aqueuse) ou traités par une solution concentrée d'acide oxalique ou bien une solution d'acide osmique à 3 pour 100. D'après lui, les cellules de Sertoli reposent sur la membrane propre du tube par de longs pieds nucléés, et s'élèvent de là comme des tiges radiales d'où partent en tous sens des expansions polymorphes qui s'insinuent entre les cellules rondes ; tiges et expansions sont creusées de dépressions ou logettes où prennent place ces cellules. Les spermatozoïdes en voie de maturation occupent des niches creusées dans le sommet des tiges radiales des cellules de soutien : ainsi s'explique l'image du spermatoblaste d'EBNER (1871).

La théorie de Merkel, adoptée par BLOCH (1874) et HENLE (1874) fut vivement combattue par les partisans du *spermatoblaste* d'EBNER.

SERTOLI (1875-1878) démontra que les spermatozoïdes sont le résultat de la multiplication et de la transformation d'une catégorie de cellules qu'il appelle *cellules mobiles* (cellules de la lignée séminale), parmi lesquelles il distingue des *cellules germinatives* (spermatogonies), des *cellules séminifères* (spermatocytes), et des *nématoblastes* (spermatides). Quant aux cellules découvertes par lui en 1865, et qu'il appelle *cellules fixes*, ce sont des cellules épithéliales ; toutes au contact par leur base, immédiatement au-dessus de la membrane propre, elles sont séparées plus haut par les cellules mobiles qui dépriment la surface de leur corps cylindrique et donnent à l'ensemble de la cellule fixe une apparence excavée et ramifiée. Cette apparence est rendue définitive par l'action des réactifs fixateurs, et c'est en cet état que les a étudiées MERKEL. Les cellules mobiles et les cellules fixes sont absolument distinctes.

RENSON (1882) confirme les faits et les théories de MERKEL et de SERTOLI. La cellule de soutien présente à son sommet des dentelures et des échancrures ; les nématoblastes (spermatides) s'enfoncent dans son protoplasma pour y achever leur évolution. Puis, la cellule de soutien s'accroissant rapidement expulse dans la lumière du canal les spermatozoïdes mûrs.

SWAEN et MASQUELIN (1885), BROWN (1885), GRÜNHAGEN (1885), LAULANIÉ (1885) adoptent, avec quelques variantes de détails, la théorie de la cellule de soutien. BENDA (1886-1887) fait de la cellule de soutien un organe nutritif pour les spermatozoïdes. Les spermatides s'unissent à elle par une sorte de *copulation*, et s'en détachent quand ils sont complètement mûrs.

En 1888, v. EBNER, dans un travail important, renonce à son ancienne conception de la spermatogénèse (*théorie du spermatoblaste*). Il adopte la manière de voir de BENDA : le spermatoblaste résulte d'une copulation entre la cellule de Sertoli et un groupe de spermatides. Les spermatides ne commencent leur métamorphose qu'après s'être fixées sur la cellule de Sertoli.

Actuellement, c'est la théorie de MERKEL, SERTOLI et BENDA plus ou moins modifiée et adaptée aux notions récemment acquises sur la spermatogénèse, qui est adoptée par la plupart des auteurs.

LENHOSSÉK (1898) l'admet sans discussion.

En résumé, d'après cette manière de voir, *il y a dans le tube séminifère deux espèces cellulaires distinctes. Les cellules de Sertoli sont des éléments stériles; elles ne servent qu'à la nutrition et à la maturation des spermatozoïdes.* Inactives pendant la première partie d'un cycle spermatogénétique, elles entrent en fonction lorsque les spermatides commencent leur métamorphose. Elles poussent un prolongement protoplasmique, qui s'insinue entre les spermatocytes et s'allonge vers la lumière du tube. Un groupe de spermatides vient alors s'implanter sur le sommet de ce prolongement, avec le protoplasma duquel le leur propre contracte une adhérence solide. Ainsi se trouve constitué un complexe cellulaire appelé par BENDA *support séminal (Samenständler)*, et par TOURNEUX et HERRMANN (1888) *spermatophore*. Il est d'ailleurs évident que le terme de *copulation* employé par BENDA pour désigner ce curieux phénomène est impropre; il s'agit plutôt d'une *greffe* dans laquelle la cellule de Sertoli jouerait le rôle de sauvageon (v. EBNER, 1888). Le protoplasma étiré de la cellule de Sertoli est strié de fibrilles très nettes (MERKEL, 1874, SWAEN et MASQUELIN, 1883, etc.); pour BENDA, ces fibrilles s'insèrent chacune sur la tête d'un spermatozoïde, ce que LENHOSSÉK n'admet pas. On y voit en outre des granulations grasses. PLATO (1896) prétend même avoir observé chez le Chat des trous ménagés dans la membrane propre, trous par où les cellules interstitielles du testicule feraient passer à la cellule de Sertoli les matières grasses dont elles sont chargées. Tout récemment enfin, BARDELEBEN (1897) identifie les cellules interstitielles avec les cellules de Sertoli: les cellules interstitielles, chargées de graisse et de pseudo-cristaux albuminoïdes (décrits par REINKE pour la première fois en 1896) seraient capables de traverser la membrane propre du tube séminifère pour apporter à l'épithélium séminal les éléments de sa nutrition!

Il est bon d'ajouter que BARDELEBEN (1897), contrairement aux notions de cytologie les mieux établies, a cru pendant un certain temps que la tête et la queue des spermatozoïdes peuvent se développer aux dépens de cellules différentes et s'unir secondairement: la cellule de Sertoli serait chargée de fabriquer la queue.

2^e La *théorie du spermatoblast* est depuis longtemps abandonnée après avoir eu son époque de célébrité. Elle est due à v. EBNER (1871), qui a eu la sagesse d'y renoncer (1888). D'après cette théorie, les cellules de Sertoli forment, par leurs pieds appuyés sur la membrane propre du tube, un réseau protoplasmique continu multinucléé, le *réseau germinatif*. De ce réseau s'élèvent, de distance en distance, des expansions qui traversent l'épithélium séminal et dont l'extrémité est découpée en lobes digitiformes. Ces expansions sont des *spermatoblastes*; dans chacun de leurs lobes prend naissance et se développe un spermatozoïde. Quant aux cellules arrondies placées dans l'intervalle des spermatoblastes, elles élaborent simplement la partie liquide du sperme. Un grand nombre d'auteurs (NEUMANN, 1872-1876; RIVOLTA, 1872; BLUMBERG, 1873; MIHALKOWICZ, 1873, KLASS, 1874, KRAUSE, 1876) crurent à la réalité du spermatoblast, jusqu'à ce que les travaux de SERTOLI (1875-1878), de RENSON (1882), etc., eurent montré la filiation exacte des spermatozoïdes aux dépens des cellules séminales.

Néanmoins MIHALKOWICZ a le grand mérite d'avoir montré qu'il existe dans l'épithélium séminal une *substance intercellulaire*, de nature albuminoïde, répandue dans les intervalles des cellules. Cette substance, molle pendant la vie, se coagule après la mort, surtout par l'action des réactifs; elle peut alors être isolée par dissociation, et représente le moule ramifié et excavé des interlignes qu'elle remplissait. Le système de soutien de Merkel et le réseau germinatif d'Ebner n'ont donc pas d'existence réelle. Le spermatoblast de Ebner existe bien; c'est un prolongement d'une cellule de Sertoli.

3^o La *théorie de LA VALETTE SAINT-GEORGE* est dualiste, comme les précédentes. D'après LA VALETTE (1878), il y a une homologie entre les tubes séminifères et les follicules de de Graaf de l'ovaire. La cellule de Sertoli, descendant elle-même des ovules mâles, et de laquelle dérivent les spermatoctytes, les spermatides et les spermatozoïdes, doit porter le nom de *spermatogonie*; elle est l'homologue de l'ovule. Les petites cellules rondes appliquées contre la membrane propre, que nous appelons maintenant spermatogonies, sont homologues des cellules folliculeuses. Le spermatoblaste d'Ebner résulte de la réunion de plusieurs spermatoctytes agglomérés en une *spermatogemme* avec une spermatogonie (cellule de Sertoli).

A cette théorie reposant sur des faits mal observés et des idées préconçues, se sont rattachés MEYER et, avec de notables différences, HELMAN (1879) et KRAUSE (1881).

4^o *Théorie uniciste*. — BALBIANI (1879), M. DUVAL (1880), BRISSAUD (1880), KLEIN (1880) ne voient dans le tube séminifère que des éléments appartenant à une seule espèce. La cellule de Sertoli, que BALBIANI considère aussi comme un ovule mâle, est l'ancêtre de toutes les autres formes.

Pour BIONDI (1885), la cellule de soutien de MERKEL et de SERTOLI, le spermatoblaste de v. EBNER ne sont que des productions artificielles consistant en une substance intercellulaire coagulée. Il y a dans le tube séminifère trois zones de cellules qui sont, de dehors en dedans : la zone des *cellules souches* (cellules germinatives de Sertoli, ou spermatogonies de la nomenclature que nous avons adoptée); la zone des *cellules mères* (cellules séminifères, spermatoctytes); enfin la zone des *cellules-filles* (nématoblastes, spermatides). Les spermatozoïdes se forment par *transformation sur place* de ces différentes formes cellulaires... de sorte qu'on peut trouver des faisceaux de spermatozoïdes à tous les étages de l'épithélium séminal. Le groupement en faisceaux des spermatozoïdes, est la conséquence du groupement en colonnes radiées des cellules de la lignée séminale avant leur transformation. Pendant leur maturation, les spermatozoïdes sont englobés dans une substance intercellulaire fluide et comprimés par la croissance des colonnes radiées voisines. A la base du faisceau, se trouve une cellule souche (cellule de Sertoli) produite par la division dans le sens tangentiel d'une cellule souche voisine.

PRENANT (1887) rejette complètement la théorie de la cellule de soutien de MERKEL, avec les variantes que lui ont apportées RENSON, BENDA, etc. — Il se fonde sur les raisons suivantes: Jamais, sur les éléments ramifiés qu'il a isolés par dissociation, il n'a pu constater de structure cellulaire et particulièrement de noyau. Quant au complexus cellulaire appelé spermatoblaste ou mieux spermatophore, il n'a pas une existence constante et sa constitution est très variable. On rencontre très souvent des spermatophores incomplets à la base desquels manque la cellule de Sertoli, et qui sont néanmoins entiers puisqu'un lambeau de membrane propre leur adhère encore; d'autres englobent un ou plusieurs spermatoctytes. Sur les spermatophores typiques, on distingue ordinairement trois parties: une partie basale contenant le noyau, une tige homogène, et une masse granuleuse lobée contenant les spermatozoïdes. Ces trois portions sont souvent séparées par des cassures et surtout diffèrent par leur structure protoplasmique; elles ne forment pas un tout continu, mais semblent s'être soudées. La tige du spermatophore et les travées du prétendu système de soutien ont un aspect semblable et sont formées par une substance intercellulaire coagulée. Cette substance, dont l'existence n'avait pas échappé à MIHALKOWICZ et à laquelle BIONDI fait jouer un grand rôle, est vraisemblablement un résidu de la transformation des spermatides en spermatozoïdes. Quant à la *cellule nucléolée* qui subsiste à la base du prétendu spermatophore, PRENANT ne l'a jamais vue proliférer, et il hésite à en faire une cellule mère de toutes les autres. C'est une *cellule quiescente* destinée à un repos prolongé et peut-être susceptible de fournir de nouvelles générations cellulaires quand les spermatogonies actives auront épuisé leur puissance prolifératrice. Somme toute, « il n'y a dans le tube séminifère qu'une

seule sorte d'éléments de formes seulement variables ; toutes sont de la même famille cellulaire ».

C'est à la même conclusion qu'aboutit de nouveau PRENANT dans un second travail en 1892.

§ 4. — LE SPERMATOZOÏDE

L'étude détaillée que nous avons faite de la naissance et de la maturation du spermatozoïde nous a montré avec évidence que cet élément, tout en ayant les caractères essentiels d'une cellule, possède des attributs particuliers qui en font une cellule unique en son genre dans tout l'organisme. Le *noyau* est une masse de chromatine condensée sous le plus petit volume possible. Le *protoplasma* est réduit au strict minimum : dans la tête, il est représenté par la *coiffe céphalique* et l'*acro-some*, organes encore énigmatiques dérivant du corps juxta-nucléaire de la spermatide ; dans la queue, il constitue la *gaine protoplasmique*. Le *filament axile*, édification protoplasmique comparable aux fibres contractiles d'une cellule musculaire, est un organe moteur formé, pour ainsi dire, sous la direction du *centrosome*. Ce dernier, unique ou dédoublé, persiste au pôle postérieur du noyau à titre d'organe cellulaire permanent.

Morphologie des spermatozoïdes. — Ces parties essentielles du spermatozoïde se rencontrent chez tous les animaux ; mais elles ont des dispositions, formes et dimensions très diverses. Aussi, la morphologie des spermatozoïdes varie-t-elle à l'infini. Chez tous les vertébrés, ils sont composés d'une *tête* contenant le noyau et d'une *queue* traversée par le filament axile. La forme de la tête est extrêmement variable : chez les mammifères, elle est souvent arrondie ou ovalaire, parfois recourbée en crochet (Rat) ; chez les oiseaux et les reptiles, elle est généralement allongée en un bâtonnet tantôt droit, tantôt contourné en tire-bouchon ; chez les batraciens, elle a souvent la forme d'un bâtonnet droit, incurvé ou spiroïdal, mousse ou pointu à son extrémité, etc. La queue, plus ou moins longue, est parfois (ex. : batraciens urodèles) pourvue d'une membrane ondulatoire, qui est une dépendance du filament axile (MEVES, 1897). Des espèces très voisines ont quelquefois des spermatozoïdes de forme très différente (par ex. le Rat et le Cobaye, les diverses espèces de Grenouilles entre elles) ; d'autres, très éloignées, ont des spermatozoïdes de forme semblable.

Il est important, surtout pour le médecin légiste, de bien connaître la forme et les dimensions du spermatozoïde de l'Homme. La tête a un aspect différent suivant qu'elle est vue de face ou de profil : de face, elle a un contour assez régulièrement ovalaire ; de profil, elle est piri-forme, avec une extrémité pointue dirigée en avant et un bord postérieur très légèrement aplati. FLORENCE (1897), qui a récemment publié

une étude détaillée du sperme et des spermatozoïdes au point de vue médico-légal, fait remarquer que les dimensions absolues et relatives des spermatozoïdes, aussi bien que la forme de leur tête, sont d'une fixité remarquable pour chaque espèce de mammifères. La longueur totale du spermatozoïde de l'Homme est malaisée à déterminer, du moins à l'état frais, à cause de l'extrême ténuité du bout de la queue ; elle est de 48 à 58 μ . La tête mesure 5 μ 5 en longueur : c'est ici l'un des plus petits spermatozoïdes qu'on puisse voir.

Lorsqu'on examine dans leur milieu naturel des spermatozoïdes mûrs tout à fait frais, ils paraissent à peu près homogènes. Mais lorsqu'on les observe après les avoir fixés et colorés, ou bien lorsqu'on a dissocié leurs parties constituantes par une macération plus ou moins prolongée dans certains réactifs, on reconnaît qu'ils ont une structure complexe.

Structure de la tête. — La tête des spermatozoïdes de mammifères est décomposable en deux parties : le *noyau*, et la *coiffe céphalique* comprenant l'*acrosome*.

Nous ne reviendrons pas sur la forme du noyau. Chez l'Homme, le Chien, le Lapin, le Cobaye, le Cheval, le Taureau, le Porc, etc., le noyau est un ellipsoïde aplati ; nous avons vu que chez le Rat, sa forme est un peu spéciale. Le pôle postérieur du noyau est, chez beaucoup d'espèces, aplati ou même excavé pour loger le *bouton terminal* (simple ou double) qui n'est autre chose que le *centrosome* de la cellule séminale, et d'où part le filament axile. En présence des matières colorantes, après fixation préalable, les noyaux ne se comportent pas de la même façon. Les uns se colorent d'une façon homogène, tantôt intensément (Rat), tantôt faiblement (Cobaye) ; les autres montrent une différenciation très nette en deux segments inégalement colorés (BALLOWITZ, 1891). De ces deux segments, l'anterieur est pâle, le postérieur est foncé ; leurs dimensions varient : généralement le segment postérieur plus coloré n'occupe que le tiers ou le quart du noyau ; il en est ainsi en particulier chez l'Homme, le Taureau, etc. Les deux segments sont séparés par une ligne transversale plus ou moins nette. Le violet de gentiane (BALLOWITZ), la crocécine (FLORENCE), font bien ressortir ces différences de colorabilité qui semblent tenir à une répartition inégale de la chromatine (1). Néanmoins, la chromatine est toujours diffuse : on ne voit, dans le noyau

(1) BALLOWITZ (1891) rapporte cette particularité du noyau des spermatozoïdes au fait observé depuis longtemps par KÖLLIKER (1856), MERKEL (1874), RENSON (1882), etc., à savoir la localisation de la chromatine à l'un des hémisphères du noyau de la spermatide. Nous avons déjà dit que, pour LENHOSSÉK (1898), en ce qui concerne les spermatides, il s'agit d'une véritable *incrustation chromatique de la membrane nucléaire* qui n'aurait rien de commun avec le fait observé sur les spermatozoïdes par BALLOWITZ.

des spermatozoïdes, ni réseau, ni peloton chromatique, ni nucléoles. La chromatine est homogène, condensée sous le plus petit volume possible. La membrane nucléaire est invisible, le noyau est limité par un contour excessivement fin. En outre BALLOWITZ a observé, chez beaucoup de mammifères, un corps intra-nucléaire de forme semi-lunaire ou conique, bien délimité, reposant par sa base sur le segment postérieur, faisant plus ou moins saillie à la façon d'une coupole dans le segment antérieur. Ce corps ne fixe pas les matières colorantes et présente les caractères d'une vacuole.

Le noyau est surmonté d'une double formation d'origine protoplasmique, la *coiffe céphalique* (*Kopfkappe*) et l'*acrosome*. Nous ne

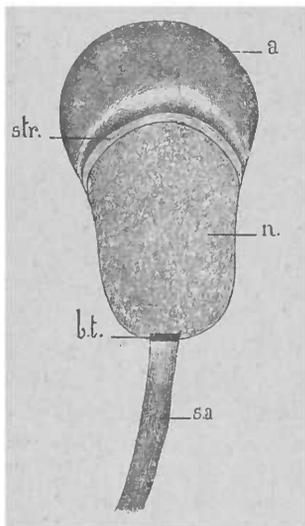


FIG. 978. — Tête d'un spermatozoïde mûr de Cobaye, vue de face. Coloration à l'hématoxyline ferrique (d'après LENHOSSÉK).

a, acrosome; — n, noyau; — str, strie séparant la tête de l'acrosome; — bt, bouton terminal; — sa, segment antérieur.

reviendrons pas sur leur genèse; rappelons seulement qu'il s'agit là de formations dérivées du corps juxta-nucléaire, et que l'opinion récemment soutenue par NIESSING (1896), d'après laquelle l'acrosome représenterait le centrosome, doit être complètement abandonnée. La *coiffe céphalique* se présente, sur les spermatozoïdes mûrs, comme une membrane extrêmement mince. Hyaline et transparente, elle est extrêmement difficile à voir, se moule exactement à la surface de la tête, et se termine en arrière à un niveau variable, par une ligne circulaire plus ou moins nette. Chez quelques espèces (ex. : Rat, Chien, Homme, etc.), le sommet de la coiffe céphalique, au lieu d'être mousse et arrondi (comme chez le Cobaye) se termine en une pointe plus ou moins effilée, le *dard* (*Spiess*) de RETZIUS (1881). Sur les spermatozoïdes macérés, la coiffe céphalique se distingue nettement; elle peut même se détacher et se rencontrer isolée dans les préparations

sous forme d'une calotte hyaline et délicate. Mais, contrairement à l'opinion d'anciens observateurs qui en faisaient une formation éphémère destinée à disparaître sur le spermatozoïde mûr (v. BRUNN, 1874, RENSON, 1882, etc.), on admet depuis FÜRST (1887), JENSEN (1887), et BALLOWITZ (1891), qu'il s'agit d'une formation constante et permanente.

Entre la coiffe céphalique et le noyau, au pôle antérieur de ce dernier existe un corps particulier, connu depuis MERKEL (1874) sous le nom de *bouton de la pointe* (*Spitzenknöpfchen*), décrit chez le

Rat par JENSEN (1887) sous le nom de *bâtonnet du crochet* (*Hakenstäbchen*), et par v. LENHOSSÉK, 1898, sous le nom, adopté par nous, d'*acrosome*. Ce corps, dont nous avons précisé l'origine protoplasmique, se présente avec des caractères très variables, suivant les espèces. Chez le Rat, il a l'apparence d'un corpuscule très petit, pointu, adhère au noyau dont il occupe exactement la pointe recourbée. Chez l'Homme, il constitue sous la coiffe céphalique excessivement mince le petit bouton qui termine la tête et lui donne son aspect piriforme. Chez le Chien, il n'adhère pas au noyau, mais à la coiffe céphalique (LENHOSSÉK, 1898). *Chez le Cobaye, il atteint un développement véritablement gigantesque.* Comparable à un croissant lunaire épais, il coiffe le noyau et donne à l'ensemble de la tête (dont il constitue au moins le tiers) lorsqu'on la voit de face, la forme de la caisse de résonance d'un violon (fig. 978). Il adhère très peu au noyau et s'en sépare avec la plus grande facilité sur les préparations de sperme « par frottis ».

L'acrosome a des réactions colorantes qui permettent de le distinguer aisément du noyau : il prend avec intensité les matières colorantes acides d'aniline telles que l'éosine, l'érythrosine, la fuchsine acide, le vert brillant. Sa signification fonctionnelle nous est totalement inconnue.

Le bord circulaire postérieur de la coiffe céphalique, la ligne qui limite les segments inégalement colorables du noyau, la ligne de démarcation entre le noyau et l'acrosome (quand celui-ci a une forme semi-lunaire), enfin le bord antérieur convexe du corps intra-nucléaire, constituent autant de stries transversales de la tête du spermatozoïde. Ces stries, diversement placées, en nombre variable suivant les espèces, et plus ou moins nettes suivant la technique employée, avaient été entrevues il y a très longtemps par VALENTIN (1863), BALLOWITZ (1891).

Structure de la queue. — La queue des spermatozoïdes des mammifères est un appendice très long et grêle, cylindrique à son origine et qui va en s'amincissant peu à peu vers son extrémité. On y distingue plus ou moins nettement trois segments. Le *segment antérieur*, découvert en 1865 par SCHWEIGGER-SEIDEL, appelé par lui *Mittelstück* (pièce intermédiaire entre la tête et la queue proprement dite) et par RETZIUS (1881), *Verbindungstück* (pièce d'union), ne se distingue souvent par aucun caractère extérieur du reste de la queue. Chez quelques espèces, notamment chez les chéiroptères, il a, au contraire, un calibre plus considérable, qui le fait reconnaître du premier coup. Par contre, au point de vue de sa structure, il est caractérisé nettement par la présence constante du *filament spiral*, qu'on fait apparaître par certains artifices de technique. Le *segment moyen* occupe la plus grande longueur de la queue ; il est désigné ordinairement sous le nom de *pièce principale* (*Hauptstück*, RETZIUS). Il se termine par un rétrécissement brusque auquel fait suite le segment

terminal (*Endstück* de RERZIUS) extrêmement fin, presque invisible à

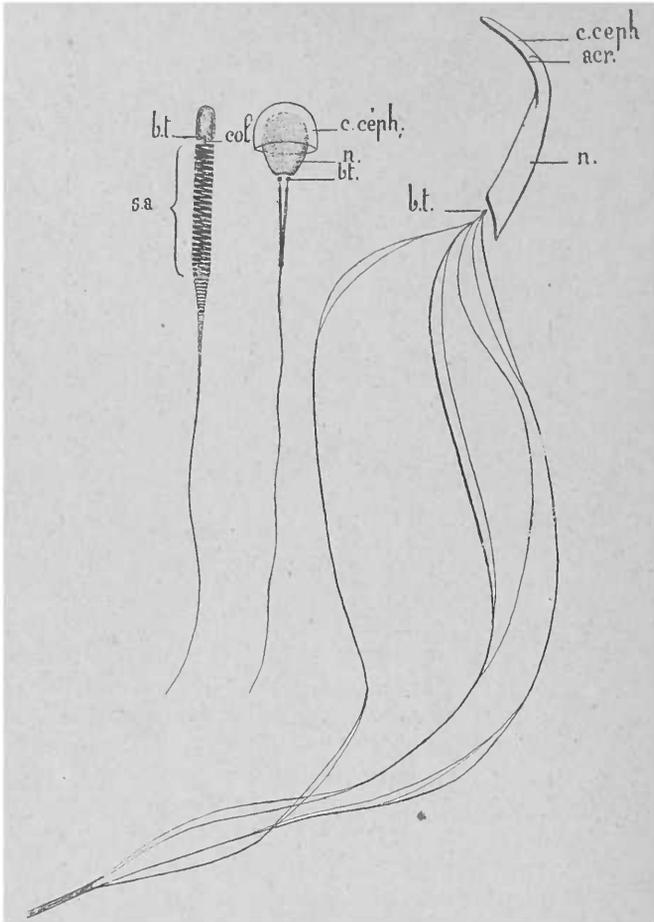


FIG. 979. — Spermatozoïde de Rat (à droite), pas tout à fait mûr, dont le filament axile s'est décomposé en fibrilles au niveau du segment antérieur. Acide acétique à 1 pour 100, pas de coloration. (D'après JENSEN.)

Spermatozoïde de Loutre (au milieu), pris dans l'épididyme. La coiffe céphalique est soulevée comme une calotte. Les deux boutons terminaux sont visibles ; à chacun d'eux aboutit une des deux fibres dont est composé le filament axile. (D'après BALLOWITZ.)

Spermatozoïde d'un chéiroptère (*Vesperugo noctula*), pris dans l'épididyme. Fixation par une solution saturée de sublimé. Le filament spiral enroulé autour du segment antérieur du filament axile est bien visible.

col., collet du spermatozoïde ; — *bt.*, bouton terminal ; — *sa.*, segment antérieur de la queue ; — *c. ceph.*, coiffe céphalique ; — *n.*, noyau ; — *acr.*, acrosome.

l'état frais. Chez un certain nombre d'espèces, la queue commence par un très court segment, plus étroit que le *Mittelstück*, et que l'on appelle le *collet* (BALLOWITZ 1891).

La queue est traversée dans toute sa longueur par un filament découvert par EIMER (1874) appelé *filament central* (EIMER) ou *axile* (v. BRUNN) ou encore *cordon axile* (BALLOWITZ). Ce filament, organe contractile de la queue, est revêtu d'une *gaine protoplasmique* qui fait défaut seulement au niveau du segment terminal (v. BRUNN, 1884) et du collet (BALLOWITZ, 1891). Étudions successivement le filament axile, son mode d'insertion à la tête, et la gaine protoplasmique.

Le filament axile a un aspect homogène lorsqu'on étudie la queue d'un spermatozoïde frais. Mais, dès qu'on examine des spermatozoïdes qui ont macéré pendant un temps plus ou moins long (plusieurs jours) dans l'eau salée à 6 pour 1000 (sérum artificiel), dans l'acide osmique (de 1 pour 100 à 1 pour 1000), l'acide acétique à 1 pour 100, ou plus simplement l'eau pure, ou bien encore des spermatozoïdes recueillis dans l'utérus de femelles quelques jours ou quelques semaines après le coït, on reconnaît aisément que *le filament axile a une structure fasciculée et fibrillaire* (JENSEN, 1887; BALLOWITZ, 1886-1891, etc.). Il est formé de deux faisceaux étroitement accolés sur la plus grande partie de la queue, et qui, chez un certain nombre d'espèces, divergent légèrement au niveau du collet pour s'insérer séparément. Sur les spermatozoïdes macérés, il est très facile de dissocier mécaniquement l'un de l'autre ces deux faisceaux sur une grande longueur, en comprimant la lamelle couvre-objet sous laquelle on les observe, ou bien en lui imprimant de petits mouvements de latéralité. Mais on voit alors ces faisceaux se décomposer en un nombre variable de fascicules, qui eux-mêmes se résolvent en fibrilles d'une extrême ténuité. De telles préparations peuvent être aisément fixées par les vapeurs osmiques et colorées par les couleurs d'aniline (par exemple, le violet de gentiane). Le filament axile a donc une structure tout à fait comparable à celle des fibres contractiles d'une cellule musculaire : il est formé de fibrilles élémentaires très ténues, groupées en faisceaux d'ordre croissant. Fibrilles et faisceaux sont unis entre eux par un *ciment* que la macération dissout. En fin de compte c'est un *cil fasciculé*.

La présence de deux faisceaux principaux accolés dans le filament axile chez les mammifères doit être rapprochée d'un fait curieux découvert par LA VALETTE SAINT-GEORGE, en 1876, et vérifié par plusieurs chercheurs, à savoir que les spermatozoïdes de divers Crapauds (*Bufo vulgaris*, *Bufo calamita*, par exemple) ont normalement deux queues.

Le *mode d'insertion du filament axile* a été particulièrement bien étudié par JENSEN (1887) et BALLOWITZ (1891). JENSEN découvrit que le filament axile commence par un bouton qu'il appela *bouton terminal* (*Endknöpfchen*), situé immédiatement derrière le noyau, et logé même assez souvent dans une petite excavation de son pôle postérieur. Ce bouton, chez le Rat, peut se dédoubler en deux parties

placées la plus grosse en avant, la plus petite en arrière. BALLOWITZ (1891) observa que chez beaucoup de mammifères (ex. le Porc, la Taupe; le Blaireau, etc.), le bouton terminal peut se dédoubler normalement en deux moitiés placées côte à côte, et sur chacune desquelles s'insère un des faisceaux du filament axile. Le ou les boutons terminaux adhèrent au noyau par un ciment particulier très solide. Nous avons vu que, à la suite des belles recherches de MEVES (1897) et de LENHOSSÉK (1898), on doit considérer le bouton terminal comme le *centrosome* du spermatozoïde, et que le centrosome semble être le *centre cinétique* des mouvements de la queue (1).

L'*enveloppe protoplasmique* du filament axile commence tantôt à l'origine de ce filament (Rat, par exemple), tantôt un peu plus en arrière, laissant à nu le filament axile sur une petite étendue au niveau du *collet* (BALLOWITZ, 1891). Elle se termine toujours à une certaine distance de l'extrémité postérieure du filament, laissant à nu le *segment terminal*.

Lorsqu'on examine des spermatozoïdes mûrs dans leur milieu naturel, l'enveloppe protoplasmique paraît sans structure. Mais sur des spermatozoïdes pas tout à fait mûrs, puisés dans le testicule ou bien des spermatozoïdes mûrs macérés, on reconnaît que cette enveloppe a une structure complexe. Au niveau du segment antérieur (*Mittelstück*), elle est constituée par un *filament spiral* décrivant autour du filament axile des tours serrés; au niveau du segment moyen (*Hauptstück*), elle est constituée par des *disques* empilés et enfilés par le filament axile.

Le filament spiral a été découvert en 1879 sur les spermatozoïdes de l'Homme par H. GIBBES, qui en donna du reste, ainsi que KRAUSE, une interprétation inexacte. Il s'agit bien, comme l'ont fait voir surtout JENSEN et BALLOWITZ, d'un fil très ténu, décrivant autour du filament axile des tours de spire plus ou moins serrés. Ce fil grêle est plongé dans une substance cimentante qui possède, à l'état frais, la même réfringence que lui, d'où il résulte qu'à l'état

(1) On sait depuis plusieurs années déjà que dans les cellules en voie de division karyokinétique les centrosomes sont les centres d'où partent les mouvements du protoplasma, d'où s'irradient les formations fibrillaires des asters et du fuseau. Tout récemment, MEVES, LENHOSSÉK (1897-1898) ont fait voir que les centrosomes président à la genèse du filament axile des spermatozoïdes, et qu'ils persistent dans le spermatozoïde mûr à l'origine de ce filament moteur.

HENNEGUY (Sur le rapport des centrosomes avec les cils vibratiles, *C. R. de l'Acad. des Sc.*, 28 mars 1898) vient d'émettre l'opinion que les grains qui se trouvent à la base des cils vibratiles des cellules épithéliales ciliées sont une dépendance des centrosomes. Enfin ZIMMERMANN (Beitr. zur Kenntniss einiger Drüsen und Epithelien, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LII, H. 3, 1898) généralise cette notion, et pense que le centrosome est le centre de tous les mouvements cellulaires de quelque nature qu'ils soient, le *kinétocentre* de la cellule.

frais l'enveloppe paraît homogène. Cette substance se formerait tardivement et se dissoudrait par macération, ce qui fait que le filament spiral est apparent sur les spermatozoïdes non mûrs et sur les spermatozoïdes macérés. Le filament spiral s'étend en arrière à une distance variable : pour les uns, il ne dépasse pas le segment antérieur ; pour d'autres, il empiète sur le segment moyen. En réalité, dans la plupart des cas, il n'y a pas de ligne précise de démarcation entre ces deux segments. Peu à peu, le filament spiral devient moins net et il est remplacé par des disques protoplasmiques que l'on trouve jusqu'au segment terminal. Le mode de formation et la signification physiologique du filament spiral ne sont pas exactement connus.

Propriétés physiologiques du spermatozoïde. — Le spermatozoïde est un élément individuellement stérile, car il est incapable de se diviser. Néanmoins il porte en lui la vie, puisque sa fusion avec l'ovule, lui aussi stérile, marque le commencement d'un individu nouveau. Dans son noyau, qui mesure à peine chez l'Homme quatre millièmes de millimètre de longueur, sont contenus les caractères héréditaires d'une série innombrable de générations antérieures, destinés à un nombre infini de générations futures possibles. Cette haute fonction, qui consiste à servir de support et de véhicule au plasma germinatif immortel, est desservie par des propriétés physiologiques extrêmement remarquables. Les principales, ou du moins les mieux connues, sont : une *motilité* puissante, une *vitalité* extraordinaire, une *sensibilité* spéciale délicate. Nous devons en dire quelques mots ici.

La motilité des spermatozoïdes est connue depuis HAM (1) et LEEUWENHOEK ; elle a excité l'imagination du vulgaire et des savants depuis plus de deux siècles.

Lorsqu'on étale entre deux lames de verre une goutte de sperme pris dans l'épididyme d'un animal, et qu'on l'examine au microscope, les spermatozoïdes d'abord immobiles ne tardent pas à commencer à se mouvoir. Le contact de l'oxygène de l'air paraît être une des conditions essentielles de leurs mouvements. Ils cessent d'être accolés les uns aux autres en faisceaux (2) ; ils se séparent et s'agitent chacun pour leur compte dans le liquide spermatique. L'agent de ces mouvements est la queue et vraisemblablement surtout le filament axile (3). La queue

(1) C'est en 1677 que HAM, étudiant en médecine de Dantzic, découvrit les spermatozoïdes.

(2) Les spermatozoïdes mûrs et détachés se réunissent dans la lumière du tube séminifère, puis dans les canaux excréteurs et s'accolent les uns aux autres en faisceaux parfois considérables. Dans chaque faisceau, les têtes sont empilées comme des pièces de monnaie ou des globules du sang dans une préparation. Les queues, toutes tournées du même côté, sont parallèles et recourbées en élégants tourbillons. Les spermatozoïdes sont alors immobiles.

(3) BALLOWITZ (1889) fait remarquer avec raison que, dans tous les éléments contractiles (fibres musculaires, cellules ciliées, spermatozoïdes), on observe une structure

exécute des mouvements de flexion et des mouvements circulaires conoïdes d'où résultent la progression de la tête en avant et sa rotation sur elle-même. Ces mouvements permettent aux spermatozoïdes, disposés dans le vagin ou l'utérus de la femelle, de remonter les voies génitales jusqu'à la rencontre de l'ovule, parfois jusqu'à la surface même de l'ovaire. La vitesse de locomotion des spermatozoïdes est relativement considérable. En déterminant le temps qu'ils mettent à remonter les voies génitales d'une femelle, on a été amené à constater qu'ils parcourent environ 1 millimètre par minute.

Leurs mouvements ne s'exécutent pas au hasard; au contraire, ils semblent dirigés vers un but à atteindre, qui est l'ovule. C'est ainsi que, si l'on mélange des œufs et des spermatozoïdes (d'Oursins, par exemple) sous le microscope, on voit les spermatozoïdes entourer immédiatement les ovules. Evidemment, les spermatozoïdes sont sensibles à des émanations provenant des ovules, de même que les leucocytes migrants sont sensibles aux produits solubles sécrétés par les microbes dans un organisme infecté.

Les spermatozoïdes peuvent conserver pendant très longtemps leur vitalité, lorsqu'ils sont placés dans un milieu physiologique. Ils vivent plusieurs jours dans les voies génitales de la femme, plusieurs semaines et même plusieurs mois chez certains animaux. Aucune autre cellule détachée de l'organisme ne possède à un tel degré cette propriété.

§ 5. — LE TISSU CONJONCTIF DU TESTICULE.

L'albuginée et le squelette fibreux du testicule. — Le parenchyme testiculaire est limité par l'*albuginée*. Cette membrane, de même nature que les aponévroses, est très résistante et inextensible; lorsqu'on l'incise sur le testicule frais, les tubes séminifères font hernie à travers l'incision. Son épaisseur est fort variable chez les divers mammifères. Épaisse, blanche et opaque chez les grands animaux,

fibrillaire. On pourrait ajouter que les mouvements intérieurs du protoplasma sont aussi liés à la disposition fibrillaire (ex. les cellules en voie de division karyokinétique). Chez les mammifères, les oiseaux, les reptiles, les poissons et les batraciens anoures, le filament axile, qui est contractile, est décomposable en fibrilles. Chez les urodèles, la queue des spermatozoïdes est pourvue d'une membrane ondulatoire terminée par un filament marginal; le filament axile est immobile, et n'est pas décomposable en fibrilles; le filament marginal est l'agent de la contractilité, et on peut le décomposer en fibrilles. Par contre, certains oiseaux ont un filament marginal immobile et non fibrillaire. Voici donc bien là des cas particuliers d'une loi générale: la contractilité est liée à la structure fibrillaire.

chez l'Homme, le Chien, le Chat, elle est, au contraire, mince et transparente chez les petits mammifères, tels que le Lapin, le Cobaye, le Rat. Chez ce dernier, elle laisse aisément voir par transparence les tubes séminifères gros et disposés en élégants tourbillons. Sa surface externe est parfaitement lisse; elle est recouverte par un endothélium à cellules polygonales, facile à mettre en évidence par l'imprégnation d'argent, et qui représente le feuillet viscéral de la séreuse vaginale, diverticule du péritoine. Sa surface interne se détache plus ou moins facilement du parenchyme testiculaire, auquel elle adhère par les tractus fibreux inter-lobulaires, par les vaisseaux et par la continuité des fibres conjonctives et élastiques. Sa structure ressemble beaucoup à celle des membranes fibreuses en général et de la sclérotique de l'œil en particulier. Elle est constituée par des plans aponévrotiques simples superposés, entre-croisés quant à la direction de leurs fibres et reliés par des faisceaux obliques de façon à constituer un « système de tentes ». Elle est traversée par de nombreuses veines et par des lymphatiques valvulés; ces vaisseaux se présentent, à la coupe, comme des fentes sans autre paroi propre que l'endothélium vasculaire.

Les tractus fibreux qui s'échappent de l'albuginée pour cloisonner le parenchyme testiculaire, sont formés par des faisceaux fibreux plus ou moins denses; ils sont aussi parcourus par des vaisseaux sanguins et lymphatiques collecteurs. Il en est de même du corps d'Highmore qui constitue, comme nous l'avons déjà dit, tantôt une tige au centre du testicule, tantôt un épaississement adjacent à l'albuginée au niveau de la tête de l'épididyme.

Chez beaucoup de mammifères, tels que le Cheval, l'Ane, le Porc, le tissu fibreux constitutif de l'albuginée, des cloisons et du corps d'Highmore, est parsemé de *fibres musculaires lisses* plus ou moins abondantes, isolées ou groupées en faisceaux et qui peuvent jouer un rôle très important dans l'excrétion exo-glandulaire du sperme sécrété. Les fibres musculaires lisses existent dans l'albuginée de l'Homme en petite quantité aux environs du point d'insertion testiculaire du ligament connu sous le nom de *gubernaculum testis*, qui relie le pôle inférieur du testicule au fond des bourses.

Tissu conjonctif lâche du testicule. — Bien plus intéressant que ce tissu fibreux de soutien est le tissu conjonctif lâche dans lequel sont plongés les tubes séminifères. Ce dernier joue, en effet, un rôle capital dans les échanges nutritifs qui se font entre les tubes et les vaisseaux. Il est pourvu de cellules spéciales, très curieuse modification des cellules fixes du tissu connectif, qui font du tissu conjonctif testiculaire un type à part dans l'organisme.

Les éléments du tissu conjonctif lâche, fibres et cellules, ont une texture qui varie beaucoup suivant les espèces auxquelles on s'adresse. Chez les rongeurs, le Rat par exemple, cette texture est très lâche;

la trame conjonctive, excessivement délicate, est représentée par quelques faisceaux de fibrilles conjonctives prenant leurs points d'appui sur la membrane propre des tubes et sur les vaisseaux. Ces faisceaux, rares et grêles, délimitent des mailles très larges remplies par la lymphe des espaces conjonctifs : il s'agit là du tissu conjonctif lâche adulte le plus délicat qu'on puisse voir. Aussi, chez le Rat, est-il très facile de dissocier les tubes séminifères, de les isoler sur une grande longueur les uns des autres. Chez le Cobaye et le Lapin où la texture du tissu conjonctif est plus serrée, la dissociation des tubes est bien moins facile.

Chez le Chat, le Chien, l'Homme et les grands animaux, la trame conjonctive est encore plus dense, sans cesser néanmoins d'appartenir au type du tissu conjonctif lâche. Nous verrons bientôt que ces variations sont à rapprocher de celles des capillaires lymphatiques.

Dans le tissu conjonctif lâche du testicule, les cellules fixes ramifiées et anastomosées ont la même disposition qu'ailleurs ; mais, en outre, on y rencontre un type spécial de cellules, connues depuis LEYDIG (1850) sous le nom de *substance*, ou mieux de *cellules interstitielles*.

Cellules interstitielles. — Les cellules interstitielles se rencontrent avec une abondance très inégale dans le testicule de tous les mammifères. Chez le Rat, elles sont peu nombreuses. Nous choisirons comme exemple le testicule du Chat qui constitue, à leur point de vue, un objet d'étude très favorable.

Si l'on étudie une coupe de testicule de Chat adulte bien fixé par un mélange contenant de l'acide osmique (tel que le liquide de FLEMMING ou celui d'HERMANN) après l'avoir montée sans autre coloration dans la glycérine, on reconnaît du premier coup les cellules interstitielles, grâce à la couleur noire prise par la graisse dont elles sont pour la plupart bourrées. Ces cellules sont abondamment réparties dans tout le testicule. Entre les tubes séminifères, elles sont tellement nombreuses que sous un faible grossissement elles semblent constituer à elles seules tout le tissu conjonctif. Elles forment des amas noirâtres qui se moulent sur les interstices anguleux des tubes. On en trouve aussi dans le corps d'Highmore, entre les tubes du réseau de Haller, dans les cloisons fibreuses, et même entre les lames aponévrotiques les plus internes de l'albuginée.

Ces cellules sont rarement isolées ; le plus souvent elles sont réunies par groupes. Toutes ne contiennent pas de la graisse ; mais du moins le plus grand nombre en renferme, et en quantité telle que l'étude de leur structure, après l'action de l'acide osmique, est gênée. Aussi convient-il de les étudier après l'action de fixateurs ne contenant pas d'acide osmique, tels que le sublimé et le mélange micro-formol-acétique.

Sur une coupe d'un testicule ainsi traité, colorée par la glycérine

hématoxylique éosinée et conservée dans la glycérine faiblement chargée du même réactif, les cellules interstitielles se montrent comme des cellules irrégulièrement polygonales généralement tassées les unes contre les autres. A la limite des amas ou des cordons qu'elles constituent, ces cellules sont, au contraire, arrondies. Quand on les rencontre isolées, ce qui est rare, elles sont globuleuses, un peu allongées dans le sens des faisceaux conjonctifs entre lesquels elles sont placées. Chez l'animal adulte, elles nous ont paru nettement limitées non pas par une capsule, comme les cellules adipeuses, mais par un épaissement bien net de leur protoplasma. Elles n'ont pas de prolongements. Chez un animal très jeune, au contraire, des prolongements très fins partaient de leur surface pour se perdre après un court trajet ou s'anastomoser avec les prolongements des cellules voisines; ces prolongements étaient toujours filiformes. KOLOSSOW (1898) a vu, grâce à sa méthode spéciale de coloration des tissus à l'acide osmique et au tanin, des ponts inter-cellulaires d'une cellule à l'autre : il est vrai que cet auteur généralise à tous les épithéliums sa doctrine des ponts protoplasmiques inter-cellulaires. Plusieurs histologistes, notamment HANSEMAN et PLATO, ont suivi le développement de ces cellules aux dépens de cellules fixes du tissu conjonctif : notre observation personnelle de prolongements protoplasmiques filiformes, chez un animal jeune, s'accorde bien avec ces données.

Le noyau des cellules interstitielles est sphérique; généralement il est excentrique par rapport au corps cellulaire, et rejeté à l'un des pôles. La chromatine est disposée en une croûte discontinue sous la membrane du noyau, et en granulations irrégulières dans l'espace nucléaire. Il y a toujours un ou plusieurs nucléoles vrais très nets. Le protoplasma affecte une disposition alvéolaire en rapport avec la présence des gouttelettes graisseuses; autour du noyau il est en quantité plus abondante. Les centrosomes sont facilement visibles sous forme de deux points très fins et très rapprochés l'un de l'autre, contenus dans une « sphère » bien limitée, au voisinage du noyau (fig. 980, B).

La présence à peu près constante de la graisse est une des particularités les plus frappantes des cellules interstitielles. La graisse est à l'état de gouttelettes tantôt très fines, tantôt plus grosses que le noyau, arrondies quand elles ne sont pas comprimées les unes contre les autres. Ces gouttelettes se colorent par l'acide osmique, mais avec une intensité variable du brun au noir absolu : ces nuances correspondent évidemment à des variations de composition chimique. Non seulement on rencontre de la graisse dans les cellules interstitielles, mais aussi dans les espaces conjonctifs ambiants et dans l'intérieur des tubes séminifères. Mais jusqu'à présent, on ne peut faire que des suppositions sur les relations qui existent entre la graisse contenue dans l'épithélium séminal et celle des cellules interstitielles.

On savait depuis LEYDIG (1850), qui les a découvertes, que les cellules interstitielles contiennent de la graisse. Tout récemment, REINKE (1895) a montré que, chez l'Homme, elles contiennent aussi une autre substance qui se présente sous forme de cristaux, ou plus exactement de *cristalloïdes*. Les cristalloïdes de REINKE n'ont été vus jusqu'ici que dans le testicule humain. Ce sont des corps allongés en bâtonnets, ordinairement très gros, plus gros que le noyau, à côtés généralement rectilignes, à angles émoussés et de valeur inconstante; ils sont souvent associés deux à deux. Ils se gonflent sans se dissoudre dans les solutions alcalines faibles, se dissolvent comme la globuline dans

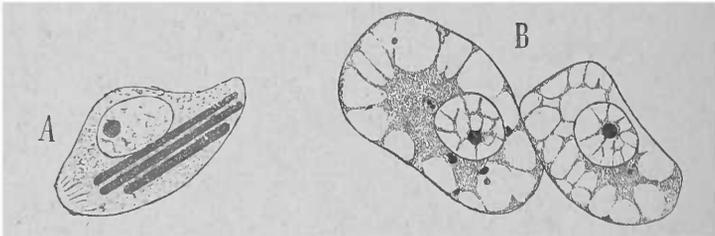


FIG. 980. — Cellules interstitielles du testicule. A, de l'Homme, avec trois cristalloïdes allongés en bâtonnets; B, du Chat. Dans ces dernières, on voit, près du noyau, une paire de centrosomes contenus dans une sphère attractive. (Fixation au sublimé, coloration à l'hématoxyline ferrique.)

la solution de sel marin à 10 pour 100. Après fixation par l'alcool, le sublimé, etc., ils se colorent avec intensité par la méthode de Weigert pour la fibrine (1), par le carmin, la safranine, l'hématoxyline ferrique de Heidenhain, etc. REINKE les compare avec raison aux cristalloïdes connus depuis longtemps dans les cellules végétales et dans le vitellus de beaucoup d'œufs. Il les a rencontrés non seulement à l'intérieur des cellules interstitielles, mais aussi en dehors d'elles dans les espaces lymphatiques. Ces curieux produits ont été retrouvés et étudiés de nouveau par LUBARSH, V. LENHOSSÉK, V. BARDELEBEN, PRENANT, CH. MATHIEU. Leur présence exclusivement dans le testicule humain est fort remarquable. Il est vraisemblable qu'il s'agit là de matériaux nutritifs, mais leur signification est loin d'être absolument éclaircie.

On trouve en outre, dans les cellules interstitielles de nombreux animaux, des *granulations pigmentaires*, signalées depuis longtemps par HENLE auquel on doit d'ailleurs la première description précise et complète de ces cellules. Ces granulations sont si abondantes chez le Cheval, et surtout chez le Porc, qu'elles donnent au parenchyme tes-

(1) Coloration au violet de gentiane aniliné, décoloration par l'huile d'aniline après passage par la solution de Gram iodo-iodurée.

ticulaire de ces animaux une couleur variant du rouge au brun chocolat. Ce pigment dérive vraisemblablement de l'hémoglobine. Il est à peu près absent chez les rongeurs et très peu abondant chez l'Homme.

Les cellules interstitielles se multiplient rarement par karyokinèse, bien que plusieurs auteurs, et en particulier REINKE, chez l'Homme, aient observé parfois sur elles ce mode de division. Récemment BOUIN, sur des testicules de Cobayes, après oblitération des voies d'excrétion, a vu des divisions amitotiques se faire, par territoires limités, sur les cellules de Sertoli et aussi sur les cellules interstitielles voisines. Nous verrons enfin que ces cellules peuvent aussi naître par transformation de cellules fixes du tissu conjonctif.

Les cellules interstitielles du testicule sont ordinairement groupées en traînées ou cordons de forme et de grandeur variées. Dans chaque amas, elles sont directement au contact les unes des autres et prennent une forme polyédrique. Le nitrate d'argent se réduit en noir dans leurs interlignes et forme ainsi un dessin polygonal régulier, comme sur un véritable épithélium; les éléments du tissu conjonctif ne pénètrent pas dans leurs intervalles. Il semble donc, et ce fait a été remarqué depuis longtemps, que l'on soit en présence de *cordons épithéliaux pleins* sans canaux excréteurs, bourgeonnant au sein des espaces conjonctifs entre les tubes séminifères, et anastomosés entre eux en un réseau continu.

NUSSBAUM (1880) et tout récemment son élève BEISSNER (1898) affirment que les cordons de cellules interstitielles sont limités, du côté du tissu conjonctif, par une membrane continue semée de noyaux. Il est aisé de vérifier que des noyaux appartenant à des cellules fixes du tissu conjonctif sont appliqués de distance en distance à la surface des amas; mais il ne s'agit pas là d'une membrane continue. Les cellules fixes du tissu conjonctif s'appliquent à la surface des cordons comme elles le font à la surface des tubes séminifères ou des vaisseaux.

Les relations des cellules interstitielles avec les tubes séminifères ont donné lieu récemment à des opinions originales. PLATO prétend que ces cellules peuvent s'appliquer intimement à la surface des tubes, et, par l'intermédiaire d'orifices préformés, expulser dans leur intérieur, au niveau des cellules de Sertoli, leur contenu grasseux. BARDELEBEN pense que les cellules interstitielles émigrent dans l'intérieur des tubes à travers la membrane propre et s'y fixent à l'état de cellules de Sertoli. Les canaux de PLATO sont niés formellement par LENHOSSÉK et BEISSNER; nous ne les avons jamais rencontrés; l'auteur lui-même ne paraît en avoir vu qu'un seul, qu'il a figuré. Quant à l'opinion de BARDELEBEN, elle paraît être le résultat d'une technique insuffisante et d'une interprétation hasardeuse (1). Nous avons tou-

(1) Récemment, CH. MATHIEU (1898) aurait vu, chez le Porc, des tubes sémini-

jours vu, chez le Rat, le Chien, le Cobaye, les cellules interstitielles séparées de l'épithélium séminal non seulement par la membrane propre des tubes, mais encore par des faisceaux conjonctifs distincts.

Les cellules interstitielles ont avec les vaisseaux sanguins des rapports étroits, entrevus par LEYDIG, HENLE, bien établis par BOLL. Elles sont, en effet, souvent situées sur le trajet des artérioles, et sont ordinairement entourées ou même traversées par des capillaires sanguins. Quelquefois, comme l'a vu BOLL, elles sont rangées circulairement autour d'un capillaire sanguin « comme des cellules glandulaires autour d'un canal excréteur ». PLATO a montré que leur développement chez l'embryon, aux dépens de cellules conjonctives préexistantes, se fait autour des vaisseaux sanguins. Les connexions vasculaires des cellules interstitielles suggèrent, d'une part, leur comparaison avec les vésicules adipeuses : cellules conjonctives transformées et en relation étroite avec les réseaux capillaires. Elles font aussi penser aux cellules glandulaires des glandes à sécrétion purement interne telles que la capsule surrénale.

Plusieurs auteurs, LUDWIG et TOMSA, MIHALKOWICZ, ont admis que les radicules lymphatiques naissent entre les cellules interstitielles. REINKE pense également que les cristalloïdes qu'elles contiennent chez l'homme peuvent s'éliminer en tombant dans les espaces lymphatiques voisins. Il résulte de nos recherches personnelles que les capillaires lymphatiques n'ont aucun rapport habituel avec les cellules interstitielles. Il n'en est pas moins vrai qu'elles sont plongées dans les mailles du tissu conjonctif et qu'elles baignent dans la lymphe particulière qui les remplit (lymphe des espaces).

Quelques auteurs (HARVEY, LETZERIC) avaient avancé que les cellules interstitielles sont des cellules nerveuses, ou tout au moins qu'elles sont en relation étroite avec les nerfs. Cette opinion n'a plus, depuis longtemps, qu'un intérêt historique.

Les cellules interstitielles existent d'une manière constante chez les mammifères, où elles ont été surtout étudiées. Les oiseaux et les reptiles en sont aussi pourvus. On les a rencontrées chez les batraciens anoures ; elles paraissent faire défaut chez les urodèles et les poissons. Chez quelques invertébrés (par exemple la Paludine vivipare,

fères envahis et détruits par des cellules interstitielles, à l'état normal. Ce fait étrange au premier abord, mérite d'être vérifié.

Le travail de CH. MATHIEU, qui nous est parvenu après la rédaction de ce chapitre, a trait principalement aux cristalloïdes des cellules interstitielles et des tubes séminifères. — CH. MATHIEU a trouvé, chez le Cheval et le Chat principalement, des *filaments cristalloïdiens*, comparables aux cristalloïdes de REINKE, produits de sécrétion des cellules interstitielles. Il cherche à établir que les cristalloïdes et les filaments cristalloïdiens sont d'autant plus abondants que, l'activité des cellules interstitielles restant intacte, la spermatogénèse devient moins active.

d'après FRIEDMANN, 1898), elles seraient également représentées. Les notions d'anatomie comparée qu'on possède à leur sujet ont besoin d'être reprises et complétées. Chez les mammifères, elles présentent des variations extrêmement remarquables suivant les espèces. C'est ainsi qu'elles sont très abondantes chez le Chat, le Chien, le Porc, le Cheval, la Taupe, etc., un peu moins chez l'Homme, moins encore chez le Cobaye, le Lapin, le Rat. Il y a également des variations dans leur teneur en graisse, en pigment, en substances albuminoïdes cristalloïdales (celles-ci paraissent spéciales à l'Homme), etc. Jusqu'à présent on ne peut expliquer ces variations que par des hypothèses.

HANSEMANN a découvert récemment un fait extrêmement important : chez la Marmotte en état de sommeil hivernal, les cellules interstitielles font complètement défaut ; le tissu conjonctif inter-tubulaire du testicule ne contient que des cellules fusiformes. Au moment du réveil printanier, les cellules interstitielles caractéristiques apparaissent et on peut suivre leur développement aux dépens des cellules ordinaires du tissu conjonctif. Il paraît exister des variations périodiques dans le nombre et dans les caractères de ces cellules, modifications en rapport avec la plus ou moins grande activité de la spermatogénèse chez un même animal ; il s'agit là de faits encore à l'étude.

L'apparence épithéliale des amas et des cordons de cellules interstitielles a conduit plusieurs auteurs à leur assigner une origine épithéliale. NUSSBAUM (1880) émit l'opinion qu'il s'agit là de *cordons de Pflüger* qui, au lieu d'achever leur développement et de devenir des tubes séminifères, se sont arrêtés au cours de leur évolution. MILHALKOWICZ (1884) adopte une opinion analogue. V. LENHOSSÉK (1897), sans se prononcer définitivement, incline vers l'origine épithéliale des cellules interstitielles. Le plus grand nombre des auteurs pensent au contraire que ces cellules, au premier abord si différentes des cellules du tissu conjonctif, dérivent cependant de ces dernières, HOFMEISTER (1872), HANSEMANN (1895), PLATO (1897), FRIEDMANN (1898) ont trouvé côte à côte sur leurs préparations, en se plaçant dans des conditions très diverses, des formes intermédiaires entre les cellules ordinaires et les cellules interstitielles. La variabilité même de ces éléments est aussi une preuve à l'appui de cette opinion ; et l'on sait, par l'exemple des vésicules adipeuses, quelles transformations considérables sont capables de subir les cellules fixes du tissu conjonctif. TOURNEUX (1879) et plus récemment PLATO (1897) assimilent les cellules interstitielles du testicule à des éléments analogues que l'on trouve dans l'ovaire.

La signification physiologique des cellules interstitielles est encore obscure. Il est très probable que les granulations graisseuses, et les corps cristalloïdes que l'on y rencontre sont des matériaux nutritifs de réserve destinés à l'épithélium séminal. Les cellules interstitielles,

placées au voisinage des vaisseaux, puisent sans doute et emmagasinent ces matériaux peu à peu pour les céder d'une façon plus ou moins massive et rapide, en cas de besoin, aux tubes séminifères. Peut-être sont-elles aussi un agent de cette sécrétion interne du testicule si nettement mise en évidence par BROWN-SÉQUARD (1).

§ 6. — VAISSEAUX ET NERFS DU TESTICULE

Vaisseaux sanguins. — La distribution des artères dans le testicule ne présente aucune particularité. L'artère testiculaire, branche de bifurcation de l'artère spermatique, pénètre dans le testicule au niveau du corps d'Highmore, puis se ramifie en un très grand nombre d'artérioles qui cheminent dans les cloisons fibreuses et surtout dans le tissu conjonctif lâche inter-tubulaire. Ces artérioles ont une paroi relativement épaisse. Elles donnent des bouquets de capillaires anastomotiques qui forment autour des tubes séminifères un réseau à larges mailles. Les capillaires ne viennent pas au contact immédiat de la paroi des tubes ; ils en sont séparés par du tissu conjonctif lâche et des cellules interstitielles. Nous avons déjà signalé les relations intimes qu'ils affectent avec ces dernières. Les veinules qui font suite aux capillaires se comportent différemment : les unes traversent l'albuginée en cheminant obliquement dans son épaisseur, les autres sortent au niveau du corps d'Highmore.

Vaisseaux lymphatiques. — Comme partout ailleurs, les lymphatiques prennent naissance dans le testicule au sein du tissu conjonctif lâche par un réseau de capillaires, larges et de calibre très irrégulier, clos de toutes parts (fig. 981). Une membrane excessivement mince,

(1) Chez tous les mammifères, les cellules interstitielles élaborent des matériaux nutritifs destinés à être consommés par l'épithélium séminal ; mais ces matériaux se présentent avec une morphologie et une composition chimique très variables. Jusqu'à présent on connaissait, parmi les produits de l'activité des cellules interstitielles : des *graisses* décelables par l'acide osmique, des *cristalloïdes* et du *pigment*.

Récemment, j'ai vu que les cellules interstitielles du Cobaye — qui n'élaborent ni cristalloïdes, ni pigment, mais seulement une quantité insignifiante de graisse noircissant par l'acide osmique — sont par contre bourrées de gouttelettes d'une *substance éosinophile*. Après fixation du testicule par le liquide de TELLYESNICZKY (bichromate de potasse 3 gr., eau 100 c.c., acide acétique 5 c.c.) et coloration des coupes par la glycérine hématoxylique éosinée, cette substance se montre comme des gouttelettes de volume variable, confluentes, colorées en rouge vif. On la trouve dans les cellules interstitielles, dans l'épithélium séminal (surtout entre les cellules de la couche profonde et au niveau des spermatozoïdes en voie de maturation, parfois à l'intérieur des cellules) et en très petite quantité dans le tissu conjonctif. Cette substance a le même aspect et la même affinité pour l'éosine, que certaines graisses de poissons.

C. R.

formée par des cellules endothéliales à bords festonnés soudées entre elles par un ciment, constitue la barrière partout continue qui sépare



FIG. 981. — Lymphatiques du testicule chez le Béliér. Injection interstitielle de liquide picro-osmio argentique. Coupe montée dans le baume du Canada et exposée à la lumière. Les vaisseaux lymphatiques, dans lesquels seuls l'injection a pénétré, montrent leur endothélium imprégné d'argent. Les tubes séminifères ne sont pas imprégnés. (D'après CL. REGAUD.)

la cavité des capillaires lymphatiques du tissu conjonctif ambiant. C'est à travers cette membrane que la lymphe des espaces conjonctifs passe

par osmose pour devenir la lymphe proprement dite. L'endothélium joue le rôle d'une membrane dialysante capable d'opérer sur le liquide dialysé une véritable sélection, car la lymphe des canaux n'est pas exactement la même que celle des espaces conjonctifs. Les vaisseaux lymphatiques sont comparables à des drains plongés dans ces espaces et destinés à ramener à la circulation générale le plasma dialysé à travers l'endothélium sanguin, après que ce plasma a cédé aux tissus

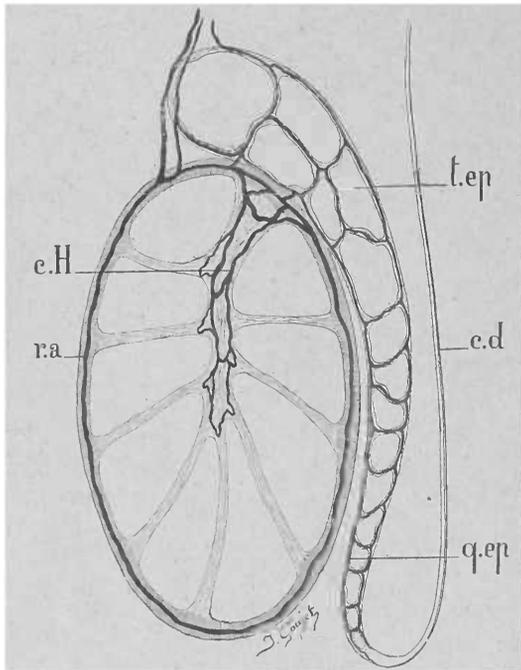


FIG. 982. — Schéma du dispositif des vaisseaux lymphatiques dans le testicule du Lapin (1^{er} type). (D'après CL. REGAUD.) — Voy. la légende de la fig. 984.

certains matériaux nutritifs et s'est chargé, en retour, de leurs déchets excrémentitiels.

Ces faits anatomiques et physiologiques généraux, que personne ne songe à mettre en doute aujourd'hui, sont applicables aux lymphatiques du testicule. C'est dire que l'ancienne conception que l'on avait à leur sujet, et qui résultait des recherches de LUDWIG et TOMSA (1861-1862), de HIS (1863), de TOMMASI (1863), de FREY (1863), de MIHALKOWICZ (1873), etc., est tout à fait erronée. Ces auteurs considéraient comme vaisseaux lymphatiques deux formations différentes : un système de *sacs lymphatiques péri-tubulaires* et un système de *capillaires lymphatiques*.

Le système des sacs lymphatiques péri-tubulaires n'existe pas : le

dessin endothéliiforme de la surface des tubes séminifères n'a rien à voir avec les vaisseaux lymphatiques (GERSTER, 1877); nous avons vu déjà qu'il est dû à la réduction du nitrate d'argent sur les cellules les plus externes de l'épithélium séminal (REGAUD, 1897).

Quant au système des capillaires lymphatiques, il a été bien décrit pour la première fois par GERSTER. Mais il s'en faut de beaucoup que l'on puisse en donner une description unique et commune à tous les

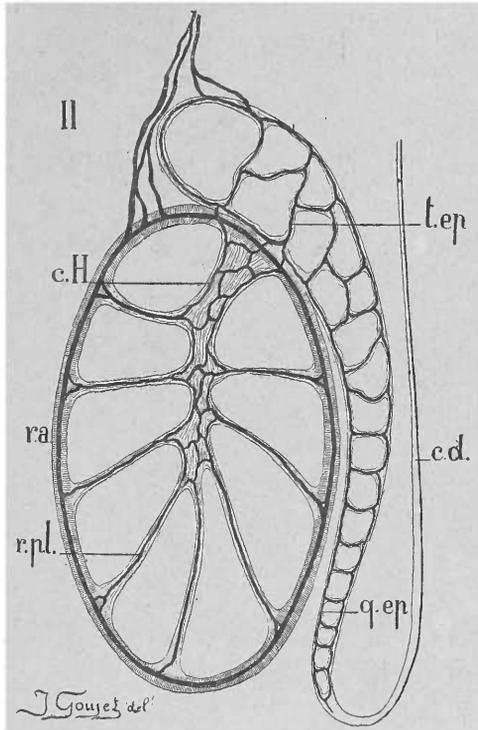


FIG. 983. — Schéma du dispositif des vaisseaux lymphatiques dans le testicule du Chien (2^e type). (D'après CL. REGAUD.) — Voy. la légende de la fig. 984.

mammifères. Le mode de distribution et l'abondance des vaisseaux lymphatiques dans le testicule sont très variables suivant les espèces. On peut distinguer à cet égard trois types principaux : « Le premier type (schéma, fig. 982) est représenté par le testicule du Lapin, dans lequel il n'existe qu'un *réseau lymphatique péritesticulaire* prenant naissance à la face profonde de l'albuginée. Le testicule du Chien peut être pris comme exemple du deuxième type (schéma, fig. 983) : Entre deux réseaux lymphatiques situés le premier dans l'albuginée, le second dans le corps d'Highmore, s'étend un troisième réseau parcourant les cloisons conjonctives du testicule, *réseau péri-tubulaire*

ou *inter-lobulaire*. Enfin, le testicule du Bélien appartient au troisième type (schéma, fig. 984 et fig. 981); en plus des réseaux existant dans le testicule du Chien, on y rencontre un riche *réseau intra-lobulaire* ou *péri-tubulaire*. Ces trois types sont reliés par des types intermédiaires. Le testicule du Rat, possédant seulement quelques lymphatiques péri-testiculaires, est un exemple du premier type réduit au minimum. Le testicule du Cobaye est pourvu d'un réseau peu déve-

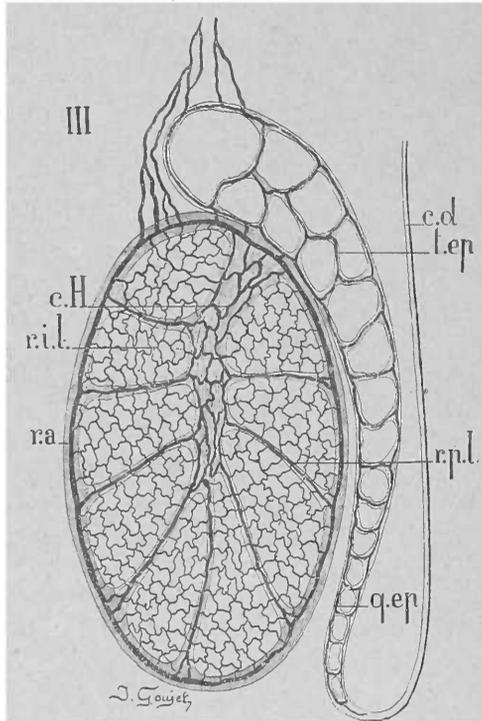


FIG. 984. — Schéma du dispositif des vaisseaux lymphatiques dans le testicule du Bélien (3^e type). (D'après CL. REGAUD.)

t.ep., tête de l'épididyme; — *q.ep.*, queue de l'épididyme; — *c.d.*, canal déférent; — *c.H.*, corps d'Highmore; — *r.a.*, réseau lymphatique de l'albuginée; — *r.p.l.*, réseau lymphatique péri-lobulaire; — *r.i.l.*, réseau lymphatique intra-lobulaire.

loppé occupant le corps d'Highmore et les cloisons conjonctives : il est donc intermédiaire entre celui du Lapin et celui du Chien. Le testicule du Chat montre un certain nombre de capillaires lymphatiques parcourant l'intérieur des lobules ; il est donc un terme de passage entre celui du Chien et celui du Bélien. » (REGAUD, 1897.) Ces variations tiennent aux différences de texture du tissu conjonctif lâche des divers mammifères : « les lacunes développables de ce tissu pouvant dans certains cas devenir de véritables voies lymphatiques

plus ou moins canaliformes auxquelles il ne manque que le vernis endothélial » et qui peuvent suppléer les canaux lymphatiques vrais dans leur fonction de canalisation (REGAUD). La disposition exacte des vaisseaux lymphatiques du testicule est mal connue chez l'Homme.

Terminaisons des nerfs dans le testicule. — La physiologie fait prévoir dans le testicule la présence de terminaisons nerveuses de deux ordres : les unes *motrices* ou *vaso-motrices*, destinées aux muscles lisses disséminés avec une abondance variable dans l'albuginée et les cloisons fibreuses chez certains animaux ; les autres *sensitives*, car on sait depuis longtemps que le parenchyme testiculaire est sensible surtout à la pression. Rien ne permet de supposer que des nerfs spéciaux président à la spermatogénèse, et tout ce que nous savons, au contraire, permet de croire que cette fonction est indépendante du système nerveux.

L'opinion déjà ancienne de LETZERICH (1868) et de HARVEY (1875), d'après laquelle les cellules interstitielles seraient des éléments nerveux, n'a jamais été qu'une hypothèse ; elle est depuis longtemps abandonnée. RETZIUS (1893) n'a pu mettre en évidence, par la méthode au chromate d'argent, que des nerfs vasculaires. SCLAVUNOS (1894) aurait vu chez le Lapin, le Cheval, le Chat, des filets nerveux perforer la membrane propre des canalicules séminifères et se terminer par des extrémités renflées en bouton entre les cellules de l'épithélium séminal ; tous ces nerfs émanent de plexus péri-vasculaires. TIMOFÉEF (1894), qui a étudié à ce point de vue la Souris et le Rat, conteste les filets intra-épithéliaux de SCLAVUNOS. Les recherches de FALCONE (1894) ne tranchent pas définitivement la question.

SECTION TROISIÈME

L'OVAIRE

§ 1. — DÉVELOPPEMENT

Nous ne ferons que rappeler brièvement la période initiale, pendant laquelle la glande génitale encore indifférenciée commence à s'ébaucher, grâce à la prolifération et à la pénétration réciproque des éléments vasculo-conjonctifs et épithéliaux de l'éminence génitale.

Pendant cette période très courte et dont la limite est difficile à préciser dans l'état actuel de nos connaissances, la glande génitale qui, vue à la loupe, apparaît comme une excroissance du corps de Wolff, est constituée dans les deux sexes par deux formations : une couche superficielle, l'*épithélium germinatif* de WALDEYER, qui s'épaissit de plus en plus, grâce à la multiplication active de ses cellules et à leur stratification, et une couche sous-jacente de tissu conjonctif embryonnaire bientôt vascularisé qui est le *stroma* de l'organe. Ces deux formations ne tardent pas à se pénétrer réciproquement. On voit alors l'épithélium germinatif se prolonger dans le stroma par des cordons cellulaires pleins, courts et trapus, anastomosés, séparés par de minces fusées vasculo-conjonctives. Dans l'épithélium germinatif et dans les cordons, on distingue deux sortes de cellules : les *ovules primordiales*, volumineux, arrondis, avec un noyau clair et un protoplasma abondant, et les petites *cellules épithéliales*, à noyau plus fortement colorable, à protoplasma moins développé. En cet état, il est encore impossible de savoir si la glande génitale serait devenue un ovaire ou un testicule.

Période d'organogénèse. — Peu à peu, la glande génitale grossit ; sur des embryons de plus en plus âgés, on la voit se détacher du corps de Wolff, auquel elle reste cependant toujours unie par un méso longitudinal. L'ovaire ne tarde pas à se distinguer du testicule par sa forme plus régulièrement ovoïde, par sa situation et ses rapports avec le rein primitif.

La période d'organogénèse est caractérisée par la formation des follicules de de Graaf primaires ou embryonnaires.

Nos premières notions exactes sur la formation des follicules sont dues à VALENTIN (1838) et à PFLÜGER (1863). Ces auteurs avaient constaté que l'ovaire, chez l'embryon et le nouveau-né, est constitué par des *tubes* (plus exactement par des *cordons*) tortueux, bosselés, anastomosés, contenant des ovules primordiaux et de petites cellules. Ils admirent que les follicules primaires se forment par étranglement ou segmentation de ces cordons. PFLÜGER pensait que les ovules primordiaux contenus dans les cordons se multiplient par division, s'entourent d'une rangée de petites cellules et s'égrènent dans le stroma de l'ovaire. WALDEYER (1870) confirma ces données fondamentales et leur ajouta quelques notions d'importance secondaire. D'après lui, l'épithélium germinatif joue dans tout ce processus le rôle capital. Les cellules qui le composent se multiplient activement; les unes restent à l'état de petites cellules, les autres augmentent de volume et prennent les caractères des ovules primordiaux. Le stroma vasculo-conjonctif se développe, lui aussi, rapidement. Il pénètre dans les couches profondes de l'épithélium germinatif et les segmente aussitôt en amas plus ou moins volumineux composés à la fois d'ovules primordiaux et de petites cellules. Au fur et à mesure que, par sa face profonde, l'épithélium germinatif est décomposé, morcelé en amas cellulaires indépendants, il prolifère par sa partie superficielle et de nouveaux ovules se forment par transformation des petites cellules épithéliales. Pendant ce double processus de *morcellement* dans la profondeur, de *prolifération* et de *transformation* des cellules épithéliales en ovules à la surface, l'ovaire s'accroît peu à peu. En même temps que se constituent les amas ou nids cellulaires (fig. 985), les ovules eux-mêmes augmentent de volume. Sur les coupes perpendiculaires à la surface, on voit aisément, comme l'avait déjà constaté PFLÜGER, que les ovules sont d'autant plus volumineux et plus âgés qu'on se rapproche du centre de l'organe. Dans chaque amas, les ovules et les petites cellules sont répartis sans ordre, ces dernières occupant de préférence les intervalles anguleux laissés par les ovules. Le morcellement par le tissu vasculo-conjonctif ne s'arrête pas à la formation des amas; il se continue plus profondément, découpant les amas en agglomérations plus petites, jusqu'à ce qu'enfin chaque ovule primordial soit isolé de ses congénères et entouré d'une couche de petites cellules.

L'unité organique ainsi constituée et consistant en un ovule central entouré d'une couche de cellules méritant désormais le nom de cellules folliculeuses, est un *follicule de de Graaf primaire* (fig. 986). Tous les éléments du follicule proviennent ainsi directement de l'épithélium germinatif; les cellules folliculeuses et ovulaires sont sœurs.

On trouve des follicules primaires bien individualisés dans le centre de l'ovaire, alors que la néoformation des amas d'ovules et

leur morcellement se continue à la surface. Mais il arrive un moment, ordinairement vers la naissance, ou même avant, chez la femme, où la néoformation des ovules et l'activité de l'épithélium germinatif s'arrêtent. De cet épithélium, une seule assise de cellules persiste, qui devient l'épithélium ovarien ; au-dessous de lui se forme une bande de tissu conjonctif fasciculé, dans laquelle les derniers amas d'ovules primordiaux et de petites cellules achèvent de se morceler en follicules primaires : dès lors, la période organo-génétique est terminée. Les follicules et les derniers amas cellulaires apparaissent alors, sur les coupes épaisses, ordonnés en cordons noueux,

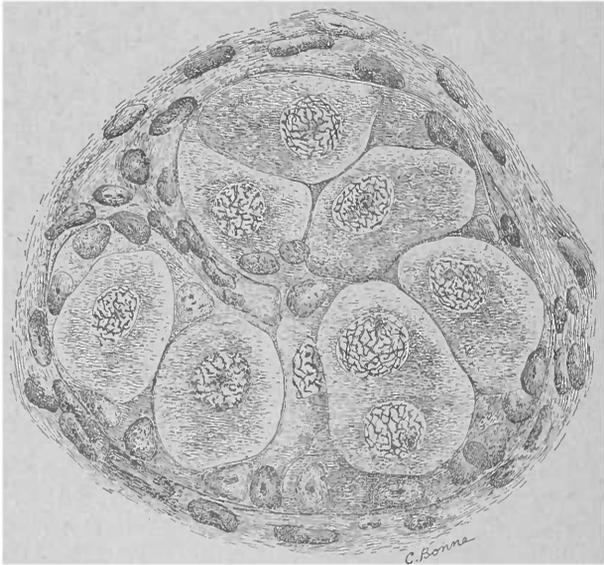


FIG. 985 — Nid d'ovules primordiaux et de cellules folliculeuses dans l'ovaire d'une Chatte nouveau-née. L'un des ovules primordiaux contient deux noyaux.

irréguliers et anastomosés qui, d'après WALDEYER, correspondent aux cordons de VALENTIN et de PFLÜGER ; mais ceux-ci ne seraient qu'un dispositif secondaire.

La doctrine de WALDEYER peut être résumée en quelques principes essentiels : Le tissu conjonctif de l'éminence génitale ne prend aucune part à la constitution des follicules primaires ; l'épithélium germinatif est la matrice commune des cellules folliculeuses et des ovules primordiaux ; les ovules primordiaux ne sont que des cellules épithéliales transformées, ils ne se multiplient pas par division ; la néoformation des ovules primordiaux cesse dès que l'épithélium germinatif est devenu un simple épithélium unistratifié ; les cordons de VALENTIN et de PFLÜGER répondent à un dispositif secondaire et sans importance.

Le travail de WALDEYER fait époque dans l'histoire du développement de l'ovaire. Sa doctrine a été adoptée par la plupart des embryologistes ; récemment encore elle a été soutenue intégralement par NAGEL. Certaines données sont définitivement acquises : quelque signification qu'on accorde à l'épithélium germinatif, il est incontestable que c'est aux dépens des éléments qui le constituent que se développent les œufs primordiaux. Il est également évident que c'est dans l'épithélium germinatif que l'activité formative de l'ovaire embryonnaire est portée à son maximum. Mais, en ce qui concerne les autres parties du problème, l'accord est loin d'être fait. Il en est ainsi en particulier de la question de l'*origine des cellules folliculeuses*.

Nous ne mentionnerons que pour mémoire l'opinion de HARZ qui prétend que, chez les mammifères, les cellules folliculeuses naissent de l'ovule lorsqu'il est déjà invaginé dans le stroma ovarien. Cette théorie, invraisemblable pour les vertébrés, a été soutenue pour des invertébrés par plusieurs auteurs (WILL, FOL, NUSSBAUM, ROULE, SABATIER, etc., cités d'après NAGEL, 1888).

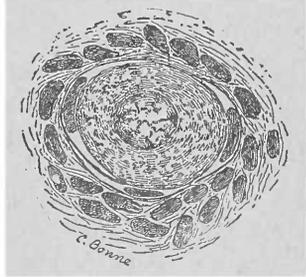


FIG. 986. — Follicule primaire d'une Chatte nouveau-née.

La ressemblance des cellules folliculeuses avec les cellules conjonctives qui entourent le follicule primaire est telle, que nombre d'auteurs (SCHRÖN, 1863, FOULIS, 1878, etc.) ont nié l'existence d'un épithélium folliculaire spécial autour des ovules primordiaux invaginés dans le stroma. Ils ont fait provenir l'épithélium cubique du follicule en voie de croissance d'une transformation des cellules conjonctives. Cette opinion est beaucoup moins invraisemblable que la précédente, et se confond avec la théorie de l'auto-différenciation sur place des éléments de la glande génitale, récemment reprise et légitimée par LAULANIÉ et PRENANT. Nous ne reviendrons pas sur ce que nous en avons dit plus haut.

Une troisième théorie qui a pour elle quelques partisans, fait provenir les cellules folliculeuses de cordons épithéliaux émanant du corps de Wolff. Elle a été émise simultanément en 1879 par KÖLLIKER et par ROUGET. Nous avons vu quelles relations intimes de voisinage existent entre la glande génitale et le rein primitif. WALDEYER (1870) signala la présence, au niveau du hile de l'ovaire des mammifères de cordons et de tubes épithéliaux. KÖLLIKER (1874) et surtout MAX BRAUN (chez les reptiles, 1877) démontrèrent que ces canaux et cordons sont en continuité directe avec les canaux du rein primitif. Enfin KÖLLIKER et ROUGET (1878) émirent l'opinion que ces cordons épithéliaux vont dans l'ovaire à la rencontre des ovules primordiaux provenant de

l'épithélium germinatif, et fournissent une enveloppe de cellules folliculeuses aux nids ou amas d'ovules d'abord, puis aux ovules dissociés par le stroma conjonctif. Malheureusement pour cette théorie, les *cordons médullaires* de KÖLLIKER sont très inégalement développés suivant les mammifères. Tandis que chez les uns ils pénètrent fort loin dans l'ovaire, et peuvent même s'approcher jusqu'au contact des ovules primordiaux, chez d'autres, ils sont peu développés ou manquent complètement. Chez la femme, suivant NAGEL, ils ne participent en aucune façon à la formation des follicules ; ils restent dans le mésovarium, où ils constituent chez l'adulte la portion génitale du corps de Wolff (inutilisé chez la femelle) ou *époophore* de WALDEYER. Comme le fait remarquer NAGEL, il est inadmissible qu'une formation aussi importante, aussi générale que les follicules primaires, puisse naître de plusieurs façons différentes chez des espèces animales voisines : la théorie de KÖLLIKER et de ROUGET, adoptée par SEMON (1887) et par TOURNEUX (1898) est donc très discutable.

Une autre question controversée est la suivante : les ovules primordiaux, une fois différenciés dans l'épithélium germinatif, se multiplient-ils par la division ? WALDEYER et surtout NAGEL soutiennent que dès qu'une cellule épithéliale s'est transformée en ovule primordial « son but est atteint », elle ne se multiplie plus. La plupart des auteurs (KÖLLIKER, VAN BENEDEN, etc., chez les mammifères, SEMPER, BALFOUR chez les sélaciens, etc.) pensent au contraire que les ovules primordiaux se multiplient en donnant des *nids* d'ovules semblables à eux-mêmes. Nous-même, chez la Chatte nouveau-née, avons toujours observé dans les ovules, même volumineux, des figures de karyokinèse qui ne laissent aucun doute sur leur aptitude à se diviser. On rencontre d'ailleurs très fréquemment dans les ovaires de fœtus et d'individus jeunes des *ovules pourvus de deux noyaux au repos* (voy. fig. 985). NAGEL les considère comme des « ovules jumeaux » destinés à rester tels indéfiniment. Ces divisions cellulaires incomplètes et arrêtées prouvent bien que les ovules peuvent se diviser.

A quelle époque prend fin la néoformation des ovules et des follicules primordiaux aux dépens de l'épithélium germinatif ? Aux environs de la naissance, disent la plupart des auteurs. Cependant KÖSTER et surtout PALADINO (1887) soutiennent que l'activité formatrice de l'épithélium germinatif dure toute la vie. Tout récemment encore, PALADINO (1898) a fait voir que chez l'Ourse adulte la couche superficielle du stroma ovarique, improprement appelée « albuginée », est parcourue par des cordons cellulaires anastomotiques entre eux et dépendant manifestement de l'épithélium de la surface : cela ressort avec la dernière évidence de ses dessins. Il affirme en outre, mais sans donner de figure démonstrative, qu'aux dépens de ces cordons de distance en distance se forment de nouveaux follicules.

Les questions les plus fondamentales relatives au développement de l'ovaire sont, comme on le voit, loin d'être définitivement résolues.

Période de préovogénèse. — Depuis le moment où la néoformation des ovules et des follicules primaires prend fin (admettons que ce soit aux environs de la naissance) jusqu'au moment où le premier ovule capable d'être fécondé est mis en liberté (à la puberté), il s'écoule un espace de temps variant de plusieurs mois à plusieurs années suivant les espèces de mammifères. Pendant ce temps, l'ovaire ne reste pas inactif. Un très grand nombre de follicules primaires se détruisent et sont résorbés sur place; d'autres commencent à évoluer en follicules de de Graaf, mais sont arrêtés par la dégénérescence à un stade quelconque, parfois même alors qu'ils ont déjà la taille d'un follicule mûr. Il s'agit là de phénomènes *d'ovogénèse abortive*, tout à fait comparables à la *préspermatogénèse* décrite par PRENANT dans le testicule des animaux impubères.

Mais, dans l'ovaire, ces phénomènes précurseurs de l'ovogénèse commencent plus tôt, persistent plus tard et ont une intensité beaucoup plus grande que les phénomènes préspermatogénétiques dans le testicule. Même pendant la période de formation des follicules, chez l'embryon, beaucoup d'ovules, et ce sont les plus âgés, disparaissent tandis que d'autres se forment dans la couche corticale de l'ovaire. Ce processus ne s'arrête même pas à la puberté. Chez l'adulte, l'ovogénèse abortive se continue concurremment avec l'ovogénèse normale. Il en résulte que l'immense majorité des follicules formés n'arrivent pas à leur complet développement. Tandis que le nombre des spermatozoïdes produits par un mâle se chiffre par millions ou par milliards, le nombre des ovules mis en liberté par la femelle atteint quelques centaines ou quelques milliers. Il se fait dans l'ovaire une destruction continue d'une énorme quantité d'ovules et de follicules. Le mécanisme de cette dégénérescence est le même quel que soit l'âge de l'animal; nous en ferons l'étude plus loin sous le titre d'*atrésie des follicules de de Graaf*.

Période ovogénétique. — A partir de la puberté, les follicules de de Graaf arrivent à maturité. Parmi les follicules primaires qui persistent en grand nombre dans la couche corticale de l'ovaire, un certain nombre subissent, chacun à leur tour, l'évolution que nous étudierons plus loin en détail. Dans chacun d'eux l'ovule s'accroît, l'épithélium folliculaire prolifère et se stratifie, et une cavité pleine d'un liquide spécial s'y développe interstitiellement. Puis, à intervalles périodiques, ceux de ces follicules qui sont arrivés à maturité, et qu'une couche de plus en plus mince sépare de la surface de l'ovaire, éclatent brusquement. Leur ovule est expulsé, recueilli par l'oviducte, et chemine vers l'extérieur à la rencontre des spermatozoïdes éventuellement déposés dans les voies génitales de la femelle. A la place

de chaque follicule de de Graaf rompu s'édifie une formation spéciale à l'ovaire, le *corps jaune*, qui, après une existence plus ou moins longue, subit — du moins chez la femme — une régression et disparaît en laissant une cicatrice fibreuse.

Période sénile postovogénétique. — Peu à peu, le nombre des follicules primaires diminue et s'épuise. A un certain moment de la vie, l'ovaire expulse ses derniers ovules. Puis, devenu infécond, il n'est plus qu'un organe ratatiné, atrophié, fibreux, dans lequel les follicules ont totalement disparu.

Telle est l'évolution ontogénique de la glande génitale femelle. Elle est, comme on le voit, très comparable à celle du testicule. Etudions maintenant la distribution topographique des éléments constitutifs de l'ovaire adulte.

§ 2. — LA SURFACE DE L'OVAIRE TOPOGRAPHIE HISTOLOGIQUE DE L'OVAIRE L'ÉPITHÉLIUM OVARIQUE

L'aspect extérieur de l'ovaire varie suivant l'âge. Chez le fœtus, sa surface, qui porte l'empreinte des organes voisins, est uniformément rosée et veloutée. Chez le nouveau-né et pendant les premières années de la vie, il n'est pas rare de voir quelques follicules de de Graaf subir un développement précoce, et faire saillie à la surface sous forme de vésicules semi-transparentes. L'ovaire adulte est caractérisé par la présence simultanée de follicules de de Graaf à divers degrés de développement, de corps jaunes à divers stades de régression, et de cicatrices irrégulières qui marquent la place des corps jaunes disparus. A mesure que la période d'activité sexuelle tire vers sa fin, le nombre des cicatrices augmente, et, chez la vieille femme, l'ovaire, considérablement réduit de volume, a pris un aspect sillonné comparé depuis longtemps à celui d'un noyau de pêche.

La surface libre de l'ovaire de la femme appartient au péritoine. Mais l'endothélium péritonéal est remplacé à son niveau par un *épithélium ovarien* particulier, reste de l'épithélium germinatif. L'ovaire est appendu à l'aileron postérieur du ligament large par un court pédicule qui s'implante sur son hile. C'est par le hile que pénètrent ou sortent les vaisseaux et les nerfs. Une ligne circulaire plus ou moins nette, connue sous le nom de *ligne de FARRE-WALDEYER*, visible tout autour de la base d'implantation de l'organe, correspond au point de passage de l'épithélium ovarien à l'endothélium péritonéal.

Les *follicules de de Graaf* sont des vésicules dont la grosseur varie de celle d'un grain de millet à celle d'un grain de groseille ou même d'un grain de raisin, situées dans la couche corticale de l'ovaire

où les follicules se développent peu à peu individuellement. DE GRAAF, qui les a sinon découverts, du moins le premier étudiés, les considérait comme de véritables œufs. En réalité, chaque follicule contient un œuf véritable beaucoup plus petit que lui. Lorsque les follicules ont atteint une certaine grosseur, ils proéminent à la surface de l'ovaire. La couche de tissu conjonctif qui les sépare de l'épithélium ovarique s'amincit peu à peu ; ils deviennent alors translucides. Finalement ils éclatent, expulsant l'ovule, quelques cellules folliculeuses et une grande partie du liquide folliculaire : c'est la « ponte ovarique ».

Si l'on crève avec une aiguille les plus gros follicules de de Graaf faisant saillie à la surface de l'ovaire fraîchement enlevé à l'animal et, pour ainsi dire, encore vivants, on réalise artificiellement la ponte ovarique. On peut aisément recueillir l'ovule dans un verre de montre et l'étudier au microscope dans son milieu naturel.

Le nombre des follicules présents à la surface d'un ovaire de femme est très variable et ne peut être fixé avec précision. Il est moindre chez les femmes âgées que chez les jeunes ; il est moindre également lorsque la femme a succombé à une maladie d'une certaine durée. Lorsqu'on rencontre une quantité insolite de follicules, il ne faut pas se hâter de conclure à une « dégénérescence micro-kystique ». Les follicules visibles à la surface d'un ovaire, même sain, ne sont cependant pas tous normaux, et ne contiennent pas tous des ovules aptes à être fécondés. On sait, en effet, aujourd'hui, qu'un grand nombre d'entre eux sont des follicules dégénérés, destinés à être résorbés avant leur rupture et contenant des ovules abortifs ; mais il est ordinairement impossible de les distinguer, à l'œil nu, des follicules normaux.

Lorsqu'on examine une coupe totale d'ovaire adulte menée perpendiculairement à sa surface et passant par son hile, on distingue aisément deux zones : l'une, occupant le centre de l'organe et appelée *zone médullaire*, montre un grand nombre de vaisseaux artériels et veineux béants, séparés par un stroma riche en fibres musculaires lisses et en fibres élastiques ; l'autre, périphérique et entourant la première de toutes parts, sauf au niveau du hile, *zone corticale*, contient les follicules de de Graaf et les corps jaunes à tous les degrés de développement ou de régression. Enfin, la surface libre est partout revêtue par l'*épithélium ovarique*.

L'*épithélium ovarique*, reste de l'épithélium germinatif polystratifié, est constitué par une seule assise de cellules, qui, par leur forme, appartiennent au type cylindrique bas. Vues de champ, par leur pôle superficiel, elles sont polyédriques. Après une imprégnation au nitrate d'argent, la surface de l'épithélium montre des champs polygonaux irréguliers séparés par des lignes droites. Vues sur une

coupe perpendiculaire à la surface, après fixation par le mélange de Flemming et coloration par la safranine anilinée, ces cellules forment une rangée régulière; leur base, arrondie ou parfois effilée, repose sur le stroma conjonctif cortical directement, sans interposition d'une vitrée nette. Leurs sommets, contigus d'une cellule à l'autre, forment une ligne festonnée. Leur protoplasma est généralement homogène. Le noyau, arrondi ou ovalaire, est situé vers le milieu de la hauteur de la cellule; il montre une membrane nucléaire très distincte, un réticulum chromatique et, ordinairement, un nucléole (1).

§ 3. — LES FOLLICULES OVARIENS

FOLLICULES PRIMAIRES. — FOLLICULES EN VOIE DE CROISSANCE. — FOLLICULES ADULTES. — DÉHISCENCE DES FOLLICULES. — MATURATION DE L'OVULE. — CORPS JAUNES. — ATRÉSIE DES FOLLICULES.

Les follicules ovariens, depuis le moment où ils sont constitués à l'état d'unités indépendantes au sein du stroma conjonctif, jusqu'au moment où l'ovule qu'ils contiennent est mis en liberté, subissent une évolution dont tous les stades sont représentés dans un même ovaire adulte. Ces stades et les follicules eux-mêmes se rapportent à trois types : les *follicules primaires*, les *follicules en voie de croissance* et les *follicules adultes*. Outre ces follicules, dont l'évolution est normale et progressive jusqu'à leur rupture, on trouve dans l'ovaire, même absolument sain, des follicules saisis par la dégénérescence à un stade quelconque de leur évolution : ceux-ci subissent une évolution régressive et sont finalement résorbés : ce sont les *follicules abortifs*, et le processus qu'ils subissent est connu sous le nom d'*atrésie des follicules*. Les follicules mûrs, après leur déhiscence, donnent lieu à des formations épithéliales spéciales, les *corps jaunes*, qui persistent plus ou moins longtemps, puis disparaissent en général plus ou moins complètement, ne laissant dans l'ovaire que des traces cicatricielles de l'existence antérieure des follicules. Telles sont les diverses formations qui constituent le *parenchyme* de l'ovaire (par opposition au *stroma conjonctif*), et dont il faut aborder maintenant l'étude détaillée.

Follicules primaires (2). — On admet généralement que la néoform

(1) DE SINÉRY (1884) a signalé la présence de cellules à cils vibratiles dans l'épithélium ovarique, sur un ovaire normal enlevé à une femme opérée pour un kyste de l'autre ovaire. Une observation analogue a été faite par FLAISCHLEN. On sait d'autre part que chez nombre de vertébrés inférieurs (ex. la Grenouille), l'épithélium ovarique est cilié ainsi que les cellules de revêtement du péritoine circonvoisin.

(2) Les follicules primaires de l'ovaire des mammifères ont été découverts par

mation des follicules cesse définitivement, au plus tard, peu de temps après la naissance. Les follicules primaires, primordiaux ou embryonnaires de l'ovaire adulte, sont donc les derniers et rares représentants des innombrables follicules qui constituaient la plus grande partie de l'ovaire du fœtus et du nouveau-né. Que sont devenus tous ces follicules? La plupart ont disparu pendant la période de préovogénèse. D'autres disparaissent même dans l'ovaire adulte; de sorte qu'un très petit nombre seulement parcourront jusqu'au bout leur développement normal. Chez une femme jeune, on en rencontre toujours dans la couche corticale de l'ovaire, disposés sur une ou deux couches, et plus ou moins distants les uns des autres. Ils sont parfois, et en particulier chez la Chatte, groupés en amas de quatre ou cinq, ou même plus; dans chaque amas, ils sont presque au contact les uns des autres. Cette disposition rappelle les amas d'ovules et de cellules folliculeuses de l'ovaire embryonnaire. Chaque follicule occupe une maille du tissu conjonctif, qui ne montre encore à son voisinage aucune modification.

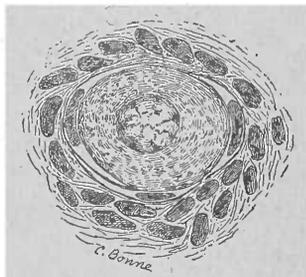


FIG. 987. — Follicule primaire d'une Chatte nouveau-née.

Qu'on le considère dans l'ovaire de la fille nouveau-née ou de la femme adulte, le follicule primaire (fig. 987) a toujours la même structure; il est constitué par un *ovule* primordial entouré d'une seule couche de *cellules folliculeuses* aplaties. A quelques détails près dans les dimensions des éléments, cette structure très simple reste identique chez tous les mammifères — on pourrait presque dire chez tous les animaux.

L'ovule contenu dans le follicule primaire a, chez la femme, la forme d'une sphère légèrement aplatie. Ses dimensions varient un peu. NAGEL (1888) qui a étudié un certain nombre de ces follicules à l'état frais dans la solution physiologique de sel marin, a trouvé 48 et 54 μ , 54 et 58 μ , 64 et 69 μ , pour leurs deux diamètres extrêmes. Mais lorsque l'ovaire a été fixé et durci par les réactifs, les dimensions de l'ovule sont notablement moindres.

Le noyau, qui a été parfois trouvé double chez le fœtus, est situé au milieu de l'ovule. Il est à peu près sphérique et mesure, à l'état frais, 28 à 32 μ . Ses dimensions varient d'ailleurs peu, quels que

BARRY (1838) qui leur donna le nom d'*ovisacs*. BARRY aurait même fait remarquer que beaucoup d'entre eux n'arrivent pas à maturation et sont résorbés. C'est KÖLLIKER (1867) qui les découvrit dans l'ovaire humain adulte; mais il les considéra comme le résultat d'une néoformation post-embryonnaire. (Cité d'après NAGEL, 1888.)

soient l'âge et la taille de l'ovule. Il est pourvu d'une membrane nucléaire très nette.

L'espace nucléaire est parcouru par un réticulum de linine peu développé, supportant la chromatine. Celle-ci est peu abondante; les grains, ou microsomes, qui la constituent, sont réunis en grumeaux aux points d'entre-croisement des trabécules du réticulum (faux nucléoles). Il existe, en outre, un vrai nucléole, sphérique, homogène, dont la position est variable.

Le protoplasma ne diffère en rien de celui des cellules quelconques de l'organisme. Selon le fixateur que l'on a employé, il prend une structure finement granuleuse ou bien réticulée. Dans l'ovule primordial normal des mammifères, il n'y a encore aucune trace de matériaux lécithiques (NAGEL).

L'ovule primordial est nettement limité, mais ne possède pas de membrane d'enveloppe. Les cellules folliculeuses sont étroitement appliquées à sa surface. Ces cellules, en nombre variable, sont aplaties, incurvées, et imbriquées tout autour de l'ovule. Chacune d'elles possède un noyau ovalaire et plat, et un protoplasma finement granuleux. Elles ressemblent beaucoup aux cellules conjonctives fusiformes environnantes. On serait tenté de les identifier avec ces dernières si leur provenance embryologique, aux dépens de l'épithélium germinatif, n'était établie sur des raisons sérieuses et admise par la plupart des auteurs.

Follicules en voie de croissance. — A un moment donné, le follicule primaire, qui est resté parfois pendant de nombreuses années tel que nous venons de le décrire, entre dans une phase de croissance. Les raisons de ce changement nous échappent. Les premières modifications se montrent dans les cellules folliculeuses, qui deviennent cubiques et se multiplient par karyokinèse. Elles constituent alors un véritable épithélium unistratifié (fig. 988) et continu à la surface de l'ovule. Puis l'épithélium folliculaire augmente peu à peu d'épaisseur, soit parce que les cellules qui le constituent deviennent plus hautes, soit surtout parce qu'elles se disposent en plusieurs couches. On admet actuellement que l'accroissement de l'épithélium folliculaire se fait exclusivement par division des cellules folliculeuses préexistantes, et que le tissu conjonctif ambiant n'y prend aucune part.

Lorsque l'épithélium folliculaire a atteint une certaine épaisseur, il se creuse une cavité qui s'étend de plus en plus. Cette cavité est pleine d'un liquide albumineux, anciennement connu sous le nom de *liquor folliculi*. Le mécanisme de la formation du liquide folliculaire a été diversement expliqué : on a invoqué la transsudation des capillaires sanguins entourant le follicule, la sécrétion ou la dégénérescence des cellules folliculeuses, et même la sécrétion de l'ovule. Le

rôle principal appartient certainement à l'épithélium folliculaire. Dans son épaisseur et en son milieu, on voit en effet, à un moment donné, apparaître des *vacuoles*. Le contenu de celles-ci est une substance fluide, faiblement colorable, creusée de logettes ou de bulles arrondies, communicantes, occupées par un liquide hyalin non colorable. Elles sont bordées par une rangée régulière de cellules folliculeuses. Ces vacuoles sont évidemment le résultat soit d'une sécrétion véritable, soit d'une dégénérescence des cellules folliculeuses. D'après NAGEL (1888), de grosses cellules qui ne diffèrent des ovules primordiaux que par leur taille inférieure, se différencient dans l'épithélium folliculaire encore plein. Il les appelle *cellules nourricières* (*Nährzellen*). Leur protoplasma se gonfle et tombe en déliquescence; leur noyau se ratatine et se résout en grains qui eux-mêmes disparaissent. Finalement, à la place de la cellule existe une vacuole. Quoiqu'il en soit, les vacuoles ainsi formées grossissent, augmentent de nombre et se fusionnent en une cavité unique, dont le contenu montre pendant quelque temps encore l'aspect des anciennes vacuoles. Cette cavité s'étend de plus en plus comme une large fente. Dans l'ovaire de la plupart des mammifères et de la femme en particulier, la cavité et le liquide folliculaires commencent à se former toujours au même point: dans la partie du follicule la plus rapprochée de la surface de l'ovaire. La fente s'étend à partir de ce point vers la profondeur, en contournant l'ovule. Mais la partie de l'épithélium folliculaire située entre l'ovule et le pôle profond du follicule n'est pas atteinte par le processus, dans l'ovaire humain tout au moins. De la sorte, l'ovule, entouré par deux ou trois couches de cellules folliculeuses, adhère toujours à la paroi du follicule en un point. L'amas de cellules folliculeuses renfermant l'ovule et tenant à la paroi, porte le nom de *cumulus proligère*; les cellules folliculeuses qui entourent immédiatement l'ovule constituent le *disque proligère* ou *couronne radiée* de l'ovule. Chez beaucoup d'animaux (par exemple le Rat, le Lapin), l'ovule entouré de son disque proligère occupe une situation plus centrale dans la cavité du follicule. Le cumulus proligère n'est alors relié à la couche pariétale des cellules folliculeuses que par des

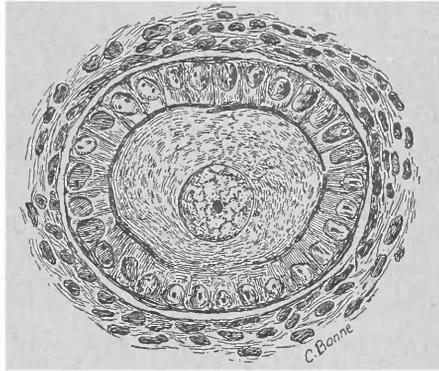


FIG. 988. — Follicule en voie de croissance d'une Chatte adulte. Les cellules folliculeuses, cylindriques, sont disposées sur une seule rangée.

tractus épithéliaux appelés par les anciens auteurs les *retinacles*.

Au fur et à mesure que l'épithélium folliculaire subit les transformations précédentes, l'ovule grossit peu à peu et atteint sa taille définitive : le noyau et le protoplasma participent à l'accroissement de volume. Lorsque le terme de la croissance de l'ovule est près d'être atteint, une membrane, la *zone pellucide*, se forme tout autour de lui, en dedans de la rangée interne de cellules folliculeuses. On pense généralement que cette membrane est édifiée par ces cellules folliculeuses.

Dès que la zone pellucide a atteint une certaine épaisseur, le protoplasma de l'ovule commence à se charger du matériel de réserve destiné à subvenir à la nutrition et au premier développement du germe fécondé : ce matériel nutritif constitue le *vitellus* ou *deutoplasma*. Il apparaît autour du noyau, au centre de l'ovule, sous forme de gouttelettes plus réfringentes que le protoplasma qui les entoure, fines d'abord, puis devenant plus volumineuses. Elles brunissent par l'acide osmique. Au fur et à mesure que leur nombre augmente, le noyau devient excentrique. Elles sont élaborées par le protoplasma ovulaire au moyen des matériaux dissous amenés au follicule de de Graaf par les vaisseaux qui l'entourent. Ces matériaux sont remaniés et transmis à l'ovule par les cellules folliculeuses.

Pendant cette longue phase de croissance, le tissu conjonctif qui enveloppe immédiatement le follicule de de Graaf subit d'importantes modifications qui aboutissent à la formation de la *thèque* ou enveloppe conjonctive folliculaire. Un riche réseau capillaire se forme au contact immédiat du follicule; dans les mailles de ce réseau, les cellules du tissu conjonctif se multiplient et prennent un aspect particulier. Plus en dehors, les faisceaux conjonctifs s'ordonnent en une mince membrane fibreuse. Entre le tissu conjonctif de la theque et l'épithélium folliculaire, se forme une membrane vitrée.

Nous avons ainsi décrit par ordre chronologique l'apparition des principaux éléments qui composent le follicule de de Graaf adulte : nous devons maintenant étudier en détail chacune de ces parties constituantes.

Follicules adultes. — Au fur et à mesure que les modifications que nous venons d'étudier s'effectuent dans le follicule, celui-ci se rapproche de la surface de l'ovaire, ou, plus exactement, par suite même de sa croissance, la couche de tissu conjonctif qui le sépare de la surface s'amincit. Une légère saillie arrondie marque extérieurement le point où le follicule se développe. Bientôt cette saillie augmente; son centre devient translucide. Enfin, le follicule apparaît comme une grosse vésicule à paroi mince : c'est en cet état que de Graaf l'avait observé et pris pour l'œuf ovarien.

A un moment donné, le follicule de de Graaf cesse de croître. Son

enveloppe de tissu conjonctif, l'épithélium folliculaire avec la cavité et le « liquor folliculi », la zone pellucide, le protoplasma de l'œuf ont atteint leurs caractères définitifs : le follicule et l'œuf qu'il contient sont *adultes* (fig. 989). En cet état, cependant, l'œuf n'est pas capable d'être fécondé : il n'est pas *mûr*. Les phénomènes de la maturation — qui consistent essentiellement dans des modifications du noyau de l'ovule, modifications conduisant à la formation du ou des globules polaires — s'accomplissent dans les derniers instants qui précèdent et dans les premiers instants qui suivent la rupture du follicule.

Le follicule adulte est, chez la femme, à peu près régulièrement sphérique. Ses parties constituantes sont les suivantes : une enveloppe conjonctive ou *thèque*, un *épithélium* tapissant toute la cavité du follicule, et séparé de la théque conjonctive par une mince *membrane vitrée*, une *cavité* remplie par le *liquide folliculaire*, enfin l'*œuf*, adhérent en un point de la paroi épithéliale du follicule.

La théque folliculaire. — L'enveloppe, ou théque conjonctive, est constituée par deux couches concentriques, dont la structure est très différente. La couche externe, ou *thèque externe*, est formée par du tissu conjonctif modelé en une mince membrane fibreuse.

Les faisceaux conjonctifs sont entre-croisés dans deux directions principales : l'une parallèle à l'équateur de la sphère folliculaire, l'autre méridienne; les deux pôles du follicule étant, l'un, le point d'attache de l'œuf, l'autre, le futur point de rupture du follicule ou *stigma*. La couche interne, ou *thèque interne*, est constituée par du tissu conjonctif lâche, très richement vascularisé, dans les mailles duquel sont logées des cellules fixes spéciales, caractéristiques, *cellules de la théque* ou *cellules interstitielles de l'ovaire*. L'épaisseur de la couche interne de la théque atteint son maximum au niveau du pôle profond du follicule; à partir de ce point, elle s'amincit peu à peu, au fur et à mesure qu'on se rapproche de la surface de l'ovaire. Au niveau de la partie transparente et saillante du follicule mûr, la théque interne n'existe plus; à ce niveau, et sur une étendue parfois assez considérable, l'épithélium folliculaire n'est séparé de l'épithélium ovarien que par une couche mince de tissu conjonctif, très pauvre en vaisseaux. La théque interne a donc, sur une coupe axiale du follicule, la forme d'un croissant.

Le tissu conjonctif qui forme la charpente de la théque interne est très délicat; pour beaucoup d'auteurs même, ce serait du tissu réticulé (SLAVJANSKY). Il s'agit simplement de faisceaux conjonctifs grêles, entre-croisés dans tous les sens, à la surface desquels s'étalent des cellules étoilées du tissu conjonctif. Plusieurs artérioles traversent en divers points la théque externe, et se ramifient dans la théque interne en un réseau capillaire serré qui vient presque au contact de l'épithélium folliculaire. Dans les mailles du tissu conjonctif lâche

sont logées un grand nombre de cellules qui méritent une mention particulière. Ce sont des éléments volumineux, arrondis, polyédriques ou fusiformes, dépourvus de prolongements, isolés ou réunis en amas irréguliers. Ces cellules sont situées au voisinage immédiat des vaisseaux capillaires, autour desquels elles forment parfois des gaines épithélioïdes. Leur noyau est arrondi, vésiculeux. Leur protoplasma est ordinairement chargé de gouttelettes réfringentes, colorables en bistre ou en noir par l'acide osmique. A l'état frais, un pigment particulier, ou simplement peut-être les matières grasses que renferment ces cellules, donnent à la couche interne de la thèque une teinte jaunâtre, tout à fait analogue à celle du corps jaune qui se formera

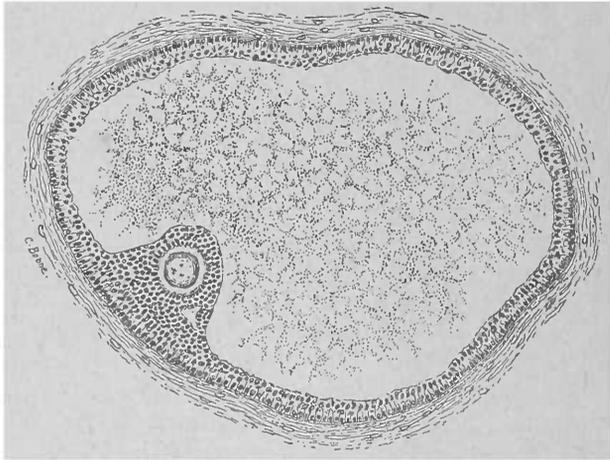


FIG. 989. — Follicule adulte d'une Chatte.

après la rupture du follicule. Les anciens auteurs en avaient déduit que ce sont ces cellules de la thèque qui, par leur prolifération, forment plus tard le corps jaune. Les cellules de la thèque interne se rencontrent en plus ou moins grande abondance, suivant les espèces de mammifères. Des cellules analogues se montrent en plus ou moins grand nombre dans le stroma de l'ovaire, chez certains mammifères, par exemple la Femme, la Chatte, etc. Les unes et les autres sont des cellules conjonctives transformées en vue de la nutrition des follicules de de Graaf. Elles servent d'intermédiaires entre les vaisseaux sanguins et l'épithélium folliculaire, et élaborent les matériaux nutritifs destinés à ce dernier.

On doit les assimiler (TOURNEUX, 1879) aux cellules interstitielles du testicule, chargées, comme nous l'avons vu, de la nutrition de l'épithélium séminal.

L'épithélium et le liquide folliculaires. — L'épithélium folliculaire

repose sur la thèque interne, par l'intermédiaire d'une très mince membrane vitrée. Il est plus mince au niveau du stigma que partout ailleurs. Il se compose de deux, trois ou quatre couches de cellules. L'assise la plus externe est formée par des cellules prismatiques, de moyenne hauteur, régulièrement disposées. Les couches superficielles sont formées par des cellules polygonales ou irrégulièrement arrondies, lâchement unies entre elles. Ces cellules, à l'état normal, ne subissent aucune dégénérescence. Elles se multiplient par karyokinèse.

Le liquide folliculaire est transparent, légèrement jaunâtre, fortement albumineux. Après l'action des fixateurs, il est ordinairement coagulé en une masse granuleuse (fig. 989).

L'œuf ovarien. Ses enveloppes : l'épithélium ovulaire et la zone pellucide. — L'œuf est, dans l'immense majorité des cas, unique. Exceptionnellement, on a rencontré des follicules humains contenant deux et même trois œufs, presque toujours chez des enfants. Chez les animaux, ce fait est au contraire fréquent. Chez la Femme, l'œuf est placé au milieu d'un épaissement local de l'épithélium folliculaire, appelé *cumulus proligère* (fig. 990). Il se compose de l'ovule, entouré par la *zone pellucide* et l'*épithélium ovulaire*.

L'*épithélium ovulaire*, simple reflet de l'épithélium folliculaire à la surface de l'ovule, est formé par deux ou trois assises de cellules disposées régulièrement comme une couronne tout autour de l'ovule (*corona radiata de Bischoff*). Cette disposition rayonnante n'est pas, comme le soutenait encore BISCHOFF en 1878, un signe de maturité de l'œuf; car elle peut se rencontrer avant que le follicule ait achevé sa croissance (VAN BENEDEN, 1880, NAGEL, 1888).

Les cellules de l'épithélium ovulaire sont allongées; leur extrémité périphérique est arrondie et fait saillie dans la cavité folliculaire. Leur extrémité ovulaire, au contraire, est pourvue de prolongements coniques effilés qui s'implantent dans la zone pellucide (*cellules en clous, Nagelzellen*). On verra bientôt quelles relations intimes il y a entre l'ovule, la zone pellucide et les cellules de l'épithélium ovulaire.

Du côté du pôle d'implantation de l'œuf sur la paroi du follicule, les cellules de l'épithélium ovulaire adhèrent aux cellules superficielles de l'épithélium folliculaire. J'ai déjà fait remarquer que l'œuf humain est sessile, tandis que l'œuf de beaucoup de mammifères (Rat, Lapin, etc.) est pédiculé et relié à l'épithélium folliculaire par des traînées ou rétinacles de cellules folliculeuses séparées par le liquide folliculaire.

La *zone pellucide* est une capsule sécrétée autour de l'ovule par l'épithélium ovulaire. Son épaisseur est très variable. Dans l'œuf humain elle mesure de 20 à 24 μ (NAGEL 1888), tandis que dans l'œuf

de la Souris elle ne mesure que $1\ \mu\ 2$ à $1\ \mu\ 5$ (SOBOTTA 1895). Sur une coupe perpendiculaire à sa surface, son bord interne, correspondant à sa surface ovulaire, est généralement lisse, tandis que son bord externe, en rapport avec les cellules épithéliales, est irrégulier, festonné ou dentelé, et manifestement continu avec les prolongements de ces cellules. Sur les œufs examinés à l'état frais et sur les préparations fixées et colorées qui sont examinées dans un liquide peu réfringent

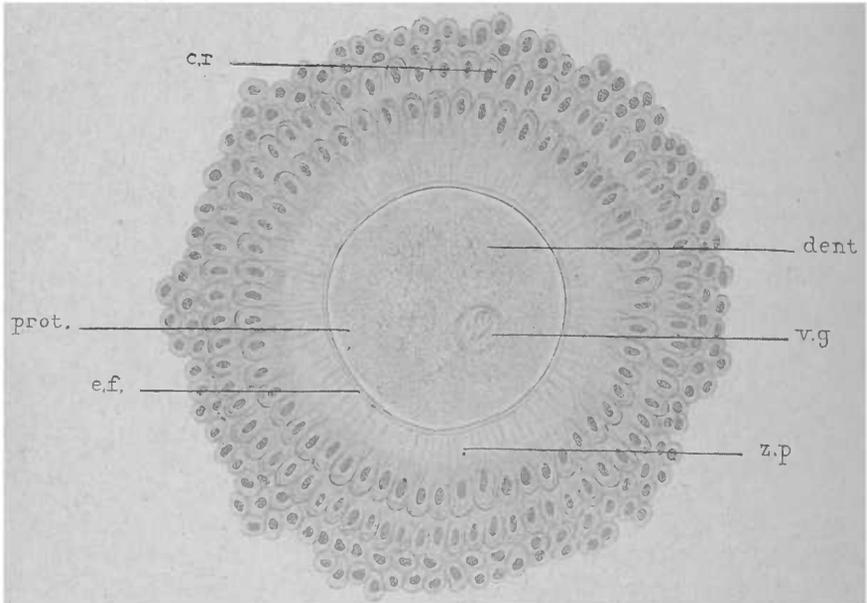


FIG. 990. — Œuf humain adulte. (D'après NAGEL.)

Cet œuf a été obtenu en rompant artificiellement un follicule de Graaf de l'ovaire d'une femme de trente ans, une demi-heure après l'opération au cours de laquelle l'ovaire avait été enlevé. Examen à l'état frais sans coloration, dans le liquide folliculaire; — *v.g.*, vésicule germinative; — *dent*, deutoplasma; — *prot.*, zone protoplasmique corticale; — *ef.*, espace périvitellin; — *zp.*, zone pellucide; — *c.r.*, corona radiata ou épithélium ovulaire. — Les dimensions des parties constituantes de l'ovule étaient les suivantes : ovule total 165 à $170\ \mu$; — zone pellucide de 20 à $24\ \mu$; — espace périvitellin $1\ \mu\ 3$; — vésicule germinative, 25 - $27\ \mu$.

comme l'eau ou la glycérine, la zone pellucide est parcourue par une striation radiaire très fine. Les stries sont parallèles et traversent toute l'épaisseur de la membrane. Depuis la découverte de cette striation, par REMAK dans l'œuf de Lapine, et par QUINCKE dans l'œuf humain, plusieurs interprétations ont été proposées pour l'expliquer. Quelques auteurs (LINDGREN, 1877, VAN SEHLEN, 1882, etc.) ont prétendu que la striation était due à la présence de canalicules très fins. (*Porenkanälchen*), traversant la membrane de part en part, et assimilables aux *canaux poreux* des œufs de poissons et aux *micropyles* des œufs de nombreux animaux inférieurs. On admet aujourd'hui

qu'il n'y a chez les mammifères ni canaux poreux, ni micropyles, et que la striation de la zone pellucide est due à la présence, dans son épaisseur, de prolongements protoplastiques émanés des cellules de l'épithélium ovulaire.

Les cellules de l'épithélium ovulaire sont en relation étroite avec l'ovule : leurs prolongements ramifiés effilés traversent la zone pellucide et arrivent jusqu'au contact du protoplasma ovulaire. WAGENER (1879) avait déjà montré chez la Taupe que, pendant la croissance du follicule, les cellules folliculeuses entrent en relation avec l'ovule par des prolongements à travers la zone pellucide. FLEMMING (1882), qui étudia la zone pellucide sur le Lapin, considéra sa striation comme due à des ponts inter-cellulaires.

D'après RETZIUS (1889), au cours du développement de l'œuf, les cellules folliculeuses envoient vers l'ovule des prolongements ramifiés, qui s'entrelacent et constituent un réseau : La zone pellucide serait constituée peu à peu par l'épaississement des travées de ce réseau. Sur l'œuf adulte de la Lapine, les stries radiaires ne sont autre chose que des filaments fins, granuleux, légèrement onduleux, s'insérant par un pied conique sur la surface de l'ovule, et se confondant d'autre part avec les prolongements des cellules folliculeuses. PALADINO (1890) et récemment KOLOSSOW (1898) ont confirmé l'existence de ponts inter-cellulaires (fig. 991) traversant la zone pellucide (1).

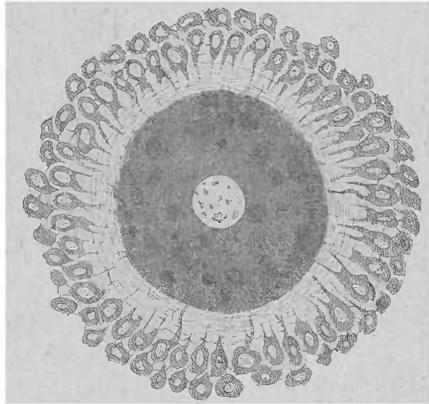


FIG. 991. -- Œuf ovarien de Chatte, pris dans un follicule adulte. Méthode de KOLOSSOW. (D'après KOLOSSOW.)

Les cellules folliculeuses se terminent, du côté de l'ovule, par des prolongements qui traversent la zone pellucide.

(1) Lorsqu'on examine au microscope des œufs frais de mammifères (obtenus en piquant des follicules de de Graaf mûrs et en recevant directement sur le porte-objet les œufs et le liquide folliculaire), on remarque que l'ovule tourne toujours vers l'observateur le point de sa surface où se trouve le noyau. Ce fait, indiqué en particulier par NAGEL (1888) pour l'œuf humain, ne peut s'expliquer qu'en admettant une rotation de l'ovule à l'intérieur de la zone pellucide, rotation produite par la pesanteur et la position excentrique du centre de gravité de l'ovule. La même observation a été faite depuis longtemps sur les œufs des oiseaux, des batraciens, etc., dont le protoplasma montre une différenciation polaire beaucoup plus accentuée que chez les mammifères.

Sur les œufs de mammifères, frais ou fixés, on voit ordinairement un espace

L'ovule. — L'ovule, cellule-œuf, est une cellule de grosse taille, possédant, comme toute cellule, un noyau et un corps protoplasmique.

Le *noyau*, désigné souvent depuis PURKINJE sous le nom de *vésicule germinative* est toujours situé, dans l'œuf adulte, très près de la surface de l'ovule, dans la zone protoplasmique corticale non différenciée en vitellus. Cela est vrai pour tous les vertébrés, y compris les mammifères et l'Homme. La migration, vers la surface, du noyau primitivement central, s'effectue parallèlement avec la formation du vitellus dans le protoplasma. Le noyau de l'œuf adulte est sphérique; il est limité par une membrane nucléaire parfaitement nette. L'espace nucléaire, occupé par un suc nucléaire abondant et non colorable, est traversé par des travées de linine, entre-croisées et appuyées sur la membrane nucléaire. Sur ces travées, sont disposées irrégulièrement les granulations de chromatine. A l'état frais, le réseau chromatique est invisible.

Le noyau contient constamment un *nucléole* volumineux (*tache germinative* de WAGNER). En étudiant des œufs humains adultes, pris dans des ovaires sains enlevés au cours d'opérations et examinés sous le microscope dans le liquide folliculaire, à la température ordinaire, pendant l'été, NAGEL a constaté dans le nucléole des *mouvements amiboïdes* très nets dont la signification est encore indéterminée. Divers observateurs ont d'ailleurs observé des changements de forme

clair étroit entre la zone pellucide et la surface de l'ovule. C'est l'*espace périvitellin*.

C'est grâce à cet espace libre que la sphère ovulaire tournerait à l'intérieur de la sphère creuse constituée par la zone pellucide.

L'existence de l'espace libre périvitellin paraît de prime abord incompatible avec les prolongements protoplasmiques qui unissent les cellules folliculeuses et l'ovule à travers la zone pellucide, d'après RETZIUS, PALADINO et KOLOSSOW. Peut-être ces ponts protoplasmiques se rompent-ils à un moment donné, lorsque l'œuf est mûr, par suite du retrait de l'ovule à l'intérieur de la zone pellucide.

(1) REGNIER DE GRAAF (mort en 1673) découvrit l'œuf de mammifère dans l'oviducte du Lapin. Les follicules, qui portent son nom, étaient connus avant lui, mais il a eu le mérite d'en donner une description précise. Il les prit pour les œufs ovariens, et dut admettre, pour concilier ses deux observations, que ces œufs s'amoindrissent considérablement pendant leur trajet vers l'utérus.

E. VON BAËR (1827) découvrit l'*ovule* dans le follicule de de Graaf chez la Femme et les mammifères, sans en saisir la signification.

La *vésicule germinative* fut découverte par PURKINJE (1825) dans l'œuf de Poule. V. BAËR la méconnut dans l'œuf des mammifères : l'ovule découvert par lui dans ces œufs, correspondait, d'après lui, à la vésicule découverte par PURKINJE chez le Poulet. COSTE (1834) et, indépendamment de lui, WHARTON JONES, ont découvert la vésicule germinative chez les mammifères, et ont assimilé l'œuf de mammifère à l'œuf d'oiseau.

R. WAGNER (1835) découvrit la *tache germinative* chez le Mouton.

SCHWANN (1839) montra que la vésicule germinative est un véritable noyau.

BISCHOFF (1842), par ses descriptions minutieuses et précises, établit définitivement les notions fondamentales sur la constitution cellulaire de l'œuf.

comparables à des mouvements amiboïdes, sur les nucléoles de cellules diverses (et particulièrement d'ovules) chez les animaux les plus variés.

Le protoplasma de l'ovule est parfois désigné en bloc sous le nom de *vitellus*. On distingue un *vitellus formatif*, ou protoplasma ordinaire, et un *vitellus nutritif* ou *deutoplasma*, qui n'est autre chose que l'ensemble des matériaux nutritifs élaborés au sein du protoplasma. Nous réserverons le nom de *vitellus* à ces matériaux nutritifs.

L'abondance du vitellus est très variable suivant les animaux (1). Les œufs de mammifères n'en renferment qu'une petite quantité : ce sont des œufs *oligolécithes*. L'œuf humain est particulièrement pauvre en matériaux lécithiques, aussi est-il, à l'état frais, très transparent (NAGEL, 1888). Le vitellus s'y présente sous forme de gouttelettes plus réfringentes que le protoplasma ambiant, petites au début de leur formation, puis devenant plus volumineuses par leur fusion l'une avec l'autre. Elles commencent à se montrer dans la zone péri-

(1) Au point de vue de leur richesse en matériaux lécithiques, les œufs des animaux ont été classés en œufs *alécithes*, *oligolécithes*, *télolécithes* et *eutélolécithes*. Les œufs alécithes sont très rares. Les œufs oligolécithes sont communs : ceux des mammifères, de l'Amphioxus, d'un grand nombre d'invertébrés rentrent dans cette catégorie. Les œufs des batraciens sont des œufs télolécithes : le vitellus y occupe en effet un des hémisphères de l'œuf. Dans les œufs eutélolécithes, tels que ceux des oiseaux, le vitellus (jaune de l'œuf) occupe la majeure partie de l'ovule qui est très volumineux ; le noyau est relégué avec un peu de protoplasma à l'un des pôles (cicatricule de l'œuf d'oiseau). Les ovulés de tous les animaux ont une constitution fondamentale semblable ; ils diffèrent les uns des autres surtout par l'abondance très inégale du vitellus.

La plus ou moins grande abondance du vitellus dans un œuf est en rapport avec le genre de vie de l'embryon. L'embryon de l'Amphioxus est presque dès les premiers instants de son existence en état de pouvoir directement lui-même à son alimentation, dans l'eau de mer où il nage librement grâce aux cils vibratiles de ses cellules ectodermiques. L'embryon de mammifère, au contraire, se développe pendant longtemps dans l'utérus, et emprunte à l'organisme maternel, par l'intermédiaire des enveloppes vasculaires de l'œuf, les matériaux qui lui sont nécessaires. Les œufs de ces animaux si éloignés les uns des autres, sont tous deux pauvres en vitellus : ils n'en renferment que la quantité nécessaire pour pourvoir aux premières segmentations qui suivent la fécondation. L'œuf de l'oiseau au contraire est extraordinairement riche en vitellus, parce que l'embryon y poursuit son développement tout entier en dehors de l'organisme maternel, à l'intérieur d'une coquille calcaire ; il faut qu'il trouve dans l'œuf lui-même les matières nutritives nécessaires.

La plus ou moins grande quantité de vitellus contenue dans un œuf influe sur la manière dont s'effectue la segmentation. Dans les œufs alécithes ou oligolécithes, la segmentation est totale et égale ou à peu près égale. Dans les œufs télolécithes, la segmentation est totale et plus ou moins inégale. Enfin dans les œufs eutélolécithes, elle est partielle. Cela se comprend aisément si l'on réfléchit que le noyau et le protoplasma proprement dit sont les seules parties de la cellule pourvues de l'activité formatrice ; le vitellus n'est autre chose qu'un produit inerte élaboré par le protoplasma.

nucléaire, au centre de l'ovule, pendant le stade d'accroissement du follicule. Au fur et à mesure que le follicule se développe, elles augmentent de nombre, et le noyau se retire à la périphérie. La formation lécithique n'atteint pas la périphérie de l'ovule; dans l'œuf adulte il persiste une zone de protoplasma granuleux, et, plus en dehors, une mince couche de protoplasma transparent. Enfin l'ovule est limité par une membranule très mince, la *membrane vitelline*, simple condensation périphérique du protoplasma. Cette fine membrane ne se voit bien que lorsque le ou les globules polaires, prenant place entre l'ovule et la zone pellucide, les ont écartés l'un de l'autre.

Sur l'œuf de mammifère fixé et coloré, le protoplasma prend un aspect réticulé, dû à la présence des gouttelettes vitellines séparées les unes des autres par de minces trabécules. Par l'action de l'acide osmique, les gouttelettes vitellines prennent une couleur qui varie du brun clair au noir absolu. Elles sont donc formées d'une substance analogue aux graisses. D'ailleurs, chez l'Homme, on ne trouve généralement pas de gouttelettes devenant absolument noires par l'acide osmique, et, chez les mammifères, on n'en rencontre ordinairement, dans l'œuf normal, qu'une faible quantité.

La question de savoir si l'ovule est pourvu d'un *centrosome* n'est pas encore définitivement résolue. SOBOTTA (1895), chez la Souris, n'en a jamais vu : les fibres du fuseau, au moment des karyokinèses qui donnent naissance aux globules polaires, convergent vers un espace polaire clair dans lequel il a été jusqu'à présent impossible de déceler aucun centrosome. Ce n'est qu'après la pénétration du spermatozoïde dans l'ovule que l'on voit, mais alors très distinctement, les centrosomes entourés de leur aster. Le centrosome de l'ovule fécondé aurait donc exclusivement une origine paternelle (1).

(1) Dans les œufs d'animaux appartenant aux groupes les plus divers, on a rencontré un corps, de signification actuellement encore énigmatique, connu sous le nom de *corps vitellin de BALBIANI*. Cet élément a été vu pour la première fois par VITICH (1845) dans l'œuf ovarien et l'œuf pondu et fécondé de certaines Araignées. CARUS (1850) lui a donné le nom de *noyau vitellin* (Dotterkern). BALBIANI l'a soigneusement étudié dans une série de mémoires (de 1864 à 1893) et l'a retrouvé dans les œufs appartenant aux animaux les plus divers. Nous renvoyons, pour l'histoire de cette question, aux mémoires de HENNEGUY et de BALBIANI (1893).

HENNEGUY a étudié le corps vitellin dans l'ovule des vertébrés et particulièrement des mammifères. C'est chez le Rat et le Cobaye qu'il est le plus facilement visible. Chez le Rat âgé de quelques semaines, tous les ovules jeunes contiennent à côté du noyau un petit corps arrondi ou ovalaire, nettement circonscrit, un peu plus coloré que le protoplasma environnant, mesurant 6 à 7 μ de diamètre. Il n'y a qu'un corps vitellin par ovule. Ce corps ne se rencontre plus dans les ovules entourés d'un épithélium folliculaire à trois ou quatre couches de cellules. A un fort grossissement, il montre deux parties concentriques distinctes : une zone périphérique plus claire et une zone centrale plus foncée.

Chez le Rat adulte, le corps vitellin se voit très aisément, mais seulement dans les

Déhiscence des follicules. — Ponte ovarique. — Maturation de l'ovule. — Les follicules de de Graaf adultes éclatent à la surface de l'ovaire, et l'œuf qu'ils contiennent est expulsé avec la plus grande partie du liquide folliculaire. La déhiscence des follicules s'effectue depuis la puberté jusqu'à la fin de la vie génitale. Elle est périodique, c'est-à-dire que les follicules éclatent les uns après les autres à intervalles plus ou moins réguliers. Chez la Femme, et chez tous les animaux qui n'ont qu'un petit à chaque portée, un seul follicule éclate chaque fois (1). Chez les animaux qui ont plusieurs petits par portée, plusieurs follicules éclatent simultanément.

La rupture des follicules, parfois désignée sous le nom de *ponte ovarique*, a lieu ordinairement à l'époque du rut. Ce fait, très important, a été plusieurs fois constaté chez les animaux. Récemment encore, SOBOTTA (1895) a montré, par des observations précises, que, chez la Souris, les phénomènes du rut et la rupture des follicules coïncident et ont lieu tous les vingt et un jours : cet intervalle correspond aussi à la durée de la gestation et à la durée de l'allaitement. Chez la Lapine, la déhiscence des follicules paraît provoquée par le coït. Chez la Femme, la question de savoir si la ponte ovarique et la menstruation coïncident ou sont indépendantes a donné lieu à beaucoup de discussions : la coïncidence des deux phénomènes est tout à

jeunes follicules. Chez la Femme, la Chatte, le corps vitellin est moins visible que chez le Rat et le Cobaye; chez la Lapine et la Chienne, HENNEGUY n'a pu réussir à le mettre en évidence.

Les faits exposés par HENNEGUY, sont très faciles à contrôler et indiscutables. L'interprétation qu'il en donne paraît au contraire bien hypothétique : « Le corps vitellin, dit-il, provient de la vésicule germinative, et paraît être constitué par de la substance nucléolaire dont il partage les réactions vis-à-vis des matières colorantes... C'est un organe ancestral qui, avec les éléments nucléolaires de la vésicule germinative, correspond au macronucléus des infusoires; le micronucléus étant représenté par le réseau chromatique, prenant seul part aux phénomènes de fécondation. »

BALBIANI (1893) assimile le corps vitellin à un *centrosome* et en fait le centrosome de l'ovule. Mais les centrosomes sont des corps beaucoup plus petits.

Cette question est encore très obscure, et les notions de cytologie comparée avec lesquelles on a essayé de la résoudre ne semblent pas l'avoir éclaircie. On est frappé moins par l'analogie que par les différences morphologiques considérables que présente le corps vitellin chez les divers animaux, et il est bien possible que l'on ait réuni sous cette même dénomination des éléments n'ayant rien de commun entre eux.

Chez le Rat et le Cobaye, il y a une identité frappante entre le corps décrit par HENNEGUY dans l'ovule jeune et le corps juxta-nucléaire des cellules séminales : même forme, mêmes dimensions, même structure, mêmes rapports, mêmes réactions colorantes. Il vient à l'esprit que peut-être il s'agit là dans les deux cas d'une *différenciation archiplasmique* absolument comparable; mais rien jusqu'à présent ne permet d'en saisir la signification exacte.

(1) La gémellité, chez la Femme, tient soit à la rupture de deux ou plusieurs follicules, soit à la rupture d'un follicule contenant deux ou plusieurs œufs.

fait probable dans la majorité des cas, mais il y a certainement des exceptions.

La déhiscence des follicules est préparée par l'amincissement progressif de la couche de tissu ovarique qui sépare la cavité du follicule de la surface de l'ovaire. Dans le follicule prêt à se rompre, au niveau du *stigma*, c'est-à-dire du point où aura lieu l'éclatement, l'épithélium folliculaire est réduit à une ou deux assises de cellules; la thèque consiste en quelques faisceaux conjonctifs sans vaisseaux ni grosses cellules. Une simple augmentation de la tension du liquide folliculaire, produite par l'éréthisme vasculaire du bulbe ovarique et peut-être aussi par la contraction des fibres musculaires lisses du stroma (ROUGET), suffit pour faire éclater le follicule.

La rupture brusque du follicule est suivie de la projection au dehors de l'œuf (c'est-à-dire de l'ovule entouré de son épithélium ovulaire) et de la majeure partie du liquide folliculaire.

C'est à ce moment que s'achèvent généralement les phénomènes de maturation de l'ovule : derniers préparatifs de la cellule sexuelle femelle avant la fécondation. Ils consistent dans l'émission des globules polaires. Voici, d'après les récentes recherches de SOBOTTA (1895), comment les choses se passent chez la Souris.

L'ovule de la Souris expulse, dans 9/10 des cas, un seul globule polaire; dans 1/10 des cas, deux globules polaires. Très exceptionnellement il s'en forme trois. Le nombre des globules polaires paraît n'avoir aucune influence sur le développement ultérieur de l'œuf. Lorsqu'il y a deux globules polaires, le premier est expulsé avant la rupture du follicule; lorsqu'il n'y en a qu'un, il se forme après la rupture.

Dans ce dernier cas, qui est le plus général, au moment de la déhiscence du follicule, la vésicule germinative se trouve à un stade préparatoire à la mitose d'où résultera le globule polaire. La chromatine se divise en chromosomes globuleux, au nombre de douze (d'après SOBOTTA), qui se disposent à l'équateur d'un fuseau achromatique formé dès la disparition de la membrane nucléaire. L'axe du fuseau est d'abord disposé tangentiellement à la surface, ou plus exactement perpendiculairement au rayon de la sphère ovulaire, très près de la surface. *Le fuseau n'a pas de corpuscules polaires, ni d'asters*; ses fibres convergent de part et d'autre vers un espace clair. Chaque chromosome se partage *transversalement* en deux sphérules jumelles qui s'écartent l'une de l'autre peu à peu. Puis l'axe du fuseau devient oblique et enfin franchement radial. La surface de l'ovule est ensuite soulevée, et le globule polaire achève de se former. Ces phénomènes, commencés avant la rupture du follicule, se continuent pendant le trajet de l'œuf, de l'ovaire au commencement de la trompe. La séparation du globule polaire et de l'ovule n'est complète qu'après la pénétration du spermatozoïde.

Les corps jaunes. — Lorsque le follicule de de Graaf est rompu, il s'édifie à sa place un *corps jaune*. Le mode de formation des corps jaunes a fait l'objet, depuis VON BAER (1827), de nombreuses recherches dont les résultats sont contradictoires. L'épithélium folliculaire, le tissu conjonctif et les cellules de la thèque interne, l'hémorragie provenant des vaisseaux rompus, ont été considérés tour à tour comme jouant un rôle principal ou exclusif dans ce processus. La question ne pouvait être définitivement résolue que par une étude minutieuse de nombreux ovaires présentant des stades aussi rapprochés que possible l'un de l'autre, depuis la rupture du follicule jusqu'au moment où le corps jaune est définitivement constitué, chez la même espèce animale. C'est ce que SOBOTTA a fait récemment, pour la Souris d'abord (1896), puis pour la Lapine (1897). Les résultats qu'il a obtenus paraissent définitifs. Ils concordent entre eux, quant aux points essentiels, pour les deux espèces choisies; et comme il s'agit là d'un processus fondamental, il y a tout lieu de croire que les résultats obtenus par SOBOTTA sont applicables, sauf quelques détails, aux autres mammifères. La description suivante se rapporte à la Souris.

Le follicule qui vient d'éclater est peu différent de celui qui n'est pas encore rompu, sauf l'absence de l'œuf, expulsé avec la majeure partie du liquide folliculaire. Par suite de l'affaissement du follicule, l'épithélium folliculaire est tassé et plus épais. Il est nettement distinct de la thèque interne. La cavité est occupée par ce qui reste du liquide folliculaire. L'orifice d'ouverture du follicule est encore visible, mais il ne tarde pas à disparaître, grâce à la soudure de ses bords. Quelques cellules épithéliales sont à l'état de division mitotique, mais il y en a moins que dans un follicule non rompu.

Dans les deux tiers des cas, chez la Souris, la rupture du follicule ne s'accompagne d'aucune hémorragie : on trouve seulement dans la cavité du follicule quelques globules rouges épars. Dans un tiers des cas, il y a une hémorragie notable qui provient de la déchirure de capillaires se trouvant au voisinage du point de rupture. Ce n'est qu'exceptionnellement que le sang distend la cavité folliculaire. L'hémorragie, non seulement ne joue pas un rôle prépondérant dans la formation du corps jaune, comme l'ont prétendu HENLE, PATERSON et CHANDELUX, mais elle n'est pas constante : c'est un épiphénomène généralement sans influence sur la marche du processus. A cet égard, d'ailleurs, il y a des variations notables chez les divers mammifères.

Les premières modifications, chez la Souris, se montrent sur des follicules rompus depuis une demi-heure à une heure et demie. Les bords de la rupture sont déjà entièrement collés. Le follicule est fortement rétracté. L'épithélium ne montre plus de mitoses nouvelles : les mitoses commencées s'achèvent. L'épithélium n'accuse aucun

signe de dégénération cellulaire, contrairement à ce que soutiennent quelques auteurs, qui font de la dégénérescence de l'épithélium folliculaire le *primum movens* de la rupture du follicule. A plus forte raison, l'épithélium folliculaire n'est pas éliminé *in toto* avec l'œuf après la rupture du follicule, comme le soutient PALADINO : l'épithélium folliculaire persiste intact.

La thèque interne s'est déjà notablement épaissie. Elle commence à pousser vers l'épithélium folliculaire des saillies coniques. Ses cellules sont volumineuses, abondamment pourvues de granulations graisseuses ; quelques-unes sont en voie de division mitotique. Des leucocytes migrants commencent à se montrer dans la thèque interne et même dans les couches profondes de l'épithélium.

A partir de la quatrième ou de la cinquième heure après la rupture du follicule, on assiste à l'évolution d'un double processus : d'une part, les cellules de l'épithélium folliculaire augmentent de volume graduellement et prennent peu à peu les caractères des cellules du corps jaune ; d'autre part, les cellules de la thèque interne prolifèrent et pénètrent avec des vaisseaux sanguins dans l'épithélium folliculaire. Ainsi se constitue le corps jaune.

L'augmentation de volume des cellules épithéliales se produit sans la moindre multiplication mitotique ou amitotique, et porte à la fois sur le noyau et sur le protoplasma. Les noyaux, primitivement ovales et allongés dans le sens radial, deviennent ronds. Le corps cellulaire devient polyédrique ; ses limites sont plus distinctes. Le protoplasma devient grossièrement granuleux, fortement colorable par les couleurs acides d'aniline. Lorsque le corps jaune a atteint son maximum de développement, l'acide osmique y décèle une quantité plus ou moins abondante de graisse. Sa couleur, à l'état frais, est due à la présence d'une matière colorante particulière, la *lutéine*, soluble dans l'alcool, le chloroforme, etc., qui accompagne la graisse. Les cellules du corps jaune adulte sont dix fois plus volumineuses que celles de l'épithélium folliculaire, dont elles ne sont cependant qu'une transformation.

Pendant ce temps, le tissu conjonctif et les vaisseaux pénètrent de la thèque interne dans l'épithélium folliculaire. A la périphérie de ce dernier, on voit le tissu conjonctif s'insinuer entre les cellules épithéliales sous forme de tractus radiaires minces, à base un peu élargie, à sommet effilé. Ces tractus sont constitués par des cellules de la thèque ou par des bourgeons vaso-formatifs émanés des gros capillaires sanguins périfolliculaires ; on y voit en abondance des figures de karyokinèse. Bientôt, de ces tractus radiaires partent des pointes latérales qui vont à la rencontre de pointes analogues émanées des tractus radiaires voisins. Ainsi l'épithélium se trouve morcelé en îlots cellulaires.

Enfin, dans l'épaisseur des fusées conjonctives, apparaissent des lumières vasculaires occupées par des globules rouges; ces néo-capillaires sanguins s'accroissent rapidement et constituent bientôt un riche réseau.

Chose curieuse, au fur et à mesure que s'effectue cette pénétration de l'épithélium folliculaire, la thèque interne, si épaisse peu de temps après la déhiscence du follicule, diminue peu à peu, comme si ses grosses cellules, riches en graisse, étaient employées à fournir les éléments du tissu vasculo-conjonctif du corps jaune. Ainsi s'éclaircit le rôle de la thèque interne: c'est un rassemblement de cellules préparées à une prolifération active et riches en matériaux nutritifs. Ces éléments et ce matériel s'accablent pendant les dernières périodes de la croissance du follicule pour entrer en jeu immédiatement après sa rupture.

Pendant ce processus, il s'effectue de la périphérie vers le centre du follicule une migration leucocytaire abondante. SOBOTTA pense que ces leucocytes servent, au moins en partie, à former le noyau conjonctif central du corps jaune. La cavité du follicule diminue peu à peu, le liquide restant se résorbe ou se transforme. A un moment donné, on y voit en effet des cellules étoilées et anastomosées, identiques à celles du tissu conjonctif muqueux; or ces cellules apparaissent à un moment où les tractus radiaires sont encore loin du centre du follicule.

Au quatrième jour, le corps jaune a atteint, chez la Souris, sa structure et sa taille définitives. Il est essentiellement constitué par des cellules volumineuses, polyédriques, infiltrées de granulations graisseuses, disposées en cordons ou en travées. Ces travées sont séparées par des capillaires sanguins anastomosés, accompagnés par quelques cellules conjonctives lamellaires. Le corps jaune est limité par la thèque externe: la thèque interne ayant complètement disparu. Son centre est occupé par un noyau de tissu conjonctif qui renferme une veine relativement volumineuse.

Chez la Femme et un grand nombre de femelles à vie génitale relativement longue, les corps jaunes persistent un certain temps, puis subissent une régression. Les cellules épithéliales sont résorbées et le tissu conjonctif s'organise en tissu fibreux de plus en plus dense, analogue à un tissu de cicatrice. On est alors en présence de corps blancs, *corpora albicantia* des anciens auteurs. A la coupe de l'ovaire d'une Femme adulte, on trouve toujours côte à côte des corps jaunes à tous les états de régression.

Il en est de même chez la Brebis, la Vache, la Chatte, etc. Chez la Souris (mais pas chez la Lapine) au contraire, SOBOTTA a montré que les corps jaunes persistent et s'accablent dans l'ovaire jusqu'à la fin de la vie génitale, qui d'ailleurs est relativement courte.

Les auteurs classiques distinguent depuis longtemps les *corps jaunes vrais* et les *corps jaunes faux*, suivant qu'ils succèdent à un follicule de de Graaf dont l'ovule a été ou n'a pas été fécondé. Chez la Souris et la Lapine, il n'y a aucune différence, qu'il y ait ou qu'il n'y ait pas fécondation. Mais chez d'autres mammifères, et particulièrement chez la Femme, il n'en est pas de même : les *corps jaunes de la grossesse* acquièrent une taille plus considérable que les *corps jaunes de la menstruation*. Leur histogénèse est d'ailleurs identique (1).

La signification des corps jaunes est encore très obscure. En somme, ils sont constitués par un épithélium pénétré secondairement par les vaisseaux sanguins. Leur structure rappelle d'une façon frappante celle des glandes à sécrétion interne telles que le foie ou la capsule surrénale. Il est donc logique de leur attribuer, avec PRENANT (1898), une *fonction glandulaire* en rapport avec la sécrétion interne de l'ovaire (2).

(1) C'est à tort (SOBOTTA) que certains auteurs, tels que BEIGEL et PALADINO appellent corps jaunes faux ceux qui succèdent à des follicules atrésiés. L'atrésie des follicules ne s'accompagne pas de la formation de corps jaunes.

(2) La formation des corps jaunes n'est pas comprise par tous les auteurs de la façon que nous l'avons exposée d'après les recherches récentes et très démonstratives de SOBOTTA. A cet égard, trois théories ont régné ou règnent encore.

La *théorie de l'origine conjonctive du corps jaune* est due à VON BAËR (1827) : elle fait provenir le corps jaune exclusivement de la thèque interne, sans aucune participation de l'épithélium folliculaire. Les cellules spéciales de la thèque interne, accumulées depuis longtemps, font irruption dans le follicule rompu, se multiplient et prennent la place des cellules épithéliales qui disparaissent. Il y a, en effet, chez beaucoup d'animaux, une similitude frappante entre les cellules du corps jaune et celles de la thèque; toutes deux sont imprégnées d'un pigment particulier, accompagnant les gouttelettes graisseuses, la *lutéine* : aussi la plupart des auteurs, adoptant les vues de v. BAËR, désignent-ils ces cellules indifféremment et en bloc sous le nom de *cellules à lutéine*. Cette similitude a été la principale cause d'erreur.

La *théorie de l'origine hémattique du corps jaune* est due à HENLE et à PATERSON (1840); elle a été soutenue par CHANDELUX (1880) pour l'ovaire de la Femme. D'après cette théorie, le corps jaune résulterait de la métamorphose du sang épanché dans le follicule vide. Or on sait depuis longtemps que, lors de la rupture du follicule, l'hémorragie peut manquer et que le corps jaune ne s'en forme pas moins. Il résulte d'innombrables observations faites chez l'Homme et les animaux que l'hémorragie se fait avec une abondance et une fréquence variables suivant les espèces de mammifères. Chez la Femme, elle est inconstante, ordinairement faible, exceptionnellement abondante. Chez la Jument et la Truie, elle est forte et constante. Chez les ruminants et les carnivores, elle est fréquente, mais faible. Chez la Souris, elle n'est pas rare, mais manque le plus ordinairement. Dans le même ovaire, on peut trouver des corps jaunes hémorragiques et d'autres qui ne le sont pas. La théorie hémattique n'est donc pas soutenable.

La *théorie épithéliale* est due à BISCHOFF (1842-1854), et a été soutenue par quelques auteurs (PFLÜGER, CALL et EXNER, etc.). Les recherches de SOBOTTA viennent de lui donner la précision qui lui manquait. L'accord, néanmoins, ne semble

Atrésie des follicules de de Graaf. — La plus grande partie des follicules primaires qui se forment dans l'ovaire pendant la période d'organogénèse n'arrivent pas à l'état de follicules adultes. Ils se détruisent plus ou moins tôt après leur formation, encore à l'état de follicules primaires, ou après avoir déjà commencé leur évolution. Cette destruction d'ovules et de follicules est continue et dure depuis les premiers temps de l'existence de l'ovaire jusqu'à la fin de la vie sexuelle. Elle n'est pas constamment aussi intense, mais subit des poussées d'activité physiologiques et pathologiques. Nous avons vu que, pendant la période préovogénétique, elle constitue la manifestation caractéristique de l'activité de l'organe. Pendant la grossesse, un grand nombre de follicules deviennent abortifs ; il en est de même au cours des maladies.

En fin de compte, des milliers ou des millions de follicules primaires formés dans un ovaire de Femme, un nombre infime accomplissent leur destinée physiologique. Si l'on admet qu'un seul ovule est mis en liberté à chaque époque menstruelle, c'est-à-dire douze ou treize fois par an pendant trente ou trente-cinq ans, il faut conclure que quatre ou cinq cents follicules mûrissent dans les deux ovaires, et ce nombre est très probablement trop élevé. Ce fait très remarquable — inutilisation et destruction de l'immense majorité des ovules formés — est en rapport avec les conditions biologiques de la génération chez les animaux supérieurs.

La disparition des follicules primaires est précédée de la dégénérescence de l'ovule. Le noyau tantôt se fragmente en grains chromatiques (*chromatolyse*), tantôt se ratatine en un globule irrégulier, fortement colorable (*pycnose*). Le protoplasma se charge de gouttelettes grasses, ou bien se condense en une masse fortement colorable par les couleurs acides d'aniline. Parfois des phagocytes achèvent de faire disparaître les ovules dégénérés.

Les follicules en voie de croissance et les follicules adultes subissent une série de modifications : dégénérescence grasseuse de l'ovule et des cellules folliculeuses, chromatolyse (FLEMMING, 1885), envahissement du follicule par le tissu conjonctif (SLAVIANSKY, 1874), etc. Ces processus ont été très complètement étudiés par SCHOTTLÄNDER (1891, 1893). Très souvent des leucocytes ou même des cellules folliculeuses pénètrent dans l'ovule à travers la zone pellucide et s'y livrent à des actions phagocytaires. JANOSIK (1892, 1897) et HENNE-

pas encore fait, car CLARK (1898) vient de publier un mémoire sur la formation du corps jaune dans lequel il défend l'ancienne théorie de v. BAËR, et identifie de nouveau les cellules de la thèque et les cellules du corps jaune. Ce travail n'entraîne nullement la conviction ; il est d'ailleurs très inférieur à ceux de SOBOTA dont le grand mérite est d'avoir suivi la continuité du processus sur un nombre considérable d'ovaires.

GUY (1892, 1893) ont fait connaître un phénomène intéressant : la division de l'ovule en segments nucléés et en fragments sans noyau au cours de l'atrésie des follicules. HENNEGUY compare cette segmentation à celle qui se produit dans certains œufs se développant sans fécondation par le mode parthénogénétique.

§ 4. — STROMA CONJONCTIF, VAISSEAUX ET NERFS DE L'OVAIRE

Stroma conjonctif. — Le stroma de l'ovaire est formé d'un tissu conjonctif d'une texture assez ferme. Au-dessous de l'épithélium ovarique, on trouve une couche de tissu conjonctif dont les faisceaux sont généralement ordonnés parallèlement à la surface, et que certains auteurs appellent très improprement l'*albuginée* de l'ovaire. Autour des follicules, nous avons vu comment le tissu conjonctif se différencie pour former les thèques interne et externe. Dans le centre de l'organe, on trouve du tissu fibreux assez dense dans lequel cheminent les gros vaisseaux.

Comme dans le testicule, les cellules fixes du tissu conjonctif peuvent se différencier en *cellules interstitielles* volumineuses, sphéroïdales ou polyédriques, chargées de matériaux nutritifs partiellement gras. Il existe, quant à la forme, à l'abondance, à la répartition de ces cellules, les mêmes variations que pour le testicule ; mais les cellules interstitielles de l'ovaire ont été moins étudiées et sont bien moins connues. Outre celles que l'on rencontre constamment dans la thèque interne des follicules, il en existe aussi dans les cloisons conjonctives inter-folliculaires.

Comme dans le testicule de certains animaux, il existe dans l'ovaire des *fibres musculaires lisses*, disposées en fascicules dans la région médullaire chez tous les animaux, et s'irradiant plus ou moins loin vers la région corticale. ROUGET (1882) avait soutenu que ces fibres musculaires existent même dans la région folliculaire. Mais, chez la Femme du moins, ces fibres n'existent pas ; on ne rencontre là que des cellules conjonctives fusiformes, à noyau très allongé, qui ressemblent effectivement aux noyaux des fibres musculaires lisses. C'est avec raison d'ailleurs que ROUGET assigne à ces faisceaux de fibres lisses médullaires un rôle important dans l'érection du bulbe ovarique et, par suite, dans la rupture des follicules qui résulte de cette érection.

Vaisseaux sanguins. — De l'arcade anastomotique des deux artères utérine et ovarienne, longeant le hile de l'ovaire, partent chez la Femme dix à douze branches artérielles qui pénètrent dans la zone médullaire de l'organe. Ces artères ainsi que leurs ramifications sont

flexueuses, pelotonnées, enroulées entrecroisées (*artères hélicines*). A la limite des zones médullaire et corticale, après s'être anastomosées en arcades irrégulières, elles émettent des branches qui fournissent des réseaux capillaires aux follicules, aux corps jaunes et à la couche superficielle, sous-épithéliale. Au voisinage d'un follicule de Graaf déjà volumineux, une ou plusieurs artérioles se résolvent en capillaires qui traversent la thèque externe du follicule et forment un riche réseau dans la thèque interne, au voisinage immédiat de l'épithélium folliculaire. Ce réseau périfolliculaire, très développé surtout au pôle profond du follicule, est au contraire très réduit à son pôle superficiel, à son sommet faisant saillie à la surface de l'ovaire. On a même invoqué cette absence de vascularisation pour expliquer l'amincissement progressif aboutissant à la rupture de la paroi folliculaire. Nous ne reviendrons pas sur la disposition du réseau capillaire des follicules, ni sur le rôle que jouent les vaisseaux sanguins dans la formation des corps jaunes.

Les veinules qui naissent des réseaux capillaires convergent vers le centre de l'ovaire et se jettent dans des veines flexueuses, pelotonnées, largement anastomosées entre elles, dont l'ensemble constitue un véritable système caverneux. Les faisceaux de fibres musculaires lisses, disposés en grand nombre autour de ces veines et capables, par leur contraction, d'opposer un obstacle au retour du sang veineux, font de ce système caverneux un véritable *système érectile*. On comprend aisément comment ce dispositif anatomique peut rendre l'ovaire turgescant lorsqu'il entre en jeu, augmenter la tension à l'intérieur des follicules mûrs et ainsi contribuer à leur rupture.

Lymphatiques. — Les vaisseaux lymphatiques de l'ovaire prennent naissance, par des capillaires et des espaces irréguliers limités par l'endothélium typique et clos de toutes parts, autour des follicules de Graaf, dans la région corticale. Les follicules en voie de croissance qui ont atteint une certaine taille sont souvent entourés par un sinus lymphatique sur une partie de leur circonférence. Les vaisseaux lymphatiques se tiennent en dehors de la thèque externe. Ils ne pénètrent pas dans le corps jaune.

La disposition des vaisseaux lymphatiques et leur richesse varient suivant les espèces animales. De nouvelles recherches sont nécessaires d'ailleurs à leur sujet.

Nerfs. — Les déductions de la physiologie normale et surtout les théories de la physiologie pathologique ont depuis très longtemps attribué à l'ovaire d'étroites connexions avec le système nerveux : en effet, les premières recherches faites au moyen du chlorure d'or montrèrent qu'un grand nombre de fibres nerveuses se ramifient dans cet organe. Parmi les travaux anciens, celui d'ELISCHER (1876) est le plus important. Cet auteur vit que des fibres nerveuses, quelques-

unes à myéline, le plus grand nombre sans myéline, forment un très riche plexus dans la zone médullaire. Ce plexus fournit surtout des branches vasculaires ; mais il en part aussi des rameaux qui abordent les follicules de de Graaf, forment autour d'eux un réseau de fibrilles très fines, variqueuses, qui se terminent, pour la plupart, dans la tunique conjonctive des follicules, et dont quelques-unes pénètrent et se terminent dans l'épithélium folliculaire. VEDELER (1890), par la même méthode, ne trouva que des nerfs vasculaires.

Le premier qui étudia les nerfs de l'ovaire par les méthodes au bleu de méthylène (méthode d'EHRlich) et au chromate d'argent (méthode de GOLGI), fut RIESE (1891). Cet auteur mit en évidence les riches plexus de fibres amyéliniques périvasculaires. Il admit même que des fibres nerveuses se terminent sur la paroi des capillaires sanguins. Il vit que les follicules de de Graaf sont également entourés de plexus analogues ; et, chez la Chatte seulement, il suivit des fibrilles nerveuses à travers l'épithélium folliculaire jusqu'au voisinage de la cavité du follicule.

La plupart des travaux ultérieurs s'appliquèrent à vérifier ou à nier la pénétration des extrémités nerveuses dans les follicules. Von HERFF (1892) arriva aux mêmes conclusions que RIESE ; par contre, RETZIUS (1893), VON GAWRONSKY (1894) et MANDL (1894) nièrent la pénétration des nerfs dans les follicules. La méthode de Golgi, du moins telle qu'elle est employée actuellement, donne de fort belles préparations, dans lesquelles les filaments nerveux se détachent en noir sur un fond presque incolore ; mais les détails histologiques sont noyés par l'éclairage intense que l'on emploie d'habitude, et par la réfraction homogène que donne le baume du Canada à l'ensemble de la coupe : la silhouette des fibres et des cellules nerveuses est parfaite de netteté, mais leurs rapports sont très difficilement visibles. De plus, les coupes épaisses qu'on est généralement obligé de faire exposent facilement à prendre des rapports de superposition pour des rapports de juxtaposition. Enfin, les imprégnations chromo-argentiques en général, et celles que l'on pratique, en particulier, pour la recherche des fibres et des cellules nerveuses périphériques, sont à la fois incomplètes et peu électives : incomplètes, parce qu'un très petit nombre de fibres nerveuses sont colorées, et que l'on ne sait pas toujours si elles le sont jusqu'à leur extrémité ; peu électives, parce que des éléments anatomiques, fibres et cellules, qui n'ont rien de commun avec le système nerveux, sont souvent imprégnés, en imposent parfois pour des éléments nerveux, ou masquent la véritable terminaison des fibrilles nerveuses. Il résulte de ces critiques très bien fondées, que la méthode de Golgi est ordinairement insuffisante pour trancher des questions de rapports extrêmement délicats entre les éléments nerveux et les autres éléments des tissus.

Le travail plus récent de DE Vos (1895) n'apporte aucune conclusion relativement aux rapports des fibrilles nerveuses terminales avec l'épithélium folliculaire.

Les auteurs précédents ont vu, outre les nerfs vasculaires et les nerfs folliculaires, des terminaisons libres de fibrilles nerveuses au sein du tissu conjonctif, dans tous les points de l'ovaire, et même immédiatement sous l'épithélium ovarien. S'agit-il de terminaisons ou plutôt d'origines nerveuses sensibles, ou bien au contraire de terminaisons motrices destinées aux fibres musculaires lisses indépendantes des vaisseaux, particulièrement nombreuses dans l'ovaire ? C'est ce que la méthode de Golgi est jusqu'à présent impuissante à décider.

L'existence de cellules nerveuses interstitielles, bien connue dans plusieurs glandes (glandes salivaires, pancréas, etc.) au voisinage des plexus vasculaires, et dans les plans de fibres lisses du tube digestif des voies biliaires, de la vessie, etc., jusqu'à ces derniers temps très discutée dans l'ovaire, vient d'être mise hors de doute par ELISABETH WINTERHALTER (1896). Cet auteur, employant la méthode de Golgi sur l'ovaire de la Femme, vient de décrire et de figurer des cellules nerveuses indiscutables dans la zone médullaire de l'ovaire. Ces cellules, situées ordinairement dans l'adventice des artères, ressemblent absolument aux cellules sympathiques viscérales décrites par CAJAL dans le muscle intestinal. Elles ont une forme très irrégulière ; leurs prolongements, en nombre variable, se ramifient sur la paroi des artères ; leurs relations avec les fibres nerveuses pénétrant dans l'ovaire ou en sortant, ainsi qu'avec celles qui proviennent de la région des follicules, n'ont pu encore être bien établies. Très vraisemblablement ici, le petit ganglion viscéral diffus sert à régler le débit vasculaire de l'ovaire. Sans doute il doit recevoir des excitations centripètes provenant des follicules, et y répondre en commandant la constriction ou le relâchement des parois artérielles et veineuses : il jouerait de la sorte un certain rôle dans la congestion périodique de l'ovaire qui accompagne la ponte ovulaire.

En résumé, il existe dans l'ovaire des *nerfs vaso-moteurs*, bien connus histologiquement, et pourvus d'un ganglion sympathique intra-ovarien ; des *nerfs sensitifs* provenant de la surface de l'ovaire, des follicules de de Graaf, peut-être même du stroma, et dont le mode d'origine est encore à élucider ; — enfin, des *nerfs moteurs* innervant les fibres lisses du stroma ovarien.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

des travaux relatifs aux glandes génitales (1).

- AFANASSIEW, 1878, *Arch. f. mikr. Anat.*, XV, Untersuch. über die sternförmigen Zellen der Hodenkanälchen und anderer Drüsen.
- ANTIN (D'), 1882, th. de Paris, De l'épithélium ovarien.
- ARTHAUD, 1885, th. de Paris, Etude sur le testicule sénile.
- BAËR (E. VON), 1827, Leipsig, De ovi mammalium et hominis genesi epistola.
- BALBIANI, 1879, Paris, Leçons sur la génération des vertébrés.
— 1893, *Journ. de l'Anat. et de la Phys.*, Centrosome et Dotterkern.
- BALLOWITZ, 1886, *Anat. Anzeiger*, Zur Lehre von der Struktur der Spermatozoen.
— 1888, *Arch. f. mikr. Anat.*, XXXII, Untersuch. über die Struktur der Spermatozoen, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktile Elemente, Th. I, Die Spermatozoen der Vögel.
— 1889, *Arch. f. die gesammte Phys.*, XLVI (VII. Versamml. der anat. Gesellsch. zu Berlin), Fibrilläre Struktur und Kontraktilität.
— 1890 a), *Internat. Monatschrift f. Anat. u. Phys.*, VII, Das Retzius'sche Endstück der Säugethierspermatozoen.
— 1890 b), *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, L, Untersuch. über die Struktur der Spermatozoen, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktile Elemente. Die Spermatozoen der Insekten.
— 1890 c), *Arch. f. mikr. Anat.*, XXXVI, Untersuch. über die Struktur der Spermatozoen, Th. III, Fische, Amphibien und Reptilien.
— 1891 a), *Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, LII, Weitere Beobacht. über den feineren Bau der Säugethierspermatozoen.
— 1891 b), *Centralbl. f. Phys.*, V, Die innere Zusammensetzung des Spermatozoenkopfes der Säugethiere.
— 1891 c), *Arch. f. Anat. u. Phys.*, anat. Abth., Die Bedeutung der Valentin'schen Querbänder am Spermatozoenkopfe der Säugethiere.
- BAMBEKE (CH. VAN), 1884, *Arch. de Biol.*, Contributions à l'histoire de la constitution de l'œuf.
— 1886, *Bull. Acad. roy. de Belgique*, Contrib. pour servir à l'histoire de la vésicule germinative.
- BARDELEBEN (K. VON), 1891, *Verhandl. d. anat. Gesellschaft*, Ueber den feineren Bau der menschlichen Spermatozoen.
— 1892, *Anat. Anz.*, Ueber Spermatogenese bei Säugethieren besonders beim Menschen.
— 1896 a), *Anat. Anz.*, XI, Die Entstehung der Samenkörper.

(1) Cet index est volontairement incomplet : il ne comprend que les principaux travaux, pour la plupart cités dans le texte, relatifs au testicule et à l'ovaire des mammifères, et quelques travaux seulement, très importants, portant sur les autres vertébrés et les invertébrés, ou d'ordre général.

- BARDELEBEN (K. VON), 1896 b), *Verhandl. der Anat. Gesell. (X^e Versamml.)*, Ueber Spermatogenese bei Monotremen und Beutelthiere.
- 1897 a), *Anat. Anz.*, XIII, Die Zwischenzellen des Säugethierhodens.
- 1897 b), *Anat. Anz.*, XIII, Dimorphismus der männlichen Geschlechtszellen bei Säugethierèn.
- 1897 c), *Arch. f. Anat. und Phys., anat. Abth., Supplement.* — Bd. (*Festschrift f. W. His.*), Beiträge zur Histologie des Hodens und zur Spermatogenese beim Menschen.
- 1898, *Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft*, XXXI, Weitere Beiträge zur Spermatogenese beim Menschen.
- BEISSNER, 1898, *Arch. f. mikr. Anat.*, LI. Die Zwischenzellen des Hodens und ihre Bedeutung.
- BENDA, 1887 a), *Anat. Anz.*, Zur Spermatogenese und Struktur des Hodens der Wirbelthiere.
- 1887 b), *Verhandl. der Anat. Gesell. zu Leipsig*, Zur Spermatogenese und Hodenstruktur der Wirbelthiere.
- 1887 c), *Arch. f. mikr. Anat.*, XXX, Untersuch. über den Bau der funktionirenden Samenkanälchen einiger Säugethiere und Folgerungen für die Spermatogenese dieser Wirbelthierklasse.
- 1889, *Verhandl. der Anat. Gesellsch. zu Berlin*, Die Entwicklung des Säugethierhodens.
- 1891, *Verhandl. der Physiol. Gesell. zu Berlin* (Jahrg. 1891-1892), Neue Mittheil. über die Entwicklung der Genitaldrüsen und über die Metamorphose der Samenzellen.
- 1897, *Verhandl. der Physiol. Gesellsch. zu Berlin* (Jahrg. 1896-1897), Neuere Mitth. über die Histogenese der Säugethierspermatozoen.
- BENEDEN (ED. VAN), 1870, *Mémoires de l'Acad. royale de Belgique*, XXXIV, Rech. sur la composition et la signification de l'œuf.
- 1880, *Arch. de Biol.*, I, Contrib. à la connaissance de l'ovaire des mammifères.
- BENEDEN (ED. VAN) et CH. JULIN, 1880, *Arch. de Biol.*, I, Observations sur la maturation, la fécondation et la signification de l'œuf chez les cheiroptères.
- BENEDEN (ED. VAN), 1883, Gand, Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire.
- BIONDI, 1885, *Arch. f. mikr. Anat.*, XXV, Die Entwicklung der Spermatozoïden.
- BISCHOFF, 1842 a), Leipsig, Entwicklungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen.
- 1842 b), Braunschweig, Entwicklungsgeschichte des Kanincheneies.
- 1863, *Sitzber. d. kön. bayer. Acad. der Wiss.*, I, Ueber die Bildung des Säugethier-Eies und seine Stellung in der Zellenlehre.
- 1878, *Arch. f. Anat. u. Phys., anat. Abth.*, Ueber das Zeichen der Reife der Säugethier-Eier.
- BLOCH, 1874, Inaug. Dissert., Würzburg, Ueber die Entwicklung der Samenkörper.
- BLUMBERG, 1873, Inaug. Dissert., Königsberg, Ueber die Entwicklung der Samenkörperchen des Menschen und der Thiere.
- BOLL, 1869, Inaug. Dissert., Berlin, Beitr. zur mikr. Anat. der acinösen Drüsen.
- BORN, 1894, In *Ergebn. der Anat. und Entwickl., von Merkel und Bonnet*, IV, Die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen.
- BORNHAUPT, 1867, Riga, Untersuch. über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen.

- BOVIN (P.), 1893, *Bibliogr. anatomique*, De quelques phénomènes de dégénérescence cellulaire dans le testicule jeune des mammifères.
- 1896, *Bibliogr. anatomique*, A propos de quelques phénomènes de dégénérescence dans les cellules en activité karyokinétique du testicule jeune des mammifères.
- 1897, Th. de Nancy. et *Arch. d'anat. microscop.*, I, Phénomènes cytologiques anormaux dans l'histogénèse et l'atrophie expérimentale du tube séminifère.
- BOVERI (TH.), 1887-1890, Iéna, Zellenstudien.
- 1891, In *Ergebn. der Anat. und Entwicklungsgeschichte, von Merkel u. Bonnet*, Befruchtung.
- BRAUN (MAX), 1877, *Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut in Würzburg*, IV, Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien.
- BRISSAUD (E.), 1880, *Arch. de physiol.*, Etude sur la spermatogénèse chez le Lapin.
- 1883, *Dict. de méd. et de chirurgie pratiques* (Jaccoud), art. Testicules.
- BROWN, 1885, *Quart. Journ. of micr. sc.*, XXV, On spermatogenesis in the rat.
- BRUNN (A. VON), 1876, *Arch. f. mikr. Anat.*, XII, Beitr. zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörper.
- 1884, *Arch. f. mikr. Anat.*, XXIII, Beitr. zur Kenntniss der Samenkörper und ihrer Entwicklung bei Säugethieren und Vögeln.
- BÜHLER, 1895, *Verhandl. der anat. Gesellsch. (IX Versamml., Basel)*, Spermatogenese bei *Bufo vulgaris*.
- BÜTSCHLI, 1874, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXI, a) Vorläufige Mitth. über Bau und Entwickl. der Samenfäden bei Insekten und Crustaceen. — b) Nähere Mitth. über die Entwickl. und den Bau der Samenfäden der Insekten.
- CHANDELUX, 1880, *C. R. Soc. Biol.*, et *Gaz. méd. Paris*, Note sur la structure des corps jaunes de Dalton.
- CLARK, 1898, *Arch. f. Anat. u. phys., anat. Abth.*, Ursprung, Wachstum und Ende des Corpus Luteum, nach Beobachtungen am Ovarien des Schweines und des Menschen.
- DELAGE, 1895, Paris, Structure de protoplasma et théories de l'hérédité.
- DUVAL, 1880 a), *Rev. des sc. nat. de Montpellier*, Recherches sur la spermatogénèse chez la grenouille.
- 1880 b), *Dict. de méd. et de chir. pratiques* (Jaccoud), art. Spermatozoïde, Sperme.
- EBNER (V. VON), 1871, *Arch. f. mikr. Anat.*, Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen und die Entwicklung der Spermatozoiden.
- 1888, *Arch. f. mikr. Anat.*, XXXI, Zur Spermatogenese bei Säugethieren.
- EGLI, 1876, Inaug. Dissert., Basel, Beiträge zur Anat. und Entwickl. der Geschlechtsorgane.
- EIMER, 1874, *Verhandl. d. physik.-mediz. Gesellschaft zu Würzburg*, N. F., 6, Untersuchungen über den Bau und die Bewegung der Samenfäden.
- ELISCHER, 1876, *Centralbl. d. mediz. Wissensch.*, Ueber den Verlauf und Endigungsweise der Nerven im Ovarium.
- ERLANGER (R. VON), 1896-1897, *Zoolog. Centralblatt*, III et IV, Spermatogene-tische Fragen.
- ETZOLD, 1891, *Zeitschrift f. wiss. Zool.*, LII, Die Entwicklung der Testikel von *Fringilla Domestica* von der Winterruhe bis zum Eintritt der Brunst.

- FALCONE, 1894, *Monitore zool. ital.*, Sulle terminazioni nervose nel testicolo.
- FLAISCHLEN, *Zeitschrift f. Geburtsh. u. Gynäk*, VI, Zur Lehre von dem Entwicklung der papillären Kystome oder multiloculären Flimmerepithelkystome der Ovarien.
- FLEMMING, 1885, *Arch. f. Anat. u. Phys., anat. Abth.*, Ueber die Bildung von Richtungsfiguren in Säugethiereiern beim Untergang Graaf'scher Follikel.
 — 1887, *Arch. f. mikr. Anat.*, XXIX, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle.
 — 1891, *Arch. f. mikr. Anat.*, XXXVII, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle.
- FLORENCE, 1897, Lyon, Du sperme et des taches de sperme au point de vue médico-légal.
- FOULIS, 1878, *Quarterly Journ. of micr. Sc.*, XVI, The Development of the ova and the other Structure of the ovary in man and the other mammalia.
- FREY, 1863, *Virchow's Archiv*, XXVIII, Zur Kenntniss der lymphatischen Bahnen im Hoden.
- FÜRST, 1887 a), *Arch. f. mikr. Anat.*, XXX, Ueber die Entwicklung der Samenkörperchen bei den Beutelthieren.
 — 1887 b), *Nordisk medicinisk Arkiv*, XIX, Bidrag till kändedom om sädeskropparnas struktur och utveckling.
- GAWRONSKY (VON), 1894, *Centralbl. f. Gynæk*, XVIII, Ueber Verbreitung und Endigung der Nerven in den weiblichen Genitalien.
- GERSTER, 1877, *Zeitschrift f. Anat. u. Entwickl.*, II, Ueber die Lymphgefäße des Hodens.
- GIBBES, 1879, *Quarterly Journ. of micr. Sc.*, XIX, On the structure of the vertebrate spermazoon.
 — 1880, *Quart. Journ. of mikr. Sc.*, XX, On the human spermatozoa.
- GRAAF (REGNER DE), 1672, Lugduni, Bataviæ, De mulierum organis generationi inservientibus tractatus novus.
- GRÜNHAGEN, 1885, *Centralbl. f. die med. Wiss.*, Untersuch. über Samenentwicklung.
- HANSEMAN, 1895, *Virchow's Archiv*, CXLII, Ueber die sogenannten Zwischenzellen des Hodens und deren Bedeutung bei pathologischen Veränderungen.
 — 1896, *Verhandl. der Physiol. Gesell. in Berlin*, in *Arch. f. Anat. und Phys., phys. Abth.*, Ueber die grossen Zwischenzellen des Hodens.
- HARVEY, 1875, *Centralbl. f. d. med. Wissenschaften*, Ueber die Zwischenzellen des Hodens.
- HARZ, 1884, *Arch. f. mikr. Anat.*, XXII, Beiträge zur Histol. der Ovarien der Säugethiere.
- HELMAN, 1879, Inaug. Dissert., Dorpat, Ueber die Entwicklung der Spermatozoen der Wirbelthiere.
- HENNEGUY, 1893 a), *Journ. de l'Anat. et de la Phys.*, Le corps vitellin de Balbiani dans l'œuf des vertébrés.
 — 1893 b), *C. R. Acad. des Sc. de Paris*, Sur la fragmentation parthénogénésique des ovules des mammifères, pendant l'atrésie des follicules de de Graaf.
 — 1894, *Journ. de l'Anat. et de la Phys.*, Recherches sur l'atrésie des follicules de de Graaf chez les mammifères et chez quelques autres vertébrés.
- HERMANN (F.), 1889 a), *Archiv. f. mikr. Anat.*, XXXIV, Beiträge zur Histologie des Hodens.

- HERMANN (F.), 1889 b), *Archiv. f. mikr. Anat.*, XXXIV, Die postfötale Histogenese des Hodens der Maus bis zur Pubertät.
- 1891, 1893, In *Ergebn. der Anat. und Entwickel. von Merkel u. Bonnet*, Urogenitalsystem.
- 1897, *Arch. f. mikr. Anat.*, L, Beiträge zur Kenntniss der Spermato-genese, etc.
- HERRMANN (G.), 1882, *Journ. de l'Anat. et de la Phys.*, Recherches sur la spermatogénèse chez les sélaciens.
- HERFF (O. von), 1890, *Zeitschr. f. Geburtshilfe und Gynækol.*, Ueber den feineren Verlauf der Nerven im Eierstocke des Menschen.
- HERTWIG (O.), 1890, *Arch. f. mikr. Anat.*, XXXVI, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Zeitfragen.
- HERTWIG (R.), 1889, *Abhandl. der bayerischen Acad. der Wissensch.*, XVII, Ueber die Conjugation der Infusorien.
- HIS (W.), 1865, *Arch. f. mikr. Anat.*, I, Beobacht. über den Bau des Säugethier-eierstockes.
- HÖTZL, 1893, *Virchow's Archiv.*, CXXXIV, Ueber die Metamorphosen des Graaf'schen Follikels.
- HOFMEISTER, 1872, *Sitzungsber. der math.-naturwiss. Classe d. k. Akad. der Wissensch. in Wien*, Untersuch. über die Zwischensubstanz im Hoden der Säugethiere.
- HOLL, 1893, *Sitzungsber. der math.-naturwiss. Classe d. k. Akad. der Wiss. in Wien*, Ueber die Reifung der Eizelle bei den Säugethiern.
- JACOBSON, 1879, *Virchow's Archiv*, LXXV, Zur pathol. Hist. der traumatischen Hodenentzündung.
- JANOSIK, 1888, *Sitzungsber. d. k. Akad. der Wissensch. in Wien*, Zur Histologie des Ovarium.
- 1893, *Bibliogr. Anatomique*, Sur la structure de l'œuf des mammifères.
- 1897, *Arch. f. mikr. Anat.*, XLVIII, Die Atrophie der Follikel und eine seltsame Verhalten der Eizelle.
- JENSEN, 1879, Bergen, Die Struktur der Samenfäden.
- 1883, *Arch. de Biol.*, IV, Recherches sur la spermatogénèse.
- 1886, *Anat. Anz.*, I, Ueber die Struktur der Samenkörper bei Säugethiern, Vögeln und Amphibien.
- 1887, *Arch. f. mikr. Anat.*, XXX, Untersuch. über die Samenkörper der Säugethiere, Vögel und Amphibien, I, Säugethiere.
- KAPF, 1873, *J. Müller's Archiv.*, Untersuch. über das Ovarium und dessen Beziehungen zum Peritoneum.
- KEIBEL, 1896, *Arch. f. Anat. u. Phys.*, *Anat. Abth.*, Zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Urogenitalapparates.
- KLAS, 1874, Inaug. Dissert., Greifswald, Ueber die Entwicklung der Spermatozoiden.
- KÖLLIKER, 1854, *Mikrosk. Anat.*, oder *Gewebelehre des Menschen* (1^{re} éd., 1854, et édit. suivantes).
- 1856, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, VII, *Physiol. Studien über die Samenflüssigkeit*.
- 1874, *Verhandl. der phys.-medic. Gesellsch. in Würzburg*, VIII, Ueber die Entwicklung der Graaf'schen Follikel der Säugethiere.

- KÖLLIKER, 1879, *Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere* (2^e éd.).
- KOLOSSOW, 1888, *Centralbl. f. med. Wissensch.*, Beitrag zur Frage von der Entwicklung der Samenfäden bei Säugethieren.
- 1898, *Arch. f. mikr. Anat.*, LII, Eine Untersuchungsmethode des Epithelgewebes, besonders der Drüsenepithelien, und die erhaltenen Resultate.
- KOROTNEFF (DE), 1887, *C. R. Acad. des Sc. Paris*, Sur la spermatogénèse.
- 1888, *Arch. f. mikr. Anat.*, Beitr. zur Spermatologie.
- KOSTANECKI, 1892, *Anat. Hefte*, I, Ueber Centralkörperchen bei Karyokinetischer Zelltheilung.
- 1897, *Arch. f. mikr. Anat.*, XLIX, Ueber die Bedeutung der Polstrahlung während der mitose und ihr Verhältniss zur Theilung des Zellleibes.
- KRAUSE (W.), 1881, *Centralbl. f. med. Wiss.*, 1881, Spermatogenese bei den Säugern.
- 1882, *Biolog. Centralblatt*, I, Zum Spiralsaum der Samendäfen.
- 1885, *Internat. Monatschr. f. Anat. u. Phys.*, II, Der Spiralsaum der Samenfäden.
- LAULANIÉ, 1885 a), *C. R. Soc. Biologie*, Sur l'évolution comparée de la sexualité dans l'individu et dans l'espèce.
- 1885 b), *C. R. Acad. Sc. de Paris*, Sur l'unité du processus de la spermatogénèse chez les mammifères.
- 1886, *C. R. Soc. Biologie*, Sur les connexions embryogéniques des cordons médullaires de l'ovaire avec les tubes du Corps de Wolff, et leur homologie avec les tubes séminifères chez les mammifères.
- 1887, *C. R. Soc. Biol.*, Sur l'évolution et la valeur de l'épithélium germinatif dans le testicule fœtal des mammifères.
- 1888, *C. R. Soc. Biol.*, Orig. commune et rôle variable de l'épithélium germinatif et des cordons sexuels dans l'ovaire.
- LA VALETTE SAINT-GEORGE, 1865, *Arch. f. mikr. Anat.*, I, Ueber die Genese der Samenkörper,
- 1867, *ibid.*, III, id.,
- 1874, *ibid.*, X, id.,
- 1876, *ibid.*, XII, id.,
- 1878, *ibid.*, XV, id.,
- 1870, *Stricker's Handbuch*, Der Hoden,
- 1885, *Arch. f. mikr. Anat.*, XXV, Spermatologische Beiträge,
- 1886 a), *ibid.*, XXVII, id.,
- 1886 b), *ibid.*, XXVII, id.,
- 1886 c), *ibid.*, XXVII, id.,
- 1887, *ibid.*, XXX, id.,
- LENHOSSÉK (M. von), 1897, *Arch. f. Anat. u. Phys.*, *anat. Abth.*, Beitr. zur Kenntniss der Zwischenzellen des Hodens.
- 1898, *Arch. f. mikr. Anat.*, LI, Untersuch. über Spermatogenese.
- LETZERICHT, 1868, *Virchow's Archiv.*, Ueber die Endigungsweise der Nerven in dem Hoden der Säugethiere und des Menschen.
- LEYDIG, 1850, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Zur Anat. der männlichen Geschlechtsorgane und Analdrüsen der Säugethiere.
- 1857, *Lehrbuch der Hist. des Menschen und der Thiere.*
- LINDGREN, 1877, *Arch. f. Anat. u. Phys.*, Ueber das Vorhandensein von wirklichen Porenkanälchen in der Zona pellucida des Säugethier-Eies.

- LOUKIANOW, 1898, *Arch. des sc. biol. de Saint-Petersbourg*, VI. Contribution à l'étude de la spermatogénèse chez la souris blanche.
- LUBARSCHE, 1896 a), *Virchow's Archiv.*, CXLV, Ueber das Vorkommen krystallinischer und krystalloider Bildungen in den Zellen des menschlichen Hodens.
 — 1896 b), *Deutsche medic. Woch.*, Ueber die in männlichen Geschlechtsapparat vorkommenden Krystallbildungen.
- LUDWIG et TOMSA, 1861, *Sitzungsber. der math.-naturwiss. Classe der K. Acad. der Wiss. in Wien*, XLIV. Die Anfänge der Lymphgefäße im Hoden.
 — 1863, *Sitzungsber. der math.-naturwiss. Classe der K. Acad. der Wiss. in Wien*, XLVI. Die Lymphwege des Hodens und ihr Verhältniss zu den Blut und Samengefäßen.
- LUQUET, 1888, th. de Paris, Contribution à l'étude des corps jaunes.
- MALASSEZ, 1876, *Arch. de Phys.*, Note sur le siège et la structure des granulations tuberculeuses du testicule.
- MANDL, 1894, *Centralblatt f. Gynäk.*, Vortrag über die Nerven des Ovariums.
- MATHIEU, 1897, *Bibliographie Anatomique*. Etat du tube séminifère dans un testicule sarcomeux.
 — 1898, th. de Nancy. De la cellule interstitielle du testicule et de ses produits de sécrétion (cristalloïdes).
- MAUPAS, 1889, *Arch. de zool. exp. et gén.*, Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés.
- MERKEL, 1871, *Müller's Archiv*. Die Stützzellen des menschlichen Hodens.
 — 1874, *Untersuch. aus dem anat. Instit. zu Rostock*, Erstes Entwicklungsstadium der Spermatozoïden.
- MESSING, 1877, Inaug. Dissert., Dorpat. Anat. Untersuch. über die Testikel der Säugethiere.
- MEVES, 1896, *Arch. f. mikr. Anat.*, XLVIII, Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa.
 — 1897, *Arch. f. mikr. Anat.*, I, Ueber Struktur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa.
- MIESCHER, 1878, *Verhandl. der naturforsch. Gesellsch. in Basel*, VI, Die Spermatozoen einiger Wirbelthiere. Ein Beitrag zur Histochemie.
- MIHALKOWICZ (VON), 1873, *Berichte der math.-phys. Classe der k. sächs. Gesellsch. der Wiss.*, Beiträge zur Anatomie und Histol. des Hodens.
 — 1884, *Internat. Monatschr.*, I, Untersuch. über die Entwickl. des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten.
- MONTANÉ, 1889 a), *C. R. Soc. Biol.*, Cytodiérèse dans le testicule du rat.
 — 1889 b), *C. R. Soc. Biol.*, Cytodiérèse dans le testicule des solipèdes.
- MOORE, 1893, *Anat. Anz.*, VIII, Mammalian Spermatogenesis.
 — 1894 a), *Internat. Monatschrift f. Anat. u. Phys.*, VI, Some points in the spermatogenesis of mammalia.
 — 1894 b), *Report of the 64th meeting of the British Assoc. for Advenc. of Science, Oxford*, On the reduction division in the cartilaginous fishes.
 — 1896, *Quart. Journ. of microsc. Sc.*, XXXVIII. On the structural changes in reprod. cells during the Spermatogenesis of elasmobranchs.
- NAGEL, 1888, *Arch. f. mikr. Anat.*, XXXI, Das menschliche Ei.
 — 1889, *Arch. f. mikr. Anat.*, XXXIV. Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems des Menschen.

- NAGEL, 1896, in *Handbuch der Anatomie des Menschen*, herausg. von K. von Bardeleben, Die weiblichen Geschlechtsorgane.
- NEUMANN, 1872, *Centrabl. f. med. Wiss.*, Ueber die Entwicklung der Samenfäden.
 — 1875, *Arch. f. mikr. Anat.*, XI, Untersuch. über die Entwicklung der Spermatozoiden.
- NICOLAS, 1892, *C. R. Soc. Biol.*, Les Spermatogonies chez la Salamandre d'hiver.
- NIESSING, 1888, Inaug. Dissert. Würzburg, Untersuch. über die Entwicklung und den feisten Bau der Samenfäden einiger Säugethiere.
 — 1896, *Arch. f. mikr. Anat.*, XLVIII, Die Betheiligung von Centralkörper und Sphäre am Aufbaues Samenfadens bei Säugethieren.
- NUSSBAUM, 1880, *Arch. f. mikr. Anat.*, XVIII, Von der Bedeutung der Hodenzwischensubstanz.
- PALADINO, 1887, Napoli, Ulteriori ricerche sulla distruzione e rinovamento continuo del parenchima ovarico nei mammiferi.
 — 1890, *Anat. Anzeiger.*, I ponti intercellulari tra l'uovo ovarico e le cellule folliculari e la formazione della zona pellucida.
 — 1898, *Arch. ital. de biol.*, XXIX, Sur le type de structure de l'ovaire.
- PETER, 1898, *Arch. f. mikr. Anat.*, LIII, Die Bedeutung der Nährzelle im Hoden.
- PETITPIERRE, 1890, Inaug. Dissert., Leipzig, Ueber das Eindringen von granulosa-zellen durch die zona pellucida menschlichen Eier.
- PFLÜGER, 1863, Leipzig, Die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen.
- PLATNER, 1886, *Arch. f. mikr. Anat.*, XXVI, Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kerntheilung.
- PLATO, 1896, *Arch. f. mikr. Anat.*, XLVIII, Die interstitiellen Zellen des Hodens und ihre physiologische Bedeutung.
 — 1897, *Arch. f. mikr. Anat.*, L, Zur Kenntniss der Anatomie und Physiologie der Geschlechtsorgane.
- PRENANT, 1887 a), *C. R. Soc. Biol.*, Sur un point de la structure du tube séminifère chez les mammifères.
 — b), *C. R. Soc. Biol.*, Note sur la structure du tube séminifère.
 — c), Th. de Nancy, Etude sur la structure du tube séminifère des mammifères.
 — d), *Internat. Monatschr. f. Anat. u. Phys.*, Recherches sur la signification des éléments du tube séminifère adulte des mammifères.
 — 1888, *C. R. Soc. Biol.*, Note sur la structure des Spermatozoïdes de l'homme.
 — 1889, *Internat. Monatschrift f. Anat. u. Phys.*, VI, Contribution à l'histogénèse du tube séminifère.
 — 1898, *C. R. Soc. Biol.*, Remarques à propos de la constitution de la glande génitale indifférente et de l'histogénèse du tube séminifère.
 — 1892, *Journal de l'Anat. et de la Phys.*, Sur la signification de la cellule accessoire du testicule et sur la comparaison morphologique des éléments du testicule et de l'ovaire.
 — 1898 a), *Revue méd. de l'Est*, Sur la valeur morphologique et sur l'action physiologique et thérapeutique possible du corps jaune.
 — 1898 b), *Journal de l'Anat. et de la Phys.*, Le protoplasma supérieur.
- PURKYNJE, 1830, Lipsiæ, *Symbolæ ad ovi avium historiam ante incubationem*.
- RABL (H.), 1898, *Anatom. Hefte*, XXXIV-XXXV, Beitrag zur Histologie des Eierstockes des Menschen und der Säugethiere, nebst Bemerkungen über die Bildung von Hyalin und Pigment.

- RATH (O. VON), 1894, *Zeitschrift f. wiss. Zool.*, LVII, Beitr. zur Kenntniss der Spermatogenese von *Salamandra maculosa*.
- REGAUD, 1897, th. de Lyon, Les vaisseaux lymphatiques du testicule et les faux endothéliums de la surface des tubes séminifères.
- REINKE, 1896, *Arch. f. mikr. Anat.*, XXXVII, Ueber Krystalloïdbildungen in den interstit. Zellen des menschlichen Hodens.
- RENSON, 1882, *Arch. de Biol.*, III, De la Spermatogénèse chez les mammifères.
- RETZIUS, 1881, *Biolog. Untersuchungen*, Zur Kenntniss der Spermatozoen.
 — 1889, *Verhandl. der Anat. Gesellschaft, 3^e Versamml., Berlin*, Die Inter-cellulärbrücken des Eierstockeies und der Follikelzellen, sowie über die Entwicklung der Zona pellucida.
 — 1893, *Biolog. Untersuch., N. F.*, V., Ueber die Nerven der Ovarien und der Hoden.
- RIESE, 1891, *Anat. Anzeiger*, VI, Die feinste Nervenfasern und ihre Endigungen im Ovarium der Säugethiere und des Menschen.
- ROBIN (CH.), 1862, *Journ. de l'Anat. et de la Phys.*, Mémoire sur les globules polaires de l'ovule.
- ROUGET, 1879, *C. R. Acad. des Sc. de Paris*, Evolution comparée des glandes génitales mâle et femelle chez les embryons des mammifères.
 — 1882, *Dict. encyclop. des Sc. Méd. (Dechambre)*, art. Ovaire (Anatomie).
- RÜCKERT, 1893, In *Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgesch. von Merkel u. Bonnet*, Die Chromatinreduction bei der Reifung der Sexualzellen.
- SAN-FELICE, 1888, *Arch. it. de biol.*, Spermatogénèse des vertébrés.
- SCHOTTLÄNDER, 1891, *Arch. f. mikr. Anat.*, XXXVII, Beitrag zur Kenntniss der Follikelatresie nebst einigen Bemerkungen über die unveränderten Follikel in der Eierstöcke der Säugethiere.
 — 1893, *Arch. f. mikr. Anat.*, XLI, Ueber den Graaf'schen Follikel, seine Entstehung beim Menschen und seine Schicksale bei Menschen und Säugethiern.
- SCHRÖN, 1863, *Zeitschrift f. wiss. Zool.*, XII, Beitrag z. Kenntniss der Anatomie und Physiologie des Eierstockes der Säugethiere.
- SCLAVUNOS, 1894, *Anat. Anzeiger*, IX, Ueber die feinere Nerven und ihre Endigungen in den männlichen Genitalien.
- SCHWEIGGER-SEIDEL, 1865, *Arch. f. mikr. Anat.*, I, Ueber die Samenkörperchen und ihre Entwicklung.
- SEHLEN (VON), 1882, *Arch. f. Anat. und Phys.*, Beitrag zur Frage n. d. Mikropyle des Säugethier-Eies.
- SEMPER, 1875, *Arb. aus dem zool.-zoot. Institut zu Würzburg*, II, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere.
- SERTOLI, 1865, *Il Morgagni*, Dell'esistenza di particolari cellula ramificate dei canalicoli seminiferi del testicolo umano.
 — 1871, *Gazetta medica italiana lombarda*, Osservazioni sulla struttura dei canalicoli seminiferi del testicolo umano.
 — 1875, *Gazetta med. ital. lombarda*, Sulla struttura dei canalicoli seminiferi del testicolo studiata in rapporto allo sviluppo dei nemaspermi.
 — 1877-1878, *Archivio per le scienze mediche*, II, Struttura dei canalicoli seminiferi e sviluppo dei nemaspermi del ratto.
 — 1886, *Arch. it. de biol.*, VII, Sur la Karyokinèse dans la spermatogénèse.

- SINÉTY (DE), 1875, *Arch. de phys. norm. et path.*, Recherches sur l'ovaire du fœtus et de l'enfant nouveau-né.
- 1877, *C. R. Acad. Sc.*, LXXXV, De l'ovaire pendant la grossesse.
 - 1881, *C. R. Soc. Biol. (et Gaz méd. de Paris)*, 1882), De l'existence de cellules épithéliales à cils vibratiles à la surface de l'ovaire normal de la femme.
- SLAVIANSKY, 1874, *Arch. de phys. norm. et path.*, Recherches sur la régression des follicules de de Graaf chez la femme.
- 1878, *Ann. de Gynécologie*, Quelques données sur le développement et la maturation des vésicules de de Graaf pendant la grossesse.
- SOBOTA, 1893, *Verhandl. der Anat. Gesellsch. (VII^e Versamml.)*, Mittheilungen über die Vorgänge bei der Reifung, Befruchtung, und Furchung des Eies der Maus.
- 1894, *Anat. Anzeiger*, IX, Die Befruchtung des Eies der Maus.
 - 1895 a), *Arch. f. mikr. Anat.*, XLV, Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus.
 - 1895 b), *Anat. Anzeiger*, X, Ueber die Bildung des Corpus luteum bei der Maus.
 - 1896, *Arch. f. mikr. Anat.*, XLVII, Ueber die Bildung des Corpus luteum bei der Maus.
 - 1897, *Anat. Hefte*, VIII, Ueber die Bildung des Corpus luteum beim Kaninchen, nebst einigen Bemerkungen über den sprungreifen Follikel und die Richtungspindeln des Kaninchens.
 - 1898, *Arch. f. mikr. Anat.* LIII, Noch einmal zur Frage der Bildung des Corpus luteum.
- STIEDA, 1877, *Arch. f. mikr. Anat.*, Ueber den Bau des Menschenhodens.
- SWAEN et MASQUELIN, 1883, *Arch. de biol.*, IV, Etudes sur la spermatogénèse.
- TAFANI, 1888, *Accad. med.-fisic. Fiorent.*, La fecondazione e la segmentazione studiate nelle uova dei Topi.
- 1899 a), *Atti d. R. inst. di stud. super. prot. e di perfer. in Firenze*, I primi momenti dello sviluppo dei mammiferi, etc.
 - 1889 b), *Arch. ii. de biol.*, La fécondation et la segmentation étudiées dans les œufs des rats.
- TELLYESNICZKY, 1894, *Verhandl. der Anat. Gesellsch. (8^e Versamml., Strassburg)*, Ueber die Sertoli'schen Zellen und Ebner'schen Spermatoblasten.
- 1895, *Math.-Naturwiss. Berichte aus Ungarn*, Ueber die Entwicklung der Samenfäden.
 - 1897, *Math.-naturwiss. Berichte aus Ungarn*, Ueber den Bau des Eidechsenhodens.
- TIMOFFEEW, 1894, *Anat. Anzeiger*, IX, Zur Kenntniss der Nervenendigungen in den männlichen Geschlechtsorganen der Säuger.
- TOMMASI, 1863, *Virchow's Archiv.*, XXVIII, Ueber den Ursprung der Lymphgefäße im Hoden.
- TOURNEUX, 1879, *th. de Paris et Journ. de l'Anat. et de la Phys.*, XV, Des cellules interstitielles du testicule.
- 1898, Précis d'embryologie.
- TOURNEUX et HERRMANN, 1886, In *Dict. encyclop. des Sc. méd. (Dechambre)*, art. Testicule.
- VALENTIN, 1838, *J. Müller's Archiv*, Ueber die Entwicklung des Follikels in dem Eierstocke der Säugethiere.

- VEDELER, 1890, *Mikrosk. Magazin for Lægevidenskaben*, Nerven i Menneskeovariet.
- VERSON, 1890, *Zool. Anzeiger*, Zur Spermatogenesis.
- VIALLETON, 1893, Lyon, Les principales théories de l'hérédité.
- VIRCHOW (H.), *Arch. f. mikr. Anat.*, XXIV, Durchtreten von Granulosazellen durch die Zona pellucida des Säugethier-Eies.
- VOS (J. DE), 1895, *Arch. de pharmacodynamie*, Etude de l'innervation de l'ovaire.
- WAGENER, 1879, *Arch. f. Anat. u. Phys.*, Bemerkungen über den Eierstock und den gelben Körper.
- WAGNER, 1835, *J. Muller's Archiv*, Einige Bemerkungen über das Keimbläschen.
- WALDEYER, 1870, Leipsig, Eierstock und Ei.
— 1887, *Anat. Anzeiger*, Bau und Entwicklung der Samenfäden.
- WEISMANN, 1892 *a*), Iéna, Amphimixis oder die Vermischung der Individuen.
— 1892 *b*), Iéna, Das Keimplasma, Eine Theorie der Vererbung.
— 1892, *c*), Paris, Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle (réunion de onze mémoires parus de 1882 à 1890), traduits par H. de Varigny.
- WINTERHALTER, *Arch. f. Gynæk.*, LI, Ein Sympathisches Ganglion im menschlichen Ovarium, nebst Bemerkungen zur Lehre von dem Zustandekommen der Ovulation und Menstruation.
-

CHAPITRE V

LA RATE (1)

Si l'on pouvait ne tenir compte que des connexions anatomiques et physiologiques de la rate, son étude devrait suivre celle du système vasculaire dont elle est une dépendance directe. Mais si, guidé par des travaux récents, on suit pas à pas son évolution histologique, on se voit amené à la considérer comme formant un tissu spécial qui n'a son homologue en aucun autre point de l'organisme, et qui, dans un traité d'histologie, peut réclamer son autonomie au même titre que les épithéliums glandulaires, par exemple. Pour arriver à une conception claire et féconde du *tissu splénique*, comme pour en bien pénétrer les caractères spécifiques, il nous faut d'abord exposer la topographie structurale de l'organe, telle qu'on peut la saisir sur une coupe macroscopique. Nous obtiendrons ainsi de grandes divisions qui nous guideront dans l'exposé des détails histologiques. Dans une deuxième partie, nous étudierons le développement de la rate et les modifications que subissent ses éléments constitutifs, par suite de l'évolution de l'individu et du fait de leur propre fonctionnement. Il nous sera ensuite facile d'élucider en quelques mots les réactions pathologiques de la rate, et la contribution qu'elle peut apporter à la défense de l'organisme dans les grands processus morbides.

§ 1. — STRUCTURE DE LA RATE ADULTE

Pratiquons sur une rate fraîche, de préférence une rate d'enfant, une coupe passant par le hile : nous remarquons tout d'abord que l'organe entier est entouré par une *capsule* fibreuse, dont la consistance est notablement supérieure à celle du parenchyme qui la remplit. Cette capsule semble se continuer avec les feuillettes du péritoine qui, en réalité, ne font que la doubler. Au niveau du hile, elle se replie

(1) Ce chapitre est entièrement dû à la collaboration de M. le Dr CH. BONNE, l'un de mes élèves les plus distingués.

sur les vaisseaux et pénètre avec eux dans l'épaisseur du parenchyme ou *pulpe* splénique. La pulpe, de consistance uniformément molle, friable (boue splénique), de couleur rouge sombre comparée souvent à celle de la lie de vin, laisse reconnaître au milieu de la substance de fines trabécules qui semblent isolées, mais qui, si la masse était transparente, offriraient l'aspect d'un système cloisonnant continu, irradié de la capsule. On distingue enfin, tranchant sur le fond rougeâtre de la pulpe, des corpuscules de couleur gris clair, larges de un millimètre environ, arrondis, quelquefois allongés, disséminés irrégulièrement sur toute la surface de la coupe. Ce sont les *corpuscules de Malpighi*. Nous étudierons successivement ces trois formations : *capsule*, *corpuscules* et *pulpe*, en rattachant aux deux dernières l'étude des artères et des veines, dont on ne peut les séparer.

A. La capsule et ses dépendances. Squelette fibreux de la rate. —

La capsule d'enveloppe (*capsule de Malpighi*), vue sur une coupe perpendiculaire à sa surface, continue sans interruption le tissu conjonctif qui double l'endothélium péritonéal. Son épaisseur varie beaucoup avec les espèces animales. Elle est essentiellement formée de minces faisceaux conjonctifs, qui sont d'autant plus régulièrement ordonnés entre eux qu'on les considère dans des couches plus profondes. Dans celles-ci, des trois éléments du tissu conjonctif, les *fibres élastiques* sont généralement les moins abondantes ; elles prédominent dans les couches superficielles. Mais chez toutes les espèces, elles prennent une très large part à la constitution du squelette fibreux de la rate en affectant une distribution variable. Chez le Chat (BANNWARTH) (1), elles forment un réseau extrêmement puissant, tendu immédiatement sous le péritoine. Chez le Chien, chez l'Homme (2), elles sont réparties à peu près également dans toute l'épaisseur de la capsule. On les retrouve, de volume et d'abondance variables, dans les trabécules fibreuses qui sillonnent le parenchyme, et jusque dans le réticulum des corpuscules de Malpighi ; mais ces fibres sont une dépendance de la tunique propre des artères. Elles paraissent tendues ou ondulées, suivant la quantité relative des autres éléments du tissu conjonctif. On peut observer que les fibres fines, que les méthodes de coloration spécifique permettent seules de déceler dans les trabécules, dont elles forment l'axe et d'où elles envoient des anastomoses aux trabécules voisines, s'anastomosent fréquemment avec les réseaux élastiques des artérioles de la même région.

(1) BANNWARTH, Untersuch. über die Milz; die Milz der Katze (*Arch. f. mikr. Anat.*, vol. XXXVIII, p. 345-644, 1891).

(2) KULTCHISKY, Zur Frage über den Bau der Milz (*Arch. f. mikrosk. Anat.*, vol. XLVI, 1895).

Le développement de la formation élastique de la capsule est, en général, inverse de celui des *fibres musculaires lisses*, que l'on trouve aussi chez la plupart des espèces. Ces fibres ont été découvertes en 1846 par KÖLLIKER, qui nia leur existence chez l'Homme : opinion contredite par FREY, mais confirmée par GERLACH, GRAY, HENLE et d'autres auteurs. Chez les carnivores, Chien, Chat (KULTCHISKY), elles occupent toute l'épaisseur de la capsule, disposées parallèlement aux faisceaux conjonctifs, formant quelquefois deux couches à direction différente, se retrouvant jusque dans les plus fines trabécules, le plus souvent accompagnées de fibres élastiques qui les enveloppent comme d'un réseau. On peut, cependant, rencontrer des trabécules formées uniquement de fibres musculaires. Enfin, les fibres lisses sont reliées en maints endroits aux fascicules musculaires qui, dans les gaines artérielles, se rencontrent assez souvent disposés parallèlement à la direction du vaisseau.

La présence de ces deux éléments, contractile et élastique, ne doit pas nous surprendre dans un organe qu'on peut considérer comme un véritable réservoir sanguin. On sait qu'on lui faisait jouer autrefois un certain rôle dans la régulation de la circulation abdominale. Sans aller aussi loin, il est bon de rappeler la fréquence et l'étendue de ses variations de volume aux moindres appels de la circulation générale ou portale, sa richesse en fibres nerveuses, l'influence que sa congestion, même transitoire, a sur la composition du sang en éléments figurés. Inversement, KELSCH (1) a fait voir que la faradisation de la rate augmente momentanément le nombre des globules blancs du sang circulant, chez les malades atteints de cachexie palustre avec hypertrophie splénique. La contractilité de l'organe, découverte par CL. BERNARD (1849), puis par WAGNER, a été, à plusieurs reprises, étudiée par RAYER, BOTKIN, et enfin SHAFER et MOORE (2), qui mirent en évidence l'existence d'une contractilité rythmique intrinsèque, indépendante du système nerveux. D'autre part, ils purent provoquer des contractions soit par certains poisons, soit par des excitations des nerfs splanchniques, ou des racines motrices de la cinquième à la neuvième paire dorsale.

Que ce soit par la mise en jeu du retrait des fibres élastiques, ou par une intervention active des fibres musculaires lisses, le retour de la rate à son volume normal est largement assuré par tous ces éléments qui la sillonnent en tout sens, l'entourent comme d'un réseau et, par leur raccourcissement, chassent le sang dans de larges canaux veineux dont, par le fait même, la lumière est agrandie. Nous verrons en effet, plus loin, que les veines de la rate, contrairement aux

(1) KELSCH, *Arch. de Physiol.*, 1876.

(2) *Journal of physiology*, vol. XX, n° 1.

artères, n'offrent pour ainsi dire pas de parois propres, et que la disposition des faisceaux conjonctivo-élastiques que leur prêtent les trabécules de premier ordre, est toujours telle que la simple mise en jeu de l'élasticité de ces éléments développe leur lumière et, du même coup, diminue l'espace que les cavités de la pulpe offrent au sang que leur apportent les artères.

Les trabécules de premier ordre délimitent, par leur réunion, des logettes largement communicantes, que MALPIGHI croyait creuses et insufflables, et qu'on appela longtemps les *cellules spléniques*. On peut les préparer par simple macération d'un fragment de l'organe. Sur les coupes, les plus grosses trabécules présentent souvent une fente centrale que la majorité des auteurs considèrent comme lymphatique. Elles se divisent, s'anastomosent et, par leurs côtés ou leurs extrémités (vues sur une coupe), elles donnent attache à un grand nombre de trabécules incomparablement plus fines et d'une tout autre nature, qui constituent le réticulum de la pulpe. Il n'y a pas de formes de transition entre ces deux systèmes dont l'origine est d'ailleurs différente. DENYS et d'autres auteurs ont décrit un endothélium à la surface des travées capsulaires, continu avec celui du réticulum de la pulpe. Notons enfin que ces travées servent souvent de support aux veinules qui vont, par jonction avec d'autres, former le tronc veineux qui jouira d'une gaine commune avec une artère. Mais, en général, les travées sont longuement distantes des troncs vasculaires avec lesquels elles partagent le rôle de pièces de charpente.

Les vaisseaux propres de la capsule, toujours peu développés, occupent de préférence ses couches superficielles. Ses parties profondes sont immédiatement sus-jacentes à de larges cavités veineuses collectrices. Enfin, un réseau lymphatique très riche occupe toute l'étendue de l'enveloppe fibreuse. Celle-ci, comme la capsule de beaucoup de viscères où la circulation est relativement lente, constitue un siège de prédilection pour le dépôt des particules pigmentaires, de nature diverse, que les courants sanguin et lymphatique entraînent avec eux.

Il arrive enfin souvent que, de préférence chez des animaux âgés, la capsule, quoique épaissie, paraisse comme interrompue en certains points où le tissu pulpeux est immédiatement sous-jacent au péritoine. Il s'agit ici d'une réticulation secondaire, de nature non pathologique, comparable à celle qui particularise la gaine adénoïde des artères.

Nous avons vu qu'au niveau du hile, la capsule, se repliant sur elle-même, s'invagine avec les vaisseaux auxquels elle forme des gaines conjonctives. Chaque gaine, dite alors gaine commune, contient d'abord une des premières branches de division de l'artère et de la veine spléniques. Après un certain trajet plusieurs fois bifurqué, ces

deux vaisseaux divergent; leurs gaines s'amincissent et perdent bientôt leurs caractères primitifs pour acquérir chacun des caractères différents que nous étudierons un peu plus loin.

B. Artères, artérioles et corpuscules de Malpighi. — Nous réunissons l'étude de ces trois formations qui dépendent intimement l'une de l'autre, et qu'on ne saurait séparer sans tomber dans des redites inévitables. Dans le paragraphe suivant, nous en ferons de même pour les veinules originelles, les veines et la pulpe splénique.

Les cinq à huit branches de division de l'artère splénique qui pénètrent dans la rate sont terminales : c'est-à-dire que si, à l'exemple d'ASSOLANT, on pousse par l'une d'elles une injection colorée, on voit cette injection rester cantonnée à son territoire, ou du moins ne refluer dans les artérioles voisines dépendant d'une autre branche, qu'après avoir rempli d'abord tous les espaces de la pulpe du premier territoire artériel.

C'est en injectant ces branches de division de l'artère splénique par de la gélatine colorée que ROBIN et LEGROS(1) virent la masse à injection transsuder hors des vaisseaux et distendre les gaines qu'elle mettait ainsi en évidence. Tandis que les artères conservent leur indépendance et battent librement dans la gaine capsulaire, les veines y deviennent adhérentes. Il s'ensuit que la lumière des troncs veineux du plus gros calibre est modifiée par les tractions exercées sur la gaine commune (KULTSCHITZKI)(2).

Si l'on est à peu près d'accord sur les premières portions des gaines périvasculaires et sur leur signification, il n'en est plus de même quant aux portions plus profondes de cette formation, dont l'étude est, il est vrai, beaucoup moins accessible aux techniques usuelles. C'est ainsi que ROBIN et LEGROS, puis d'autres auteurs à leur suite, guidés peut-être surtout par la comparaison que l'on fait habituellement de la rate avec les ganglions lymphatiques, décrivent les gaines périartérielles comme se continuant autour des corpuscules de Malpighi qu'elles entoureraient d'un sinus cloisonné analogue à celui qu'elles forment aux artères. Nous verrons plus loin que pareille formation n'existe pas, et que le tissu réticulé des corpuscules de Malpighi se continue directement avec celui de la pulpe splénique.

L'embryologie nous apprend que les artères pénètrent et se développent dans la pulpe réticulée déjà formée. On admet généralement aujourd'hui, avec W. MÜLLER, que la gaine capsulaire se résout, après un trajet relativement court, en faisceaux longitudinaux qui se séparent bientôt des vaisseaux et s'unissent aux travées issues de la

(1) ROBIN et LEGROS, art. RATE in *Dict. Dechambre*, 1872.

(2) KULTSCHITZKI, Zur Frage über den Bau des Milz (*Arch. f. mikrosk. Anat.*, vol. XLVI, p. 679, 1895).

capsule. Ces faisceaux et la gaine contiennent des fibres élastiques et musculaires lisses ; leur surface interne est doublée d'un endothélium du type lymphatique. A cette gaine primitive, caverneuse, commune d'abord aux deux vaisseaux, artère et veine, fait suite une autre gaine, non plus caverneuse, mais réticulée, qui offre des propriétés tout à fait différentes. La transition se fait petit à petit : Dans le tissu que la capsule fournit à l'artère et dans l'adventice propre du vaisseau, s'accumulent bientôt des leucocytes qui remanient le tissu conjonctif et en font *secondairement* du tissu adénoïde. D'après KULTSCHITSKY, cette fenêtration de la paroi du vaisseau s'opère de dehors en dedans. Sur les artères de petit calibre, elle va quelquefois jusqu'à la couche musculaire, de sorte qu'il ne reste aucune trace du tissu conjonctif fasciculé primitif. Dans les artères plus volumineuses, la transformation adénoïde n'est jamais complète. Le tissu fasciculé persiste en partie au voisinage de la couche musculaire, comme à la périphérie des corpuscules. Cette transformation en tissu adénoïde s'accompagne de modifications histochimiques que mettent en évidence les procédés habituels de coloration. Les fibrilles du tissu réticulé se teignent moins fortement que les éléments du tissu fasciculé. KYBER (1) fait remarquer que les mailles de la *gaine artérielle seconde* sont plus larges et moins délicates que celles du parenchyme, et que la différence qui existe entre ces deux formations peut s'accuser dans certains états pathologiques. C'est ainsi que dans la dégénérescence amyloïde, la gaine artérielle est, le plus souvent, seule atteinte et tout au début du processus. Quant aux éléments libres contenus dans ses mailles, malgré les restrictions de quelques auteurs, ils ne diffèrent pas de ceux qu'on peut trouver dans le reste du tissu réticulé de la rate. Les gaines artérielles ne sont cependant pas envahies par les éléments du sang, du moins chez les animaux encore jeunes. Aussi, les décrit-on souvent avec les corpuscules de Malpighi sous le nom de *pulpe blanche*, par opposition à la *pulpe rouge* qui forme le reste de l'organe. Des capillaires artériels très fins, de diamètre toujours inférieur à celui d'un globule rouge, partent de l'artère centrale. Ils irriguent la gaine adénoïde, et vont ensuite se perdre dans la pulpe, où ils acquièrent aussitôt ou peu après des caractères différents. Mais avant de continuer l'étude des artérioles elles-mêmes et de leur mode de terminaison, il convient de nous arrêter sur des formations de première importance, dont la structure nous est déjà connue en partie, car elles ne sont constituées que par des renflements locaux de la gaine périartérielle que nous venons de décrire. Ce sont les *corpuscules de Malpighi*.

Corpuscules de Malpighi. — Ces corpuscules se laissent voir assez

(1) KYBER, Unters. üb. den lymphatischen Apparat in der Milz (*Arch. f. mikr. Anat.*, vol. VIII, p. 568).

facilement; ainsi que nous l'avons indiqué plus haut, sur des coupes de la rate de sujets jeunes ou de malades emportés par un processus rapide. Ils affectent la forme de petits cercles blanchâtres, quelquefois d'ovales; leur diamètre peut dépasser un millimètre, mais le plus souvent il ne l'atteint pas. Lorsqu'on ne les retrouve pas à

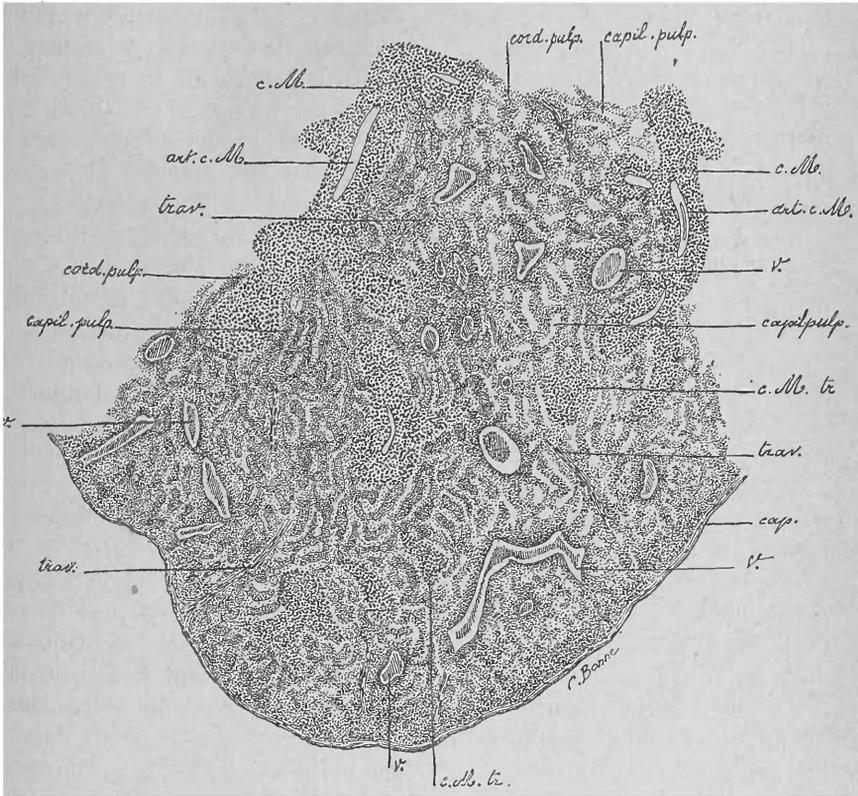


Fig. 992. — Coupe de la rate du Cobaye; très faible grossissement.

cap., capsule de la rate; — *trav.*, travées conjonctives qu'elle envoie dans le parenchyme; — *c. M.*, corpuscules de Malpighi coupés longitudinalement; — *c. M. tr.*, corpuscules coupés transversalement; — *art. c. M.*, artère centrale de corpuscule; — *capil. pulp.*, capillaires sanguins de la pulpe splénique, bourrés de globules rouges invisibles sur la préparation à ce grossissement; — *cord. pulp.*, cordons de la pulpe; — *v.*, vaisseaux sanguins (veines) de la pulpe coupés en différents sens, et à contenu coagulé et rétracté.

Fixation au sublimé, coloration à l'hématéine et à l'éosine.

l'amphithéâtre, il ne faut pas s'en prendre à la putréfaction, qui ne peut au contraire que les rendre plus visibles (on les préparait autrefois par la macération prolongée de la rate dans de l'eau), mais à leur évolution normale, hâtée par les causes morbides ordinaires, et qui aboutit, chez le vieillard, à leur disparition presque complète. Ils sont appendus aux rameaux artériels qui ont un diamètre de 45 à 90 μ

(KÖLLIKER) et qui les traversent ordinairement par leur milieu. On n'en rencontre jamais sur des rameaux artériels ayant moins de 20 μ de diamètre.

Sur des coupes traitées par les doubles colorations, ils tranchent facilement sur l'ensemble de la pulpe qui prend les teintes dérivées de la couleur acide employée, tandis qu'eux-mêmes sont colorés par la matière basique. On les voit alors, suivant qu'ils sont coupés en long ou en travers (fig. 992), sous forme de cercles, d'ovales, de rectangles à bords arrondis, de traînées curvilignes renflées à une extrémité, effilées à l'autre (selon le trajet de l'artère par rapport au plan de la coupe), et présentant fréquemment des expansions latérales plus ou moins larges et longues, qui indiquent la naissance d'une collatérale.

Sur des coupes d'une rate dont les artères ont été injectées, on les voit trancher en blanc sur la pulpe complètement colorée en rouge par la masse au carmin. L'artériole les traverse longitudinalement ou transversalement. On peut en compter jusqu'à dix sur un même ramuscule d'après KÖLLIKER. Cet auteur les figure sous forme de corps arrondis appendus aux rameaux d'une artériole - comme des fruits à une branche d'arbre. Sous un faible grossissement, on ne distingue, dans l'aire des corpuscules (fig. 992), que des noyaux qui masquent complètement les autres détails de structure. Ces noyaux appartiennent à des leucocytes. Si on chasse ceux-ci par le pinceau, on met en évidence le réticulum qui forme la charpente propre du corpuscule.

Ce *réticulum* ne diffère pas de celui des autres organes lymphoïdes, des follicules clos de l'intestin et des ganglions lymphatiques, par exemple. Comme pour ceux-ci, sa nature exacte prête encore à discussion, ainsi que nous le verrons à propos du réticulum de la pulpe qui possède une structure identique. Il est formé de fines travées délimitant des mailles de forme et de dimensions très régulières, dans lesquelles se logent un ou deux globules blancs. Ces travées s'insèrent aux parois, toujours très épaisses et très riches en fibres lisses, de l'artériole centrale et des capillaires artériels qui en partent en rayonnant. On peut, aux points nodaux, distinguer des noyaux. Chez certains animaux, les mailles affectent une ordonnance concentrique par rapport à l'artériole et à ses branches de division. Chez tous, elles sont, à la périphérie, plus serrées et délimitées par des trabécules plus épaisses. Mais, nous le répétons, ces trabécules font suite directement à celles de la pulpe; il n'y a pas de sinus lymphatique autour des corpuscules, et si ceux-ci ne sont pas envahis par le sang ni par la masse à injection, cela tient uniquement à une condensation du tissu trabéculaire sur leur pourtour.

Vascularisation des corpuscules. — De l'artère centrale partent des capillaires de 30 à 60 μ de diamètre. Leur trajet est irrégulier; ils s'anastomosent entre eux et gagnent la périphérie. Là, ils se recourbent

sur eux-mêmes pour s'épuiser dans le corpuscule ; ou bien, au contraire, ils en dépassent les limites pour se terminer dans la pulpe. L'irrigation du corpuscule, comme celle de la gaine artérielle lymphoïde, est donc uniquement artérielle. Il n'y a pas ici de capillaires veineux. Ce fait, d'où résulte un dégagement d'oxygène plus considérable, est à rapprocher de la présence dans le corpuscule des nombreuses mitoses qui en font un centre de rénovation leucocytaire. Cette distribution rayonnée n'est pas sans analogie, ainsi que le faisait remarquer KÖLLIKER dès 1852, avec celle qu'on observe dans les follicules clos. Remarquons cependant que, dans ceux-ci, la circulation est *centripète* : les capillaires artériels naissant d'un polygone périphérique, et arrivés au centre, acquérant les caractères de vaisseaux veineux. Autour de chaque corpuscule, les capillaires artériels forment souvent, avant de se terminer dans la pulpe, un réseau de mailles plus serrées que dans l'intérieur. En même temps, ils prennent un diamètre beaucoup plus considérable : ce qui fait que, bien injectés, ils ont un aspect comparable à celui d'un tissu érectile. Non injectés, ils apparaissent toujours vides, et presque complètement cachés par le contenu des mailles : on ne peut distinguer que l'artère, toujours fortement plissée par l'effet ultime de retrait de sa tunique musculaire. Nous reviendrons un peu plus loin sur les terminaisons artérielles autour des gaines et des corpuscules de Malpighi. Au delà de ces derniers, quand les artères n'ont plus qu'un diamètre de 30 μ environ, elles cessent de se diviser dichotomiquement pour affecter une disposition dite *pénicillée*. C'est-à-dire qu'un grand nombre de ramuscules excessivement fins naissent au même point du troncul artériolaire qui cesse à ce niveau d'exister, figurant ainsi le manche d'un pinceau dont les ramuscules représentent les poils. Ces ramuscules peuvent être quelquefois suivis dans la pulpe sur un très long parcours et avec une paroi propre. Leur trajet est tortueux, et, chez certains animaux, ils se pelotonnent en glomérules.

Contenu des corpuscules de Malpighi. Centres germinatifs. — Les corpuscules sont remplis uniquement par des leucocytes. Ceux-ci appartiennent en majorité à la variété dite *lymphocyte*, c'est-à-dire possédant un gros noyau *arrondi*, unique, très avide des matières colorantes basiques, à protoplasma très peu abondant, le plus souvent à peine visible. Aussi CH. ROBIN les avait-il classés parmi les épithéliums nucléaires, qu'il supposait formés par des noyaux libres dans une substance fondamentale plus ou moins développée. Ces lymphocytes sont entièrement dépourvus de mouvements amiboïdes. Leur volume est très variable. Parmi eux sont disséminés, en beaucoup plus petit nombre, des leucocytes de taille supérieure, à noyau lobé, contourné, ou en bissac, analogues aux leucocytes mononucléaires du sang circulant.

En 1885, FLEMMING avait décrit dans les follicules des ganglions lymphatiques des amas de globules blancs, présentant des figures de division indirecte. Il donna à ces amas le nom de *centres germinatifs*. La même année, son élève MÖBIUS (1) découvrit la même particularité dans les corpuscules de Malpighi, chez des animaux adultes. En un point de la région considérée, on voit un espace clair contenant des cellules lymphatiques moins serrées qu'ailleurs, volumineuses et présentant presque toutes des figures de division mitotique plus ou moins avancée. Ce centre clair est bordé par des cellules beaucoup plus petites et très serrées : ce sont des cellules filles résultant des divisions indirectes des cellules centrales; elles sont de plus en plus repoussées à la périphérie, jusqu'à ce qu'en fin de compte elles émigrent dans la pulpe. Les mitoses ne se rencontrent pas que dans l'aire des corpuscules de Malpighi; il y en a, mais très disséminées, dans la pulpe; il y en a surtout dans les rares cellules en voie de transit dans la gaine réticulée des artères; elles peuvent d'ailleurs s'y réunir en petits îlots. MÖBIUS suppose que ces congglomérations représentent un corpuscule de Malpighi en voie de formation, aux dépens d'un point de la gaine artérielle, qui, à ce niveau, augmenterait d'épaisseur, et par le développement même des cellules filles, acquerrait les caractères du tissu réticulé. Les corpuscules de Malpighi seraient ainsi des formations transitoires, fluctuantes le long de la gaine. Cette conception cadre assez bien avec ce qu'on sait actuellement du remaniement du tissu conjonctif modelé par les cellules lymphatiques, avec la présence de fibres élastiques dans le tissu réticulé des corpuscules, et enfin avec l'existence de très nombreuses formes de transition entre de simples épaissements de la gaine, à peine visibles sous de faibles grossissements, et les corpuscules de Malpighi les mieux caractérisés.

C. Pulpe splénique, veines et capillaires veineux. — Considérons la fig. 992 qui représente, sous un très faible grossissement, une coupe de rate d'un animal adulte (Cobaye). Nous y voyons la masse fondamentale qui entoure les gros troncs vasculaires et les corpuscules spléniques. La pulpe représente assez bien un système de cordons unis entre eux, très irréguliers quant à leur diamètre et leur forme, plus ou moins nettement séparés, et se continuant d'une part avec les masses diffuses figurées par une même teinte qui entourent les orifices vasculaires, d'autre part avec les corpuscules de Malpighi. Ces cordons, figurés par un pointillé plus fin que celui des corpuscules, sont formés par le réticulum pulpaire, caché, comme celui des corpuscules, par les globules blancs que représente le pointillé, et se continuant avec les gaines lymphoïdes des artères. Ils ont reçu

(1) OTTO MÖBIUS, Zellvermehrung in der Milz bei Erwachsenen (*Arch. f. mikr. Anat.*, vol. XXIV, p. 342, 1885).

la dénomination de *cordons de Billroth*. Leur disposition chez l'Homme est un peu moins schématique, en ce sens que les trajets veineux (qui sur la figure sont réservés en blanc et dans lesquels le sang n'a pas été figuré), ne sont pas aussi réguliers. Mais le plan resté le même : des vaisseaux veineux, à *paroi propre*, comme nous le verrons plus loin, sillonnent une masse réticulée contenant une grande quantité de globules blancs et des globules rouges. Comment ces derniers sortent-ils des cavités vasculaires pour se répandre dans l'épaisseur du parenchyme ? Comment y circulent-ils et peuvent-ils de nouveau être entraînés par le courant sanguin ? Toutes ces questions, nous ne pouvons les résoudre qu'après une étude plus approfondie des tissus dont nous venons d'exposer la simple topographie.

Réticulum de la pulpe; sa nature. — Suivant le cours du sang, nous faisons passer l'étude du réticulum, où il stagne, avant celle des veinules et des capillaires qui offrent leur lumière à son lent écoulement. Le réticulum, découvert par TIGRI en 1847, est, par sa structure, absolument semblable à celui des corpuscules de Malpighi; mais ses mailles sont plus fines. Les trabécules qui les délimitent s'insèrent soit aux parois vasculaires, soit aux travées incomparablement plus volumineuses qu'elles-mêmes qui, parties de la capsule, sillonnent toute l'épaisseur de l'organe. Quand on a dégagé, par le pinceau, ce réticulum sur des rates d'animaux jeunes, on peut, çà et là, distinguer des noyaux aux points nodaux des travées. Mais ces noyaux sont rares. A mesure que l'animal avance en âge, et déjà, dès les derniers temps de la vie fœtale, les noyaux tendent à disparaître en même temps que les fibres connectives des travées acquièrent des caractères qui les éloignent de plus en plus de leur état primitif.

Deux opinions sont actuellement en présence au sujet de la nature essentielle de ce réticulum. La majorité des auteurs, avec FREY, KÖLLIKER, HIS, décrit le tissu réticulé en général, et celui de la rate en particulier, comme formé de cellules fixes du tissu conjonctif anastomosées par leurs prolongements. Ceux-ci forment les bords des mailles, tandis que les noyaux et le corps protoplasmique plus ou moins modifié des cellules peuvent être reconnus au niveau des points nodaux. Aucun autre élément que la cellule ne ferait ainsi partie du tissu réticulé vrai. Il se peut bien, d'ailleurs, que des travées, venues de la capsule, partent des trabécules plus minces qui viendraient apporter dans le réseau des éléments nouveaux : fibres ou fibrilles conjonctives, ou fibres élastiques. Mais ces éléments, dans une telle conception, ne font pas partie essentielle du tissu réticulé. Souvent les cellules deviennent, dit-on, méconnaissables par suite de modifications de nature régressive : atrophie plus ou moins complète du noyau, amincissement du corps cellulaire, multiplication et augmentation de la densité et de la réfringence des pro-

longements, etc. Mais on peut toujours arriver à les isoler en traitant les coupes au pinceau.

Cette conception ancienne du tissu réticulé a reçu, pour la rate du moins, un important appoint des travaux de LAGUESSE (1). Cet histologiste a montré que chez les poissons (en particulier la Truite et l'Acanthias), le réticulum se forme en même temps que les cellules qu'il contient dans ses mailles; que ces deux éléments proviennent de cellules du mésenchyme primitivement toutes semblables entre elles, dont les unes ont poussé des prolongements qui s'anastomosent entre eux, tandis que d'autres, comprises d'abord dans les espaces ainsi délimités, en sont plus tard expulsées et par suite les libèrent. De plus, chez des fœtus humains, LAGUESSE (2) a pu isoler les cellules du réticulum sous la forme que nous avons décrite plus haut. Il nota enfin l'impossibilité de retirer par la coction du tissu splénique une quantité notable de gélatine.

Opposée à cette conception qui s'appuie sur des données si variées, il en existe une autre, moins généralement acceptée, et d'après laquelle deux éléments du tissu conjonctif, et non plus un seul, prendraient part à la constitution du réticulum. Dans la description de RANVIER et de son école, de BIZZOZERO, de PHISALIX (3), les trabécules sont formées de faisceaux conjonctifs très fins, et recouvertes d'un vernis continu de cellules plates auxquelles appartiennent les noyaux plus ou moins déformés qu'on retrouve aux points nodaux. On peut chasser ces cellules par un pinceutage prolongé; le réseau fibrillaire subsiste alors seul. La présence d'un endothélium a du reste été admise plutôt que démontrée par les auteurs, qui cherchaient à s'expliquer la circulation lacunaire du sang dans la rate: ROBIN et LEGROS, CADIAT (4), DENYS (5). CADIAT essaya, mais en vain, par injection de gélatine au nitrate d'argent dans la pulpe, d'imprégner les traits de ciment qui séparent les cellules *endothéliales* dont il supposait l'existence. DENYS compare la pulpe splénique aux espaces lymphatiques périfolliculaires; les trabécules seraient recouvertes d'un endothélium véritable qui se continuerait avec celui des terminaisons artérielles et des premières voies veineuses. Le développement nous montrera qu'il y a là, sinon continuité du système, du moins, en effet, *continuité de tissu*, et que les trabécules représentent à la fois l'endothélium des vaisseaux et la couche conjonctive

(1) LAGUESSE, Recherches sur le développement de la rate chez les poissons (*Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, 1890).

(2) LAGUESSE, Le tissu splénique et son développement (*Anat. Anzeiger*, 1891).

(3) PHISALIX, Recherches sur l'anatomie et la physiologie de la rate chez les *ichthyopsides* (thèse de doctorat ès sciences, Paris, 1885).

(4) CADIAT, *Traité d'Anatomie générale*, 1882.

(5) DENYS, *Bull. de l'Acad. roy. de méd. de Belgique*, 1888.

qui, dans ceux-ci, lui est immédiatement sous-jacente. Cette opinion, qui rapproche en somme la structure de la pulpe de celle d'un système de *capillaires* caverneux, peut paraître appuyée par les récents travaux faits à l'aide de la méthode de Golgi. Nous avons déjà parlé de l'imprégnation des fibres élastiques obtenue par FUSARI et MARTINOTTI. Plus récemment encore, OPPEL (1) obtint, par la méthode de

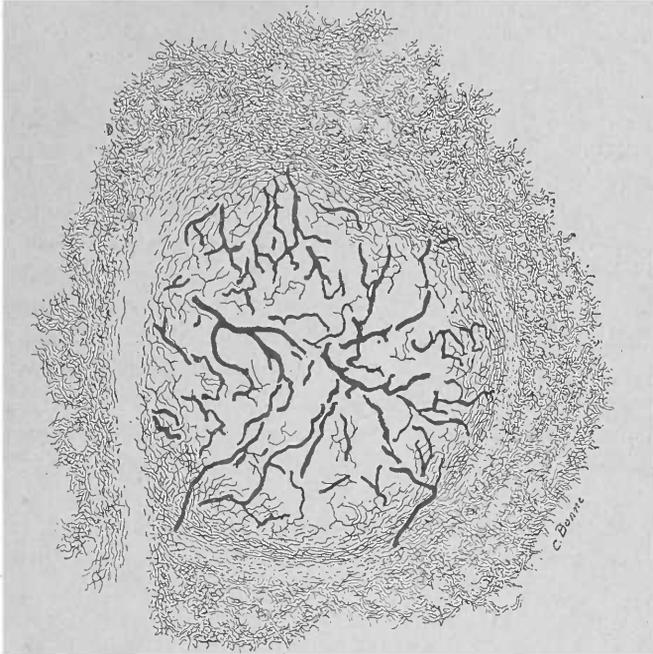


FIG. 993. — Imprégnation au Golgi du réticulum de la pulpe et des vaisseaux d'un corpuscule de Malpighi d'une rate d'Homme (fibres grillagées [*Gitterfasern*] d'OPPEL).—(D'après OPPEL.) (L'espace laissé en blanc à gauche était occupé par des précipités).

Golgi, des imprégnations très instructives dont nous reproduisons ici un exemple (fig. 993) : les trabécules du réseau sont imprégnées en noir. L'imprégnation est rare dans l'étendue du corpuscule. A sa périphérie, elle forme une double couche plus serrée, et aux points nodaux de laquelle les fibres imprégnées paraissent épaissies. Dans la pulpe, c'est le même système de mailles : système qui se condense autour des vaisseaux, gros et moyens, comme autour des corpuscules.

Peut-on, en réalité, tirer de ces résultats un argument en faveur de la nature fibrillaire ou cellulaire du réticulum ? Il faut remarquer

(1) OPPEL, Ueber Gitterfasern der menschlichen Leber und Milz. (*Anat. Anzeiger*, 1891).

que le déterminisme de la réduction du chromate d'argent reste entièrement à faire. On sait que cette réduction peut s'opérer sur les éléments les plus divers, aussi bien, en tout cas, sur des fibres que sur des prolongements cellulaires.

Les cordons de la pulpe sont donc formés par un réticulum. Ce dernier subit autour des vaisseaux des modifications peu importantes. Il loge les éléments sanguins et lymphatiques qui en distendent les mailles, et dont quelques-uns ont été pris pendant longtemps pour des éléments propres de la rate.

Terminaison des capillaires artériels dans la pulpe. — Nous avons vu que quelques-uns des capillaires de la gaine adénoïde des artères et des follicules de Malpighi dépassent les limites de ces deux formations pour se terminer dans la pulpe ; que, d'autre part, les « penicilli » artériels, après un certain trajet plus ou moins contourné, ne peuvent plus être suivis sous forme de vaisseaux à parois propres ; enfin que, lorsque leur diamètre est réduit à 6 ou 11 μ environ, ils se perdent dans les mailles du réticulum. Leur mode de terminaison a été pendant longtemps, faute d'observation directe, l'objet des suppositions les plus diverses, parmi lesquelles l'embryologie seule a enfin permis de faire un choix.

On sait maintenant que les artères s'ouvrent dans la pulpe à plein canal (MULLER, FREY, BANNWARTH, LAGUESSE, KULTCHISKY, etc.). Dans des rates parvenues à leur complet développement, on les a étudiées soit par injections de masses transparentes (ROBIN et LEGROS) ou colorées (RANVIER, etc.), soit par injection naturelle (ligature des veines sur l'animal vivant avant l'ablation de l'organe (SOKOLOFF et WICKELIN) (1). Un procédé plus analytique est certainement le simple examen de coupes de rates non injectées mais soigneusement fixées, surtout quand, à l'exemple de KULTCHISKY, on y colore électivement les globules rouges. On voit alors que, dans les dernières parties de leur trajet, les capillaires artériels n'ont plus pour paroi propre que leur seul endothélium adossé au tissu réticulé. Cet endothélium est formé de cellules fusiformes, succulentes (säftig : KULTCHISKY), à gros noyau. De telles cellules furent prises par plusieurs auteurs (SCHENK) pour des éléments propres de la pulpe. KÖLLIKER, puis KRAUSE et HOYER (2) affirmèrent leur véritable nature. A un moment donné, l'endothélium cesse d'exister, du moins sous sa forme spécifique. Il se continue avec les cellules qui forment ou doublent le réticulum. Mais ce n'est pas sans avoir, depuis un assez long trajet, présenté des orifices plus ou moins rapprochés par lesquels le con-

(1) SOKOLOFF, *Virchow's Archiv*, 1888. Ces deux auteurs admettent à tort la communication des artères et des veines avec perméabilité au sang des parois de ces dernières.

(2) HOYER, thèse de Strasbourg, 1892.

tenu sanguin peut, en partie déjà, se déverser dans la pulpe. Ces capillaires artériolaires émettent quelquefois des collatérales dont le trajet est toujours très court et qui se terminent souvent en s'élargissant à plein canal (fig. 994). KULTCHISKY a pu cependant (raté de *Putorius vulgaris*) observer une paroi qui, quoique percée d'orifices multiples, s'étendait d'une terminaison artérielle à un sinus veineux. Quant au passage direct du sang, des cavités artérielles dans les mailles du réticulum, on peut assez facilement l'observer au niveau de la terminaison elle-même de l'artère. De plus, KULTCHISKY a décrit et figuré le passage de globules (des deux sortes) du vaisseau dans le réticulum à travers un de ces orifices.

Autour de l'endothélium, entouré ou non d'éléments conjonctifs propres, le réticulum offre des mailles plus fines et plus étroites que dans le reste de son étendue. Ces mailles, aplaties, sont ordonnées concentrique-

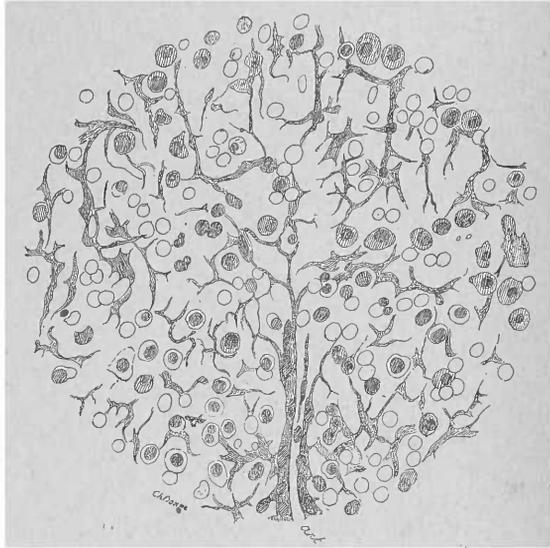


FIG. 994. — Terminaison d'une artériole dans la pulpe. Rate du Chat. (D'après BANNWARTH).

ment à la lumière du vaisseau. Dans ce réseau, sont contenues des cellules si serrées quelquefois qu'elles sont difficiles à distinguer. SOKOLOW et KYBER (1) en font des cellules lymphatiques. D'après HOYER, du moins chez les animaux qu'il étudia (le Chien, le Chat), les noyaux disséminés dans les gaines des capillaires (*kapillarhülsen*) appartiennent non pas à des cellules lymphatiques, mais au tissu conjonctif. KULTCHISKY montra récemment qu'il s'agissait définitivement, comme dans le reste de la pulpe, de cellules lymphatiques légitimes.

L'ensemble de cette formation, qui individualise les capillaires artériels ou autrement dit les extrémités des artérioles penicillées, a été décrit par SCHWEIGGER-SEIDEL; elle en porte actuellement le nom.

(1) KYBER, Untersuch. üb. den lymphatischen Apparat in der Milz (*Arch. f. mikr. Anat.*, vol. VIII, p. 568).

POUCHET a décrit chez les plagiostomes des corps terminaux analogues. Nous retrouverons, autour des sinus veineux, des formations de même nature et de même signification : les *anneaux* de HENLE, indiques, comme les précédentes, d'un mouvement diapédétique de remaniement plus intime au voisinage immédiat du vaisseau et qui est dû probablement au développement rapide de sa lumière dès que, la variation modelante lui ayant donné un trajet régulier, il est distendu par le cours du sang. Quant aux artères qui, de formation secondaire, se développent par le mécanisme ordinaire des pointes d'accroissement au milieu de la masse réticulaire déjà formée, on peut admettre que, comme pour la gaine adénoïde qui les entoure en amont des corpuscules de Malpighi, la *gaine de Schweigger-Seidel* est due simplement à une réticulation secondaire de leur mince paroi conjonctive.

Capillaires veineux, veines. — La transition des cavités de la pulpe à celles des veinules qui la sillonnent, est comparable au mode de terminaison des artères. Elle a été cependant l'objet de discussions plus nombreuses qui portaient surtout sur la nature des parois des voies efférentes qui font immédiatement suite aux cavités de la pulpe. Au moyen d'injections à la gélatine argentine (à 1 pour 800), LEGROS mit en évidence l'endothélium qui double les capillaires veineux, d'un diamètre de 20 μ environ, qui séparent les *cordons de Billroth*. Il admit qu'il se continuait avec la formation analogue qui revêt les trabécules du réticulum. Ses noyaux, fortement saillants, paraissent quelquefois entièrement circonscrits par la masse à injection. « De ces larges capillaires veineux partent des rameaux un peu plus étroits, dont les parois sont encore formées d'une simple couche endothéliale et *criblées* d'orifices qui communiquent avec les canaux veineux de la pulpe. » (ROBIN et LEGROS.)

Sur des préparations de rates injectées simplement du sang qu'y accumule la ligature des veines, KULTCHISKY vit aussi les premières voies veineuses canaliculées présenter une paroi formée de leur seul endothélium à cellules très allongées, et à noyau formant, surtout en cas de vacuité du vaisseau, une forte saillie dans la lumière vasculaire. KÖLLIKER et HOYER avaient donné déjà des descriptions analogues.

Nous avons vu que, comme du reste on l'admet depuis longtemps, les parois de ces premières voies veineuses sont percées d'orifices (fig. 995) qui s'ouvrent dans les mailles de la pulpe. Elles sont en outre soutenues par une condensation circulaire du réticulum voisin : les *anneaux* de HENLE, étudiés plus récemment par KULTCHISKY et HOYER. Sur les coupes longitudinales des canaux veineux primitifs, on peut voir les *anneaux de Henle* s'anastomoser ou plutôt se brancher les uns sur les autres.

Chez certains animaux (Chien, Poulet, Lapin) et chez l'Homme,

les capillaires veineux forment un réseau qui se réunit en troncs veineux plus volumineux (BILLROTH). Chez d'autres, il n'y a pas d'anastomoses entre les larges capillaires de la pulpe, qui se jettent ainsi directement dans les rameaux veineux de deuxième ordre. Dans

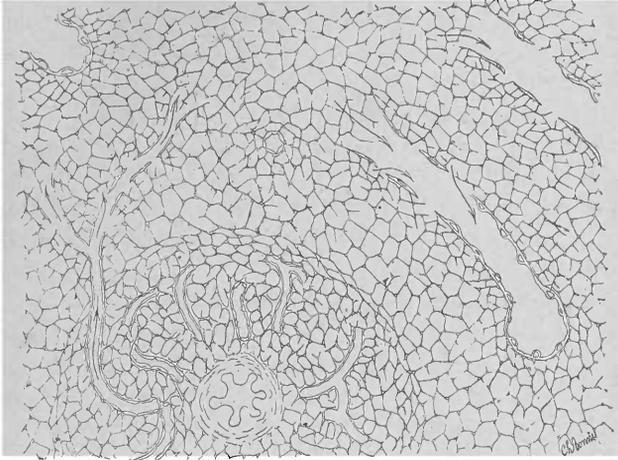


Fig. 995. — Schéma de la circulation du sang dans les cavités du tissu réticulé qui forme la rate. En bas de la figure, on distingue un corpuscule de Malpighi dont les mailles sont plus étroites à la périphérie. Ce corpuscule est traversé par des capillaires émanés de l'artère centrale dont la tunique interne est plissée et donne ainsi à la lumière vasculaire une apparence stellaire, grâce à l'action des éléments élastiques et musculaires de la paroi. Un des capillaires artériels dépassant les limites du glomérule va se perdre dans la pulpe après avoir abandonné un rameau collatéral qui subit le même sort; et après avoir présenté sur son parcours plusieurs solutions de continuité par lesquelles le sang peut déjà s'épancher dans les mailles de la pulpe, au niveau de ces orifices, comme à celui de la terminaison du vaisseau, l'endothélium de celui-ci se continue avec les trabécules de la pulpe, de même que les derniers éléments conjonctifs qui doublaient les derniers éléments endothéliaux. Dans la partie droite de la figure, on reconnaît deux cavités veineuses délimitant entre elles un segment de pulpe qui forme ainsi un cordon de Billroth. Ces veines, beaucoup plus volumineuses que l'artériole, communiquent de même que cette dernière avec les cavités des mailles de la pulpe, soit le long de leur trajet, par des solutions de continuité de leurs parois, soit en s'ouvrant largement dans le tissu même de la pulpe. Leur endothélium devient bientôt caractéristique, grâce à la saillie des noyaux. Après un court trajet, elles s'abouchent perpendiculairement avec des veines plus volumineuses mais à parois continues, et dont une est représentée dans la partie inférieure droite de la figure. On peut remarquer qu'autour des différentes cavités vasculaires, les mailles de la pulpe deviennent plus serrées pour former autour des artérioles (dont une est pour cela représentée en section transversale) les corpuscules terminaux de Schweigger Seidel, et autour des veinules les anneaux de Henle. Des flèches indiquent clairement la direction du sang.

les deux cas, l'abouchement se fait à angle droit : les parois veineuses paraissent percées de nombreux orifices sur tous les points de leur surface, qui, étalée, figure un crible. Ces orifices multiples et rapprochés sont les *stigmata de Malpighi*.

Les troncs veineux n'ont d'abord qu'une mince enveloppe conjonctive propre. On les voit cheminer près des travées issues de la capsule et les pénétrer ou les côtoyer. Ils reçoivent bientôt des fibres musculaires longitudinales qui s'engagent dans leur paroi. Puis, rencontrant une artériole de même valeur, la veinule partage sa gaine à laquelle elle reste entièrement unie jusqu'à la sortie de la rate. Il en résulte ce fait intéressant que nous avons déjà mentionné : à savoir que la lumière des veines, qui n'ont pour ainsi dire pas de paroi propre et indépendante, est fonction de l'état de distension du parenchyme par le sang. Il n'en est pas de même, naturellement, pour les rares capillaires qui, traversant la capsule, se jettent finalement dans les troncs veineux sous-péritonéaux. Avant leur pénétration dans la gaine, les troncs veineux ne présentent jamais, à l'inverse des artères, de gaine réticulée.

Trajet du sang dans la pulpe. : Circulation lacunaire. — Ce point de physiologie a été longtemps voilé par l'obscurité qui régnait sur la question de la signification histologique du réseau de la pulpe. La plupart des opinions émises autrefois, quoique mettant chacune en relief une particularité intéressante, n'ont plus guère qu'un intérêt historique. Nous les rappellerons brièvement.

Mentionnons d'abord un fait dont l'importance est capitale et qu'on peut, du reste, prévoir d'après l'exposé de la structure tel que nous venons de le faire. C'est qu'une injection poussée avec les plus grandes précautions par une artère en remplit d'abord la lumière, distend les capillaires des corpuscules de Malpighi et de la gaine; puis se répand en larges nappes dans toute l'étendue de la pulpe et enfin remplit les capillaires veineux jusqu'aux dernières veines. De telle sorte que, finalement, un faible grossissement ne montre que les corpuscules et les parties les plus larges (visibles) de la gaine adénoïde des artères réservées en blanc (sauf les anses capillaires) au milieu du reste de l'organe uniformément teinté en rouge (à un faible grossissement) si l'on a employé la gélatine au carmin pour remplir les vaisseaux.

Comme le fait remarquer DENYS (de Louvain), cette diffusion n'est certainement pas due à des ruptures vasculaires, ainsi que l'admettaient les partisans de l'existence d'une circulation fermée : Il est impossible que les vaisseaux, surtout sous une faible pression, cèdent simultanément dans toute l'étendue de la pulpe, ni qu'ils se cachent toujours à l'observation, même aux confins des parties complètement injectées. Remarquons enfin que le premier choc de l'injection est supporté par le délicat et étroit réseau capillaire des follicules, qui pourtant se remplit facilement sans déchirures.

On a coutume de classer sous deux chefs les opinions émises sur la nature de la circulation sanguine dans la pulpe, c'est-à-dire sur le mode de communication des artères et des veines spléniques :

W. MÜLLER (1865), FREY (et avec lui les plus récents histologistes) admirent que les deux ordres de vaisseaux s'ouvrent librement dans les cavités de la pulpe dont les éléments cellulaires seraient, suivant la comparaison de FREY, baignés par le sang tout comme un cours d'eau baigne les cailloux entre lesquels il circule. POUCHET décrit chez les plagiostomes un système de circulation semblable (lacunaire). CH. ROBIN et LEGROS admettent, comme on l'a vu plus haut, l'existence de canalicules spéciaux, sur lesquels on pourrait suivre la transition de l'endothélium des artères à celui des veines. DUBAR et REMY décrivent aussi un endothélium vasculaire continu.

KÖLLIKER (édition française de 1868), se fondant sur la réaction *acide* de la rate, sur la présence dans ses mailles de nombreux éléments pressés les uns contre les autres, qui doivent, pensait-il, apporter au cours du sang un obstacle insurmontable, reprit les idées anciennes de BILLROTH, GRAY et SCHWEIGGER-SEIDEL. Il admit l'existence d'un système de cavités revêtues d'endothélium, analogues au sinus du tissu caverneux, cavités où le sang circulerait séparé des éléments de la pulpe. KEY et STIEDA avaient également décrit entre les capillaires artériels et les veines caverneuses un lacis de capillaires très fins formant un *réseau* englobant dans ses mailles les cellules de la pulpe. SOKOLOW reprit ces descriptions, en admettant que les parois des fines ramifications veineuses sont incomplètes et laissent passer le sang dans les mailles. DENYS décrit un système de lacunes communiquant entre elles et uniformément recouvertes, ainsi que les trabécules qui les parcourent, d'un endothélium continu avec celui des veines caverneuses et des artères. CADIAT chercha aussi à mettre en évidence un endothélium continu. Enfin, RANVIER, puis SIREDEY, PHISALIX (1) considèrent les faisceaux de tissu conjonctif comme incomplètement tapissés de cellules plates : l'endothélium serait ainsi discontinu.

Le choix est fait actuellement. Il existe réellement une circulation lacunaire, telle que l'admirent FREY et MÜLLER. Artères et veines s'ouvrent dans la pulpe, dont le sang baigne directement les éléments constitutifs et qu'elles remplissent de globules rouges et de globules blancs. La circulation est réellement lacunaire, qu'on admette que le réticulum est formé par des fibrilles conjonctives recouvertes de leur endothélium spécial, ou simplement par des cellules ramifiées et plus ou moins modifiées dans leur constitution intime. Ce n'est, du reste, pas le seul exemple que nous offre l'organisme des vertébrés d'une circulation lacunaire où le sang baigne directement les éléments des tissus. LAGUESSE rappelle, à ce propos, que DUVAL a montré que dans l'ectoplacenta, l'endothélium des vaisseaux maternels disparaît

(1) PHISALIX, *loc. cit.*

sant peu à peu, le sang circule dans des cavités creusées dans l'épaisseur de l'ectoderme fœtal qui ne présente aucune formation de double endothéliale.

Éléments contenus dans la pulpe. — Nous avons vu plus haut que dans les préparations colorées suivant les méthodes ordinaires, c'est-à-dire avec deux colorants, basique et acide, les corpuscules de Malpighi, vus à un faible grossissement, tranchent nettement sur la masse de la pulpe, tant par leur homogénéité que par leur couleur qui est celle de la matière basique employée. On peut distinguer aussi, dans la pulpe, la présence de nombreux noyaux, mais de volume plus inégal, plus clairsemés, plus irrégulièrement répartis que dans les corpuscules. Cela est dû à la présence des voies sanguines canaliculées, contenant presque uniquement des globules rouges, et aussi à l'engagement de ces derniers éléments dans les mailles de la pulpe. Enfin, au lieu des cellules lymphatiques à gros noyau et à protoplasma à peine visible qui forment la masse du corpuscule, nous trouvons dans la pulpe toutes les variétés de globules blancs : lymphocytes, leucocytes dits polynucléaires, leucocytes mononucléaires. Nous verrons en parlant du développement quels sont les éléments qui, disparus chez l'adulte, se succèdent dans le parenchyme de la rate au cours de la vie intra-utérine.

Sur des coupes de rate normale ou dans des frottis faits avec la pulpe, soit mieux encore dans des préparations faites suivant le procédé de FOA et CARBONE (1) : en recevant la pulpe dans une solution physiologique de chlorure de sodium, contenant un tiers de solution d'acide osmique à 1 pour 100, on peut observer :

1° *Des lymphocytes* : beaucoup moins nombreux que dans les corpuscules, disséminés, soit dans les mailles, soit dans les cavités vasculaires où ils sont très rares, au milieu des globules rouges. Leur noyau est volumineux, entouré d'un mince pellicule de protoplasma, et il se teint fortement par les réactifs basiques. On admet généralement que les lymphocytes, venus des centres germinatifs des corpuscules, puis repoussés dans la pulpe, y représentent les formes jeunes qui, soit dans le sang circulant, soit dans les cavités mêmes de la rate, acquerront les caractères des formes adultes ou sénescences. Ils constituent environ le dixième des globules contenus dans la pulpe.

2° *Des leucocytes mononucléaires*. Ceux-ci forment la grosse majorité des éléments contenus dans la pulpe, et furent longtemps considérés comme des cellules propres à la rate. Ce sont de très grandes cellules, beaucoup plus volumineuses que les mononucléaires du sang, souvent rendues polygonales par pression réciproque. Leur noyau est

(1) FOA et CARBONE, Beiträge zur Histologie und Physio-Pathologie der Milz der Säugethiere (*Ziegler's Beiträge*, vol. V, 1889).

ordinairement arrondi, quelquefois étranglé, en bissac, légèrement contourné; les réactifs n'y décèlent la chromatine qu'à l'état diffus et non sous forme de réseau. Leur protoplasma est souvent creusé de vacuoles irrégulières qui les font ressembler aux cellules que LACROIX a décrites dans le péricarde atteint d'inflammation chronique sous le nom de *cellules vacuolaires*. Ce protoplasma se teint faiblement et ne contient jamais de granulations d'EHRlich. Dans la même catégorie, FOA et CARBONE rangent des éléments de formes et dimensions semblables, mais qui se comportent différemment vis-à-vis des réactifs employés par eux. Tandis que le noyau des cellules précédentes ne peut pas être différencié par le bleu de méthylène et l'acide chromique, celui de ces dernières cellules montre, par cette méthode un fin réseau chromatique et il est quelquefois légèrement incurvé.

Les mononucléaires jouent dans la rate le rôle qui leur est dévolu dans le reste de l'organisme : celui de phagocytes (macrophages de METCHNIKOFF). Cette fonction ne s'exerce pas seulement par rapport aux bactéries, mais aussi pour tous les débris inertes qui peuvent être amenés par la circulation dans la rate ou bien s'y produisent sur place : en particulier les débris de globules rouges et les grains de pigment ferrique.

3° *Des leucocytes polynucléaires*, en beaucoup plus petit nombre que les précédents. Ils présentent, comme dans le sang circulant, un noyau ordinairement unique, fortement contourné, souvent bourgeonnant ou en bissac. Ils représentent les formes les plus avancées de l'évolution des leucocytes, et offrent quelquefois des figures de division indirecte.

A côté de ces formes leucocytaires principales faciles à reconnaître et à caractériser, retrouvées par tous les auteurs dans l'état normal et une fois le développement de l'individu achevé, il en est d'autres beaucoup moins bien définies et qui paraissent d'autant plus nombreuses que les classifications des auteurs, reposant à cet égard sur des recherches faites avec des méthodes et dans des conditions d'observation tout à fait différentes, sont difficilement superposables.

Il est d'abord quelques synonymies que nous devons mentionner : POUCHET a appelé, il y a déjà longtemps, *noyau d'origine* la cellule primordiale, cellule propre de la rate, qui peut devenir consécutivement un globule blanc ou un globule rouge à noyau ou érythrocyte. CH. ROBIN en avait déjà fait les éléments de l'épithélium splénique. LAGUESSE les appela « les cellules mères ».

EMILIANOFF (1), en 1893, montra l'existence des formes de transition les plus ménagées entre le lymphocyte et le mononucléaire.

(1) EMILIANOFF, Sur le rôle de la rate au point de vue de la composition morphologique du sang (*Archives des sciences biologiques de Saint-Petersbourg*, 1893).

FOA et SALVIOLI (1) décrivent longuement les cellules rouges chargées d'hémoglobine déjà entrevues par KÖLLIKER. Enfin FOA et CARBONE, se fondant surtout sur des réactions colorantes, énumèrent jusqu'à douze variétés de cellules dans la pulpe ou les vaisseaux spléniques. Retenons seulement comme mieux caractérisées : *a*) des cellules à protoplasma granuleux très délicat, ne pouvant être examinées que dans des préparations d'éléments vivants et renfermant des corpuscules ovales qui, isolés, ressemblent aux plaquettes du sang; *b*) des cellules géantes à noyau bourgeonnant; *c*) de rares cellules à granulations (Mastzellen d'Ehrlich); *d*) des cellules chargées d'hémoglobine; *e*) enfin plusieurs variétés d'éléments chargés de corpuscules pigmentaires ou de nature non définie et dont l'aspect rappelle celui des granulations grasses. Ils décrivent, de plus, chez l'animal adulte, les cellules à noyau polymorphe dites « hémato blastes de Foa et Salvioli » formant, par division, des globules rouges à noyau. Nous verrons à propos du développement que ces derniers éléments existent bien en réalité, mais dans les rates d'individus très jeunes; ils ne peuvent pas être considérés comme éléments constitutifs de la rate parvenue à son plein développement.

À côté des leucocytes, la pulpe que baigne le sang contient un nombre considérable de globules rouges que l'on croyait autrefois circuler dans les intervalles laissés par les grands mononucléaires supposés immobiles, mais qui, en réalité, issus des corpuscules de Malpighi ou apportés par la circulation, sont animés d'un mouvement simplement ralenti par leur volume même. De la masse des hématies circulantes, quelques-unes sont retenues et détruites par le parenchyme splénique (dans la pulpe, jamais dans les corpuscules). La rate possède donc un *pouvoir hémolytique* qui s'exerce pendant toute la vie de l'individu, et dont les nombreuses preuves peuvent être facilement opposées aux faits isolés et discutés sur lesquels on se fonde pour admettre qu'elle sert à la formation des mêmes éléments chez l'adulte. On sait actuellement que, chez les vertébrés supérieurs, les globules rouges représentent les derniers stades d'une suite de différenciations progressives mal connues dans leur début; que cette différenciation ultime, en vue de la seule fonction respiratoire, ne leur permet qu'une vie relativement courte sous cette dernière forme de « dégénérescence hémoglobique ». La rate serait chargée non seulement de débarrasser l'organisme des formes vieilles et devenues inaptes à la fonction respiratoire, mais encore de préparer cette destruction dans le sang circulant. BOTTAZZI (2) montra par des recher-

(1) FOA et SALVIOLI, Sull' origine dei globuli rossi del sangue (*Archivio per le scienze mediche*, vol. IV, 1878).

(2) BOTTAZZI, La milza come organo emocatatonistico (*Lo Sperimentale*, anno 48).

ches précises qu'il existe, dans le sang des Chiens splénectomisés, des formes globulaires plus résistantes que normalement à la destruction par certains agents chimiques.

Nombreux sont, dans le parenchyme de la pulpe, les témoins de cette destruction continue. KÖLLIKER est le premier auteur (1868) qui l'ait mise hors de doute. Il montra les globules rouges diminuant de volume, les formes elliptiques des amammaliens devenant circulaires, la congglomération de ces globules en amas arrondis, et enfin leur transformation en amas pigmentaires. Ces débris globulaires, on peut les rencontrer (à l'état normal) sous divers aspects. Tantôt ils sont libres dans les mailles de la pulpe; moins souvent ils sont englobés par les éléments cellulaires qui possèdent des propriétés phagocytaires : les *cellules endothéliales* des veines et les grands *leucocytes mononucléaires* dans lesquels on retrouve, sinon à l'état normal (NEUMANN) (1) des globules rouges entiers, du moins des débris globulaires congglomérés ou disséminés dans tout le protoplasma.

Des débris globulaires d'aspect nettement fragmentaire, on peut passer aux globules rouges normaux par une foule de formes de transition : les premiers degrés de la destruction se traduisant par la perte de l'hémoglobine. Il est un fait intéressant concernant la modification de la matière colorante normale des globules rouges : c'est que ceux-ci, même réduits à des granulations aussi petites que des microcoques, ne fournissent jamais les réactions du fer (DENYS) (2). L'hémoglobine abandonne donc les globules, soit comme telle, soit sous forme de ses dérivés chromogènes immédiats. Le pigment qui résulte de ses modifications ultérieures et qui présente toujours les réactions du fer (noircissement par le sulfhydrate d'ammoniaque), siège presque exclusivement dans les cellules phagocytaires. DENYS admet, en conséquence, que l'hémoglobine (ou bien ses premiers dérivés) se dissout dans le plasma sanguin. Une partie est entraînée par la veine splénique vers le foie; une autre passe par osmose dans les cellules endothéliales ou leucocytaires, et y est décomposée. Le fer résultant de cette décomposition forme, avec le protoplasma de ces cellules, une combinaison peu complexe qui permet de le mettre facilement en évidence. NEUMANN, étudiant les métamorphoses du sang épanché dans les tissus, était arrivé à des conclusions semblables. Les globules rouges, abandonnés à eux-mêmes, ne donnent que de l'hématoidine, tandis que, sous l'action des cellules vivantes (dans les parties périphériques des caillots), le sulfure d'ammonium peut décèler la présence du fer dans le résidu sanguin.

(1) NEUMANN, Beitr. zur Kenntniss der path. Pigmente (*Virch. Arch.*, vol. CXI).

(2) DENYS, Destruction normale des globules rouges dans la rate (*Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, 1888).

D'autre part, l'hémoglobine mise en liberté peut imprégner d'une façon homogène le protoplasma de certains globules blancs, et leur donner l'apparence de cellules rouges, hémoglobiques ou érythrocytes : apparence qui, à maintes reprises, est devenue une source d'erreurs au sujet du rôle hémopoiétique de la rate chez l'adulte (LUZET).

Le *pigment*, dernier terme de cette série de modifications, est, comme nous l'avons vu, un produit dans lequel on peut mettre en évidence, à l'état normal, la présence du fer. La rate est le seul organe qui renferme du pigment de cette nature ; mais, mêlé au premier, elle contient dans ses cellules leucocytaires du pigment ordinaire qui se retrouve dans la plupart des viscères : le foie, le cœur, les cellules nerveuses. La distribution du pigment ordinaire est à peu près toujours la même : prédominant dans les parois artérielles (tunique moyenne et externe), les trabécules les plus voisines de la capsule. Elle augmente avec l'âge et avec toutes les causes pathologiques qui, en sclérosant l'organe, réduisent ou rétrécissent ses voies lymphatiques.

Malgré le mouvement incessant de redistribution des composés ferriques, la rate ne contient pas des quantités de fer aussi considérables qu'on le croyait autrefois. Il est certain, toutefois (MALASSEZ et PICARD) (1), que c'est l'organe qui en contient le plus et le seul qui en renferme une proportion plus élevée que le sang. Mais GUILLEMONAT et LAPICQUE (2) ont montré que ces proportions, ordinairement minimales, n'étaient augmentées que dans des circonstances d'ordre pathologique.

Lymphatiques de la rate. — Si des travaux récents ont pu éclaircir le chapitre autrefois si obscur de la circulation sanguine dans la rate, il n'en est pas de même pour les lymphatiques, qu'on ne connaît guère mieux maintenant que du temps de MASCAGNI, et pour lesquels il a fallu abandonner les schématisations qu'on avait construites autrefois.

On sait, toutefois, depuis les travaux de TOMSA et de KYBER (3), qu'il existe ici deux systèmes de voies lymphatiques : un système trabéculaire et capsulaire, et un système de lymphatiques compris dans les gaines artérielles. Les premiers peuvent s'injecter au bleu de Prusse (KYBER) ou au mercure (MASCAGNI) par piqûre de la capsule. Leur développement est corrélatif de celui de cette dernière. Dans l'épaisseur des trabécules les plus volumineuses, l'injection peut développer des

(1) *Acad. des sciences*, 1874.

(2) Teneur en fer du foie et de la rate chez l'Homme (*Arch. de Physiol.*, 1896).

(3) EDWARD KYBER, Unters. üb. des lymphatischen Apparat in der Milz (*Arch. f. mikr. Anat.*, 1872).

fentes longitudinales irrégulières qui, quelquefois, s'aboucheraient dans la pulpe (KYBER), et dont les variations sont parallèles à celles des fibres musculaires dont la contraction exprime des déchets qui demandent à être vite éliminés. Les voies trabéculaires communiquent avec les voies périartérielles. Celles-ci, irrégulièrement réparties autour des artères, sont situées en dehors de l'adventice ; leur diamètre est très irrégulier. D'après KYBER, l'injection au bleu de Prusse, après les avoir remplies, se répand dans la gaine adénoïde et s'accumule de préférence dans le centre des corpuscules de Malpighi. Les origines des lymphatiques seraient donc bien définies. Nous avons vu, d'autre part, que CH. ROBIN les plaçait dans les sinus périphériques des corpuscules de Malpighi. Ces sinus n'existent pas en réalité, et l'origine des lymphatiques nous est encore inconnue. Seule, la mise en évidence de l'endothélium en jeu de patience caractéristique permettra d'affirmer qu'on est en présence de voies lymphatiques véritables et non de simples clivages, ou même de ruptures produites par l'injection. Suivant, du reste, la remarque de BANNWARTH (1), on ne peut affirmer que la circulation sanguine est fermée que si elle est indépendante et complètement séparée de la circulation lymphatique. On ne peut non plus, avec les données nouvelles, placer les origines lymphatiques dans les corpuscules de Malpighi en faisant ainsi, de la rate, un lieu de compénétration des deux circulations, sanguine et lymphatique, demeurées cependant indépendantes.

L'anatomie descriptive enseigne, d'autre part, que des troncs lymphatiques pénètrent dans la rate par sa surface et par son hile, et que ces troncs communiquent entre eux à l'extérieur (*mutua gaudent communicatione*, dit MASCAGNI). Faudrait-il donc, comme pour un ganglion lymphatique, les distinguer en efférents et afférents ? En tout cas, certains faits physiologiques viennent démontrer l'étroite intimité des deux circulations. La lymphe qui s'écoule de la rate se colore en rose quand on malaxe ou contusionne l'organe, et elle se charge en éléments figurés du sang. Quand on injecte les vaisseaux sanguins avec une masse au carmin, il arrive souvent que la lymphe s'écoule colorée en rose. Lorsqu'on congestionne la rate en liant la veine splénique, on peut voir également la lymphe se charger en éléments du sang. Tous ces faits, nous le répétons, n'impliquent nullement l'absence des barrières endothéliales constamment interposées entre le sang et la lymphe.

Nerfs de la rate. — KÖLLIKER a décrit, il y a très longtemps, des nerfs amyéliniques pénétrant en grand nombre dans le parenchyme en accompagnant les vaisseaux. Les moyens d'étude dont il disposait ne lui permirent pas de les suivre au delà des artérioles capillaires.

(1) BANNWARTH, *loco citato*.

MÜLLER et SCHWEIGGER-SEIDEL décrivent des corpuscules nerveux terminaux ellipsoïdes très développés chez les carnivores, très réduits chez l'Homme. L'emploi de la méthode de Golgi ne permit pas à FUSARI (1) de retrouver ces formations. Le chromate d'argent se réduit, comme nous l'avons vu plus haut, sur les fibrilles conjonctives, les capillaires sanguins, etc. Mais, en vertu même de l'irrégularité de la méthode, l'imprégnation des seuls éléments nerveux se fait quelquefois, pure de tout élément étranger, sur d'assez grandes étendues. Les nerfs pénètrent dans le parenchyme sous forme de fascicules de fibres amyéliniques, à direction généralement parallèle ou se croisant à angles très aigus. De ces fascicules, partent de fins rameaux qui se divisent dichotomiquement et vont quelquefois marcher de conserve avec un fascicule voisin. Ces nerfs de distribution suivent le plus souvent les veines et les artères, dont les gaines leur forment quelquefois des enveloppes propres complètes ou incomplètes. Leurs branches collatérales, très fines, entourent le vaisseau jusqu'à ses ultimes ramifications sans présenter aucune particularité. Des fibres les plus grosses partent de minces filets qui, après un long trajet plus ou moins tortueux, semblent se terminer librement dans la pulpe, quelquefois par un renflement en massue. Ces nerfs sont particulièrement nombreux dans les corpuscules de Malpighi. KÖLLIKER (2) a récemment repris ses premiers travaux, et il divise les nerfs de la rate en moteurs et sensitifs. Ceux-ci sont des nerfs à double contour (c'est-à-dire pourvus d'une gaine de myéline), et ne se colorent pas par la méthode de Golgi. Les nerfs moteurs se terminent autour des artères qu'ils entourent de plexus, et vont aussi aux trabécules musculaires. Les fibres de Remak sont entourées de cellules fusiformes courtes que KÖLLIKER rapproche de l'adventice (gaine de Henle) des fibres nerveuses à double contour. FUSARI avait décrit dans le parenchyme des cellules nerveuses multipolaires. Sa description n'a pas été confirmée par KÖLLIKER. Ces cellules n'existent pas plus que celles qu'on avait décrites d'abord (CRISAFULLI) dans le corps thyroïde, et que des recherches ultérieures ont montré n'être en réalité que des précipités de chromate d'argent. Aucun fait physiologique ne permet, du reste, de supposer leur existence.

(1) FUSARI, *Arch. italiennes de biologie*, 1893.

(2) KÖLLIKER, *Sitzungsberichte des Würzburg. Phys. med. Gesell.*, 1893.

§ 2. — DEVELOPPEMENT DE LA RATE. SON ÉVOLUTION HISTOLOGIQUE

Nous pouvons maintenant aborder avec fruit nombre de questions de structure incomplètement déterminées, en reprenant l'étude de la rate dès sa première apparition chez l'embryon, et en la suivant dans tout le cours de son développement.

Chez l'Homme, d'après KÖLLIKER, la rate se développe tardivement, dans le cours du deuxième mois : au trente-huitième jour, dit CH. ROBIN, longtemps après le foie et les autres viscères. Elle se montre d'abord sous forme d'un épaissement du repli péritonéal, qui relie la partie supérieure du tube digestif à la paroi postérieure du corps : le *mésogastre postérieur* ou le *mésoduodénum*. On ne peut spécifier plus exactement le siège de la première ébauche. On sait qu'elle affecte dès le début des rapports de contiguïté importants avec l'ébauche du pancréas, et que, chez les poissons, elle prend place immédiatement en arrière de l'estomac. Mais, d'autre part, au trente-huitième jour, chez l'Homme, la distinction entre l'estomac et le duodénum est encore impossible ; et, plus tard, l'ébauche a subi des déplacements qui modifient plus ou moins ses rapports primitifs.

La rate est donc, à son origine, immédiatement voisine de plusieurs formations tout à fait différentes : l'ébauche pancréatique postérieure, la veine primitive de l'intestin ou veine sous-intestinale, l'intestin, et enfin l'épithélium du feuillet péritonéal dans l'épaisseur duquel elle se développe. D'autre part, le mésenchyme pénètre, entoure, double tous ces organes. Le rôle histogénétique de ces formations diverses a été successivement soutenu dans les différentes théories que nous allons rappeler rapidement :

1° D'après PHISALIX, la rate proviendrait, chez les amphibiens et les sélaciens, d'un épaissement suivi d'invagination de l'épithélium du mésogastre dans la masse cellulaire sous-jacente. TOLDT, KÖLLIKER, constatèrent chez l'embryon humain l'existence de cet épaissement de l'épithélium cœlomique au côté gauche du mésogastre. LAGUESSE le retrouva et y constata même la présence de mitoses : mais il existe en nombre d'autres points ; et plus tard, quand l'ébauche de la rate s'est nettement caractérisée histologiquement, on trouve toujours une ligne de démarcation tranchée entre la prolifération péritonéale et les éléments de la rate.

2° Plusieurs auteurs ont soutenu récemment que la rate se forme aux dépens de l'épithélium intestinal (1). Celui-ci présenterait au ni-

(1) MAURER, Die erste Anlage der Milz und das Auftreten von lymphatischen Zellen bei Amphibien (*Morphologisches Jahrbuch*, 1890).

veau de l'ébauche splénique des mitoses orientées de telle sorte que l'une des cellules filles, se détachant de la lame épithéliale, gagnerait le tissu conjonctif sous-jacent. Les cellules ainsi produites, cheminant le long des vaisseaux intestinaux, formeraient au niveau des bifurcations de ceux-ci des amas, origines de la rate, qui seraient ainsi de nature non plus mésodermique, mais entodermique. Ces faits curieux, observés chez les seuls amphibiens et sur lesquels on voulut s'appuyer pour identifier au sujet de leur origine des organes aussi différents que la rate, la thyroïde, le thymus, les follicules clos de l'intestin (1), etc., et en faire des tissus d'origine uniformément entodermique, n'ont malheureusement pas été retrouvés dans les autres classes des vertébrés.

3° Nous pouvons rattacher à la théorie précédente celle de KÜPFER (2) qui admet ainsi l'origine entodermique non plus aux dépens de l'épithélium intestinal, mais aux dépens des ébauches pancréatiques. Cette origine paraît démontrée chez l'Esturgeon. Ce fait ne constitue pas une atteinte à la loi générale de l'origine mésodermique de la rate, constatée d'ailleurs directement chez plusieurs espèces voisines. Le mésoderme, en effet, n'est qu'un « ensemble de formations secondaires pouvant naître en divers points, à diverses époques et comme par petits paquets de l'entoderme primitif (3) ».

Or, chez la Truite, l'Acanthias, espèces chez lesquelles l'origine mésenchymateuse de la rate est un fait définitivement acquis, le développement de l'individu est très lent ; et, d'autre part, un mésenchyme intestinal très abondant entoure le bourgeon pancréatique. Chez l'Esturgeon, c'est le contraire : la rate, qui doit rapidement présider à l'hémopoïèse, ne peut utiliser que les matériaux présents : endothélium du péritoine ou épithélium soit du pancréas, soit de l'intestin. Elle dérive ainsi *directement* de l'entoderme, en naissant d'un bourgeon pancréatique ;

4° Rappelons que, chez certains animaux, la rate provient (oiseaux) en partie du mésenchyme de la splanchnopleure (mésoduodénum), en partie de l'ébauche cellulaire du pancréas dorsal (4) ; et arrivons aux faits nombreux qui ont permis à LAGUESSE (5) de démon-

(1) RETTERER, Des glandes closes dérivées de l'appareil digestif (*Journal de l'anat. et de la physiol.*, 1893).

(2) KÜPFER, Ueb. die Entwickl. von Milz u. Pancreas (*Münchener medicinische Wochenschrift*, 1892).

(3) LAGUESSE, La rate est-elle d'origine entodermique ou mésodermique ? (*Bibliographie anat.*, 1894).

(4) WOIT, *Anat. Hefte*. XXXVIII-XXX. Woit admet d'autre part que, chez les batraciens, la rate est formée d'éléments mésenchymateux d'origine intestinale.

(5) LAGUESSE, Recherches sur le développement de la rate chez les poissons (*Journ. de l'Anatomie et de la Physiologie*, 1891).

trer l'origine de la rate aux dépens du mésenchyme qui entoure la veine sous-intestinale. Dès son origine, toujours tardive, la rate se montre (Truite, *Acanthias*) accolée à l'ébauche du pancréas. Elle offre des rapports de contiguïté immédiate avec la veine sous-intestinale, ou, chez d'autres vertébrés, avec un de ses principaux affluents. Ce n'est d'abord qu'un simple épaissement du mésenchyme intestinal, auquel l'épithélium du péritoine ne prend aucune part. Au moment de la naissance, on peut observer déjà que certaines cellules de l'amas mésenchymateux ont gardé leur contour régulier sans prolongements, et restent ainsi libres de toute attache dans l'intérieur des mailles formées par les anastomoses des prolongements des autres cellules. Au milieu de celles-ci, on peut les distinguer d'autant plus nettement que leur corps protoplasmique, exsudant une partie de son eau de constitution, se détache secondairement des parois de la cavité qu'il occupait, seul ou conjointement à un petit nombre d'autres cellules semblables. Ces cellules rondes sont les *noyaux d'origine de Pouchet*, les ancêtres des futurs soi-disant éléments propres de la pulpe. Puis, l'endothélium de la veine sous-intestinale, déjà partout continu et différencié, se confond de nouveau avec le mésenchyme sous-jacent (fig. 996) au milieu de l'ébauche splénique. Celle-ci, d'autre part, se creuse de cavités arrondies par condensation ou disparition partielle des éléments inclus dans ses mailles dont les parois disparaissent en partie et les font communiquer entre elles. D'où formation de cavités plus grandes à bords circinés dont les plus voisines de la veine sous-intestinale communiquent avec elles (v. fig. 996). Ce processus sillonne toute l'ébauche de « cavités tortueuses, irrégulières, d'aspect lacuneux, dont la plupart sont complètement vidées de leurs cellules rondes versées dans la cavité de la veine ». Celle-ci, de son côté, remplit les mailles de l'ébauche splénique des éléments du sang circulant. Puis, par une variation modelante semblable à celle qui préside à la formation de la plupart des autres vaisseaux, des aortes par exemple, les cavités formées par le départ des cellules rondes se régularisent, deviennent moins sinueuses. Les cellules qui les limitent prennent un aspect endothélial. Ce processus s'étend jusqu'aux dernières extrémités des veines. Celles-ci restent largement ouvertes dans le réseau.

Jusqu'à présent, la circulation de la rate dépend exclusivement de la veine porte. Ce n'est que très tardivement que l'on y voit apparaître des *artères*, venues de l'artère sous-intestinale, sous forme de fins capillaires ramifiés terminés en pointe et qui, pendant longtemps, offrent un diamètre inférieur à celui d'un globule rouge. La circulation de la rate reste ainsi veineuse encore. Mais déjà l'on peut observer, autour des capillaires artériels, des condensations du réticulum qui forment les *corps terminaux* de Pouchet chez les sélaciens : c'est-à-dire les homologues des formations péri-artérielles des verté-

brés supérieurs, et qui, plus tard, subiront des métamorphoses analogues à celles du reste de la pulpe.

Enfin, le calibre des artères devient suffisant pour laisser passer les globules rouges. Le sang inonde alors le territoire splénique. Mais son cours est considérablement ralenti dans ce vaste espace encombré par les mailles et les gros éléments de la pulpe. « Entre les extrémités des

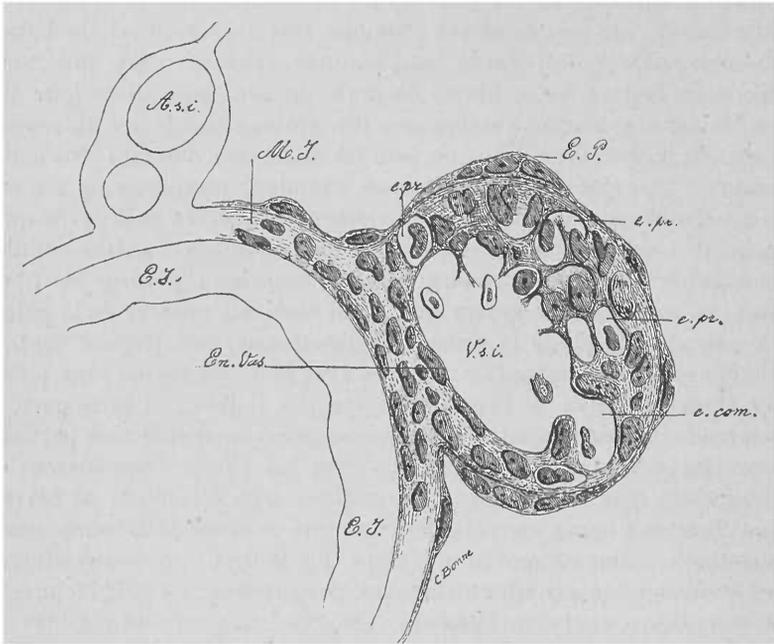


Fig. 996. — Coupe de la partie postérieure de l'éminence splénique d'un embryon de Truite.

V. s. i. veine sous-intestinale; — A. s. i. artère sous-intestinale; — E. I. épithélium intestinal; — E. P. endothélium péritonéal; — M. J. mésenchyme intestinal; — En. vas. endothélium de la veine sous-intestinale, continu à ce niveau; — e. pr. espaces primitifs du mésenchyme splénique, dus au départ de ces cellules différenciées en noyaux d'origine; — e. com. un de ces espaces communiquant avec la cavité de la veine. (D'après les dessins de LAGUESSE.)

deux ordres de vaisseaux, il paraît se former des courants comparables à ceux en lesquels se divise une rivière traversant un marécage. » Dans la rate, comme partout ailleurs, on trouve des aires de pleine circulation et de circulation réduite. Ces dernières se forment naturellement autour des plus gros troncs artériels protégés par leur situation même, en amont des points d'abouchement, contre l'envahissement par les éléments du sang. Les zones ainsi respectées, et réduites à la circulation de nutrition, des capillaires qui vont plus loin s'ouvrir dans la pulpe envahie par le sang, forment ce qu'on appelle la *pulpe blanche* : pulpe dont le territoire large, très développé chez les

poissons, se réduit chez les mammifères aux corpuscules de Malpighi et à la gaine adénoïde des artères. Mais, chez les poissons, comme chez les mammifères, la signification en reste la même. C'est un lieu de réserve de globules blancs, qui, au fur et à mesure de leur formation, sont détachés des rives de la pulpe blanche, tombent dans le courant sanguin qui balaie la pulpe rouge, et sont par lui entraînés dans la circulation générale. Toutefois, ces îlots ne sont pas d'une fertilité inépuisable : l'involution sénile, hâtée souvent par certains processus de source extérieure, vient tôt ou tard mettre un terme à leur fécondité. Les derniers globules blancs qui en distendent les mailles sont à leur tour détachés ; et à travers les méandres de la pulpe rouge, après des modifications plus ou moins profondes, ils sont finalement lancés par le courant loin de leur lieu d'origine. Les îlots de pulpe blanche, les corpuscules, d'abord réunis entre eux par les isthmes constitués par les gaines adénoïdes, sont isolés, fragmentés. Enfin, ils sont complètement submergés par le sang de la pulpe, dont le domaine ainsi s'étend à leurs dépens. Cette disparition des corpuscules par entraînement ou « essaimage » (PILLIET) (1) des globules blancs, constitue, bien plus que la sclérose, la caractéristique de la rate sénile des mammifères.

Revenons maintenant aux premiers stades du développement, pour reprendre plus en détail le mode de formation du sang dans la rate embryonnaire et fœtale. Nous suivrons encore l'exposé de LAGUESSE, en notant dès maintenant l'indigence des données existant sur cette question à l'égard des vertébrés supérieurs.

Formation des globules rouges dans la rate embryonnaire. — Il se passe dans l'ébauche splénique des poissons le même phénomène que dans d'autres parties du mésenchyme : par exemple, le parenchyme d'aspect lymphoïde qui avoisine les veines cardinales. Au début, toute maille qui, plus tard, s'ouvrira directement ou non dans la veine, est occupée par une cellule unique qui quitte ensuite son alvéole « à l'état de noyau arrondi » ou plus souvent après une division incomplète de ce dernier (en quatre lobes), et tombe dans le sang circulant sous forme de *leucocyte*, par le processus que nous avons exposé plus haut et suivi par anticipation jusque chez l'adulte, pour les vertébrés.

Dans les mailles situées plus profondément et qui ainsi restent remplies, les noyaux arrivent à la division complète. Chaque maille contient alors plusieurs cellules dont le protoplasma est réduit à une mince couche entourant un noyau sphérique. C'est sous cet état qu'elles remplissent, jusque chez l'adulte, les mailles de la pulpe blanche et y prennent le nom de *noyaux d'origine*.

(1) PILLIET, Altérations séniles de la rate (*Archives de médecine expérimentale*, 1893).

Elles tombent cependant en grande partie dans le sang, sous cette forme, ou en affectant toute la gamme des formes intermédiaires entre le noyau d'origine et le globule rouge, et achèvent dans le sang leur transformation qu'on peut y suivre pas à pas, comme cela a été fait pour le sang de Lamproie (1). Parmi ces formes de passage extrêmement variées, quelques-unes ont été l'objet de tentatives de spécialisation (hématoblastes de Hayem, érythroblastes de Löwit et DENYS); mais la variété et l'instabilité mêmes de ces formes s'oppose à toute tentative de catégorisation précise. On peut observer chez les poissons, dans les mailles de la rate comme dans le sang circulant, tous les degrés de pénétration de l'hémoglobine dans le protoplasma qui s'élargit, et de sphérique qu'il était, devient progressivement elliptique et discoïde. « Une imprégnation très complète d'hémoglobine a souvent lieu sur un noyau d'origine en transformation, à corps cellulaire encore très développé, formant de simples épaissements en calotte aux deux pôles et ayant des caractères d'hématie. » Rappelons que la multiplication des hématies encore jeunes se fait aussi par mitose (BIZZOZERO et TORRE) (2). On retrouve des figures de division jusque chez l'adulte : mais ce mode de cinèse ne se rencontre que chez des globules rouges de provenance récente.

Formation des globules blancs. — Revenons à l'ancêtre commun des globules rouges et des globules blancs ou *noyau d'origine*. Quoique privé d'hémoglobine, ses caractères le distinguent nettement des globules blancs. Son noyau est arrondi, simple, son protoplasma peu abondant : « Tout d'abord, chez l'embryon, il tend de préférence à se transformer en globule blanc à noyau lobé, forme moins spécialisée, plus tard en hématie, forme plus spécialisée. » Ces tendances embryonnaires de la rate sont réveillées par la saignée, après laquelle la formation de leucocytes a lieu avant la régénération des hématies. Comme pour les hématies, les formes jeunes de globules blancs prédominent chez les fœtus dans le sang provenant de la rate et du rein (veines cardinales). Rappelons que la rate ne possède pas, en effet, un rôle spécifique dans l'hémapoïèse.

Formation des globules rouges chez les mammifères. — Il en est de même chez les mammifères : mais ici les données sont beaucoup moins nombreuses et moins claires. La plupart des faits acquis n'ont même pu devenir explicables que par comparaison avec les faits analogues observés chez les poissons.

Chez les mammifères, en effet, la question de l'hémapoïèse splénique est compliquée par la succession, chez le fœtus, de formes différentes de globules rouges : la différenciation de ces globules allant

(1) Voy. t. I, p. 144.

(2) BIZZOZERO et TORRE, *Arch. ital. de Biologie*, 1889.

plus loin chez eux que dans les autres classes de vertébrés. Certaines causes d'erreurs nouvelles se présentent aussi : telles sont les cellules blanches chargées d'hémoglobine provenant de globules morts, et mises en liberté dans le plasma, que certains auteurs ont prises pour des formes de transition entre les cellules blanches et les globules rouges, en les rapprochant (BIZZOZERO et SALVIOLI) des cellules rouges de la moelle des os.

KÖLLIKER découvrit, en 1850, des éléments à protoplasma jaune granuleux, entrevus déjà par FUNKE, et il les prit pour des cellules destinées à former des globules rouges. On reconnut plus tard qu'il ne s'agissait que de cellules chargées secondairement d'une hémoglobine mise en liberté par destruction de globules rouges antérieurement formés. FUNKE avait prétendu retrouver tous les stades intermédiaires entre le globule blanc et le globule rouge. NEUMANN (1) conclut de ses recherches que les globules rouges à noyau de la rate, quoique plus nombreux que dans le sang, peuvent y avoir été amenés par la circulation. Enfin, FOA et SALVIOLI (2) montrèrent que les globules rouges à noyau, d'abord peu nombreux dans la rate, y augmentaient ensuite progressivement (du 5^e au 7^e mois), alors qu'ils diminuaient dans le foie. Ces cellules rouges ne se trouvaient que dans la pulpe rouge. Malheureusement, ces recherches n'ont pas été faites par numération, mais par simple comparaison de préparations. Les deux auteurs donnèrent le nom d'*hématoblastes* à des éléments tout à fait particuliers que des recherches antérieures leur avaient montré exister dans le foie. Ces éléments, de forme irrégulière et de très grande taille (40 μ en moyenne), possèdent un noyau bourgeonnant semblable à celui des cellules globulifères ou « cellules de Neumann » de la moelle des os. De tels hématoblastes formeraient, dans la rate comme ailleurs, des amas de globules rouges, soit par gemmation, soit par division du noyau : amas dans lesquels pénétrerait ensuite une pointe artérielle.

Telles sont, à peu près, les données peu nombreuses que nous possédons actuellement sur le rôle de la rate dans la formation des globules rouges chez les fœtus de mammifères. Ce rôle est certain : on connaît l'élément, globule rouge à noyau, d'où procède le stade définitif; mais les phases de transformation des éléments mésenchymateux primordiaux en cellules rouges, puis de celles-ci en globules rouges, nous sont beaucoup moins exactement connues que chez les vertébrés à globules rouges nucléés et, en particulier, chez les poissons.

Le développement des travées fibreuses de la rate ne présente

(1) NEUMANN, *Arch. der Heilkunde*, 1874.

(2) Sull'origine dei globuli rossi del sangue (*Arch. per le Scienze mediche*, IV).

aucune particularité notable. Quant aux lymphatiques, LAGUESSE a pu observer des fentes lymphatiques (?) dans l'épaisseur de la gaine des artères encore en voie de développement. Mais nous ne possédons à ce sujet aucune donnée vraiment décisive.

Modifications subies chez l'adulte par les éléments contenus dans la pulpe. — Nous avons déjà parlé des faits d'ordre physiologique ou histologique qui militent en faveur du rôle hématolytique de la rate dès la vie fœtale. Ce rôle peut être considéré aujourd'hui comme démontré : on admet que s'il devient plus apparent sous l'action de certaines causes qui augmentent le nombre des globules rouges, il s'exerce cependant d'une façon continue. C'est ce que prouve la présence constante, dans certaines cellules spléniques, de globules rouges en un état de destruction plus ou moins avancé.

Il n'en est pas de même du rôle de la rate dans la formation des *globules rouges* et des *globules blancs*. La plupart des faits qui ont été invoqués, pour ou contre, sont du domaine de la physiologie. Nous allons brièvement rappeler les principaux.

La rate contient une grande quantité de fer. C'est un point acquis depuis les expériences de MALASSEZ et P. PICARD. Ces auteurs conclurent que ce fer devait servir à la formation des globules rouges : on leur objecta qu'il pouvait tout aussi bien provenir de la destruction des mêmes globules rouges. La plupart des recherches hématologiques s'appuyèrent, d'ailleurs, sur d'autres bases.

a) L'étude comparative du sang, de la veine et de l'artère spléniques : MALASSEZ et PICARD trouvèrent une légère augmentation du nombre des globules rouges dans la veine splénique (5 pour 100). BIZZOZERO et SALVIOLI constatèrent une différence dans le même sens, portant sur les hématies et l'hémoglobine, chez des Chiens saignés abondamment. MIDDENDORFF obtint des résultats semblables, et plus récemment encore (1893), GRÜNVITSCH nota une augmentation de la teneur en hémoglobine du sang qu'il faisait circuler artificiellement dans la rate.

b) Contrairement aux recherches précédentes, celles qui eurent pour objet l'étude du sang des sujets splénectomisés aboutirent à des résultats légèrement discordants. MALASSEZ, le premier (1878), constata une double modification : d'abord une diminution transitoire du nombre des globules, puis une diminution beaucoup plus considérable de la teneur du sang en hémoglobine. Les résultats obtenus depuis, et en particulier les analyses du sang faites après les splénectomies chirurgicales, ont été très variables. VAQUEZ (1) signala récemment la lenteur de la réparation hémoglobique (les recherches sur ce point sont encore peu nombreuses). C'est la conclusion à laquelle

(1) VAQUEZ, *Société de biologie*, 1897.

arrivèrent aussi plusieurs expérimentateurs : LAUDENBACH (1) constata chez des Chiens splénectomisés une diminution *lente* de l'hémoglobine et des hématies, atteignant son chiffre le plus élevé vers le troisième mois seulement. VINOGRADOFF avait déjà noté (1883) une diminution du nombre des hématies pendant près de deux cents jours. La lenteur avec laquelle baisse le chiffre des globules rouges est peut-être la cause des résultats discordants de quelques auteurs, dont les analyses ne furent pas prolongées assez longtemps après la splénectomie (LOCKART, GIBSON, GABBI). Il existe, d'ailleurs, peu de différences touchant la réparation du sang après saignée chez les animaux dératés et les animaux normaux. D'après KORN, la saignée est tout aussi bien supportée; la réparation se fait aussi facilement chez les animaux (Pigeons) splénectomisés que chez les témoins. LAGUESSE (2) a montré que chez l'alevin de Truite dont la rate n'existe encore qu'à l'état d'ébauche, la réparation du sang peut se faire complètement après une saignée très abondante. Dans des expériences comparatives très précises de LAUDENBACH, plusieurs animaux saignés, après splénectomie, ne présentèrent aucun retard sur les témoins dans la récupération de leur chiffre normal de globules rouges. Chez tous, ce chiffre fut atteint avant le chiffre normal d'hémoglobine.

Ces résultats paradoxaux s'expliquent, en partie du moins, par la non spécificité du rôle hématopoiétique de la rate : rôle qu'elle partage chez l'adulte, comme chez le fœtus et l'embryon, avec plusieurs autres organes qui sont tous, comme elle, d'origine mésodermique. De ces organes, il ne persiste chez l'adulte que la moelle osseuse et les ganglions lymphatiques, dont le rôle hématopoiétique est considéré comme certain. Il ne faudrait pas s'attendre cependant à trouver dans leur structure, après splénectomie, des modifications ou, tout au moins, des traces quelconques du réveil ou de l'exagération de leur fonction hématopoiétique. Par des saignées répétées, HAYEM, LITTEN et ORTH (1857), parvinrent à transformer la moelle jaune des os longs en moelle rouge. Pareil résultat fut constaté par nombre d'auteurs (LAUDENBACH); mais il n'a que rarement été observé après la splénectomie (BIZZOZERO, VINOGRADOFF, TIZZONI, GIBSON). Le rôle de suppléance des ganglions lymphatiques, quoique admis généralement, n'est guère appuyé sur des faits plus décisifs. Quelques cliniciens et plusieurs expérimentateurs (VINOGRADOFF, GIBSON, GRÜNBERG) (3) notèrent leur hypertrophie après splénectomie. GRÜNBERG y constata même la présence de globules rouges nucléés. Par contre, l'absence de toute modification fut à plusieurs reprises spécifiée tout récemment (VAQUEZ).

(1) LAUDENBACH, *Arch. de Physiologie*, 1897.

(2) LAGUESSE, *Société de biologie*, 1890.

(3) GRÜNBERG, thèse de Dorpat, 1891.

Il en est de même de l'hypertrophie du fragment restant de rate après splénectomie partielle, et de ces soi-disant « métastases » de tissu splénique dans les régions du péritoine les plus voisines de la rate. CÉRÉSOLE (1) a montré que la régénération de la rate n'avait lieu dans aucune condition ; que, par conséquent, on n'assistait jamais à une hypertrophie véritable avec conservation intégrale de la structure primitive.

c) Après cette courte digression dans le domaine de la physiologie, nous pouvons demander à l'histologie un critérium beaucoup plus précis de l'activité hématopoiétique de la rate : c'est le globule rouge à noyau. Nous rappelons que cet élément important cesse de se rencontrer, dans le sang ou dans la rate du fœtus humain, dès environ le septième mois de la vie intra-utérine. A partir de ce moment, l'hémopoïèse se fait par d'autres voies. La rate perd à son tour le pouvoir hématopoiétique que le foie avait déjà abandonné plusieurs mois auparavant ; et ce ne sera désormais que dans des circonstances d'ordre pathologique qu'elle le pourra récupérer.

Les derniers travaux expérimentaux fournissent à ce sujet des résultats concordants. Ce n'est guère qu'après des saignées répétées, et chez des animaux encore jeunes que l'on peut arriver à amener dans le parenchyme splénique la production de globules rouges à noyau (HAYEM).

Ce n'est, de même, qu'à la dernière période des anémies (et l'on sait combien le pronostic en est de ce fait aggravé) que les globules rouges à noyau commencent à se rencontrer dans le sang et dans la rate (HAYEM). Nous envisageons ici, bien entendu, les érythrocytes vrais et non les cellules blanches imprégnées secondairement d'une hémoglobine de provenance étrangère.

d) Mentionnons rapidement certaines autres méthodes qui ont abordé le problème par un autre côté : KACHELEW (2) étudia l'influence de l'hyperémie et de l'anémie de la rate sur la composition du sang. Nous y reviendrons à propos de la genèse des globules blancs : ces expériences n'ayant été suivies d'aucune modification des globules rouges.

e) Plusieurs auteurs, MYA (3), PILLIET, essayèrent de réveiller le pouvoir hématopoiétique de la rate en diminuant le nombre des globules circulants, non plus par saignée, mais par l'action de certains poisons du sang (acétyl-phénylhydrazine). La pulpe de la rate contenait, après l'empoisonnement, de nombreuses cellules globulifères, d'abondantes mitoses, une augmentation des détritits globulaires, et du pigment donnant la réaction de l'hémosidérine de NEUMANN.

(1) CÉRÉSOLE, *Ziegler's Beiträge*, 1893.

(2) KACHELEW, *Revue de médecine*, 1897.

(3) MYA, *Arch. ital. de biologie*, 1891.

f) Enfin FOA et CARBONE, dans un travail déjà cité, employèrent, non plus les splénectomies, mais la ligature temporaire de l'artère splénique. Cette ligature est suivie immédiatement d'une nécrose, puis d'une rénovation des éléments de la pulpe. Les résultats de l'expérience sont ainsi comparables à ceux des saignées répétées : peu de temps après la saignée commence la formation des cellules géantes à noyau bourgeonnant. Plus tard, la rate est particulièrement riche en grandes cellules et en cellules à noyau fortement coloré, dont le protoplasma est chargé d'hémoglobine. Les cellules géantes à noyau bourgeonnant sont alors très rares : elles formeraient les cellules propres de la rate. Celles-ci, se multipliant par division indirecte, donnent des cellules qui se chargent d'hémoglobine et deviennent les globules rouges à noyau, qui peuvent à leur tour soit se transformer en globules rouges vrais, soit donner d'autres globules rouges à noyau par division encore ici indirecte.

De ces faits si divers, la conclusion s'impose : la rate possède incontestablement le pouvoir de développer des globules rouges par transformation de ses éléments propres. Les globules rouges à noyau qu'on y trouve dans certains cas ne peuvent être attribués à une simple accumulation, et la veine contient plus de globules rouges que l'artère splénique (ce qui pourrait être attribué à une perte de plasma). Mais ce pouvoir hématopoiétique est latent. Il n'est réveillé que par certaines circonstances : la mise en train n'a lieu qu'après celle de la moelle des os qui fournit la première aux besoins de l'organisme. La rate n'entre en scène que lorsque la moelle osseuse ne peut plus suffire à une rénovation sanguine abondante et surtout rapide. Inversement, les organes avec lesquels elle partage ce rôle hématopoiétique peuvent la suppléer chez l'adulte, ainsi que le montre l'innocuité ordinaire de la splénectomie.

Rôle de la rate dans la formation des globules blancs chez l'adulte. — Contrairement au précédent, ce rôle est actuellement tout à fait avéré, certain, et surtout il est continuellement mis à contribution au lieu de ne l'être que d'une façon intermittente. Rappelons l'existence chez l'adulte des « centres germinatifs de Flemming », et la diminution progressive de la pulpe blanche aux dépens de la pulpe rouge : c'est-à-dire la formation continue et la dissémination de globules blancs qui, après un séjour plus ou moins prolongé dans les mailles de la pulpe blanche, passent dans la circulation générale.

Devant les nombreuses données de l'histologie, les faits tirés de l'expérimentation ne peuvent ici qu'être résumés très rapidement :

MALASSEZ montra qu'à l'état normal les globules blancs sont plus abondants dans la veine que dans l'artère splénique. D'après EMLIANOFF, il y a dans la veine deux tiers de lymphocytes (formes jeunes) et un tiers de formes adultes ; tandis que dans la circulation géné-

rale, il y a un cinquième de formes jeunes et quatre cinquièmes de formes vieilles.

KACHELEFF provoqua des dilatations congestives de la rate en sectionnant les nerfs splanchniques. Après une diminution passagère du nombre des globules blancs, il en notait une augmentation durable dans le sang circulant. Après splénectomie chez l'Homme, les résultats furent très variables. Outre la leucocytose immédiate, que l'on peut rattacher à l'opération elle-même, certains auteurs notèrent une leucocytose prolongée, portant surtout sur les lymphocytes. On releva aussi l'augmentation des globules éosinophiles, mais ceci tardivement.

Chez les animaux, on a signalé (BILLROTH, MOSSLER), une diminution temporaire du nombre des leucocytes, précédée aussi souvent d'une leucocytose passagère.

D'après EMILIANOFF, ces résultats sont dus à l'entrée en fonction plus ou moins précoce des autres organes hémopoïétiques après la splénectomie. Celle-ci diminuerait le nombre des lymphocytes jusqu'à l'hyperplasie des ganglions lymphatiques. Par contre, elle augmenterait le nombre des formes adultes et vieilles dont la transformation s'accomplit alors dans le sang circulant.

Mais, c'est surtout dans les processus infectieux que la rate entre en jeu comme lieu de formation et de maturation des globules blancs. Ici, les documents abondent ; c'est le chapitre le plus avancé de toute la physiologie de l'organe, dont les observations cliniques font du reste prévoir la participation très grande aux processus infectieux.

D'une façon générale (et sauf quelques exceptions : streptocoque, COURMONT), la résistance des animaux aux infections expérimentales est diminuée ou détruite par la splénectomie (bactériidie charbonneuse : BARDACH, spirille de la fièvre récurrente : SONDAKEWITCH). Et si l'on vient à sacrifier les animaux splénectomisés et possédant l'immunité naturelle à l'égard des microbes injectés, on trouve dans les leucocytes de la rate, et particulièrement dans les grands mononucléaires (macrophages de METCHNIKOFF), les différentes formes de bacilles injectées (VISSOKOWITCH). Mais cette action des mononucléaires n'est en rien spécifique ; ils la partagent avec nombre de cellules, en particulier, avec les cellules endothéliales des capillaires hépatiques (WERIGO). Le rôle de la rate est plutôt de former et d'amener à l'état adulte des globules blancs qui iront en des points quelconques de l'organisme combattre les agents de l'infection. C'est ce que confirme du reste l'étude anatomo-pathologique de la rate dans les maladies infectieuses (BEZANÇON) (1).

A la fin d'un processus infectieux, on trouve dans la rate les traces

(1) BEZANÇON, thèse de Paris, 1896.

de nécroses rapides ou progressives des mononucléaires et des pseudo-polynucléaires. Rarement, les microbes peuvent être vus englobés par les leucocytes : on les trouve plus souvent à l'état libre dans les mailles ou les vaisseaux de la pulpe, et jamais dans les corpuscules de Malpighi.

Mais si, expérimentalement, on examine la rate aux débuts du processus microbien, on assiste alors, au contraire, à une phase de réaction véritable due ou bien à la congestion active de l'organe qui augmente la quantité d'oxygène qui s'y consomme, ou bien peut-être à l'action spécifique de chaque virus. Cette réaction, de toute importance au point de vue de l'issue du processus, est nettement caractérisée par la multiplication des leucocytes et l'augmentation du nombre des mitoses dans les corpuscules de Malpighi (MARTINOTTI et BARBACCI) et, d'un autre côté, par la multiplication, dans les mailles de la pulpe, des formes de transition et des formes adultes (mononucléaires et quelquefois aussi des pseudo-polynucléaires). Cette multiplication peut d'ailleurs se faire sur place par division des leucocytes séjournant déjà dans la pulpe, ou par accumulation et maturation consécutive de ceux issus des principaux foyers de production : les corpuscules de Malpighi. C'est ainsi que se forme en grande partie la réserve de globules blancs : réserve qui, versée dans la circulation générale au fur et à mesure des besoins de l'organisme, détermine l'hyperleucocytose dont les variations sont toujours en rapport direct avec le pronostic du processus infectieux.

TABLE DES MATIÈRES

DU TOME II.

TROISIÈME PARTIE. — LES ÉPITHÉLIUMS

LIVRE CINQUIÈME. — Les épithéliums.	4
CHAPITRE PREMIER. — <i>Anatomie générale des épithéliums</i>	1
§ 1. — Epithéliums et para-épithéliums .	1
§ 2. — Morphologie générale des épithéliums	13
§ 3. — Membranes vitrées et ciments inter-cellulaires des épithéliums.	30
CHAPITRE II. — <i>Epithéliums glandulaires</i>	58
§ 1. — Cellules épithéliales glandulaires	58
§ 2. — Nomenclature des glandes	88
§ 3. — Mécanisme de la sécrétion et de l'excrétion glandulaires	116
CHAPITRE III. — <i>Vie, nutrition, croissance, mort et régénération des épithéliums.</i>	148
§ 1. — Nutrition intime des épithéliums.	149
§ 2. — Mouvement évolutif des épithéliums.	166
§ 3. — Régénération des épithéliums	179
LIVRE SIXIÈME. — L'ectoderme	187
PREMIÈRE DIVISION. — L'ECTODERME TÉGUMENTAIRE	187
CHAPITRE PREMIER. — <i>Anatomie générale de la peau et des muqueuses du type malpighien.</i>	194
§ 1. — Propriétés générales et types divers des cellules de l'ectoderme	195
§ 2. — Stratification et kératinisation de l'ectoderme corné.	205
§ 3. — Derme et papilles dermiques	242
§ 4. — Vaisseaux, circulation sanguine et lymphatique de la peau.	260
§ 5. — Considérations sur la nutrition de l'ectoderme proprement dit	271
CHAPITRE II. — <i>Anatomie générale des phanères cornées</i>	280
§ 1. — Des phanères cornées	281
§ 2. — Les ongles	288
RENAUT. — Histologie pratique, II.	116

§ 3. — Les odontoides cornées	310
§ 4. — Les poils	317
A. — Développement des poils	319
B. — La paroi connective du follicule pileux, la papille, vaisseaux sanguins.	325
C. — Le poil et ses deux gaines	331
D. — Evolution des poils ; poils à bulbe plein	346
CHAPITRE III. — <i>Phanères exosquelettiques : Dents.</i>	350
§ 1. — Premier développement des dents du type mammalien. Organes de l'émail et de la pulpe.	352
§ 2. — Les dents adultes ¹ .	372
CHAPITRE IV. — <i>Glandes tégumentaires, sébacées, sudoripares et mammaires</i>	375
§ 1. — Glandes sébacées.	376
§ 2. — Glandes sudoripares	383
§ 3. — Glandes mammaires	398
CHAPITRE V — <i>Ectoderme pharyngo-stomodœal. Anatomie générale de la cavité buccale. Glandes salivaires.</i>	422
§ 1. — Muqueuse buccale.	425
§ 2. — La muqueuse linguale et ses formations papillaires	430
§ 3. — Les glandes buccales. — Appareil salivaire.	435
Modifications amenées dans la structure des glandes salivaires, par le fonctionnement.	455
CHAPITRE VI. — <i>Les fosses nasales et le vestibule pharyngien.</i>	463
§ 1. — Muqueuse respiratoire des fosses nasales ; membrane pituitaire de Schneider.	465
§ 2. — Muqueuse pharyngienne.	476
CHAPITRE VII. — <i>Diverticule respiratoire du stomodœum. Appareil pulmonaire</i>	488
§ 1. — Adaptation de l'ectoderme aux fonctions respiratoires spécialisées.	489
§ 2. — Morphologie générale du lobule pulmonaire.	495
§ 4. — Le lobule pulmonaire composé des mammifères ² .	504
§ 5. — Appareil aérophore, — ramifications bronchiques intra-pulmonaires.	517
§ 6. — Voies aériennes extra-pulmonaires. — Trachée et bronches de bifurcation	526
§ 7. — Chambre laryngienne	533
§ 8. — Premier développement et histogénèse de l'appareil aérien des vertébrés supérieurs.	543
CHAPITRE VIII. — <i>Glandes conglobées stomodœales : Corps pituitaire. — Thyroïde. — Thymus. — Œsophage.</i>	555
§ 1. — Corps pituitaire	555
§ 2. — Corps thyroïde	561
§ 3. — Le thymus.	579
§ 4. — L'Œsophage	590

¹ Dans le texte, ce paragraphe est désigné par erreur sous le titre § 3.

² Par une erreur comparable à la première, ce paragraphe, qui devrait être le 3^e, est indiqué § 4 dans le texte.

DEUXIÈME DIVISION. — L'ECTODERME NEURAL.

Origine, premier développement et histogénèse des éléments nerveux.	607
CHAPITRE IX. — <i>Le neurone. — Les cellules et les fibres nerveuses dans le névraxe. — Névroglie</i>	639
§ 1. — Cellules nerveuses en général. — Neurones	640
§ 2. — Grains nerveux. — Spongioblastes	690
§ 3. — Les fibres nerveuses dans le névraxe	699
§ 4. — Formations épithéliales de soutien du névraxe : l'épendyme et la névroglie.	714
§ 5. — La formation vasculaire du névraxe, et la signification morphologique des méninges	759
§ 6. — Considérations histologiques, morphologiques et physiologiques générales sur les éléments nerveux du névraxe.	775
CHAPITRE X. — <i>Fibrés et cordons nerveux périphériques</i>	801
§ 1. — Fibres nerveuses à myéline, ou fibres de Leeuwenhoek	802
§ 2. — Fibres nerveuses sans myéline, ou fibres de Remak des cordons nerveux.	837
§ 3. — Texture des cordons nerveux ; tissu conjonctif et vaisseaux des nerfs	846
§ 4. — Dégénération et régénération des nerfs sectionnés. — Histogénèse des cordons nerveux périphériques	876
CHAPITRE XI. — <i>Centres nerveux périphériques</i>	903
§ 1. — Ganglions cérébro-rachidiens	905
§ 2. — Ganglions sympathiques.	943
§ 3. — Centres périphériques plexiformes et cellules ganglionnaires viscérales	957
CHAPITRE XII. — <i>Terminaisons nerveuses motrices</i>	969
§ 1. — Terminaison des fibres nerveuses motrices dans les muscles striés ordinaires	970
§ 2. — Terminaisons nerveuses motrices dans les muscles lisses	990
§ 3. — Terminaisons nerveuses motrices dans le muscle cardiaque.	996
§ 4. — Terminaisons électriques et terminaisons motrices-glandulaires.	1006
CHAPITRE XIII. — <i>Terminaisons nerveuses sensibles.</i>	1019
§ 1. — Arborisations sensibles terminales simples, intra-épithéliales et interstitielles	1022
§ 2. — Arborisations nerveuses sensibles à disques tactiles, intra-épithéliales et interstitielles. — Corpuscules du tact.	1043
§ 3. — Terminaisons nerveuses sensibles interstitielles : — Corpuscules Paciniens, organes musculo-tendineux	1061
CHAPITRE XIV. — <i>Terminaisons nerveuses et neuro-épithéliums sensoriels.</i>	1075
§ 1. — Organes du goût	1076
§ 2. — Muqueuse olfactive. — Neuro-épithélium olfactif	1096
§ 3. — Organe de la vision. — Rétine.	1114
§ 4. — Neuro-épithélium auditif et terminaisons du nerf acoustique.	1200
LIVRE SEPTIÈME. — L'entoderme.	1251
CHAPITRE PREMIER — <i>Le tractus intestinal et l'intestin entodermique définitif.</i>	1251

§ 1. — Le tractus intestinal	1251
§ 2. — Premier développement de l'intestin entodermique définitif (intestin digestif). — Origine des mésentères	1256
§ 3. — L'entoderme définitif et la paroi de l'intestin digestif	1260
CHAPITRE II. — L'estomac.	1268
§ 1. — Point de passage de la muqueuse œsophagienne à la muqueuse gastrique au niveau du cardia	1270
§ 2. — Muqueuse gastrique	1275
§ 3. — Muscle moteur, vaisseaux sanguins et lymphatiques de l'estomac	1303
§ 4. — Morphologie générale des glandes gastriques et variations histologiques de leurs épithéliums sécréteurs	1317
CHAPITRE III. — Anatomie générale de l'intestin	1331
§ 1. — La muqueuse de l'intestin grêle et les glandes duodénales	1341
§ 2. — Muqueuse de la chambre cœcale et du gros intestin	1392
§ 3. — Lamelle fibro-intestinale, ou paroi proprement dite de l'intestin.	1400
CHAPITRE IV. — Glandes annexes de l'intestin entodermique, — le foie et le pancréas	1415
<i>Section première. — Le foie.</i>	1426
§ 1. — Types morphologiques du foie : foie diverticulaire, foie tubulaire et foie lobulaire	1426
§ 2. — Le lobule hépatique des mammifères et de l'Homme.	1437
§ 3. — Circulation sanguine du parenchyme hépatique	1468
§ 4. — Voies biliaires.	1475
§ 5. — Nerfs du foie.	1486
§ 6. — Histogénèse du parenchyme hépatique	1491
<i>Section II. — Le pancréas</i>	1506
§ 1. — Le lobule cunéiforme du pancréas	1509
§ 2. — Voies et canaux pancréatiques.	1528
§ 3. — Vaisseaux et nerfs du pancréas.	1534
§ 4. — Histogénèse du pancréas. — Pancréas fœtal	1539
LIVRE HUITIÈME. — Organes excréteurs et glandes génitales.	1549
CHAPITRE PREMIER. — Les reins primitifs	1549
§ 1. — Le canal segmentaire et le rein primordial : (Pronéphros, rein céphalique)	1551
§ 2. — Le canal de Wolff et le rein primitif d'Oken (corps de Wolff, mésonéphros).	1556
§ 3. — Le rein wolffien définitif.	1565
§ 4. — Le corps de Wolff des mammifères et de l'Homme, rein wolffien secondaire.	1577
CHAPITRE II. — Le rein définitif (métanéphros)	1586
§ 1. — Premier développement du rein définitif. Rein embryonnaire, rein fœtal	1586
§ 2. — Le lobule rénal	1593
§ 3. — Tubes collecteurs de l'urine, voies urinifères du réticule	1618
§ 4. — Vaisseaux sanguins, circulation sanguine du rein.	1620
§ 5. — Tissu conjonctif et voies de la lymphe du parenchyme rénal	1625
§ 6. — L'uretère et la vessie urinaire	1634

TABLE DES MATIÈRES		1827
CHAPITRE III. — <i>Capsules surrénales</i>		1639
CHAPITRE IV. — <i>Les glandes génitales.</i>		1663
<i>Section première</i>		1663
§ 1. — Généralités. — La reproduction sexuelle. — Les cellules sexuelles. — La réduction chromatique. — La substance héréditaire		1663
§ 2. — Evolution ontogénique des glandes génitales. Première période : la glande génitale indifférenciée		1674
<i>Section deuxième.</i> — Le testicule.		1678
§ 1. — Développement.		1678
§ 2. — Topographie histologique du testicule.		1683
§ 3. — Le tube séminifère, l'épithélium séminal et la spermatogénèse		1685
§ 4. — Le spermatozoïde.		1718
§ 5. — Le tissu conjonctif du testicule.		1726
§ 6. — Vaisseaux et nerfs du testicule		1734
<i>Section troisième.</i> — L'Ovaire.		1740
§ 1. — Développement		1740
§ 2. — La surface de l'ovaire, topographie histologique de l'ovaire, l'épithélium ovarique.		1746
§ 3. — Les follicules ovariens		1748
§ 4. — Stroma conjonctif, vaisseaux et nerfs de l'ovaire.		1768
Index bibliographique des travaux relatifs aux glandes génitales		1772
CHAPITRE V. — <i>La rate</i>		1783
§ 1. — Structure de la rate adulte.		1783
§ 2. — Développement de la rate, son évolution histologique.		1809



Faculdade de Medicina — S. Paulo
BIBLIOTECA

611.018

R291t

7667

RENAUT, J.

AUTOR

Traité d'histologie pratique: v. 2-2a.

TÍTULO

Retirada	ASSINATURA	Devolução
22-2-52	Elza de Andrade	devolvido

ENTRADA
1956 / 1952

